

АДАПТАЦИЯ К ПОНИЖЕНИЮ СОЛЕННОСТИ СРЕДЫ ЛИЧИНОК МИДИИ ГРЕЯ *CRENOMYTILUS GRAYANUS* ВЕСЕННЕГО И ЛЕТНЕГО НЕРЕСТОВ

© 2009 г. Л. М. Ярославцева, Э. П. Сергеева

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

Статья принята к печати 26.03.2009 г.

Исследованы адаптивные возможности по отношению к опреснению личинок весеннего и летнего нерестов из одного и того же поселения мидии Грея. Показано, что весенние личинки нормально развиваются и растут при опреснении до 24‰ включительно. Нижняя граница понижения солености для летних личинок составляет 20‰. Высказано предположение, что различия в адаптивных возможностях по отношению к опреснению у весенних и летних личинок обусловлены различной температурой нереста и культивирования личинок: 11°C весной и 22°C летом.

Ключевые слова: мидия Грея, нерест, личинки, адаптация, соленость.

Adaptation to reduced salinity in larvae of the mussel *Crenomytilus grayanus* from spring and summer spawnings. L. M. Yaroslavtseva, E. P. Sergeeva (Zhirmunsky Institute of Marine Biology, Far East Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690041)

In this study, we investigate the capabilities for adaptation to reduced salinity in larvae from spring and summer spawnings of the same population of the mussel *Crenomytilus grayanus*. Spring larvae normally develop and grow when salinity is reduced to 24‰ inclusive. The lower salinity limit for summer larvae is 20‰. The differences in adaptative capabilities between the spring and summer larvae may be due to the different temperature of spawning and cultivation of the larvae: 11°C in spring and 22°C in summer. (Biologiya Morya, Vladivostok, 2009, vol. 35, no. 4, pp. 286–291).

Key words: mussel, *Crenomytilus grayanus*, larvae, adaptation, salinity.

Двустворчатый моллюск мидия Грея *Crenomytilus grayanus* (Dunker) имеет неширокий ареал. Это тихоокеанский, приазиатский низкобореальный вид, заходящий в субтропические воды (Голиков, Скарлато, 1967). Вертикальное распределение мидии Грея также довольно ограничено: она встречается на глубине от 2 до 60 м, преимущественно не глубже 20 м (Скарлато, 1960). В зал. Восток Японского моря самые большие поселения этого вида обнаружены на глубине 10 м (Кутыщев, Гоголев, 1983).

Температурный диапазон активности половых желез мидии Грея в зал. Петра Великого Японского моря достаточно широк – 12–24°C (Вараксин и др., 1974; Дзюба, 1979; Касьянов и др., 1980). Мидия Грея нерестится дважды в год – в мае и особенно интенсивно в августе при наибольшем прогреве воды (Свешников и др., 1976; Касьянов и др., 1980, 1983).

Для зоны обитания мидии Грея значительные изменения солености не характерны. Тайфуны и обильные дожди затрагивают, как правило, поверхностные воды. Глубина слоя, в котором соленость понижается более чем на 1‰, редко превышает 3 м; в то же время поверхностные воды часто опресняются до 10–12‰ и более (Степанов, 1976; Кашенко, 1997; Гайко, 2006; Омеляненко, 2006), особенно во второй половине лета в сезон муссонных дождей и тайфунов.

Пелагические личинки мидии Грея в зал. Петра Великого развиваются в течение 5–6 нед. (Касьянов и др., 1983). В это время они могут переноситься на зна-

чительные расстояния горизонтальными и вертикальными токами воды и попадать в опресненные зоны моря. У большинства морских моллюсков и иглокожих личинки ранних стадий развития после выхода из яйцевой оболочки устремляются в хорошо освещенный, обогащенный растворенной органикой и насыщенный кислородом поверхностный слой воды (Ярославцева и др., 1986; Сергеева, Ярославцева, 1994; Кашенко, 1997, 2000; Куликова, Омеляненко, 2000; Ярославцева, Сергеева, 2000, 2003, 2005). Однако в этом слое опасность подвергнуться действию опреснения наибольшая. В эксперименте мы наблюдали перемещение в поверхностный слой личинок ранних стадий моллюсков и иглокожих даже в тех случаях, когда соленость на поверхности была столь низкой, что вызывала гибель личинок (Ярославцева, Сергеева, 2003). Таким образом, половозрелые особи и личинки мидии Грея на ранних стадиях развития испытывают воздействие опреснения разной степени: взрослые моллюски обитают в условиях стабильно высокой солености, а личинки, особенно на ранних стадиях, могут попадать в опресненные воды у поверхности. Весьма важным является то обстоятельство, что личинки майского нереста в меньшей степени подвержены этой опасности в отличие от личинок августовского нереста в сезон летних интенсивных дождей.

Задача данного исследования – определение различий в пределах соленостных адаптаций у личинок весеннего и летнего нерестов мидии Грея из одного и того же поселения.

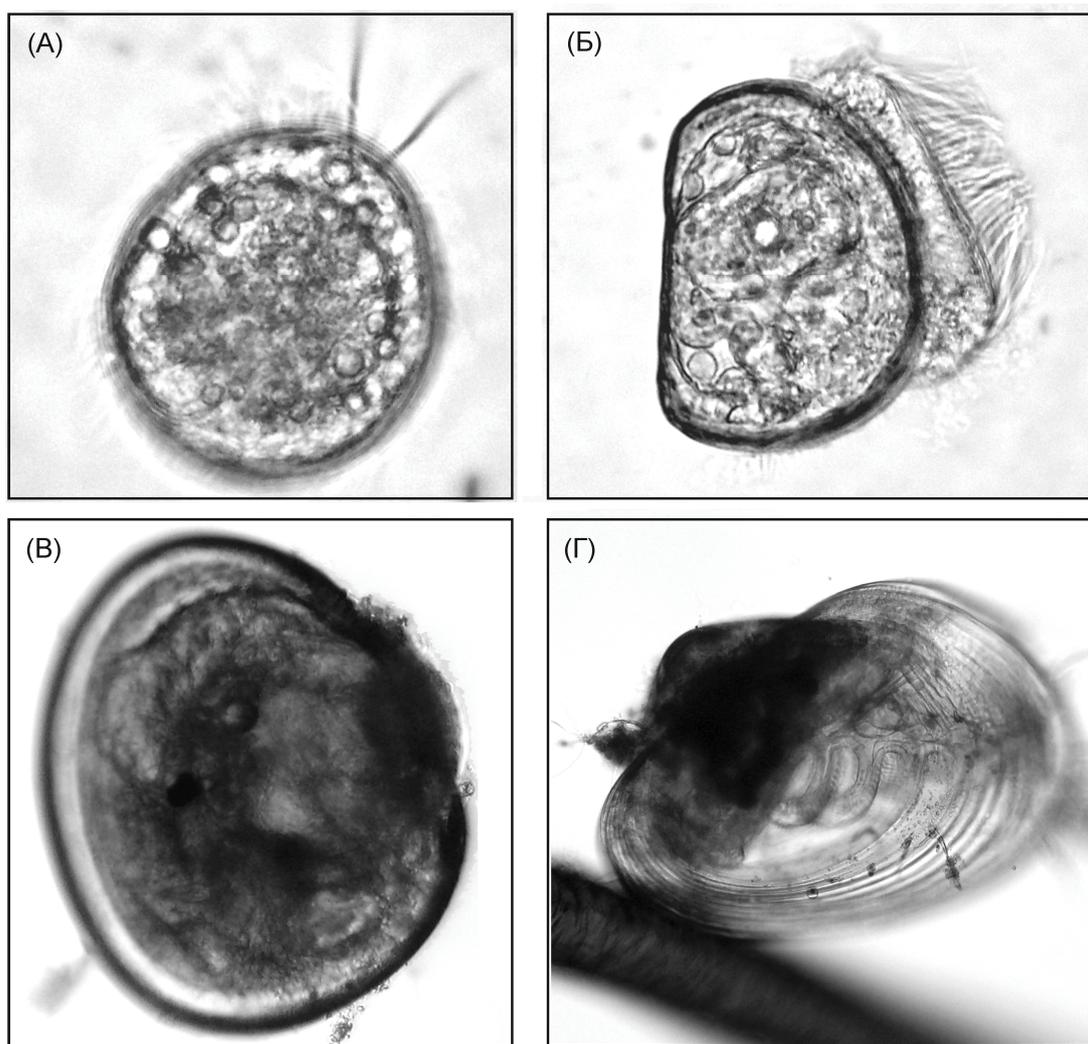
МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работа выполнена на личинках весеннего и летнего нерестов (конец мая – начало июня и конец августа – начало сентября) двусторчатого моллюска мидия Грея. Родительские особи были отобраны весной и летом из одного и того же поселения в зал. Восток Японского моря. Весенние опыты проводили при температуре $11 \pm 1^\circ\text{C}$, летние – $22 \pm 2^\circ\text{C}$, что соответствовало температуре воды в море в это время. Половозрелых моллюсков по одной особи размещали в отдельные сосуды с фильтрованной и стерилизованной морской водой с температурой 11°C (весенние опыты) и 22.5°C (летние опыты). Нерест стимулировали инъекцией в гонаду 0.5–1 мл 0.5 М КСI. Гаметы от 5–6 самок собирали тонкой пипеткой и дважды промывали морской водой. Оплодотворение проводили в соответствующих сезону температурных условиях сильно разбавленной спермой, взятой от 2–3 самцов. Суспензию оплодотворенных яйцеклеток монослоем помещали в широкий плоский кристаллизатор и покрывали тонким слоем морской воды (соленость – 32‰, температура – 11 или 22°C в зависимости от сезона проведения эксперимента). В этих условиях зародыши содержались до определенной стадии развития (см. рисунок). На стадиях трохофоры, раннего велигера и велигера личинок рассаживали в емкости объемом

100 мл с морской водой соленостью 32 (контроль), 28, 26, 24, 22, 20 и 18‰ из расчета 5–10 экз/мл воды и культивировали до оседания при соответствующей сезону температуре. Смену воды в этих емкостях проводили через сутки. С третьих суток от оплодотворения (стадия велигера) личинок начали кормить микроводорослями *Nannochloris maculata* и *Isochrysis galbana*, на более поздних стадиях развития к ним добавили *Dunaliella salina*. Личинок выращивали в течение 35 сут весной и 27 сут летом, учитывая аномалии в развитии и контролируя рост нормально развитых личинок. Длину личинок (20–30 особей из каждой солености) измеряли каждые двое–трие суток с помощью окуляр-линейки под микроскопом МБС-1 (окуляр – 8, объектив – 7). При статистической обработке определяли стандартную ошибку среднего значения и достоверность различий при $P \leq 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Опыты по осеменению яиц мидии Грея весеннего нереста в условиях различной солености при температуре воды $11\text{--}12^\circ\text{C}$ показали, что оплодотворение возможно в узком диапазоне 32–28‰. При более низких значениях солености зародыши не развивались даже до



Стадии развития мидии Грея. А – трохофора, Б – ранний велигер, В – велигер, Г – педивелигер.

Таблица 1. Размеры (мкм) личинок мидии Грея весеннего нереста, помещенных в воду различной солености на стадиях трохофоры (I), раннего велигера (II) и велигера (III), на 9, 18, 29 и 35-е сут от оплодотворения

Соленость, ‰	I				II				III			
	9-е сут	18-е сут	29-е сут	35-е сут	9-е сут	18-е сут	29-е сут	35-е сут	9-е сут	18-е сут	29-е сут	35-е сут
32	151.9±8.2	194.6±13.5	263.4±13.4	285.6±11.5	141.4±6.2	184.8±10.8	221.3±10.4	283.5±12.7	148.4±7.0	208.6±8.9	274.4±15.3	278.6±14.3
28	149.8±11.2	183.4±20.3	255.5±13.5	283.5±11.9	152.6±7.9	202.3±11.5	231.0±33.5	–	147.7±8.5	203.0±11.6	264.6±19.2	285.6±21.5
26	149.1±9.4	193.0±23.1	247.3±12.7	272.3±9.6	151.2±5.8	219.3±6.8	259.5±12.8	–	145.6±7.1	222.1±10.4	272.5±9.2	269.8±16.7
24	135.1±8.2	176.6±12.2	259.3±16.9	286.3±16.7	136.8±5.9	182.0±11.8	254.3±18.7	282.3±14.4	148.4±7.0	218.8±8.4	265.1±17.1	287.0±18.1
22	135.8±9.2	168.0±14.0	202.6±12.2	208.1±13.9	130.6±8.3	168.9±20.1	207.2±21.3	219.0±25.5	135.8±9.2	183.8±12.8	225.0±11.6	224.0±13.0
20	121.1±6.8	Гидратация, гибель	–	–	134.4±7.0	Гидратация, гибель	–	–	131.0±6.9	173.6±15.7	210.9±25.5	Гидратация, гибель
18	101.5±11.9	Гибель	–	–	132.3±7.1	Гибель	–	–	137.9±8.2	148.8±5.5	205.3±21.8	Гибель

первой плавающей стадии – бластулы, образовались уродливые формы, которые быстро погибли.

На 9-е сут содержания в опресненной среде угнетение в наибольшей степени испытывала та группа личинок, которая была помещена в условия пониженной солености со стадии трохофоры (табл. 1). При этом достоверное отставание в росте от контрольных личинок было отмечено у особей, культивируемых при солености 18–20‰. При менее значительном опреснении различия в размерах контрольных и опытных личинок были недостоверными. Личинки, попавшие в опресненную среду (22–18‰) на более поздних стадиях развития (ранний велигер и велигер), к 9-м сут культивирования по размерам почти не отличались от личинок, развивающихся при более высокой солености (табл. 1).

К 29-м сут содержания в воде соленостью 18–20‰ личинки либо погибали, либо сильно отставали в росте от контрольных (табл. 1). К этому же сроку было заметно, что соленость 22‰ также ингибирует рост личинок. Значительное отставание в росте особей, содержащихся при 22‰, сохранилось и к 35-м сут наблюдения. При этом стадия развития, на которой личинки были помещены в опресненную среду, значения не имела.

К моменту окончания опытов большой вариабельности в размерах личинок в диапазоне солености 32–24‰ не наблюдалось. Лишь некоторые из них были меньше (5–20%) или больше (5–10%) остальных, причем последние имели размеры более 300 мкм (табл. 2). Таким образом, для личинок мидии Грея весеннего нереста соленость, в пределах которой они могли успешно расти до оседания, в наших опытах составляла 32–24‰.

К концу четвертой недели эксперимента с личинками мидии Грея летнего нереста в диапазоне солености 32–20‰ большая их часть достигла размера 280 мкм и приступила к оседанию (табл. 3). При этом стадия развития, на которой личинки были помещены в опресненную среду, большой роли не играла: все они хорошо переносили понижение солености до 20‰. Большой вариабельности в размерах личинок в диапазоне солености 32–20‰ также не отмечено. К концу опыта мелких личинок (252 мкм) в каждом из трех вариантов опыта в среднем было немногим больше 10%, крупных (308 мкм) – 5%, в то же время личинок среднего размера (280 мкм и более) – 50–55%. Этот факт свидетельствует о том, что соленость 20‰ для личинок мидии Грея летнего нереста является вполне приемлемой.

Следовательно, для личинок летнего нереста диапазон солености, в пределах которого они благополучно росли до оседания, в наших опытах составлял 32–20‰, что на 4‰ шире диапазона для личинок весеннего нереста.

ОБСУЖДЕНИЕ

Мидия Грея – осмоконформер, т.е. морской моллюск, не имеющий систем осморегуляции. Изменение солености внешней среды у таких организмов приводит

Таблица 2. Размеры (мкм) личинок мидии Грея весеннего нереста, помещенных в воду различной солености на стадиях трохофоры (I) и велигера (II), на 35-е сут от оплодотворения

Соленость, ‰	I			II		
	крупные	мелкие	встречавшиеся в массовом количестве	крупные	мелкие	встречавшиеся в массовом количестве
32	308(5)*	266(15)	294(45)	308(10)	252(5)	280(45)
28	308(5)	266(20)	294(35)	322(10)	252(10)	280(30)
26	280(55)	252(10)	280(55)	294(5)	238(5)	280(25)
24	322(5)	266(15)	294(45)	308(25)	252(10)	280(30)
22	238(5)	182(5)	210(35)	252(5)	210(10)	224(45)

*В скобках – процент личинок данного размера от их общего количества в опыте при указанной солености.

к аналогичным изменениям внутренней среды. Способность выносить опреснение у осмоконформеров основана на двух механизмах: поведенческих реакциях и клеточной устойчивости. Путем активного ухода из условий с неблагоприятной соленостью моллюски защищают себя от опреснения (например, морской гребешок). У седентарных осмоконформеров (мидия Грея) такая поведенческая реакция отсутствует и предотвращение контакта с неблагоприятной средой осуществляется благодаря плотному смыканию створок раковины – реакции изоляции. Ранее нами (Бергер и др., 1982) было показано, что мидия Грея в пресной воде способна изолироваться от среды на 44 ч. Эффективная изоляция организма от внешней среды способствует выживанию моллюсков при катастрофических, но кратковременных изменениях солености в морской среде. При продолжительных изменениях этого фактора основная осмотическая нагрузка приходится на клетки моллюсков. Деятельность клеточных механизмов адаптации является основой эвригалинности морских осмоконформеров (Жирмунский, 1962; Ярославцева, Жирмунский, 1978) и базируется на изменении синтеза РНК и белка (Харазова, Бергер, 1974; Бергер, Харазова, 1977; Львова, Кулаковский, 1979), а также внутриклеточного содержания свободных аминокислот (Schoffeniels, Gilles, 1972) и некоторых электролитов (Наточин и др., 1979; Кузьмина и др., 1981).

Таким образом, процессы приспособления к новым соленостным условиям основаны у осмоконфор-

меров на изменении биосинтезов, связанных с избирательной репрессией–депрессией клеточного генома (Хлебович, 1981). Марек и Крогер (Marek, Kroeger, 1976) предполагают, что изменения спектра РНК и спектра белков, являющиеся следствием активации генома, могут происходить при изменении ионного состава среды, а также (что для нас особенно важно) температуры.

По отношению к солености любой вид характеризуется генетически обусловленными пределами переносимой солености, к которым он способен акклиматизироваться. Для осмоконформеров эти пределы могут быть определены либо методом ступенчатой акклимации интактных организмов к различным дозам данного фактора (Хлебович, Кондратенков, 1971), либо методом определения осмотической устойчивости изолированных клеток (Ярославцева и др., 1981). Ранее мы показали, что клетки мидии Грея способны выносить понижение солености до 18‰ (Ярославцева, 1981). Следовательно, можно предположить, что интактные моллюски этого вида также могут выдерживать опреснение до величин, близких к 18‰.

Населяя сублитераль и не заходя в зоны эстуариев, мидия Грея, как правило, под воздействие опреснения не попадает. В случае резкого падения солености во внешней среде во время тайфунов моллюски способны изолироваться от среды на двое суток (Бергер и др., 1982). Это позволяет им в репродуктивный период с мая по сентябрь существовать в условиях стабильной

Таблица 3. Размеры (мкм) личинок мидии Грея летнего нереста, помещенных в воду различной солености на стадиях трохофоры (I), раннего велигера (II) и велигера (III), на 7, 13 и 27-е сут от оплодотворения

Соленость, ‰	I			II			III		
	7-е сут	13-е сут	27-е сут	7-е сут	13-е сут	27-е сут	7-е сут	13-е сут	27-е сут
32	185.5±7.7	218.6±15.0	276.5±15.6	176.4±11.5	205.1±8.2	273.7±15.5	173.6±7.0	215.6±12.3	285.8±8.6
28	167.3±25.2	227.5±8.9	281.5±10.2	175.0±13.2	221.2±13.3	288.1±13.4	165.2±8.6	198.1±10.4	285.1±9.4
26	152.5±29.5	210.6±10.4	272.3±12.8	190.4±11.5	212.8±8.6	270.9±16.8	162.4±9.5	210.7±12.4	277.4±12.1
24	154.0±34.3	211.4±11.0	278.2±10.9	177.8±8.0	221.9±11.4	278.1±10.3	153.3±12.4	198.8±11.6	280.0±10.2
22	168.0±23.6	214.4±13.3	271.8±10.0	173.6±9.5	209.3±16.7	273.8±15.1	142.1±12.2	189.7±11.5	275.1±11.3
20	170.1±18.3	218.4±16.6	270.2±11.2	162.4±13.9	217.0±10.6	276.6±10.7	143.5±12.7	187.6±12.3	277.9±9.4
18	142.8±18.5	199.5±8.9	Гидратация, гибель	145.0±17.0	Гидратация, гибель	–	137.2±15.5	Гибель	–
16	Гибель	–	–	126.0±12.0	Гибель	–	Гидратация, гибель	–	–

солёности. Таким образом, ранее выявленный нами предел переносимого клетками мидии Грея опреснения (18‰) взрослыми особями не востребован. В то же время пелагические личинки каждого поколения, переносимые на значительные расстояния горизонтальными и вертикальными токами воды, могут попадать в зоны с пониженной солёностью. В этом случае закреплённая в генотипе достаточно широкая норма реакции мидии Грея, очевидно, позволяет им выживать.

Полученные нами результаты исследования по влиянию пониженной солёности на личинок мидии Грея весеннего и летнего нерестов показали, что между ними имеются различия в устойчивости к опреснению. Весенние личинки нормально развивались и росли в диапазоне солёности 32–24‰, летние – 32–20‰. Как известно, в пределах одного и того же вида могут существовать отдельные поселения, различающиеся отношением к солёности, что чаще всего связано с фенотипическими адаптациями к различным солёностным условиям в местах их обитания (Schlieper, 1966; Кондратенков, 1976; Ярославцева, Федосеева, 1978; Бергер, 1986).

У личинок одного и того же вида разные пределы переносимого опреснения могут быть обусловлены несколькими причинами. Одна из них – различная солёность в местах обитания родительских особей, а также их акклимация к пониженной солёности перед нерестом. Так, содержание половозрелых особей трепанга *Stichopus japonicus* при солёности 26 и 24‰ в течение 14 сут приводило к тому, что у их потомства нижняя граница переносимой солёности составляла 22‰, что на 4‰ ниже, чем у личинок, родители которых акклимации не подвергались (Кашенко, 1997).

Другая причина, вызывающая смещение границ солёностной устойчивости, – акклимация самих личинок (Луканин, 1976). Нами на морском еже *Strongylocentrotus nudus* было показано, что личинки, помещённые в морскую воду пониженной солёности на ранних стадиях развития, были более устойчивы к действию опреснения. При этом большое значение имели стадия развития личинок, на которой они подвергались воздействию пониженной солёности, а также продолжительность этого воздействия (Ярославцева, Сергеева, 1992).

В наших опытах родительские особи мидии Грея принадлежали к одному поселению. Ни они, ни их личинки предварительно не акклимировались к пониженной солёности. Исходя из этого, можно было предполагать, что весенние и летние личинки имеют одинаковый порог солёностной устойчивости. Однако результаты эксперимента свидетельствуют о том, что это не так. Для весенних личинок пределом переносимого опреснения была солёность 24‰, а для летних – 20‰. Обращает на себя внимание то обстоятельство, что предел переносимого летними личинками опреснения (20‰) весьма близок к полученному нами ранее пороговому значению опреснения для клеток мидии Грея (18‰). И этот генетически закреплённый для вида предел более полно реализуется у летних личинок. Следует подчеркнуть, что способность летних личинок переносить

опреснение до 20‰ – качество, весьма важное для их выживания, так как именно в то время, когда они находятся в планктоне, выпадает наибольшее количество осадков, вызывающих опреснение верхнего слоя водной толщи.

Вероятно, одним из возможных объяснений описанных нами различий в пределах переносимого опреснения у летних и весенних личинок мидии Грея могут быть изменения в деятельности клеточных механизмов адаптации как основы солёностной устойчивости морских моллюсков, вызванные более высокой температурой в среде в летний сезон. Сопряженность клеточных механизмов приспособления к изменениям солёности и температуры отмечали многие исследователи (Reschoft, 1961; Жирмунский, 1962; Ивлева, 1962; Бергер, 1986).

Другим возможным объяснением полученных нами различий может быть следующее. Поскольку мидия Грея – низкорореальный вид, проникающий в субтропические зоны, повышение температуры для него предпочтительнее, чем ее понижение. Именно поэтому опреснение до 20‰ способны выдерживать летние личинки. Весенние личинки при более низкой температуре могут выносить понижение солёности лишь до 24‰.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бергер В.Я. Адаптации морских моллюсков к изменениям солёности среды. Л.: Наука. 1986. 211 с.
- Бергер В.Я., Харазова А.Д. Влияние пониженной солёности на переход РНК из ядер в цитоплазму клеток ктенидиального эпителия моллюска *Littorina littorea* // Цитология. 1977. Т. 19, № 2. С. 233–235.
- Бергер В.Я., Ярославцева Л.М., Ярославцев П.В. Устойчивость к опреснению и эффективность изолирующей реакции некоторых моллюсков Японского моря // Биол. моря. 1982. № 2. С. 24–28.
- Вараксин А.А., Дзюба С.М., Косенко Л.А., Мотавкин П.А. Полые циклы двух видов двустворчатых моллюсков и их нейрогуморальная регуляция // Биология морских моллюсков и иглокожих. Владивосток.: ДВНЦ АН СССР. 1974. С. 23–25.
- Гайко Л.А. Марикультура: прогноз урожайности с учетом воздействия абиотических факторов. Владивосток.: Дальнаука. 2006. 203 с.
- Голиков А.Н., Скарлато О.А. Моллюски залива Посьет (Японское море) и их экология // Моллюски и их роль в биоценозах и формировании фауны. Л.: Наука. 1967. С. 5–154.
- Дзюба С.М. Овогенез и половой цикл креномидии Грайана в заливе Петра Великого // Промысловые двустворчатые моллюски и их роль в экосистемах. Л.: ЗИН АН СССР. 1979. С. 50–52.
- Жирмунский А.В. Реакция клеток мерцательного эпителия мидий и актиний на повышение солёности среды // Журн. общ. биол. 1962. № 2. С. 119–126.
- Ивлева И.В. Теплоустойчивость мышечной ткани полихет средиземноморского бассейна // Зоол. журн. 1962. Т. 41, № 12. С. 1798–1810.
- Касьянов В.Л., Медведева Л.А., Яковлев Ю.М., Яковлев С.Н. Размножение иглокожих и двустворчатых моллюсков. М.: Наука. 1980. 204 с.

- Касьянов В.Л., Крючкова Г.А., Куликова В.А., Медведева Л.А. Личинки морских двусторчатых моллюсков и иглокожих. М.: Наука. 1983. 215 с.
- Кашенко С.Д. Влияние соленостной акклимации трепанга *Stichopus japonicus* на адаптивные способности разных стадий его развития // Биол. моря. 1997. Т. 23, № 2. С. 93–102.
- Кашенко С.Д. Влияние акклимации к понижению солености бластул и гаструл трепанга *Apostichopus japonicus* на устойчивость к опреснению более поздних стадий его развития // Биол. моря. 2000. Т. 26, № 6. С. 400–404.
- Кондратенков А.П. Анализ межпопуляционных различий *Hydrobia ulvae* (Gastropoda) методом ступенчатой акклимации // Соленостные адаптации водных организмов Л.: ЗИН АН СССР. 1976. С. 124–131.
- Кузьмина О.Ю., Наточин М.Ю., Наточин Ю.В. Роль одновалентных ионов регуляции объема клеток у морских беспозвоночных // Биол. моря. 1981. № 2. С. 57–64.
- Куликова В.А., Омеляненко В.А. Размножение и личиночное развитие брюхоногого моллюска *Tegula rustica* в заливе Петра Великого Японского моря // Биол. моря. 2000. Т. 26, № 2. С. 124–126.
- Кутищев А.А., Гоголев А.Ю. Взаимодействие видов мидии Грея и модиолуса диффицилиса в различных экологических условиях // Биология мидии Грея. М.: Наука. 1983. С. 115–119.
- Луканин В.В. Изменение адаптивных реакций сцифомедузы Белого моря *Aurelia aurita* к изменению солености внешней среды // Соленостные адаптации водных организмов Л.: ЗИН АН СССР. 1976. С. 26–58.
- Львова Т.Г., Кулаковский Э.Е. Исследование синтеза белка и РНК в тканях полихеты *Micronephthys minuta* при изменении солености среды // Цитология. 1979. Т. 21, № 11. С. 1356–1360.
- Наточин Ю.В., Михайлова О.Ю., Лаврова Е.А., Хлебович В.В. Вода и электролиты клеток аддуктора мидии *Mytilus edulis* в широком диапазоне солености морской воды // Биол. моря. 1979. № 4. С. 54–60.
- Омеляненко В.А. Прибрежный меропланктон залива Петра Великого Японского моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток.: ИБМ. 2006. 23 с.
- Свешников В.А., Кутищев А.А., Кузнецова Н.Н., Замышляк Е.А. Характер осеннего нереста дальневосточной мидии *Crenomytilus grayanus* в заливе Петра Великого // Докл. АН СССР. 1976. Т. 230, № 1. С. 240–243.
- Сергеева Э.П., Ярославцева Л.М. Влияние температуры на раннее развитие морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* // Биол. моря. 1994. Т. 20, № 3. С. 229–237.
- Скарлато О.А. Двусторчатые моллюски дальневосточных морей СССР (отряд *Dysodonta*) М.; Л.: ЗИН АН СССР. 1960. Вып. 71. 152 с.
- Степанов В.В. Характеристика температуры и солености вод залива Восток Японского моря // Биологические исследования залива Восток. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1976. С. 12–23.
- Харазова А.Д., Бергер В.Я. Изменение синтеза РНК в тканях моллюска *Littorina littorea* (L) при понижении солености среды // Цитология. 1974. Т. 16, № 2. С. 241–243.
- Хлебович В.В. Акклимация животных организмов. Л.: Наука. 1981. 136 с.
- Хлебович В.В., Кондратенков А.П. Потенциальная эвригалинность беломорского моллюска *Hydrobia ulvae* // Моллюски. Пути, методы и итоги их изучения. Л.: Наука. 1971. С. 37–38.
- Ярославцева Л.М. Исследование адаптаций к опреснению некоторых морских моллюсков Японского моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ИБМ. 1981. С. 20.
- Ярославцева Л.М., Жирмунский А.В. Приспособление морских беспозвоночных к изменениям солености среды // Биол. моря. 1978. № 2. С. 3–21.
- Ярославцева Л.М., Федосеева С.В. Об адаптации некоторых морских моллюсков к обитанию в эстуарии // Биол. моря. 1978. № 5. С. 20–29.
- Ярославцева Л.М., Павленко В.М., Федосеева С.В. О соотношении клеточной устойчивости к опреснению и способности к соленостной акклимации у некоторых морских моллюсков // Биол. моря. 1981. № 1. С. 54–60.
- 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. Адаптивные возможности личинок морского ежа *Strongylocentrotus nudus* при продолжительном и кратковременном опреснении // Биол. моря. 1992. № 1–2. С. 59–68.
- Ярославцева Л.М., Сергеева Э.П. Отношение к опреснению литоральных брюхоногих моллюсков семейства *Tecturidae* на ранних стадиях развития // Биол. моря. 2000. Т. 26, № 1. С. 35–39.
- Ярославцева Л.М., Сергеева Э.П. Реакция личинок *Mytilus trossulus* (Bivalvia, Mytilidae) на опреснение и повышение температуры поверхности водного столба // Биол. моря. 2003. Т. 29, № 3. С. 184–188.
- Ярославцева Л.М., Сергеева Э.П. Защищают ли кладки ранние стадии развития брюхоногих моллюсков от изменений солености и осушения // Бюл. Дальневост. малакол. об-ва. Владивосток: Дальнаука. 2005. Вып. 5. С. 82–103.
- Marek M., Kroeger H. Influence of Na⁺, K⁺, Mg⁺⁺ and cooling on the proteosynthesis in haemocytes of *Galleria mellonella* // Comp. Biochem. Physiol. B. 1976. Vol. 53, no. 1. P. 45–47.
- Reschöft K. Untersuchungen zur zellulären osmotischen und thermischen Resistanz verschiedener Lamellibranchier der deutschen Küstengewässer // Kiel. Meeresforsch. 1961. Bd. 17, H. 1. S. 65–84.
- Schlieper C. Genetic and nongenetic cellular resistance adaptation in marine invertebrates // Helgol. Wiss. Meeresunters. 1966. Bd. 14, H. 4. S. 482–502.
- Schoffeniels E., Gilles R. Ionoregulation and osmoregulation in Mollusca // Chem. Zool. 1972. No. 7. P. 393–420.