

На правах рукописи

ПИРКОВА
Анна Васильевна

УДК 594.124: 591.16
(262.5)

РАЗМНОЖЕНИЕ МИДИИ
MYTILUS GALLOPROVINCIALIS Lam.
И ЭЛЕМЕНТЫ БИОТЕХНОЛОГИИ ЕЕ
КУЛЬТИВИРОВАНИЯ.

03.00.18 - гидробиология

А В Т О Р Е Ф Е Р А Т

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Севастополь

1994



00778652 (Z)

LIBRARY OF THE
NATIONAL SCIENCE CENTER
OF THE UKRAINE
IM. V. STEFANIK

Library of the
National Science Center
of the Ukraine
Im. V. Stefanik

LIBRARY OF THE
NATIONAL SCIENCE CENTER
OF THE UKRAINE
IM. V. STEFANIK

Library of the
National Science Center
of the Ukraine
Im. V. Stefanik

LIBRARY OF THE
NATIONAL SCIENCE CENTER
OF THE UKRAINE
IM. V. STEFANIK

Library of the
National Science Center
of the Ukraine
Im. V. Stefanik

LIBRARY OF THE
NATIONAL SCIENCE CENTER
OF THE UKRAINE
IM. V. STEFANIK

Library of the
National Science Center
of the Ukraine
Im. V. Stefanik

Library of the
National Science Center
of the Ukraine
Im. V. Stefanik

1994

ОРДЕНА ЛЕНИНА И ОРДЕНА ДРУЖБЫ НАРОДОВ АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНЫ
ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ им. А. О. КОВАЛЕВСКОГО

На правах рукописи

П И Р К О В А
А н н а В а с и л ь е в н а

УДК 594.124: 591.16
(262.5)

РАЗМНОЖЕНИЕ МИДИИ
MYTILUS GALLOPROVINCIALIS Lam.
И ЭЛЕМЕНТЫ БИОТЕХНОЛОГИИ ЕЕ
КУЛЬТИВИРОВАНИЯ.

03.00.18 - гидробиология

А В Т О Р Е Ф Е Р А Т

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Севастополь

1994

Работа выполнена в Институте биологии южных морей
им. А.О. Ковалевского Академии наук Украины

Научный руководитель - кандидат биологических наук,
старший научный сотрудник
В. Н. ИВАНОВ

Официальные
оппоненты:

доктор биологических наук
В. Н. ЗОЛОТАРЕВ

кандидат биологических наук
Г. А. КИСЕЛЕВА

Ведущая организация - Институт Гидробиологии АН Украины

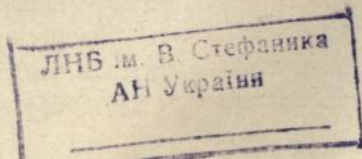
Защита диссертации состоится "21" июня 1994 г.
в "14" часов на заседании специализированного совета
по защите диссертаций на соискание ученой степени канди-
дата наук при Институте биологии южных морей им. А.О. Ко-
валевского АН Украины Д 016.12.01.

335011, Севастополь, пр. Нахимова, 2.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке института
Автореферат разослан "17" мая 1994 г.

Ученый секретарь
специализированного Совета
кандидат биологических наук

Н. Г. СЕРГЕЕВА



ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ.

Актуальность проблемы. Мидия *Mytilus galloprovincialis* Lam. - эврибионтный вид. Она широко распространена в Черном море, образуя значительные по протяженности мидиевые биоценозы, заселяет биотопы, отличающиеся по физико-химическим характеристикам, районы с различной кормовой базой и разной степенью антропогенной нагрузки / Киселева, 1981; Заика и др. 1990/. В настоящее время мидии становятся объектом промышленного выращивания в Азово - Черноморском бассейне. Мидии широко используются в генетических и физиолого-биохимических исследованиях, а также как сырье для приготовления медицинских препаратов и в качестве лечебно-профилактического питания. Массовость и доступность, перспективность их широкого использования в различных областях народного хозяйства и научных исследованиях определяют актуальность изучения биологии мидий.

Современная технология выращивания мидий базируется на подращивании молоди, собранной в естественных условиях на коллекторы в период массового оседания личинок. Динамика численности личинок в планктоне определяется процессами нереста мидий илового и скалового биотопов, которые в различных районах протекают с некоторым сдвигом во времени в связи с распространением с юга на север и северо - запад соответствующих нересту температур / Иванов, 1968, 1971; Киселева, 1972; Золотницкий, Штыркина, 1984; Кудинский и др., 1985; Консулова, 1988/. Успех получения посадочного материала, зависимость этого процесса от колебаний факторов среды, изменений климатических условий требует надежных сведений об условиях и особенностях протекания разных этапов размножения этих моллюсков.

Характеристики репродуктивного цикла мидий в зависимости от экологических условий района необходимы и в связи с сезонными изменениями их качества, поскольку генеративная продукция составляет значительную часть энергетического эквивалента мягких тканей /Рсманова, 1986/.

Мидии можно выращивать и в интенсивной аквакультуре при полном контроле жизненного цикла и проведении селекционной работы. Биологические особенности мидий - высокая плодовитость, наружное оплодотворение и возможность экзогенной регуляции репродуктивного цикла позволяют получать в контролируемых условиях большое количество генетически разнообразных потомков как

исходного материала для селекционной работы. Наличие гермафродитных особей с одновременным созреванием женских и мужских половых клеток даёт возможность выводить инбредные линии в результате самооплодотворения или близкородственных скрещиваний с последующим получением гетерозисных потомков. В связи с этим необходимы знания динамики репродуктивных циклов, половой структуры, хронологии мейотических делений, цитологии оплодотворения и раннего эмбриогенеза мидий.

Важным условием селекционной работы с мидиями является подращивание личинок в контролируемых условиях, что предусматривает выявление генетического разнообразия потомков и оценки факторов, влияющих на рост и выживаемость молоди и взрослых особей.

Цель работы. Изучение репродуктивной стратегии мидий и возможностей селекционной работы с ними.

В соответствии с этой целью были поставлены следующие задачи:

- сопоставить продолжительность репродуктивных циклов иловых, скаловых и культивируемых мидий, проследить зависимость синхронности процессов гаметогенеза и нереста от изменений температуры воды и динамики численности фитопланктона, размерно - возрастной и половой структуры поселений;
- оценить динамику роста массы культивируемых мидий в связи с репродуктивной активностью и с учетом сезонных изменений скорости линейного роста;
- определить плодовитость самок культивируемых мидий и причины variability размеров яйцеклеток;
- установить связь оогенеза и мейоза, описать хронологию делений созревания яйцеклеток при разной температуре воды и выявить условия синхронизации отдельных стадий;
- изучить темпы роста и выживаемость личинок мидий, полученных при разных типах скрещивания и самооплодотворении;
- определить оптимальный состав корма и концентрацию микродорослей, а также плотность содержания личинок мидий на разных стадиях развития.

Научная новизна и практическая ценность. Впервые сопоставлены характеристики репродуктивных циклов иловых, скаловых и культивируемых мидий и установлена зависимость синхронности прохождения гаметогенеза и нереста от изменений факторов среды и популяционных особенностей мидий из различных биотопов.

Прослежена динамика массы тела разнополых культивируемых мидий и определены параметры зависимости сухой массы мягких тканей от длины раковины моллюсков на отдельных стадиях репродуктивного цикла. Данные могут быть применены для оптимизации процессов культивирования, в частности прогнозирования сроков постановки коллекторов и сбора продукции.

Установлено, что изменчивость размеров яйцеклеток мидий не зависит от длины раковины самок, а определяется, в основном, температурными условиями в период оогенеза, а также наследуемостью признака. Отбор особей, продуцирующих яйцеклетки крупных размеров, можно использовать как один из этапов селекционной работы с мидиями.

Описана хронология стадий мейоза у мидий при разной температуре среды. Показано, что вымет яйцеклеток происходит на метафазе I и синхронность прохождения оплодотворенными яйцеклетками анафазы II наиболее высока при оптимальной низкой температуре. Результаты исследований могут быть использованы для оценки зрелости яйцеклеток и при разработке методик получения триплоидов.

Установлено, что темп роста и выживаемость личинок мидий зависят от типов скрещивания и условий выращивания. Определены оптимальные значения плотности посадки личинок и концентрации корма. Эти данные необходимы при массовом разведении личинок мидий. Показана возможность получения личинок в результате самооплодотворения и выведения чистых линий от близкородственных скрещиваний с целью получения гетерозисных потомков.

Апробация работы. Результаты исследований по теме диссертации были представлены на IV Всесоюз. конф. по пром. беспозвоночным (Севастополь, 1986), I Всесоюз. совещ. по пробл. зоокультуры (Москва, 1986), VII Всесоюз. совещ. по изучению моллюсков (Ленинград, 1987), III Всесоюз. конф. по морской биологии (Севастополь, 1988); на Международных конференциях по проблемам марикультуры: Нант (Франция), 1989 г., Торремолинос (Испания), 1993 г. и Ля Рошель (Франция), 1993 г.; I Украинском гидробиологическом съезде (Киев, 1993); заседании Ученого совета ИнБЮМ АН Украины, научных семинарах отдела марикультуры.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 17 работ, две находятся в печати.

Объем и структура работы. Диссертация изложена на 185

страницах машинописного текста, содержит 30 таблиц и 19 рисунков. Работа состоит из введения, 5 глав (17 разделов), выводов и приложения. Список литературы включает 188 наименований, в том числе 82 на иностранных языках.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ.

Во введении обосновывается актуальность темы, определяется цель и задачи работы. Глава I: ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКИ.

Основной материал для настоящей работы был собран в 1985-1990 гг. в районе размещения экспериментального мидиевого хозяйства ИнБХМ АН Украины в бухте Ласпи (Южный берег Крыма). Мидии собирали со скал и коллекторов фермы с глубин 2-10 метров, из илового биотопа - вблизи м. Аяя с глубин 45-50 метров с помощью легководолазной техники и драгой.

Использовали апробированные в гидробиологии и цитогенетике методики: 1 - для определения состояния зрелости гонад: а) гистологическую /Вилли, 1964; Чухчин, 1982/; на мазке гонад под микроскопом /Вялков, 1987; Pirkova, 1990/; 2 - высушивание мягких тканей до постоянного веса /Винберг, 1968/; 3 - температурную стимуляцию нереста мидий /Pennec, 1981; Newell, Thompson, 1984/; 4 - определение возраста мидий по спилам раковин /Золотарев, Игнатъев, 1977; Шурова, Золотарев, 1988/; 5 - цитологическую /Ватти, Тихомирова, 1979/ (в собственной модификации).

Степень зрелости гонад определяли ежемесячно на гистологических препаратах и прижизненных мазках гонад под микроскопом. Всего обработано 10752 моллюсков из них 571 - гистологическим методом. В соответствии с литературными данными и собственными наблюдениями качественных изменений в гонадах и половых клетках мидий в разные сезоны, мы выделяли 6 стадий репродуктивного цикла: 1- относительного покоя, 2- начало гаметогенеза, 3- активного гаметогенеза, 4- преднерестовая, 5- нерестовая и 6- стадия посленерестовой перестройки.

Пробы доводили до постоянного сухого веса в вакуумном сушильном шкафу: SPT-20 при давлении - 0,8 атм. и температуре +65°C. Определен вес и возраст 1360 мидий.

Нерест половозрелых особей стимулировали повышением температуры воды до 17-18°C с предварительным охлаждением моллюсков до 10-12°C, рассадив по одной в отдельные сосуды.

Хронологию стадий мейоза изучали на оплодотворенных яйцеклетках при температуре 8,5; 12; 17 и 21,5°C. Фиксацию материала проводили в этанол-уксусной кислоте (3:1) с последующими двумя сменами фиксатора через 30 мин. и 24 часа. Окрашивали 2% ацетоорсеином при температуре 37°C в термостате в течении 20 мин. Просматривали временные давленные препараты под микроскопом МБИ-6 при увеличении в 250 и 1125 раз. Всего просмотрено 4200 объектов. Продолжительность отдельных стадий мейоза определяли по времени между первыми появлениями последовательных стадий или их максимальной встречаемостью.

Плодовитость самок культивируемых мидий определяли методом подсчета выметанных яйцеклеток у 20 самок при многократной стимуляции их нереста.

Размеры яйцеклеток коллекторных мидий определяли в весенний и осенний сезоны размножения 1985, 1987 и 1989 гг., у скаловых и иловых - в 1985 г. Размеры яйцеклеток определены у 169 самок (яо 50-100 измерений от каждой).

Для изучения темпов роста и выживаемости личинок, полученных от производителей с разным цветом раковины, проведены 4 вида групповых скрещиваний и 1 индивидуальное неродственное. Получено также первое и второе поколения от гермафродита. Личинок выращивали в профильтрованной морской воде с аэрацией. Условия выращивания первого поколения: температура воды 15-19°C, концентрация корма - 25 тыс. кл/мл; плотность личинок - 20 тыс. лич/л - на стадии велигер и 10 тыс. лич/л - на поздних стадиях; второго поколения: температура воды 16-19°C, концентрация корма составила 40 тыс. кл/мл, плотность личинок соответственно: 10 и 5 тыс. лич/л. В обоих случаях корм состоял из *Monochrysis lutheri*, *Phaeodactylum tricornutum*, *Isochrysis galbana*. В качестве кормовой добавки использовали *Gymnodinium kowalevskii*. До половозрелости спат выращивали в бухте Ласпи в садках, исключая переползание и подсаживание других моллюсков.

Эксперимент по изучению влияния плотности содержания личинок мидий на стадиях велигер и великонха-педивелигер, концентрации и вида корма на их рост и выживаемость проводили по методу латинского квадрата 4 x 4 /Хикс, 1967; Холодов, 1983/.

Математическая обработка данных. Эмпирические данные линейных размеров культивируемых мидий аппроксимировали по ли-

нейной модификации модели роста Верталанфи - уравнению Форда-Уолфорда /Walford, 1946; Заика, Макарова, 1971/:

$$L_t = L_{\infty} \times [1 - e^{-kt}] \quad (1).$$

Для моделирования роста культивируемых мидий с сезонными изменениями его скорости, применили формулу:

$$L_t = L_{\infty} \times \{1 - e^{-k'(D-D_0)}\} \quad (2),$$

где t - месяцы, а $-k'(D-D_0)$ - температурная поправка к уравнению (1) /Заика, Островская, 1971; Максимович, Погребов, 1986; Сукотин, Кулаковский, 1988/. Используются данные о среднемесячных значениях температуры воды поверхностного слоя бухты Ласпи /Shalyapin, 1990/. Параметры зависимости массы мягких тканей от длины раковины мидий /Винберг, 1968/ находили методом наименьших квадратов по программе, составленной в лаборатории автоматизации отдела математического моделирования ИнБКМ, используя ЕС-1011. Сравнение двух линий регрессии проводили по t -критерию /Урбах, 1964/.

Оценку соответствия теоретически вычисленных значений фактически полученным проводили по χ^2 ; оценку различий по F и t - критериям /Лакин, 1973/. Статистический анализ факторного эксперимента проводили по схеме, предложенной Хикс (1967); определение коэффициентов корреляции - по Лакину (1973).

РЕПРОДУКТИВНЫЙ ЦИКЛ И ПОЛОВОЕ СОЗРЕВАНИЕ МИДИЙ *Mytilus galloprovincialis* Lam.

Репродуктивный цикл мидий из различных биотопов бухты Ласпи.

Бухта Ласпи расположена в западной части Южного берега Крыма и ограничена двумя мысами: Сарыч и Айя. Акватория широко открыта к югу и имеет резкий свал глубин (до 60 м). Культивируемые мидии и мидии скалового биотопа в бухте подвергаются воздействию плавных сезонных и резких, вследствие сгонно-нагонных явлений, изменений температуры воды в летний период /Shalyapin, 1990/. Количественный и качественный состав фитопланктона подвержен сезонной динамике с максимальным развитием весной и осенью. В летний и ранне-осенний период основное количество фитопланктона концентрируется над слоем температурного скачка с максимумом на поверхности /Сеничева, 1990/. Условия обитания мидий илового биотопа (глубина 45-50 м) в течение года характеризуется относительно стабильным температурным (7 - 8,3°C) и соленостным (18,47‰) режимами, высоким содержанием

растворенного в воде кислорода (90 - 105%) и никакой, по сравнению с верхними горизонтами концентрацией фитопланктона, повышенным уровнем РОВ и детрита /Блатов и др., 1984; Куфтаркова и др., 1990; Сеничева, 1990/.

В результате анализа состояния зрелости гонад иловых и культивируемых мидий в течение 1985-1986 гг. и мидий скалового биотопа в 1986 г. отмечено два репродуктивных цикла в течение года. Условной временной границей между ними являются периоды максимальных летних и минимальных зимних температур воды в поверхностном слое. Доля мидий, проходящих ранние стадии гаметогенеза (1-2 стадии), увеличивалась после массового нереста и достигала наибольших значений при минимальной нерестовой активности. Наибольшее количество моллюсков, проходящих поздние стадии гаметогенеза, - в начале периода весеннего и осеннего массового нереста.

Массовый нерест иловых, скаловых и культивируемых мидий повторяется два раза в год: в весенний и осенний сезоны. Однако, отдельные особи в нерестовом состоянии встречались в летний и зимний периоды (рис. 1).

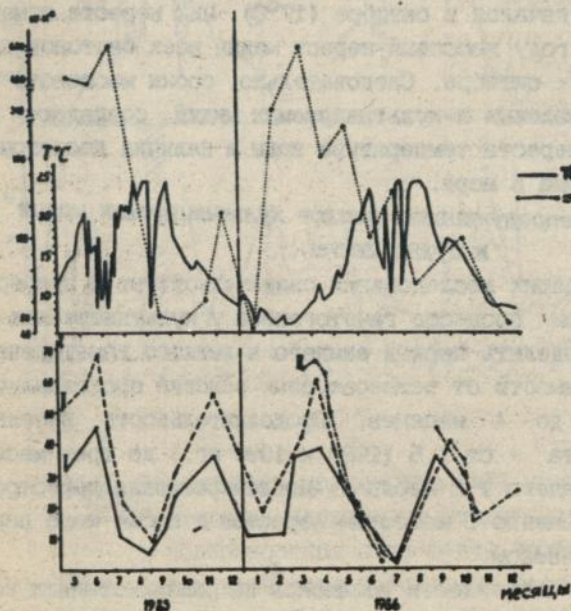


Рис.1. Количество мидий (в%) на нерестовой стадии в разные сезоны года. I - иловые, II - коллекторные, III - скаловые. T°C - температура воды /Shalyapin, 1990/; мг/м³ - биомасса фитопланктона /Сеничева, 1990/ в б. Ласпи в течение 1985 - 1986 гг.

Сроки начала массового нереста мидий из различных биотопов зависят от температуры воды и динамики фитопланктона. Так, в 1985 году при холодной затяжной весне, массовый нерест культивируемых мидий начался только в конце апреля при температуре воды 10°C и массовом развитии фитопланктона: биомасса достигла 435 мг/м^3 . Нерест продолжался до июля с пиком в июне ($8,6 - 18^{\circ}\text{C}$). У мидий илового биотопа, менее подверженным влиянию изменений температуры, весенний нерест начался после вспышки фитопланктона, т.е. на две недели позже, чем у коллекторных.

В 1986 году при раннем развитии фитопланктона (биомасса водорослей в конце февраля достигла 650 мг/м^3) начало весеннего массового нереста мидий илового биотопа отмечено в начале марта, т.е. на полтора месяца раньше, чем в предыдущем году. Массовый нерест мидий скалового биотопа и культивируемых начался в середине марта при повышении температуры воды до $7,5^{\circ}\text{C}$. Очевидно, ведущим экологическим фактором - регулятором нереста мидий скалового биотопа и культивируемых является температура воды, в то время как для иловых мидий - количество доступной пищи.

В 1985 году осенний массовый нерест мидий илового биотопа и культивируемых начался в октябре (17°C). Пик нереста отмечен в ноябре. В 1986 году массовый нерест мидий всех биотопов проходил в сентябре - октябре. Следовательно, сроки массового нереста иловых, скаловых и культивируемых мидий совпадают при оптимальной для нереста температуре воды и наличия достаточно количества корма в море.

Динамика репродуктивных циклов культивируемых мидий в бухте Ласпи.

Результаты наших исследований свидетельствуют о непрерывном волнообразном процессе гаметогенеза у культивируемых мидий. Возможно выделить период зимнего и летнего гаметогенеза, которые в зависимости от температурных условий продолжались в разные годы от 3 до 4 месяцев. Продолжительность весеннего массового нереста - от 1,5 (1988 и 1990 гг.) до трех месяцев (в 1985г.); осеннего 1-2 месяца. Посленерестовая перестройка протекает одновременно с массовым нерестом и после него параллельно с гаметогенезом.

Соотношение численности моллюсков на ранних стадиях гаметогенеза показывает, что начало периода созревания у самок и

самцов происходит синхронно, независимо от сезона. Синхронность гаметогенеза прерывается в период созревания (3-4 стадии), что объясняется особенностями оо- и сперматогенеза в разные сезоны. При относительно низкой температуре воды (около 7°C) снижается интенсивность вителлогенеза. Отмечено, что продолжительное влияние низких температур (около 6°C) тормозит оо- и сперматогенез, тем самым синхронизирует процессы гаметогенеза (например, в феврале 1988 г.). Замедление процессов гаметогенеза может быть вызвано довольно высокой температурой воды (21-25°C, июль-август 1989 г.) или слабым развитием фитопланктона при оптимальной температуре (июль 1986 г.)

Кроме двух периодов массового нереста: весеннего и осеннего, массовый нерест был отмечен в зимний период при температуре воды 7 - 8°C в декабре 1988, 1989 и 1990 гг. (рис. 2).

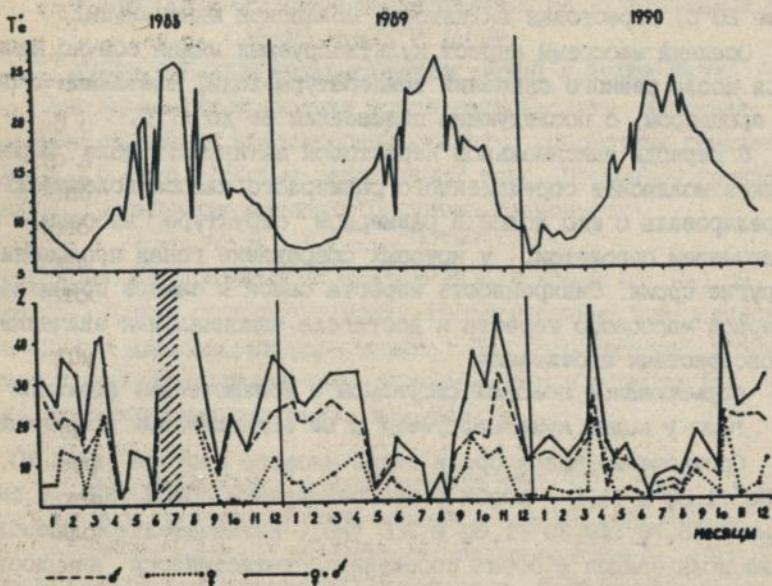


Рис. 2. Зависимость количества (в%) культивируемых мидий, проходящих нерестовую стадию, от температуры воды в поверхностном слое бухты Ласпи.

Сроки начала весеннего и осеннего нереста не совпадали в разные годы. Так, в 1985 г. весенний массовый нерест мидий начался в конце апреля. В годы с более высокими среднемесячными

температурами в зимний период, массовый нерест начинался раньше на месяц (1987, 1988 и 1990 гг.), полтора (1986г.) или два месяца (1989г.). Отмечена зависимость, связывающая начало массового нереста с температурой воды: весенний начинался при повышении температуры до $7,5^{\circ}\text{C}$ (за исключением 1985 г.), осенний - при снижении температуры примерно до 17°C . Интенсивность весеннего массового нереста определяется уровнем синхронности гаметогенеза в зимне-весенний период. Если температура воды в январе-марте не опускалась ниже 7°C , то наблюдалось "размытое" начало массового нереста, он как-бы продолжал осенне-зимний массовый нерест (1989г.) (рис.2).

Резкие колебания температуры воды в бухте Ласпи летом, вызванные сгонно-нагонными процессами, являются природным стимулятором нереста мидий в необычные сроки (в июне 1988 г. при $9,3^{\circ}\text{C}$ и 1989 г. - $11,8^{\circ}\text{C}$). При стабильно высокой температуре (выше 20°C) нерестовая активность моллюсков минимальна.

Осенний массовый нерест культивируемых мидий обычно начинался после резкого снижения температуры воды, вызванным сгонным процессом, с последующим повышением ее до 17°C .

В периоды максимальной нерестовой активности доля нерестящихся моллюсков определенного размерного класса положительно коррелировала с его долей в размерной структуре выборки, за исключением сеголеток, у которых созревание гонад происходило в другие сроки. Синхронность нереста самок и самцов повышалась в период массового нереста и достигала максимальных значений в одновозрастных поселениях.

Формирование половой структуры и генетическая фиксация пола у мидий культивируемых и из естественных поселений.

Соотношение полов среди мидий илового биотопа (в%): $40,1\phi$ $44,5\sigma$: $1,3\phi$ и $14,1$ - особи с неопределенным полом (НП); у скаловых - $48,7\phi$: $49,8\sigma$: $1,3\phi$ и $3,0$ (НП). Незначительное преобладание доли самцов в обоих поселениях статистически не достоверно (сравнение проводили по критерию χ^2).

Культивируемые мидии становятся половозрелыми в первый год жизни. Средний размер первично-нерестящихся особей достоверно не различался и составил у самок - $24,9$ мм, у самцов - $24,1$ мм. Ежемесячный анализ половой структуры поселений культивируемых мидий возраста от 0,5 до 2,5 года показал равное соотношение полов. Преобладание в некоторые месяцы самок или

самцов, как и преобладание самцов в возрасте 0,5 и 1 год, статистически не достоверно. Гермафродитные особи составила в среднем около 2%.

По срокам созревания половых клеток гермафродитов можно разделить на два типа: 1- одновременный, когда половые клетки созревают синхронно; 2- последовательный - с асинхронным созреванием половых клеток. Соотношение их в поселениях примерно равное.

Пол мидий, по-видимому, зависит от баланса генов, определяющих его, поскольку половые хромосомы не идентифицированы. Половая структура первого поколения гермафродита подтверждает данное предположение: гермафродитные особи составили четвертую часть выборки. Результат случайных процессов, происходящих при оплодотворении в природных условиях, определяет примерно равное соотношение полов в поселениях мидий.

ДИНАМИКА МАСС-РАЗМЕРНЫХ ХАРАКТЕРИСТИК КУЛЬТИВИРУЕМЫХ МИДИЙ В БУХТЕ ЛАСПИ.

Линейный рост культивируемых мидий в бухте Ласпи.

При выведении уравнения роста использованы значения модальных размеров коллекторных мидий в возрастных группах от 0,5 до 3,5 года в разные сезоны 1987 года. Параметры уравнения найдены графическим методом. Получена зависимость:

$$L_t = 87,5 \times \{ 1 - e^{-0,605t} \} \quad (1),$$

где t -годы. По критерию χ^2 ($\chi^2_{st} - 12,6 > \chi^2_{\alpha} - 0,43$; $P - 0,05$, $k - 6$) имеется хорошее совпадение между теоретическими и фактическими значениями средних размеров мидий. Для моделирования процесса роста с сезонными изменениями его скорости в формулу (1) введена температурная поправка, при этом :

$$L_t = 87,5 \times \{ 1 - e^{-1,25 \times 10^{-4} (D-742)} \} \quad (2),$$

где t -месяцы, D - сумма градусодней в течение онтогенеза.

Сроки достижения моллюсками половозрелости ($L - 24,5$ мм) зависят от сезона оседания. Подставляя необходимые значения параметров в формулу (2) показано, что мидии весенней генерации 1987 г. достигли данного размера в ноябре, т.е. за 8 месяцев; осенней - в июне следующего года, т.е. через 10 месяцев, что объясняется интенсивным ростом моллюсков, осевших весной и летом, при относительно высоких значениях температуры и биомассы фитопланктона.

Сроки достижения моллюсками товарного размера - 50 мм также зависят от сезона оседания. Так, мидии весенней и летней генераций 1986 года достигли товарного размера в сентябре и ноябре 1987 г., т.е. за 17 месяцев культивирования. Мидии, осевшие осенью 1986 г., выросли до товарного размера в начале лета 1988 г. (за 19-20 месяцев). Следовательно, наиболее вероятная продолжительность периода культивирования мидий в бухте Ласпи до товарного размера составляет 18 месяцев.

Анализ роста мидий в различные сезоны 1987 года показал, что наиболее интенсивно они росли в июне-июле, что составило от 16 до 28% годового прироста соответственно для 3-х летних особей и сеголеток или в абсолютных значениях: 1,2 и 7,7 мм. Минимальный темп роста мидий приходится на февраль-март - около 4-5% годового прироста или 0,4 и 1,5 мм. Таким образом, полученные нами данные о темпах роста мидий в разные сезоны и годы позволяют более точно прогнозировать величину продукции и конкретные биотехнические мероприятия по повышению эффективности мариховаяств.

Рост массы культивируемых мидий в связи с репродуктивной активностью.

Величина массы мягких тканей культивируемых мидий изменяется в течение года в широких пределах, что связано с увеличением массы гонад в преднерестовый период и потерей массы в период нереста. В 1987 году масса тела коллекторных мидий была максимальной в апреле и сентябре. Минимальное значение сухой массы отмечено в феврале, мае и ноябре-декабре. У мидий старше двухлетнего возраста не было отмечено снижения массы в феврале, что объясняется только частичным нерестом отдельных экземпляров. У сеголеток увеличение массы произошло в декабре. В это время большинство особей данного возраста находилось на поздних стадиях гаметогенеза и на нерестовой стадии. Рост массы тела летом объясняется высокой интенсивностью процессов гаметогенеза и соматического роста наряду с высокими темпами линейного роста, как и у мидий из природных поселений. В весенний период массового нереста сухая масса мягких тканей самцов ниже, чем у самок, а в период осеннего массового нереста наблюдается обратная тенденция. Указанное различие обусловлено более ранним началом нереста самцов весной и высокой интенсив-

ностью процессов сперматогенеза в летний период.

У мидий, проходящих стадию относительного покоя (1-я стадия репродуктивного цикла), сухая масса значительно ниже, чем у особей того же размера, но на других стадиях (рис.3).

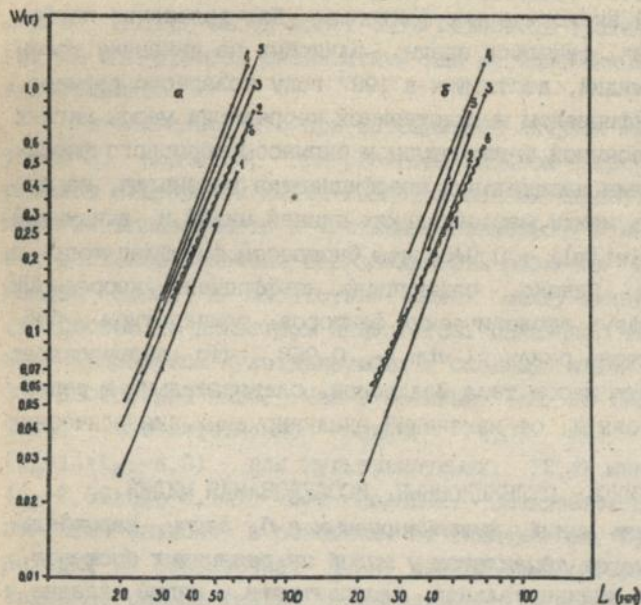


Рис.3. Зависимость сухой массы мягких тканей от длины раковины коллекторных мидий на разных стадиях репродуктивного цикла (1-6 стадии зрелости гонад): а) в весенний, б) в осенний периоды массового нереста за 1987 г.

Несколько выше значения массы мягких тканей у мидий, на стадии начала гаметогенеза. Не выявлено достоверных различий массы у одноразмерных моллюсков, проходящих соответственно 1 и 2 стадии в разные сезоны. Значимые различия отмечены для мидий на поздних стадиях гаметогенеза. Сравнение среднего значения массы мягких тканей одноразмерных мидий, проходящих 1 и 4 стадии в один сезон показывает, что она увеличивается, в основном, за счет генеративного роста. Отмечены значительные колебания массы тканей у одноразмерных моллюсков в состоянии нереста, что связано с частичным или неполным выметом половых продуктов.

Показано, что содержание сухого вещества в сыром изменяется в зависимости от состояния зрелости гонад. Для мидий, проходящих 1-ю стадию, эти величины минимальны и близки к 15%, 3 и 6 стадии - 16%. Максимальное содержание сухого вещества у особей на преднерестовой и нерестовой стадиях: 19 и 18% соответственно.

Зависимость массы мягких тканей мидий от экологических факторов.

Прирост массы моллюсков рассматривается как важный показатель их физиологического состояния, отражающего влияние сезонных изменений экологических факторов. Для выделения наиболее существенных факторов среды, влияющих на динамику массы культивируемых мидий, достигших в 1987 году товарного размера, определены коэффициенты множественной корреляции массы мягких тканей, среднемесячной температуры и биомассы кормового фитопланктона. Величины парциальных коэффициентов указывают, на более тесную связь между массой мягких тканей мидий и динамикой температуры: $r\{wt(m)\} = 0,946$, чем биомассой фитопланктона: $r\{wm(t)\} = 0,630$. Однако, совокупный коэффициент корреляции массы тканей и двух экологических факторов: температуры и биомассы фитопланктона равен $r\{wtm\} = 0,958$, что подтверждает явную зависимость массы тела моллюсков, следовательно и репродуктивного состояния, от изменений анализируемых экологических факторов.

ГЕНЕТИКО - СЕЛЕКЦИОННЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ МИДИЙ.

Плодовитость мидий, культивируемых в б. Ласпи, переменность размеров яйцеклеток у мидий из различных биотопов.

Определение индивидуальной плодовитости у мидий связано с методическими трудностями, вызванными особенностью строения гонад, асинхронностью созревания половых продуктов, растянутостью нереста. В период, предшествующий весеннему массовому нересту в природе, нами определена индивидуальная плодовитость самок культивируемых мидий. Для моллюсков размером от 25,1 до 55,0 мм эти значения соответственно равны: $15 \times 10^4 \pm 0,2 \times 10^4$ и $191 \times 10^4 \pm 0,3 \times 10^4$ яйцеклеток. Связь плодовитости с длиной раковины описывается степенной функцией:

$$E = 15,85 \times L^{2,832 \pm 0,303}; \quad r = 0,904.$$

После многократной стимуляции нереста полного опустошения гонад у мидий не происходит. На гистологических препаратах наблюдались ооциты 1-3 стадий и одиночные ооциты 4 стадии.

Оценить полученные данные возможно при сравнении значений потерь массы в период нереста и массой яйцеклеток, определенной как произведение плодовитости и расчетной массы одной яйцеклетки ($1,7 \times 10^{-7}$ г; диаметр яйцеклеток $75,8 \pm 1,7$ мкм). О потерях массы в нерестовый период можно судить по разнице меж-

ду сухой массой мягких тканей перед нерестом и массой мидий, проходящих стадию посленерестовой перестройки. У самок размером 50 мм потери массы составили 0,1816 г., а сухая масса выметанных яйцеклеток (1.026 млн) - 0,1744 г., т.е. на 0,0072 г. меньше. Потеря массы может быть объяснена тратами в виде энергии на сам процесс размножения или методическими погрешностями эксперимента.

Установлено, что при выращивании личинок мидий в лаборатории и, вероятно, при развитии личинок в природных условиях размеры яйцеклеток мидий является важным параметром, определяющим их выживаемость и успешный метаморфоз. У мидий из различных биотопов отмечена вариабельность размеров яйцеклеток для каждой особи и отсутствие связи между линейными размерами (возрастом) и диаметром яйцеклеток. Показано, что средние размеры яйцеклеток культивируемых и скаловых мидий в весенний сезон достоверно выше, чем в осенний. Так, за 1985 год эти значения соответственно равны: 74,03 мкм и 67,4 мкм ($t_{\phi}-14 > t_{st}-4,3$) - для культивируемых; 72,47 мкм и 64,8 мкм ($t_{\phi}-2,89 > t_{st}-2,14$) - для скаловых. Следовательно, размеры яйцеклеток зависят, в основном, от температуры, при которой происходит их созревание, т. к. низкая температура обуславливает задержку вителлогенеза, определяющего их конечные размеры.

У иловых мидий различного размера, гаметогенез которых протекал при стабильной температуре в разные сезоны, размеры яйцеклеток достоверно не различались: 59,76 мкм ($b^*-4,32$ мкм) и 57,94 мкм ($b^*-4,02$ мкм) соответственно весной и осенью 1985 г.

Отмеченные значимые различия размеров яйцеклеток культивируемых мидий за весенний сезон в разные годы (1985 и 1987; 1989 и 1987), вероятно, связаны также и с различным уровнем обеспеченности пищей. Внутрисезонные различия размеров яйцеклеток у отдельных особей обусловлены как наследуемостью данного признака, так и влиянием факторов среды. Доля наследственной компоненты в изменчивости размеров яйцеклеток составляет в среднем 30%.

Связь оогенеза со стадиями мейоза, хронология процессов делений созревания у мидий.

Параллельное применение гистологической и цитологической методик позволило установить связь оогенеза и мейоза у мидий. Профаза I по продолжительности соответствует оогенезу. Наблю-

даемые на гистологических препаратах гонад самок ооциты 1-й и 2-й стадий, проходят зиготену и пахитену, а хромосомы ооцитов 3-й стадии могут находиться на диплотене или диакинезе профазы мейоза. Свободнолежащие в ацинусах ооциты 4-й стадии - на диакинезе профазы мейоза (незрелые) или метафазе I (зрелые) морфологически не отличаются. При стимуляции нереста происходит вымет диплоидных ооцитов. На стадии метафаза I яйцеклетки находятся в морской воде до момента оплодотворения. У большинства исследованных яиц отмечен постоянный набор бивалентов - 14.

Показано, что продолжительность первого мейотического деления больше, чем второго. Она увеличивается с понижением температуры. Так, при 17°C продолжительность первого деления созревания в 1,5; 12°C - в 1,7; 8,5°C - в 2,8, а при аномальной температуре 21,5°C - в 7,8 раза выше, чем второго. Выделение первого полярного тельца происходило на 15, 22 и 36 минуте при 17, 12 и 8,5°C; второго - через 10, 18 и 26 минут после выделение первого соответственно при тех же температурах. Отмечено сходство относительной продолжительности отдельных стадий второго мейотического деления при оптимальной температуре. Однако, абсолютная продолжительность стадий первого и второго мейотических делений максимальна при 8,5°C и минимальна при 17°C. При изучении мейоза, проходящего при 21,5°C, отмечены часто встречающиеся нарушения в расхождении хромосом в AI и AII, что в последствии привело бы к нарушениям эмбрионального развития и гибели личинок.

Практическое значение имеет определение уровня максимальной встречаемости яйцеклеток на AII, который при оптимальной температуре составил 80%. Индекс синхронности прохождения стадий наиболее высок при низких температурах. Следовательно, при разработке методик по индукции триплоидии у мидий необходимо учитывать температурные условия протекания мейоза.

Рост и выживаемость личинок мидий, полученных при различных типах скрещивания и самооплодотворении.

Получено потомство от трех групповых скрещиваний черноморской мидии с различной окраской раковины и гермафродита, которые содержались в идентичных условиях. Продолжительность онтогенеза от момента оплодотворения до стадии педивелигер - готовой к оседанию личинки, составил 35 суток для потомков родителей с темно-синей раковиной (номер скрещивания II) и от

скрещивания темно - синих мидий с коричневыми (I), 42 суток - для потомков коричневых особей (III) и 23 суток - для потомства гермафродита (IV). В течение первых двух недель наиболее высокий темп роста личинок наблюдали в I и II скрещиваниях и более низкий в IV. На 20-е сутки выращивания средние размеры личинок при всех типах скрещиваний достоверно не отличались. Однако, возросло варьирование размеров, а для потомства гермафродита коэффициент вариации достиг максимального значения: 20%. На гистограмме показано распределение личинок по размерным классам и частота их встречаемости (рис.4).

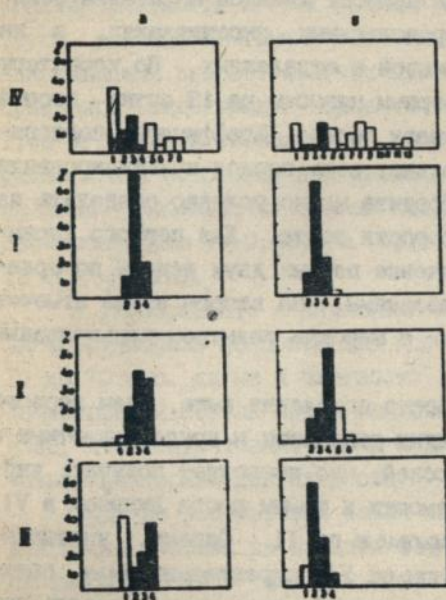


Рис. 4. Гистограмма: распределение размеров личинок мидий от разных типов скрещивания (I - III) и самооплодотворении (IV) на а) 20, б) 23 сутки культивирования.

По оси абсцисс - размерные классы: 1) 126-140; 2) 141-155; 3) 156-170; 4) 171-185; 5) 186-200; 6) 201-215; 7) 216-230; 8) 231-245; 9) 246-260; 10) 261-275; 11) 276-290; 12) 291-305; 13) 306-320 мкм.

По оси ординат - процент встречаемости личинок определенного размерного класса.

В IV опыте наблюдаются три группы размерных классов: присущи отдельным скрещиваниям (1^й класс), общие для всех скрещиваний (2-4 кл.) и характерные для данного опыта (5-8 кл.). По частоте встречаемости указанные группы размерных классов представлены как 1:1:1. Такое расщепление по размерам личинок, возможно, является результатом проявления суммарного действия доминантных генов, контролирующего линейный рост. На 23 сутки абсолютный прирост личинок в IV опыте составил 14.8 мкм/сут.

За весь период выращивания выживаемость личинок была наиболее высокой во II скрещивании (43%), в I и III - соответственно 13 и 11%. Самая низкая выживаемость отмечена у потомства гермафродита - 5,98%.

С целью повышения гомозиготности проведены два индивидуальных скрещивания (V и VI) между особями первого поколения гермафродита (IV) с коричневой раковиной. Одновременно были проведены два неродственных скрещивания: групповое (VII) и индивидуальное (VIII) - родители с коричневой раковиной. Условия их выращивания были идентичны, но отличались от таковых для I-IV скрещиваний повышенной концентрацией корма и оптимальной плотностью личинок. Абсолютный прирост личинок на стадии велигер был минимальным в близкородственных скрещиваниях, а на поздних стадиях превышал таковой в отдаленных. По характеру распределения личинок по размерным классам на 18 сутки второе поколение гермафродита напоминает первое. Коэффициент повторяемости равен 0,634. Следовательно, весь период культивирования личинок-потомства от гермафродита можно условно разделить на два этапа в зависимости от скорости роста. Для первого характерен низкий темп роста в течение первых двух недель по сравнению с неродственными скрещиваниями. На втором этапе отмечен высокий темп роста личинок с широким спектром варьирования размеров.

Выживаемость личинок второго поколения выше, чем первого в два раза. Следовательно, мидии относятся к группе животных с ослабевающей инбредной депрессией, что позволяет получать инбредные линии. Уровень выживаемости и темпы роста личинок в VII скрещивании сопоставимы с таковыми во II. Однако, учитывая, что условия выращивания личинок от VII скрещивания были оптимальны, для массового разведения мидий можно рекомендовать отбор родителей с темно-синей раковиной и проведение групповых скрещиваний. Быстрорастущих личинок можно получать от гермафродита в результате самооплодотворения. Выведение инбредных линий является промежуточным этапом в селекционной работе с мидиями с целью получения гетерозисных потомков.

Культивирование личинок мидий в лабораторных условиях.

Опыт по определению зависимости суточного прироста и выживаемости личинок мидий на стадии велигер от концентрации

корма, его состава и плотности посадки проводили при 18° С. Концентрация корма была задана на 4-х уровнях: 5, 10, 20 и 40 тыс. кл/мл и плотность личинок 10, 20, 30 и 40 тыс. лич/л. Испытывались три вида водорослей: *Monochrysis lutheri*, *Phaeodactylum tricornutum* и *Isochrysis galbana* в соотношении клеток 1:1:1.

В результате математической обработки данных показано, что значимыми факторами для роста являются плотность личинок и суммарная концентрация корма. Значимый фактор, влияющий на выживаемость, - плотность посадки личинок. Среднесуточный прирост личинок мидий достоверно отличался в заданных четырех уровнях плотности и трех уровнях концентрации корма (отсутствуют значимые отличия при концентрации 5 и 10 тыс. кл/мл). Максимальный прирост получен при плотности 10 тыс. лич/л и суммарной концентрации корма 40 тыс. кл/мл, что соответствует 1,68 мг/л сырой биомассы при составе корма *M. lutheri* и *I. galbana* или 5,10 мг/л при смеси водорослей *P. tricornutum* и *I. galbana*. Наблюдается прямая зависимость прироста личинок от биомассы корма ($r=0,658$) и обратная зависимость от их плотности ($r=-0,793$).

В эксперименте с личинками на стадиях великонха и педивелигер суммарная концентрация корма была задана в диапазоне от 10 до 70 тыс. кл/мл и плотность личинок от 5 до 30 тыс. лич/л. Качественный состав корма аналогичен предыдущему опыту. Показано, что концентрация корма и плотность личинок являются значимыми факторами для их роста.

Судя по результатам наших опытов, оптимальными условиями для роста личинок на поздних стадиях развития можно считать плотность 5 тыс. лич/л и концентрацию корма 50 тыс. кл/мл. Состав корма по результатам опытов не сказывает значимого влияния на рост личинок, однако, наблюдается тенденция увеличения среднесуточного прироста при использовании корма из трех видов водорослей.

В ы в о д ы.

В результате изучения репродуктивной стратегии мидий установлено, что:

1. Продолжительность отдельных стадий гаметогенеза и сроки нереста мидий из различных биотопов совпадают при оптимальной для нереста температуре и интенсивном развитии фитоп-

ланктона. Синхронность нереста самок и самцов повышается в период пика нереста и достигает максимальных значений в поселениях с наиболее однородной размерно-возрастной структурой.

2. Кроме двух периодов массового нереста: весеннего и осеннего, характерных для мидий из различных биотопов, у скаловых и культивируемых моллюсков отмечены всплески нереста летом - при резком изменении температуры воды вследствие сгонных явлений и зимой - при оптимальной для нереста температуре.

3. Величина сухой массы мягких тканей культивируемых мидий как функция репродуктивной активности, отражающая влияние экологических факторов, максимальна в преднерестовый период и в начале массового нереста: в январе, апреле, сентябре-октябре. Рост массы тела в летний период, как и у мидий из естественных поселений, - следствие высокой интенсивности процессов гаметогенеза и соматического роста.

4. Масса одноразмерных мидий, проходящих соответственно 1 и 2 стадии гаметогенеза в разные сезоны, отличается незначительно; на поздних стадиях - достоверно выше в осенний период. Различия сухой массы мягких тканей у равнополых одноразмерных моллюсков в весенний и осенний нерестовые периоды связаны с более ранним началом нереста самцов весной и высокой интенсивностью сперматогенеза летом. Содержание сухого вещества в сыром зависит от состояния зрелости гонад: оно максимально для преднерестовой стадии (19%), минимально - для стадии относительного покоя (15%).

5. Сроки достижения мидиями половозрелости и товарного размера зависят от темпов роста на начальных этапах онтогенеза, которые выше у мидий весенней генерации.

6. В результате анализа половой структуры природных поселений мидий и первого поколения гермафродита показано, что пол моллюсков генетически определен. Соотношение самок и самцов в поселениях примерно одинаково. Отмечены гермафродитные особи двух типов: с асинхронным и синхронным созреванием половых клеток. Численность гермафродитов среди мидий скалового и илового биотопов составляет 1,3% и до 2% - среди коллекторных. Получено потомство от гермафродита, четвертая часть которых - двуполые особи.

7. Установлено, что вымет зрелых яйцеклеток происходит на стадии метафаза I. Мейоз заканчивается после оплодотворения.

Определена продолжительность процесса оплодотворения и стадий делений созревания при различных значениях температуры воды. Скорость и синхронность прохождения мейоза и оплодотворения отрицательно связаны с температурой воды.

8. Межсезонные различия средних размеров яйцеклеток мидий из аналогичных биотопов определяются, в основном, влиянием факторов среды в период их созревания; внутрисезонная вариабельность - генотипическими особенностями особей.

При изучении возможностей селекционной работы с мидиями показано, что:

9. Оптимальными условиями выращивания личинок на стадии велигер (при температуре 17-18°C) являются: плотность 10 тыс. лич/л и концентрация корма 40 тыс.кл/мл (биомасса: 3,58 мг/л); на стадиях великонха и педивелигер - плотность 5 тыс. лич/л и концентрация водорослей 50 тыс.кл/мл (биомасса: 6,40 мг/л) при составе корма: *M. lutheri*, *I. galbana*, *P. tricornutum* в соотношении клеток 1:1:1.

10. При идентичных условиях выращивания среднесуточный прирост и выживаемость личинок мидий на всех стадиях развития зависят от генотипических признаков родителей. Наиболее высокие показатели в групповых скрещиваниях от родителей с темно-синей раковинной. Период выращивания личинок, полученных при самооплодотворении и близкородственных скрещиваниях, характеризуется низким темпом роста на стадии велигер и высоким - на поздних стадиях при широком варьировании размеров.

11. Возможно рекомендовать следующие генетико - селекционные подходы при культивировании мидий:

- получение мейотических триплоидов методом блокировки второго мейотического деления в условиях низких значений оптимальной для нереста температуры;

- выведение чистых линий в результате самооплодотворения или близкородственных скрещиваний с последующим получением гетерозисных потомков.

РАБОТЫ, ОПУБЛИКОВАННЫЕ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ.

1. Пиркова А.В. Динамика созревания гонад и плодовитость самок *Mytilus galloprovincialis* Lam. в б. Ласпи // Тез. докл. IV Всесоюз. конф. по пром. беспозвоночным. Севастополь, апр. 1986. - М., 1986. - Ч II. - С. 275-276.

2. Пиркова А.В., Булатов К.В., Звездина Т.Ф., Ревков В.К.

Экспериментальное разведение личинок черноморской мидии // Тез. докл. I Всесоюз. совещ. по пробл. зоокультуры.- М., 1986.- Ч. III. - С. 58-59.

3. Иванов В.Н., Пиркова А.В. Особенности мейова и возможности получения полиплоидов у *Mytilus galloprovincialis* Lam. // Тез. докл. VIII Всесоюз. совещ. по изучению моллюсков.- Л., 1987.- С. 326-327.

4. Каванкова И.И., Пиркова А.В. Особенности распределения личинок мидий в планктоне б. Ласпи. // Биология и культивирование моллюсков.- М., 1987.- С. 93-98.

5. Иванов В.Н., Сеничева М.И., Холодов В.И., Пиркова А.В., Каванкова И.И. Результаты исследований на экспериментальном мидийном хозяйстве // Тез. докл. III Всесоюз. конф. по морской биологии. Севастополь, 1988.- К., 1988 - Ч. II. - С. 245-246.

6. Пиркова А.В. Динамика массо - размерных характеристик культивируемых мидий в б. Ласпи // Там же. - С. 257-258.

7. Иванов В.Н., Холодов В.И., Пиркова А.В., Сеничева М.И. Итоги научных исследований на экспериментальном хозяйстве по выращиванию мидий // Тез. докл. Всесоюз. совещ.: "Сырьевые ресурсы и биол. основы рационального использования пром. беспос". - Владивосток, 1988. - С. 94-95.

8. Пиркова А.В. Цитологические исследования процесса размножения мидий *Mytilus galloprovincialis* Lam. // Тез. докл. Междунар. симпозиума по соврем. пробл. мариккультуры в соц. странах. - Большой Утриш: НЭЖМ ВНИРО, Анапа, 1989.- М., 1989.- С. 194-196.

9. Морозова А.Л., Иванов В.Н., Холодов В.И., Пиркова А.В., Сеничева М.И., Шалыпин В.К., Каванкова И.И. Опыт выращивания мидий в условиях экспериментального хозяйства у берегов Крыма // Там же. - С. 143-145.

10. Ivanov V.N., Stolbova N.G., Pirkova A.V. Cycles de la Reproduction on la Structure genetique des Espèces cultivoées *Mytilus galloprovincialis* et *Gracilaria verrucosa* // The Symposium of the ecology and management aspecte of extensive mariculture. Abstracts of scientific popers and posters. -Nantes (France), 1989. - P.29.

11. Каванкова И.И., Пиркова А.В., Сеничева М.И., Шалыпин В.К. Рост и размножение мидий в условиях экспериментального марихозяйства // Тез. докл. Всесоюз. конф.: "Научно-технические

проблемы марикультуры в стране". - Владивосток, 1989. - С.159-160

12. Иванов В.Н., Холодов В.И., Сеничева М.И., Пиркова А.В., Булатов К.В. Биология культивируемых мидий. - К.: Наук.думка, 1989. - 100 с.

13. Pirkova A.V. Dynamics of reproductive cycles, size and mass correlations of cultured mussels (*Mytilus galloprovincialis* Lam.) // Hydrores. - Trieste, 1990. - 7, N 8. - P. 20-26.

14. Ivanov V.N., Kholodov V.I., Bulatov K.V., Kazankova I.I., Pirkova A.V. Regularities in mussel settlement formation on artificial substrates // Hydrores. - Trieste, 1990. - 7, N 8. - P. 26-31.

15. Pirkova A.V., Ivanov V.N., Stolbova N.G. The growth and survival of mussel larvae *Mytilus galloprovincialis* Lam. obtained in the crossings // Abstracts. From discovery to commercialization: "World Aquaculture-93" (Torremolinos, Spain, may, 1993) - Oostende, Belgium, 1993. - P. 76.

16. Pirkova A.V., Ivanov V.N., Stolbova N.G. Employment of different crossing of *Mytilus galloprovincialis* Lam. for fastgrowing larvae's selection // Resumes IX eme Congres National et Symposium international: "Malacologie et environnement" (La Rochelle, 7-10 Juil, 1993). - La Rochelle, 1993. - P. 43.

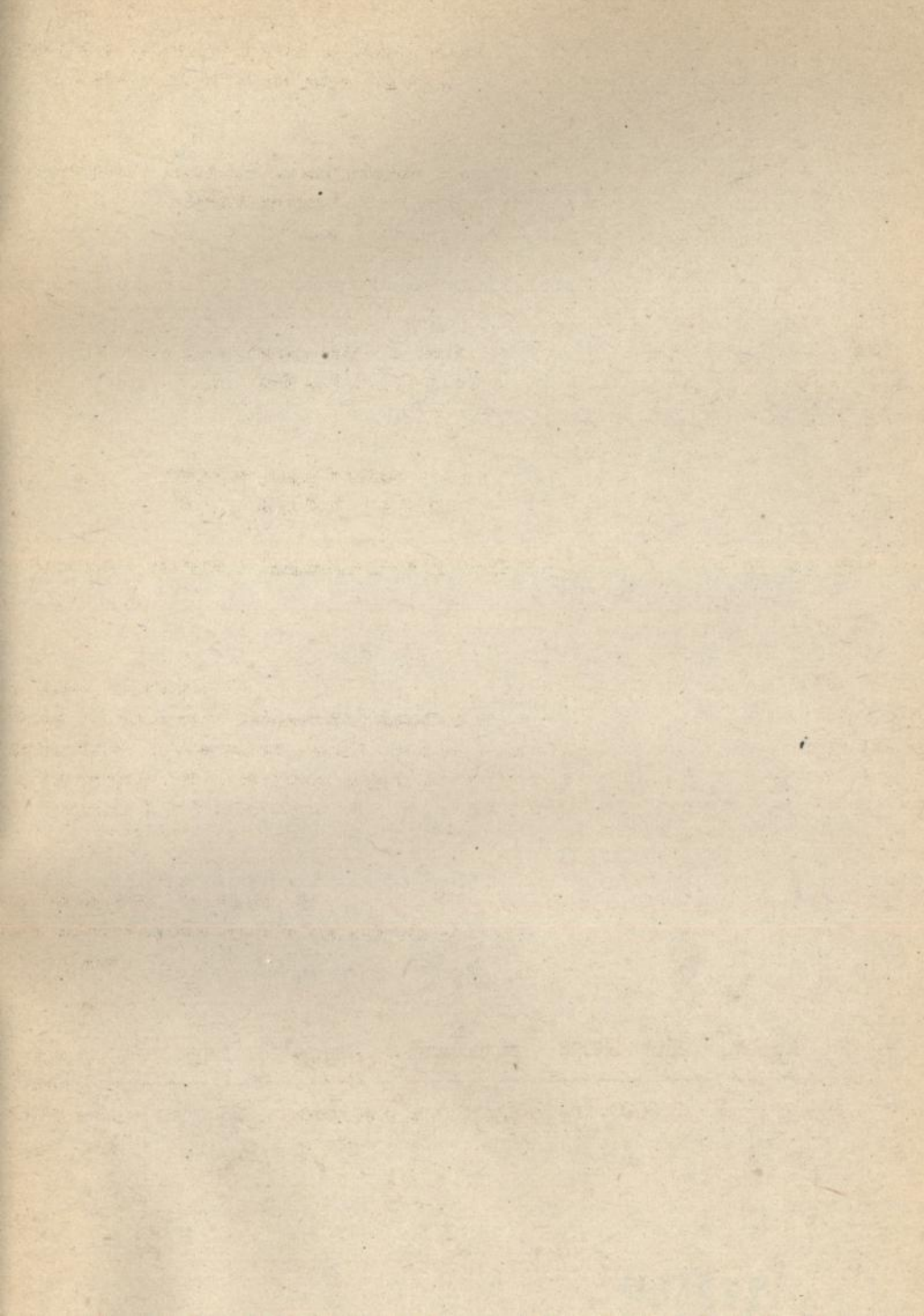
17. Kholodov V.I., Pirkova A.V., Kazankova I.I. Amelioration de technique d'elevage de moule et huitre par la methode des experimentations factorielles // Resumes IX eme Congres National et Symposium international: "Malacologie et environnement" (La Rochelle, 7-10 Juil, 1993). - La Rochelle, 1993. - P.34.

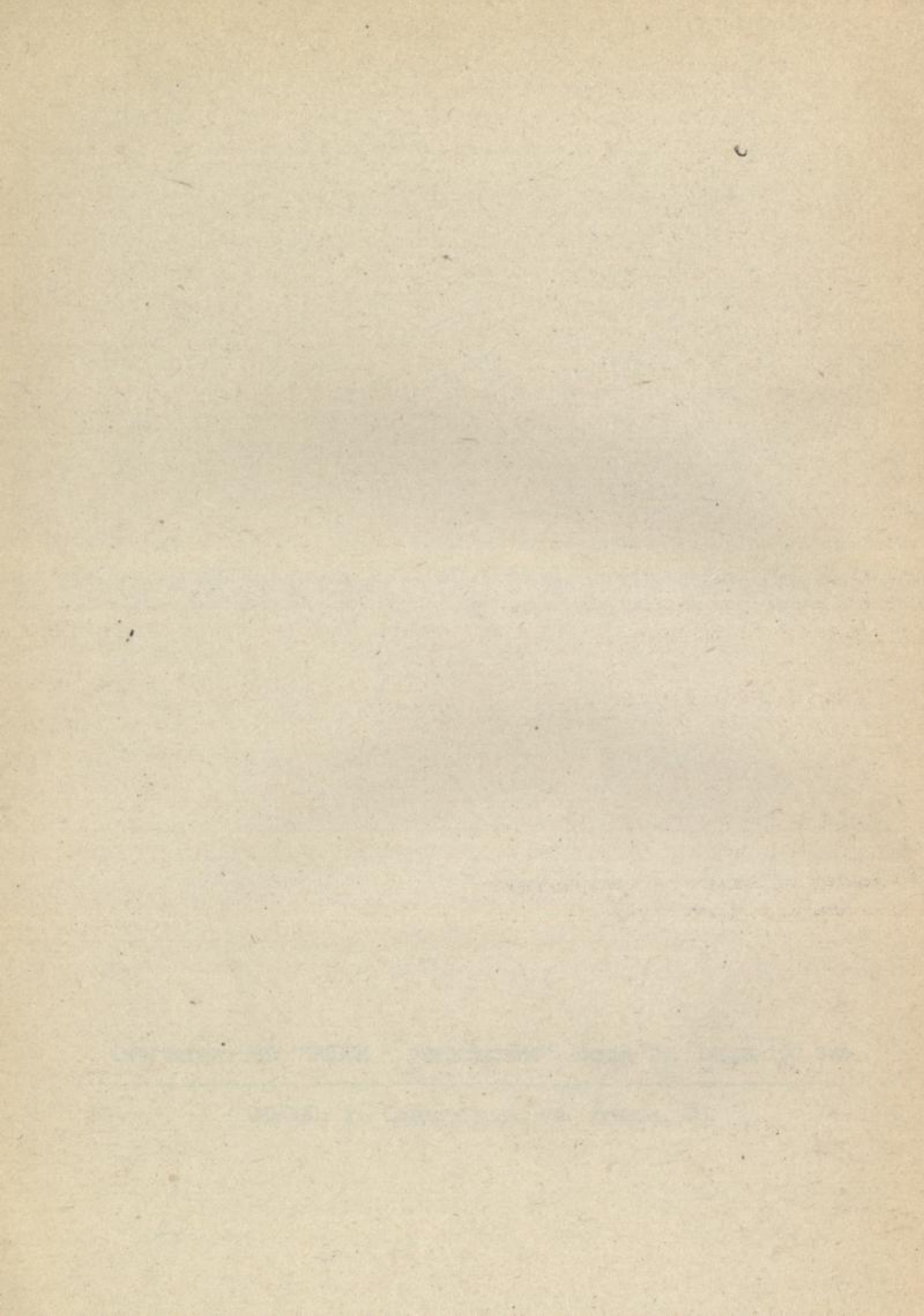
18. Пиркова А.В. Размножение мидий *Mytilus galloprovincialis* Lam. в связи с проблемами их культивирования // Тез. докл. I Украинского съезда гидроэкологов. - Киев, ноябрь 1993.

19. Иванов В.Н. Пиркова А.В., Шаляпин В.К. Определение сезонной скорости линейного роста культивируемых мидий в б. Ласпи по уравнению Форда-Уолфорда // Там же.

Отпечатано ИТУ "ЖОСИ - гидрофизика". Заказ 16. Тираж 100 экз.

335000, г. Севастополь, ул. Ленина, 28.





456938

456938

AB 30.240

AB 30.240