

Научная статья

УДК 639.41.045

DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-427-442

EDN: YNVMXM



**РОЛЬ ВНЕШНИХ ФАКТОРОВ ПРИ КУЛЬТИВИРОВАНИИ
ТИХООКЕАНСКОЙ УСТРИЦЫ *CRASSOSTREA GIGAS*
В ПИТОМНИКЕ ПРИМОРЬЯ. 1. ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ
НА СКОРОСТЬ РАЗВИТИЯ, РОСТ И ВЫЖИВАЕМОСТЬ ЭМБРИОНОВ
И ЛИЧИНОК**

М.В. Калинина, А.В. Табельская, И.Ю. Сухин*

Тихоокеанский филиал ВНИРО (ТИНРО),
690091, г. Владивосток, пер. Шевченко, 4

Аннотация. Исследовано влияние температуры на скорость развития, рост и выживаемость эмбрионов и личинок тихоокеанской устрицы *Crassostrea gigas* при выращивании в контролируемых условиях в южном Приморье (зал. Петра Великого, Японское море). Экспериментальные работы проводились в обособленном структурном подразделении марикультуры ТИНРО на о. Попова в июле–августе 2019 г. Материалом для исследований послужили эмбрионы и личинки устрицы, полученные от производителей, отобранных из природных поселений, в результате искусственного нереста. Их выращивали в двух температурных диапазонах — 21–22 °С (средние естественные значения для личинок в побережье Приморья/контроль) и 24–25 °С. Показано, что повышенная температура оказывает положительное влияние на скорость развития эмбрионов и рост личинок: эмбриогенез завершается раньше на 2 ч, переход на стадию D-велигера — на 8 ч, на стадию великонхи — на 1 сут, на стадию педивелигера — на 4 сут раньше, чем при 21–22 °С. Наибольшие различия между величинами среднесуточного прироста в указанных интервалах температур отмечены на стадиях велигера (6,4 и 4,2 мкм · сут⁻¹) и великонхи (14,3 и 10,9 мкм · сут⁻¹), на стадии педивелигера различия нивелируются. Наибольший среднесуточный прирост отмечен на этапе экзотрофного питания (на стадии великонхи) в обоих вариантах опыта. Повышение температуры воды на 3–4 °С приводит к увеличению смертности в 1,3 и 1,4 раза на этапах от яйца до D-велигера и от D-велигера до педивелигера. Снижение выживаемости наблюдается на фоне интенсификации метаболических процессов и ухудшения качества воды в выростных емкостях. Наибольшая разница между величинами среднесуточного прироста и выживаемости в разных температурных диапазонах отмечается на стадиях велигера и великонхи (наиболее продолжительных). Установлено, что температура 24–25 °С находится в пределах ее оптимального диапазона (биокинетической зоны) для тихоокеанской устрицы на эмбриональном и личиночном этапах развития. Рекомендуется применение этого температурного диапазона при заводском способе культивирования личинок на предприятиях Приморья после подбора оптимальных параметров выращивания.

* Калинина Марианна Витальевна, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, marianna.kalinina@tinro.ru, ORCID 0009-0002-8134-1749; Табельская Анна Сергеевна, аспирант, anna-tabelskaya@yandex.ru, ORCID 0009-0007-2438-6621; Сухин Игорь Юрьевич, кандидат биологических наук, начальник отдела, igor.sukhin@tinro.ru, ORCID 0000-0002-2930-1718.

© Калинина М.В., Табельская А.В., Сухин И.Ю., 2023

Ключевые слова: тихоокеанская устрица *Crassostrea gigas*, заводское выращивание, эмбрионы, личинки, стадии развития, скорость роста, выживаемость, температура, южное Приморье

Для цитирования: Калинина М.В., Табельская А.В., Сухин И.Ю. Роль внешних факторов при культивировании тихоокеанской устрицы *Crassostrea gigas* в питомнике Приморья. 1. Влияние температуры на скорость развития, рост и выживаемость эмбрионов и личинок // Изв. ТИНРО. — 2023. — Т. 203, вып. 2. — С. 427–442. DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-427-442. EDN: YNVMXM.

Original article

Role of external factors for cultivation of pacific oyster *Crassostrea gigas* at a hatchery in Primorye. 1. The influence of temperature on development, growth and survival of embryos and larvae

Marianna V. Kalinina*, Anna S. Tabelskaya**, Igor Yu. Sukhin***

**** Pacific branch of VNIRO (TINRO), 4, Shevchenko Alley, Vladivostok, 690091, Russia

* Ph.D., leading researcher, marianna.kalinina@tinro.ru, ORCID 0009-0002-8134-1749

** postgraduate student, anna-tabelskaya@yandex.ru, ORCID 0009-0007-2438-6621

*** Ph.D., head of department, igor.sukhin@tinro.ru, ORCID 0000-0002-2930-1718

Abstract. The influence of temperature on development, growth and survival of pacific oyster *Crassostrea gigas* embryos and larvae is investigated in controlled conditions at a hatchery located in Peter the Great Bay (Japan Sea) — the TINRO subdivision for mariculture on Popov Island in July–August, 2019. The oyster embryos and larvae obtained from natural producers in the process of artificial spawning were grown under temperature of 21–22 °C (close to natural conditions in the coastal waters of Primorye) and 24–25 °C. The higher temperature had a positive effect on development and growth rate of embryos and larvae. Under the temperature of 24–25 °C, the embryogenesis was completed earlier by 2 hours, the transition to the D-veliger stage — by 8 hours, the stage of veliconch was reached in 1 day earlier, the stage of pediveliger — in 4 days earlier than under the temperature of 21–22 °C. The daily size increments were larger under the higher temperature, with the most significant differences at the stages of veliger (6.4 vs 4.2 $\mu\text{m day}^{-1}$) and veliconch (14.3 vs 10.9 $\mu\text{m day}^{-1}$), with no difference at the stage of pediveliger. The greatest average daily increment was reached with exotrophic nutrition (at the veliconch stage) in both cases. The larval mortality was higher under the higher temperature in 1.3 times at the stages from fertilized egg to D-veliger and in 1.4 times at the stages from D-veliger to pediveliger because of intensification of metabolic processes and the water pollution in the tanks for growing, with the largest difference at the stages of veliger and veliconch, as well, as the longest ones. There is concluded that the temperature of 24–25 °C lays within the range of optimal conditions for embryonic and larval development of pacific oyster (within the biokinetic zone) and this temperature is recommended for cultivation of this species in Primorye hatcheries, with selection of optimal parameters for the rearing.

Keywords: pacific oyster *Crassostrea gigas*, hatchery, embryo, larva, development stage, growth rate, survival, temperature for cultivation, southern Primorye

For citation: Kalinina M.V., Tabelskaya A.S., Sukhin I.Yu. Role of external factors for cultivation of pacific oyster *Crassostrea gigas* at hatchery in Primorye. 1. The influence of temperature on development, growth and survival of embryos and larvae, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2023, vol. 203, no. 2, pp. 427–442. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-427-442. EDN: YNVMXM.

Введение

Прибрежье южного Приморья является местом естественного обитания тихоокеанской устрицы *Crassostrea gigas* — традиционного объекта марикультуры во многих странах [Викторовская и др., 2017; FAO, 2019*]. Однако особенности естественного

* Food and Agriculture Organization of the United Nations. FAO Yearbook. Fishery and Aquaculture Statistics 2017/FAO annuaire. Food & Agriculture Org., 2019. https://books.google.com/books/about/FAO_Yearbook_Fishery_and_Aquaculture_Sta.html?hl=&id=WC2rDwAAQBAJ.

воспроизводства не позволяют удовлетворить потребности марикультуры за счет сбора спата в природе, в силу чего потребовалось применение заводских технологий культивирования этого вида. Культивирование морских двустворчатых моллюсков в контролируемых (заводских) условиях позволяет регулировать процессы их воспроизводства путем подбора оптимальных параметров (факторов среды).

Начиная с 2019 г. на базе подразделения марикультуры ТИНРО проводились исследования по разработке адаптированной к местным условиям биотехнологии получения личинок и молоди устрицы заводским способом. Размеры и состояние личинок морских беспозвоночных в период планктонного развития в дальнейшем в значительной степени обуславливают темпы роста и выживаемость раннего спата и молоди [Pechenik et al., 1998; Phillips, 2002]. В ходе разработки актуальных для Приморья нормативов культивирования личинок тихоокеанской устрицы нами проведены экспериментальные работы по оценке воздействия разных факторов на их рост и развитие [Калинина, Табельская, 2021; Табельская, Калинина, 2021; Калинина, 2022].

Из множества показателей, влияющих на рост и выживаемость личинок двустворчатых моллюсков при искусственном выращивании, основными являются температура, соленость, пища, а также плотность посадки личинок [Loosanoff, Davis, 1963; Bayne, 1983; Robert et al., 1988; Пиркова и др., 2020; и др.]. В контролируемых условиях личинки тихоокеанской устрицы проявляют широкую толерантность к температуре, величина которой может выходить за пределы условий обитания данного вида в естественной среде [Helm et al., 2004]. Для различных районов в литературе приводятся разные диапазоны допустимых температур для развития личинок устрицы. Одни исследователи считают благоприятными температуры от 15 до 30 °C [Carlson, 1982; His et al., 1989] и от 17 до 32 °C [Rico-Villa et al., 2008, 2009], другие допускают меньший разброс — от 13 до 25 °C [Abdel-Hamid et al., 1992]. По данным В.А. Ракова [1987] для нормального развития личинок *C. gigas* в водах Приморья благоприятна температура 17–24 °C. При этом все исследователи отмечают положительное влияние повышения температуры на рост и развитие личинок за счет увеличения скорости метаболизма и потребления микроводорослей [Helm, Millican, 1977; Hrs-Brenco, 1981; His et al., 1989; Flores-Vergara et al., 2004; O'Connor et al., 2007; Rico-Villa et al., 2009]. Напротив, понижение температуры тормозит эти процессы и приводит к снижению скорости роста личинок [Abdel-Hamid et al., 1992; Manoj, Appukuttan, 2003]. Оптимальные значения температуры, при которых наблюдается максимальная скорость роста личинок при высокой выживаемости, по данным разных исследователей тоже различаются. В качестве оптимальных приводятся значения 25 °C [Abdel-Hamid et al., 1992], 27–28 °C [Helm, Millican, 1977], 30 °C [His et al., 1989], 27 и 32 °C [Rico-Villa et al., 2009]. Различия объясняются как продолжительностью экспериментов, затрагивающих разные стадии развития личинок: от 7–10 (от D-велигера до ранней великонхи) до 30 сут (от D-велигера до метаморфоза), — так и различиями в методологии и системах выращивания личинок (проточной и замкнутой), что затрудняет сравнение результатов.

Для подбора оптимальных параметров культивирования устрицы заводским способом в конкретном устричном хозяйстве необходимо учитывать особенности технологического процесса, а также местную специфику, связанную с условиями региона.

Цель данного исследования — определить диапазон значений температуры воды, оптимальных для роста и выживаемости личинок тихоокеанской устрицы при выращивании в контролируемых условиях в южном Приморье. Настоящая работа — первая публикация, посвященная влиянию внешних факторов на рост и выживаемость личинок устрицы при выращивании заводским способом в условиях Приморья.

Материалы и методы

Работа выполнена в июле-августе 2019 г. в обособленном подразделении марикультуры ТИНРО на о. Попова (зал. Петра Великого, Японское море) на эмбрионах и

личинках устрицы, полученных в результате искусственного нереста производителей, добытых из естественных поселений, с помощью метода температурной стимуляции [Материалы к техническому руководству..., 2019; Калинина, Табельская, 2022].

Для проведения экспериментов использовали непроточные емкости из прозрачного пластика с круглым дном (рабочий объем 150–180 л). Эмбрионов и личинок содержали в морской воде (соленость — 32–34 ‰, pH — 7,5–7,9), поступающей из морского водозабора, прошедшей через ступенчатую систему очистки (различные фильтры) и обработку ультрафиолетом. Воду аэрировали с помощью системы погружных диффузных аэраторов, освещенность и продолжительность светового периода регулировали с помощью светодиодных ламп. Регуляция температуры воды в экспериментальных емкостях осуществлялась с помощью нагревателей-охладителей. Для кормления личинок использовали микроводоросли *Isochrysis galbana* (Parke, 1949), *Chaetoceros muelleri* (Lemmermann, 1898) и *Phaeodactylum tricornutum* (Bohlin, 1897), которые выращивались специалистами центра марикультуры ТИНРО.

После нереста оплодотворенные яйца разделили на две партии и поместили в емкости с водой при начальной плотности около 50 тыс. экз./л. Одну партию эмбрионов и личинок содержали при температуре 21–22 °С, другую — при 24–25 °С. Выращивание эмбрионов и личинок в разных температурных диапазонах осуществлялось в двух повторностях. Для контроля был выбран диапазон 21–22 °С как соответствующий естественным значениям температуры в местах обитания личинок в прибрежье Приморья. Плотность содержания регулировали путем добавления воды и/или пересадкой личинок в другие емкости. Смену воды и чистку дна проводили ежедневно, начиная с третьих суток содержания. Кормление личинок осуществляли путем дробного внесения суточного объема микроводорослей (3–4 раза в сутки). Оптимальное количество и кратность задаваемого корма рассчитывали с учетом скорости его выедания, наполнения желудков, пищевой активности и поведения личинок [Gerdes, 1983; Rico-Villa et al., 2006]. Основные параметры содержания личинок представлены в табл. 1.

Таблица 1

Плотность посадки и суточный рацион для личинок на разных стадиях развития

Table 1

Distribution density and daily ration for oyster larvae at different stages of development

Стадия развития	Плотность посадки, тыс. экз./л	Суточная доза кормления, тыс. кл./мл	Соотношение микроводорослей <i>Is. galbana</i> : <i>Ch. muelleri</i> : <i>Ph. tricornutum</i>
D-велигер	30–40	2–3	1 : 0 : 0
Велигер	20–30	5–10	2 : 1 : 0
Ранняя великонха	20–30	10–15	2 : 1 : 0
Великонха	10–15	20–80	2 : 1 : 1
Поздняя великонха	5–10	100–150	1 : 1 : 1
Педивелигер	3–5	150	1 : 1 : 2

Контроль развития и роста эмбрионов и личинок проводили с помощью микроскопов Микромед МС–4–ZOOM LED (увеличение 7,5–50,0 крат) и МИКРОМЕД–2 (увеличение 40–1000 крат) с цифровой камерой TourCam. Размеры эмбрионов и личинок определяли по наибольшему диаметру и/или длине (наибольшему расстоянию между передним и задним краями раковины, параллельно замковому ряду). Подсчет их количества для определения плотности посадки проводился ежедневно во всех емкостях в камере Богорова по стандартной методике. Выживаемость оценивали для каждой емкости, рассчитывая количество личинок по их плотности на объем данной емкости. Расчет выживаемости эмбриональных и личиночных стадий до D-велигера проводился от яйца, для более поздних стадий — от D-велигера. Размеры эмбрионов и личинок оценивали под микроскопом с помощью окуляр-микрометра (выборка 30–50 экз.). Стадии развития

определяли по общепринятым морфологическим признакам [Малахов, Медведева, 1985, 1991; Куликова, Колотухина, 1989; Christo et al., 2010]. Переход на каждую последующую стадию оценивали по доле личинок ($> 50\%$), находящихся на данной стадии развития.

Статистическую обработку данных проводили с помощью программ MS Excel и Statistica 8.0. Средние значения показателей сравнивались между собой для определения достоверности различий (или ее отсутствия) по критерию Стьюдента (уровень значимости 0,95).

Результаты и их обсуждение

Наблюдения за развитием эмбрионов и личинок показали, что переход на каждую следующую стадию при температуре 24–25 °C происходил быстрее, чем при 20–21 °C (табл. 2).

Таблица 2
Продолжительность эмбриональных и личиночных стадий тихоокеанской устрицы, выращиваемой в разных температурных диапазонах

Table 2
Duration of embryonic and larval stages of pacific oyster development under certain temperature of growing

Стадия развития	Время с момента оплодотворения, ч (сут)		Длина (min–max), мкм
	24–25 °C	21–22 °C	
Дробление	0,8–2,0	1–3	50–60
Бластула	3,0–3,5	4–5	55–60
Стерробластула	5	7	50–60
Конхостома	13	16	60–70
Ранний велигер	15	20	69–80
D-велигер	20	28	75–90
Поздний велигер	(5–6)	(6–7)	80–100
Ранняя великонха	(7–8)	(8–9)	84–110
Великонха	(9–10)	(10–11)	100–120
Поздняя великонха	(18–19)	(22–23)	230–280
Педивелигер	(23–24)	(27–28)	250–350

Яйца тихоокеанской устрицы относятся к изолецитальному типу: желток в них равномерно распределен по всему объему клетки, снаружи они окружены желточной (вителлиновой) и студенистой оболочками (рис. 1, А). Средний размер выметанных яйцеклеток составил $53,0 \pm 0,6$ мкм (пределы: 47–55 мкм). При оплодотворении спермии активно проникают сквозь студенистую оболочку яйца к желточной (рис. 1, Б). Появление полярного тельца является первым признаком успешного оплодотворения (рис. 1, В). Время выделения первого и второго полярных телец зависит от температуры. По данным В.В. Малахова и Л.А. Медведевой [1985] при температуре воды 22 °C первое полярное тельце выделяется через 12–15 мин после оплодотворения, второе — через 10–12 мин после первого, а первое деление дробления происходит через 1 ч. По данным других авторов выделение первого и второго полярных телец при 20–21 °C происходит через 50 и 70 мин, а при 27 °C — через 30 и 60 мин [Choi, 2008; Shellfish culture..., 2008*]. В нашем случае при 21 °C появление полярных телец было отмечено через 40 и 60–70 мин с момента оплодотворения.

Тихоокеанской устрице свойственен спиральный тип дробления, характеризующийся формированием полярных лопастей — выростов обедненной желтком цитоплазмы — в первых трех делениях (рис. 2, А, Б). В результате четырех последовательных делений дробления образуется стадия 16 бластомеров (рис. 2, В–Е). В зависимости от

* Shellfish culture: The project for capacity building for shellfish farming in Tunisia. South sea mariculture research center, NFDI, 2008. 162 p.

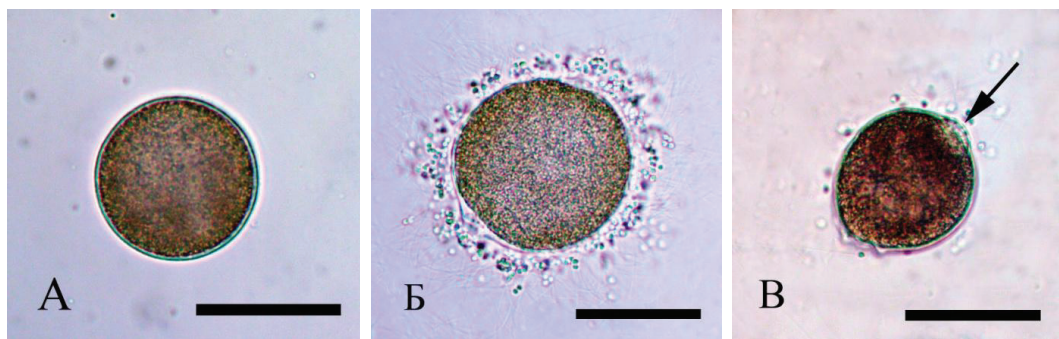


Рис. 1. Яйцеклетка тихоокеанской устрицы: **А** — неоплодотворенная яйцеклетка; **Б** — яйцеклетка в окружении сперматозоидов; **В** — оплодотворенная яйцеклетка, формирование первого полярного тельца (показано *стрелкой*). Масштабный отрезок 50 мкм

Fig. 1. Pacific oyster egg: **A** — unfertilized egg; **Б** — egg surrounded by sperm; **В** — fertilized egg, the first polar body formed (shown by *arrow*). Scale segment 50 μ m

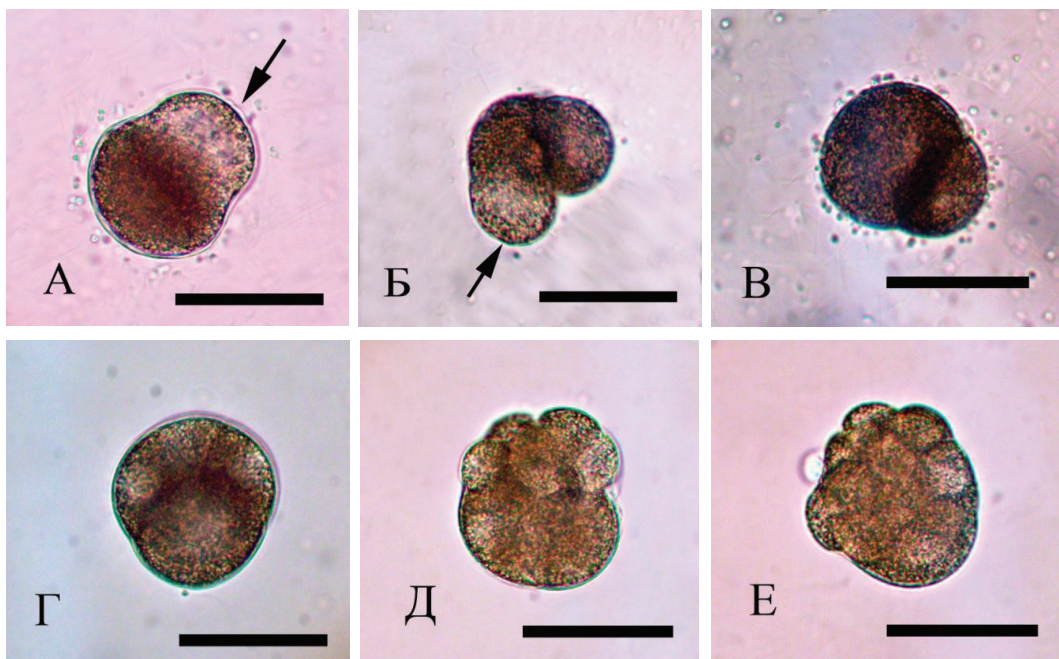


Рис. 2. Эмбриональное развитие тихоокеанской устрицы: **А** — формирование первой полярной лопасти; **Б** — первое деление дробления (первая полярная лопасть показана *стрелкой*); **В** — стадия 2 бластомеров; **Г** — стадия 4 бластомеров; **Д** — стадия 8 бластомеров; **Е** — стадия 16 бластомеров. Масштабный отрезок 50 мкм

Fig. 2. Embryonic development of pacific oyster: **A** — first polar blade formed; **Б** — first division of crushing (the first polar blade shown by *arrow*); **В** — 2-cell stage; **Г** — 4-cell stage; **Д** — 8-cell stage; **Е** — 16-cell stage. Scale segment 50 μ m

температуры, первое деление дробления происходит через 30–70 мин после оплодотворения, а образование эмбриона на стадии 16 бластомеров — через 1,5–4,0 ч. В нашем эксперименте эмбрион на стадии 16 бластомеров появился через 2 и 3 ч с момента оплодотворения при температуре соответственно 24–25 и 20–21 °С.

В результате следующих делений образуется бластула, а затем стерробластула — первая личиночная стадия морских двустворчатых моллюсков, которая активно плавает в толще воды за счет биения ресничек (рис. 3, А, Б). На этой стадии зародыш еще одет яйцевой оболочкой, а на его переднем конце присутствуют полярные тельца. В резуль-

тате серии дальнейших делений образуется впяченный зачаток раковинной железы. Реснички стерробластулы прободают яйцевую оболочку, которая позднее исчезает. Ее остатки сохраняются на анимальном полюсе стерробластулы, где некоторое время видны полярные тельца, а позднее появляются реснички теменного султанчика. Последующая гастрulia приводит к образованию характерной личинки — конхостомы с двумя инвагинациями, одна из которых открывается во внешнюю среду конхостомом, а другая — blastopore. Особенностью конхостомы устрицы является слабая выраженность апикального султанчика (рис. 3, В, Г). Конхостома сохраняет свою организацию в течение нескольких часов, активно плавая у поверхности воды с помощью ресничек. На стадии конхостомы уже появляется органический зачаток раковины [Eyster, Morse, 1984]. По данным корейских исследователей [Choi, 2008; Shellfish culture..., 2008*] при температуре 26–27 °C образование стерробластулы отмечается через 5–6, а конхостомы — через 15 ч. с момента оплодотворения. В нашем эксперименте появление стерробластулы было отмечено через 5 и 7 ч, а конхостомы — через 13 и 16 ч с момента оплодотворения при температурах соответственно 24–25 и 20–21 °C.

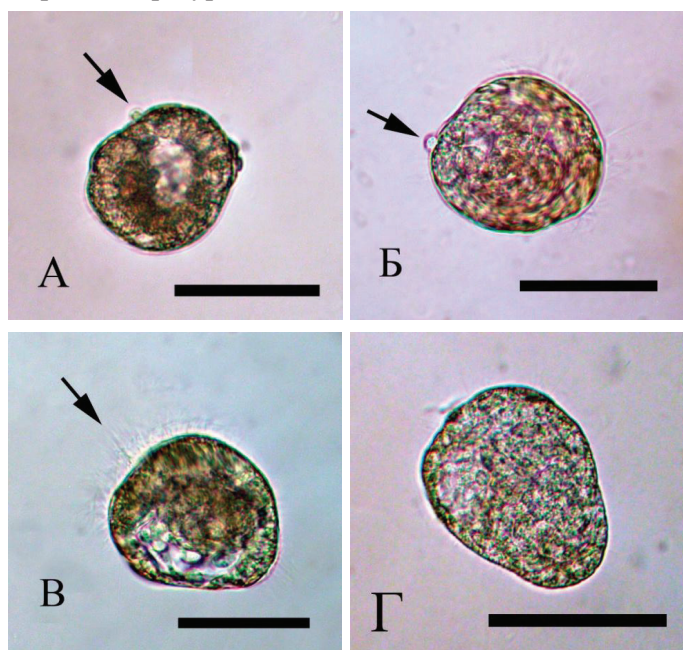


Рис. 3. Эмбриональное и раннее личиночное развитие тихоокеанской устрицы: А — бластула (стрелкой показано полярное тельце); Б — стерробластула (стрелкой показано полярное тельце); В — ранняя конхостома (стрелкой показан апикальный султанчик/пучок ресничек); Г — поздняя конхостома. Масштабный отрезок 50 мкм

Fig. 3. Embryonic and early larval development of pacific oyster: А — blastula (polar body shown by arrow); Б — sterroblastula (polar body shown by arrow); В — early conchostoma (apical tuft of cilia shown by arrow); Г — late conchostoma. Scale segment 50 μ m

Затем зачаток раковинной железы выворачивается наружу, что приводит к коренным перестройкам в организации личинки: формированию пищеварительного тракта, вельюма и двустворчатой раковины-продиссоконха, в результате чего образуется ранний велигер (рис. 4, А, Б). В развитии продиссоконха выделяют две стадии: продиссоконх-I и продиссоконх-II [Waller, 1981]. На этой стадии тело личинки покрыто полупрозрачной и однородной по своей структуре равносторонней раковиной (продиссоконхом I) с прямым замковым краем и легкой радиальной исчерченностью (рис. 4, В, Г). На стадии велигера формируется пищеварительная система и личинка начинает питаться

* Shellfish culture: The project for capacity building for shellfish farming in Tunisia. 2008.

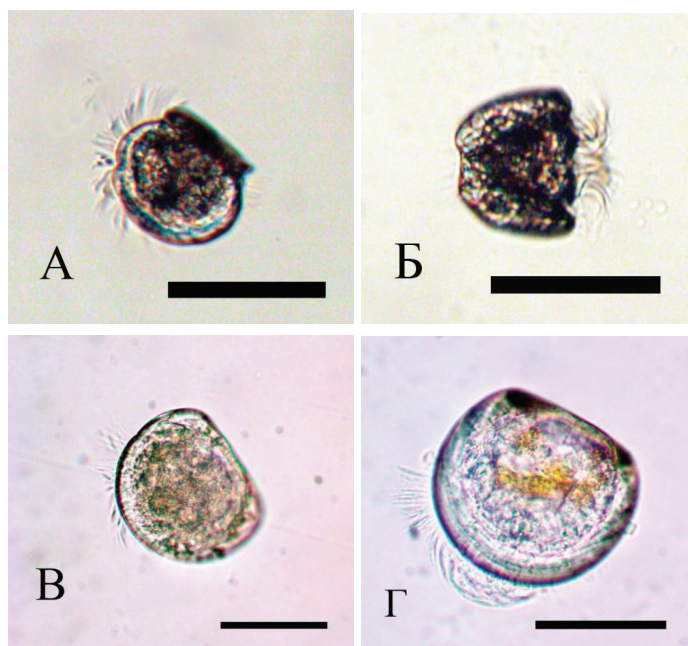


Рис. 4. Велигеры тихоокеанской устрицы: **А** — ранний велигер; **Б** — ранний велигер, вид сбоку; **В** — D-велигер; **Г** — поздний велигер. Масштабный отрезок: **А**, **Б** — 100 мкм; **В**, **Г** — 50 мкм

Fig. 4. Pacific oyster veligers: **А** — early veliger; **Б** — early veliger, side view; **В** — D-veliger; **Г** — late veliger. Scale segment: **А**, **Б** — 100 µm; **В**, **Г** — 50 µm

[Gerdes, 1983; Gallager, 1988; Noventa et al., 2018]. Основным локомоторным органом велигера является велюм, который, помимо выполнения двигательной функции и тактильной рецепции потоков воды, представляет собой эффективный механизм питания личинки [Yonge, 1926; Strathmann et al., 1972; Strathmann, 1978]. При 22 °С стадия ранний велигер формируется через 17–19 ч после начала оплодотворения [Малахов, Медведева, 1985], при более высоких температурах (26–27 °С) — через 18 ч*. Массовое появление велигеров, имеющих D-образную форму, обычно отмечается через 20–48 ч после оплодотворения, в зависимости от температуры. В нашем эксперименте появление раннего велигера было отмечено через 15 и 20 ч с момента оплодотворения, а полностью сформированного D-велигера — через 20 и 28 ч соответственно при температурах 24–25 и 20–21 °С.

Следующие личиночные стадии объединяются под названием «великонха», для них характерно появление краевого прироста раковины — продиссоконха II, на котором хорошо заметны линии нарастания и явственная коническая исчерченность (рис. 5, А). У тихоокеанской устрицы на створках раковины хорошо выражены и концентрическая, и радиальная исчерченность [Куликова, Колотухина, 1989; Christo, Absher, 2008]. Раковина теряет полукруглую форму и из плоской превращается в выпуклую, неравностворчатую — с крупной выпуклой левой створкой с высокой макушкой и правой мелкой створкой с низкой макушкой (рис. 5, А). По мере развития продиссоконха-II замковый край становится вогнутым, появляется и усложняется личиночный замок [Christo et al., 2010]. В макушечной области большим черным пятном выделяется пищеварительная железа, происходит дальнейший рост личинки и органогенез. Обычно стадии великонхи личинка достигает при длине раковины 100–120 мкм. По данным разных исследователей [Shellfish culture..., 2008*; Rico-Villa et al., 2009; Пиркова и др.,

* Shellfish culture: The project for capacity building for shellfish farming in Tunisia. 2008.

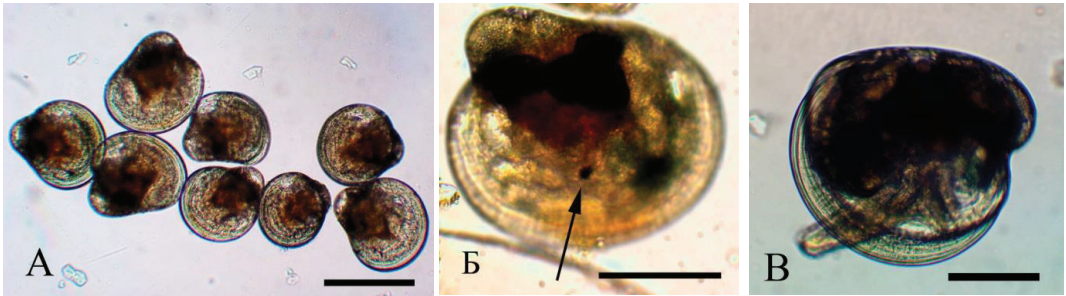


Рис. 5. Великонхи и педивелигеры тихоокеанской устрицы: А — великонхи; Б — педивелигер «с глазком» (показан стрелкой); В — педивелигер (с ногой). Масштабный отрезок: А — 200 мкм; Б–Г — 100 мкм

Fig. 5. Veliconchs and pediveligers of pacific oyster: А — veliconchs; Б — pediveliger «with eye» (shown by arrow); В — pediveliger (with leg). Scale segment: А — 200 μm; Б–Г — 100 μm

2020] переход на эту стадию при температуре 17 °C происходит на 12-е сутки с момента оплодотворения, при 21–24 °C — на 10-е сутки, при 27 и 32 °C — на 5-е сутки. В нашем эксперименте переход на стадию великонхи был отмечен на 9–10-е и 11–12-е сутки выращивания личинок при температуре соответственно 24–25 и 20–21 °C.

Незадолго до оседания личинка переходит на стадию педивелигера: у нее появляются глаза, расположенные на боковых сторонах тела, и формируется нога, которая начинает функционировать как самостоятельный двигательный орган (рис. 5, Б–В). Личинка одинаково хорошо плавает и ползает, непосредственно перед оседанием она переходит к донному образу жизни. Переход на стадию педивелигера при 17 °C отмечается на 32-е сутки с момента оплодотворения, при 20–22 °C — на 21-е сутки, при 25 °C — на 16-е сутки, при 27–32 °C — на 10–13-е сутки [Yoo and Yoo, 1973; Shellfish culture..., 2008*; Rico-Villa et al., 2009]. В нашем эксперименте первые личинки на стадии педивелигера были замечены на 20- и 23-е сутки, а массовый переход на эту стадию произошел на 23–24- и 27–28-е сутки при температурах соответственно 24–25 и 20–21 °C.

В табл. 3 приведены значения среднесуточного прироста на разных стадиях развития и их продолжительность для двух температурных диапазонов.

Таблица 3

Среднесуточный прирост, продолжительность стадий развития и выживаемость личинок тихоокеанской устрицы при разных значениях температуры воды

Table 3

Mean daily growth, duration of development stages and survival of pacific oyster larvae under certain temperature of growing

Стадия развития	Среднесуточный прирост, мкм · сут ⁻¹		Продолжительность стадии, сут		Выживаемость, %	
	24–25 °C	21–22 °C	24–25 °C	21–22 °C	24–25 °C	21–22 °C
Велигер	6,4	4,2	6	7	77	94
Ранняя великонха	4,2	4,9	2	2	92	95
Великонха	14,3	10,9	9	12	55	93
Поздняя великонха	10,5	8,7	4	5	63	70
Педивелигер	7,25	7,2	3	4	55	71

Из представленных данных видно, что при повышенной температуре продолжительность стадий развития была короче, а величина прироста больше, чем в контроле. Наибольшие различия между величинами прироста в вариантах с разными темпера-

* Shellfish culture: The project for capacity building for shellfish farming in Tunisia. 2008.

турами были отмечены на стадиях велигера ($6,4$ и $4,2$ мкм $\cdot$ сут $^{-1}$) и великонхи ($14,3$ и $10,9$ мкм $\cdot$ сут $^{-1}$) как наиболее продолжительных, на стадии педивелигера достоверные различия отмечены не были. Разница более чем в 2 раза между величинами этого показателя на стадиях велигера и великонхи в обоих вариантах объясняется разной пищевой активностью личинок на этапах миксотрофного (стадия D-велигера) и экзотрофного (стадии великонхи и поздней великонхи) питания [Gerdes, 1983]. Выравнивание значений прироста на стадии педивелигера можно объяснить снижением пищевой активности и темпов роста перед началом метаморфоза. Наибольший прирост был отмечен на этапе экзотрофного питания в обоих вариантах опыта. Величины этого показателя в нашем эксперименте были сопоставимы с приводимыми другими исследователями [Rico-Villa et al., 2009]: $11,4$ мкм $\cdot$ сут $^{-1}$ при 22 °C и $16,0$ мкм $\cdot$ сут $^{-1}$ — при 25 °C. Наши данные подтверждают, что повышение температуры в пределах биокинетической зоны ускоряет развитие и рост морских организмов [Галковская, Сушня, 1978; Pechenik et al., 1990; Manoj Nair, Appukuttan, 2003; и др.].

При проведении экспериментов выявлено, что выживаемость личинок на разных стадиях при выращивании в двух интервалах температур различалась (табл. 3). Значения этого показателя от яйца до сформированного D-велигера составили 59 и 74 % соответственно при 24 – 25 и 21 – 22 °C. В целом выживаемость от D-велигера до педивелигера составила 25 и 36 % при 24 – 25 и 21 – 22 °C. Наибольшая разница значений выживаемости при разных температурах отмечалась на стадии великонхи (соответственно 55 и 93 %).

При выращивании личинок тихоокеанской устрицы в контролируемых условиях выживаемость от яйца до D-велигера может варьировать в пределах 50–90 %, а от стадии D-велигера до педивелигера — 15–70 %, в зависимости от параметров содержания и применяемых биотехнологий [Helm et al., 2004; Choi, 2008; Shellfish culture..., 2008*; Wallace et al., 2008; Крючков, 2014; Пиркова и др., 2020]. Температура воды при содержании личинок в непроточных емкостях, оборудованных системой периодической смены воды, оказывает существенное влияние на их выживаемость. В непроточной воде может происходить накопление метаболитов (в том числе экзотоксинов) личинок и микроводорослей, что благоприятно для развития бактериальной микрофлоры и возникновения гипоксии [Гаевская, 2006].

Повышение температуры индуцирует компенсаторные изменения метаболизма личинок за счет интенсификации процессов дыхания и питания, а также ускоряет процессы разложения органических остатков, накапливающихся в выростных емкостях. Это может привести к общему ухудшению качества воды и оказать негативное влияние на выживаемость личинок. С другой стороны, даже без учета возможного ухудшения качества воды, сама интенсификация метаболизма может ускорить процессы дегенерации и естественной гибели личинок, имеющих пониженную жизнестойкость, что вызывает увеличение показателя общей смертности за определенный период времени. Личинки устрицы характеризуются большим разбросом индивидуальных размеров, который увеличивается по мере их роста, и присутствием особей с задержкой развития. Повышенная температура могла вызвать увеличение смертности мелкоразмерных особей и личинок с отклонениями в развитии (что привело бы к их гибели на постличиночном этапе онтогенеза).

Заключение

Результаты наших исследований показали, что температура 24 – 25 °C находится в пределах диапазона оптимальных значений (биокинетической зоны) для тихоокеанской устрицы и благоприятно сказывается на скорости ее эмбрионального и личиночного развития. По сравнению с температурой естественной морской воды (21 – 22 °C) при подо-

* Shellfish culture: The project for capacity building for shellfish farming in Tunisia. 2008.

греве до указанного уровня эмбриогенез завершается раньше на 2 ч, стадия D-велигера достигается быстрее на 8 ч, стадия великонхи — на 1 сут, стадия педивелигера — на 4 сут. Это позволяет рекомендовать применение данного диапазона температур при заводском способе выращивания. Отмечаемое возрастание смертности личинок в 1,3 и 1,4 раза на этапах соответственно от яйца до D-велигера и от D-велигера до педивелигера можно компенсировать увеличением численности личинок на начальных стадиях культивирования. При этом для получения необходимого количества спата заводским способом затраты производства окажутся значительно меньше за счет сокращения личиночного периода выращивания. Снижение выживаемости может быть вызвано как интенсификацией метаболизма личинок и развитием микрофлоры с сопутствующим ухудшением качества воды, так и ускоренной «отбраковкой» личинок с пониженной жизнестойкостью. Кроме того, выживаемость личинок может быть связана с отбором особей, адаптированных к определенной температуре воды.

Для подбора оптимальных температур и других параметров выращивания личинок тихоокеанской устрицы заводским способом на предприятиях Приморья исследования в этом направлении планируется продолжить.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Авторы выражают благодарность сотрудникам лаборатории воспроизводства гидробионтов, а также обособленного структурного подразделения марикультуры на о. Попова за помощь при проведении научно-исследовательских работ.

The authors are grateful to the staff of the Laboratory for reproduction of aquatic organisms and the subdivision of TINRO for mariculture on Popov Island for their assistance to the study.

Финансирование работы (FUNDING)

Исследование не имело спонсорской поддержки.

The study was not sponsored.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы использования животных были соблюдены.

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

All applicable international, national, and/or institutional guidelines for care and use of animals were followed.

The authors declare that they have no conflict of interest.

Информация о вкладе авторов (AUTHOR CONTRIBUTIONS)

Концепция исследования и сбор первичного материала — М.В. Калинина, А.С. Табельская; систематизация материала и статистическая обработка — М.В. Калинина, А.С. Табельская, И.Ю. Сухин; анализ материалов, описание результатов, обсуждение и написание — равное участие.

The study concept and collection of samples — M. V. Kalinina and A. S. Tabelskaya; the data systematization and statistical processing — M. V. Kalinina, A. S. Tabelskaya, and I. Yu. Sukhin; the results analysis and description, discussion, text writing and illustrating — all co-authors jointly.

Список литературы

Викторовская Г.И., Баранов А.Ю., Калинина М.В., Ляшенко С.А. История развития устрицеводства и перспективы культивирования тихоокеанской устрицы *Crassostrea gigas* в прибрежной зоне Приморского края (в Дальневосточном регионе) // Водные биологические ресурсы России: состояние, мониторинг, управление : сб. мат-лов Всерос. науч. конф. с между-

нар. участием, посвящ. 85-летию Камчат. науч.-исслед. ин-та рыб. хоз-ва и океаногр. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2017. — С. 381–388.

Гаевская А.В. Паразиты, болезни и вредители мидий (*Mytilus*, *Mytilidae*). I. Простейшие (Protozoa) : моногр. — Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2006. — 101 с.

Галковская Г.А., Сущеня Л.М. Рост водных животных при переменных температурах : моногр. — Минск : Наука и техника, 1978. — 141 с.

Калинина М.В. Роль абиотических факторов и типа корма при заводском культивировании тихоокеанской устрицы в Приморье // Морская биология в 21 веке: систематика, генетика, экология морских организмов (памяти академика Олега Григорьевича Кусакина) : тез. докл. Всерос. конф. — Владивосток : ННЦМБ ДВО РАН, 2022. — С. 149–151.

Калинина М.В., Табельская А.С. Влияние солености и разных типов корма на рост и выживаемость личинок тихоокеанской устрицы *Crassostrea gigas* (*Magallana gigas*) (Thunberg, 1793) при заводском выращивании в южном Приморье // Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промысловое и техническое использование : мат-лы 12-й Нац. (Всерос.) науч.-практ. конф. — Петропавловск-Камчатский : КамчатГТУ, 2021. — Ч. 1. — С. 40–43.

Калинина М.В., Табельская А.С. Получение личинок тихоокеанской устрицы *Crassostrea gigas* заводским способом в южном Приморье // Актуальные проблемы освоения водных биологических ресурсов Российской Арктики : мат-лы Всерос. конф. ученых и специалистов, посвящ. 160-летию Н.М. Книповича. — Мурманск : ПИНРО, 2022. — С. 207–211.

Крючков В.Г. Устричное хозяйство. Пояснительная записка (ПЗ) и экономические расчеты (ЭР). — Керчь, 2014. — 92 с.

Куликова В.А., Колотухина Н.К. Пелагические личинки двустворчатых моллюсков Японского моря. Методы, морфология, идентификация : препр. № 21. — Владивосток : ИБМ ДВО АН СССР, 1989. — 60 с.

Малахов В.В., Медведева Л.А. Эмбриональное развитие гигантской устрицы // Биол. моря. — 1985. — № 1. — С. 45–51.

Малахов В.В., Медведева Л.А. Эмбриональное развитие двустворчатых моллюсков в норме и при действии тяжелых металлов : моногр. — М. : Наука, 1991. — 134 с.

Материалы к техническому руководству по получению в условиях Приморского края молоди тихоокеанской устрицы, приморского гребешка, дальневосточного трепанга для модельного питомника мощностью 1 млн экз. посадочного материала в год : отчет о НИР (годовой) / руководитель И.Ю. Сухин / ТИНРО. № ГР НИОКТР ААА-А19-119031590076-4; Инв. № 28349. — Владивосток, 2019. — 36 с.

Пиркова А.В., Ладыгина Л.В., Холодов В.И. Биологические и биотехнические аспекты организации и функционирования устричного питомника на Черном море : моногр. — Севастополь : ФИЦ ИнБЮМ, 2020. — 120 с.

Раков В.А. Биология и культивирование устриц // Культивирование тихоокеанских беспозвоночных и водорослей. — М. : Агропромиздат, 1987. — С. 72–84.

Табельская А.С., Калинина М.В. Рост и выживаемость заводских личинок тихоокеанской устрицы *Crassostrea gigas* при различных концентрациях микроводорослей и солености в условиях южного Приморья // Изв. ТИНРО. — 2021. — Т. 201, вып. 3. — С. 723–734. DOI: 10.26428/1606-9919-2021-201-723-734.

Abdel-Hamid M.E., Mona M., Khalil A.M. Effects of temperature, food and food concentrations on the growth of the larvae and spat of the edible oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg) // J. Mar. Biol. Ass. India. — 1992. — Vol. 34(1, 2). — P. 195–202.

Bayne B.L. The physiological ecology of marine molluscan larvae // The Mollusca. Vol. 3: Development. — N.Y. : Academic Press, 1983. — P. 299–343.

Carlson B.K. Settlement and subsequent survival of commercially-reared eyed-pediveliger larvae of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg) // J. Shellfish Res. — 1982. — Vol. 2, № 1. — P. 116.

Choi K.S. Oyster capture-based aquaculture in the Republic of Korea // Capture-based aquaculture: Global overview : FAO Fish. Techn. Pap. — Rome : FAO, 2008. — № 508. — P. 271–286.

Christo S.W. and Absher T.M. Crescimento da prodissoconcha de ostras do genero *Crassostrea* Sacco, 1897 (Bivalvia: Ostreidae) // B. Inst. Pesca. — 2008. — Vol. 34, № 1. — P. 71–77.

Christo S.W., Absher T.M., Boehs G. Morphology of the larval shell of three oyster species of the genus *Crassostrea* Sacco, 1897 (Bivalvia: Ostreidae) // Braz. J. Biol. — 2010. — Vol. 70, № 3. — P. 645–650.

Eyster L.S., Morse M.P. Early shell formation during molluscan embryogenesis, with new studies on the surf clam, *Spisula solidissima* // Am. Zool. — 1984. — Vol. 24. — P. 871–882.

- Flores-Vergara C., Cordero-Esquivel B., Cerón-Ortiz A.N., Arredondo Vega B.O.** Combined effects of temperature and diet on growth and biochemical composition of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg) spat // Aquac. Res. — 2004. — Vol. 35, Iss. 12. — P. 1131–1140.
- Gallager S.M.** Visual observations of particle manipulation during feeding in larvae of a bivalve mollusk // Bull. Mar. Sci. — 1988. — Vol. 43(3). — P. 195–219.
- Gerdes D.** The Pacific oyster *Crassostrea gigas*: Part I. Feeding behavior of larvae and adults // Aquaculture. — 1983. — Vol. 31, Iss. 2–4. — P. 195–219. DOI: 10.1016/0044-8486(83)90313-7.
- Helm M.M., Bourne N., Lovatell A.** (comp./ed.) Hatchery culture of bivalves. A practical manual : FAO Fisheries Technical Paper. — Rome : FAO, 2004. — № 471. — 177 p.
- Helm M.M., Millican P.F.** Experiments in the hatchery rearing of Pacific oyster larvae (*Crassostrea gigas* Thunberg) // Aquaculture. — 1977. — Vol. 11, Iss. 1. — P. 1–12.
- His E., Robert R., Dinet A.** Combined effects of temperature and salinity on fed and starved larvae of the Mediterranean mussel *Mytilus galloprovincialis* and the Japanese oyster *Crassostrea gigas* // Marine Biol. — 1989. — Vol. 100. — P. 455–463. DOI: 10.1007/BF00394822.
- Hrs-Brenko M.** The growth and survival of larvae of several bivalve species at high temperatures and the practicability of their culture in heated effluent waters // Ichthyologia (Zemun). — 1981. — Vol. 131. — P. 29–37.
- Lemos M.B.N., Nascimento I.A., De Araujo M. et al.** The combined effects of salinity, temperature, antibiotic and aeration on larval growth and survival of the mangrove oyster, *Crassostrea rhizophorae* // J. Shellfish Res. — 1994. — Vol. 13. — P. 187–192.
- Loosanoff V.L., Davis H.C.** Rearing of bivalve molluscs // Adv. Mar. Biol. — 1963. — Vol. 1. — P. 1–136.
- Manoj Nair R., 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, № 12. — P. 1037–1045. DOI: 10.1046/j.1365-2109.2003.00906.x.
- Noventa S., Hacker C., Correia A. et al.** Gold nanoparticles ingested by oyster larvae are internalized by cells through an alimentary endocytic pathway // Nanotoxicology. — 2018. — Vol. 12(8). — P. 901–913. DOI: 10.1080/17435390.2018.1487601.
- O'Connor M.I., Bruno J.F., Gaines S.D. et al.** Temperature control of larval dispersal and the implications for marine ecology, evolution, and conservation // Proc. Nat. Acad. Sci. — 2007. — Vol. 104(4). — P. 1266–1271. DOI: 10.1073/pnas.0603422104.
- 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, № 1. — P. 47–64.
- Pechenic J.A., Wendt D.E., Jarrett J.N.** Metamorphosis is not a new beginning: larval experience influences juvenile performance // BioScience. — 1998. — Vol. 48, Iss. 11. — P. 901–910.
- Phillips N.E.** Effects of Nutrition-Mediated Larval Condition on Juvenile Performance in a Marine Mussel // Ecology. — 2002. — Vol. 83, № 9. — P. 2562–2574.
- Rico-Villa B., Le Coz J.R., Mingant C., Robert R.** Influence of phytoplankton diet mixtures on microalgae consumption, larval development and settlement of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg) // Aquaculture. — 2006. — Vol. 256, Iss. 1–4. — P. 377–388. DOI: 10.1016/j.aquaculture.2006.02.015.
- Rico-Villa B., Pouvreau S., Robert R.** Influence of food density and temperature on ingestion, growth and settlement of Pacific oyster larvae, *Crassostrea gigas* // Aquaculture. — 2009. — Vol. 287, Iss. 3. — P. 395–401. DOI: 10.1016/j.aquaculture.2008.10.054.
- Rico-Villa B., Woerther P., Mingant C. et al.** A flow-through rearing system for ecophysiological studies of Pacific oyster *Crassostrea gigas* larvae // Aquaculture. — 2008. — Vol. 282(1–4) — P. 54–60. DOI: 10.1016/j.aquaculture.2008.06.016.
- Robert R., His E., Dinet A.** Combined effects of temperature and salinity on fed and starved larvae of the European flat oyster *Ostrea edulis* // Mar. Biol. — 1988. — Vol. 97. — P. 95–100. DOI: 10.1007/BF00391249.
- Strathmann R.R.** The evolution and loss of feeding larval stages of marine invertebrates // Evolution. — 1978. — Vol. 32(4). — P. 894–906. DOI: 10.1111/j.1558-5646.1978.tb04642.x.
- Strathmann R.R., Jahn T.L., Fonseca J.R.C.** Suspension feeding by marine invertebrate larvae: clearance of particles by ciliated bands of a rotifer, pluteus, and trochophore // Biol. Bull. — 1972. — Vol. 142. — P. 505–519.
- Wallace R.K., Waters P., Rikard F.S.** Oyster Hatchery Techniques : SRAC Publication. — 2008. — № 4302. — 6 p.

Waller Th.R. Functional morphology and development of veliger larvae of the European oyster, *Ostrea edulis* Linne : Smithsonian Contrib. Zool. — 1981. — № 328. — 70 p.

Yonge C. M. Structure and physiology of the organs of feeding and digestion in *Ostrea edulis* // J. Mar. Biol. Assoc. U. K. — 1926. — Vol. 14, № 2. — P. 295–386.

Yoo S.K. and Yoo M.S. Biological studies on oyster culture (II) morphological characteristics of the oyster, *Crassostrea gigas* // Korean J. Fish. Aquat. Sci. — 1973. — Vol. 6. — P. 65–75 (in Korean).

References

Viktorovskaya, G.I., Baranov, A.Yu., Kalinina, M.V., and Lyashenko, S.A., History of oyster mariculture and prospects for cultivation of Pacific oysters *Crassostrea gigas* in the coastal zone of Primorye territory (Far East Region), in *Sb. mater. Vseross. nauchn. konf. mezhdunar. uchastiem, posvyashch. 85-letiyu Kamchatskogo nauchno-issled. inst. rybn. khoz. okeanogr. "Vodnye biologicheskie resursy Rossii: sostoyanie, monitoring, upravlenie"* (Proc. All-Russ. Sci. Conf. Int. Participation, Commem. 85th Anniv. Kamchatka Res. Inst. Fish. Oceanogr. "Aquatic Biological Resources of Russia: State, Monitoring, and Management"), Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2017, pp. 381–388.

Gaevskaya, A.V., Parazity, bolezni i vrediteli midiy (Mytilus, Mytilidae). I. Prosteyshiye (Protozoa) (Parasites, diseases and pests of mussels (*Mytilus*, *Mytilidae*). I. Protozoa), Sevastopol: ECOSY-Hydrophysics, 2006.

Galkovskaya, G.A. and Sushchenya, L.M., *Rost vodnykh zhivotnykh pri peremennykh temperaturakh* (Growth of aquatic animals at variable temperatures), Minsk: Nauka i tekhnika, 1978.

Kalinina, M.V., The role of abiotic factors and feed type in the factory cultivation of the Pacific oyster in Primorye, in *Tezisy dokl. Vseros. konf. "Morskaya biologiya v 21 veke: sistematika, genetika, ekologiya morskikh organizmov"* (pamyati akademika Olega Grigor'evicha Kusakina) (Proc. All-Russ. Conf. "Marine biology in the 21st century: systematics, genetics, ecology of marine organisms" (in memory of academician Oleg Grigoryevich Kussakin)), Vladivostok: Nauch.-Issled. Tsentr Dal'nevost. Otd. Ross. Akad. Nauk, 2022, pp. 149–151.

Kalinina, M.V. and Tabelskaya, A.S., Influence of salinity and various feed types in growth and survival rate of pacific oyster larvae *crassostrea gigas* (magallana gigas), thunberg, 1793 in factory cultivation in South Primorye, in *Mater. 12-y Nats. (Vseross.) nauchno-pract. konf. "Prirodnye resursy, ikh sovremennoe sostoyanie, okhrana, promyslovoe i tekhnicheskoe ispol'zovanie"* (Proc. 12th Nat. (All-Russ.) Sci.-Pract. Conf. "Natural Resources, Their Current State, Conservation, and Commercial and Technical Use"), Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatskii Gos. Tekh. Univ., 2021, part 1, pp. 40–43.

Kalinina, M.V. and Tabelskaya, A.S., Obtaining larvae of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* by the factory method in southern Primorye, in *Mater. Vseros. konf. uchenykh i spetsialistov, posvyashch. 160-letiyu N.M. Knipovicha "Aktual'nyye problemy osvoyeniya vodnykh biologicheskikh resursov Rossiyskoy Arktiki"* (Proc. All-Russ. Conf. of scientists and specialists dedicated to the 160th anniversary of N.M. Knipovic "Actual problems of the development of aquatic biological resources of the Russian Arctic"), Murmansk: PINRO, 2022, pp. 207–211.

Kryuchkov, V.G., *Ustrichnoye khozyaystvo. Poyasnitel'naya zapiska (PZ) i ekonomicheskiye raschety (ER)* (Oyster farm. Explanatory note (PZ) and economic calculations (ER)), Kerch', 2014.

Kulikova, V.A. and Kolotukhina, N.K., *Pelagicheskiye lichinki dvustvorchatykh mollyuskov Yaponskogo morya. Metody, morfologiya, identifikatsiya* (Pelagic Larvae of Bivalve Mollusks of the Sea of Japan: Methods, Morphology, and Identification), Vladivostok: Inst. Biol. Morya, Dal'nevost. Otd. Akad. Nauk. SSSR, 1989, preprint no. 21.

Malakhov, V.V. and Medvedeva, L.A., Embryonic development of a giant oyster, *Sov. J. Mar. Biol.*, 1985, no. 1, pp. 45–51.

Malakhov, V.V. and Medvedeva, L.A., *Embrional'noye razvitiye dvustvorchatykh mollyuskov v norme i pri deystvii tyazhelykh metallov* (Embryonic development of bivalve molluscs in health and under the influence of heavy metals), Moscow: Nauka, 1991.

Materialy k tekhnicheskomu rukovodstvu po polucheniyu v usloviyakh Primorskogo kraya mloldi tikhookeanskoy ustritsy, primorskogo grebeshka, dal'nevostochnogo trepanga dlya model'nogo pitomnika moshchnost'yu 1 mln ekz. posadochnogo materiala v god : otchet o NIR (godovoy) (Materials for the technical guidance on obtaining in the conditions of the Primorsky Territory the young Pacific oyster, Primorsky scallop, Far Eastern trepang for a model nursery with a capacity of 1 million specimens. planting material per year : research report (annual)), leader I. Yu. Sukhin, TINRO, No. GR R&D AAA-A19-119031590076-4; Inv. No. 28349, Vladivostok, 2019.

Pirkova, A.V., Ladygina, L.V., and Kholodov, V.I., *Biologicheskiye i biotekhnicheskiye aspekty organizatsii i funktsionirovaniya ustrichnogo pitomnika na Chornom more* (Biological and biotechni-

cal aspects of organization and functioning of the oyster hatchery in the Black Sea), Sevastopol: FIC InBYuM, 2020.

Rakov, V.A., Biology and cultivation of oysters, in *Kul'tivirovaniye tikhoookeanskikh bespozvonochnykh i vodorosley* (Cultivation of Pacific invertebrates and algae), Moscow: Agropromizdat, 1987, pp. 72–84.

Tabelskaya, A.S. and Kalinina, M.V., Growth and survival of the hatchery larvae of pacific oyster *Crassostrea gigas* under different concentrations of microalgae and salinity in conditions of southern Primorye, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2021, vol. 201, no. 3, pp. 723–734. doi 10.26428/1606-9919-2021-201-723-734

Abdel-Hamid, M.E., Mona, M. and Khalil, A.M., Effects of temperature, food and food concentrations on the growth of the larvae and spat of the edible oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg), *J. Mar. Biol. Ass. India*, 1992, vol. 34(1,2), pp. 195–202.

Bayne, B.L., The physiological ecology of marine molluscan larvae, *The Mollusca*, vol. 3: *Development*, New York: Academic Press, 1983, pp. 299–343.

Carlson, B.K., Settlement and subsequent survival of commercially-reared eyed-pediveliger larvae of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg), *J. Shellfish Res.*, 1982, vol. 2, no. 1, pp. 116.

Choi, K.S., Oyster capture-based aquaculture in the Republic of Korea, in *Capture-based aquaculture: Global overview: FAO Fish. Techn. Pap.*, Rome: FAO, 2008, no. 508, pp. 271–286.

Christo, S.W. and Absher, T.M., Crescimento da prodissoconcha de ostras do genero *Crassostrea* Sacco, 1897 (Bivalvia: Ostreidae), *B. Inst. Pesca*, 2008, vol. 34, no. 1, pp. 71–77.

Christo, S.W., Absher, T.M., and Boehs, G., Morphology of the larval shell of three oyster species of the genus *Crassostrea* Sacco, 1897 (Bivalvia: Ostreidae), *Braz. J. Biol.*, 2010, vol. 70, no. 3, pp. 645–650.

Eyster, L.S. and Morse, M.P., Early shell formation during molluscan embryogenesis, with new studies on the surf clam, *Spisula solidissima*, *Am. Zool.*, 1984, vol. 24, pp. 871–882.

Flores-Vergara, C., Cordero-Esquivel, B., Cerón-Ortiz, A.N., and Arredondo Vega, B.O., Combined effects of temperature and diet on growth and biochemical composition of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg) spat, *Aquac. Res.*, 2004, vol. 35, no. 12, pp. 1131–1140.

Gallager, S.M., Visual observations of particle manipulation during feeding in larvae of a bivalve mollusk, *Bull. Mar. Sci.*, 1988, vol. 43, no. 3, pp. 195–219.

Gerdes, D., The pacific oyster *Crassostrea gigas*. Part I. Feeding behavior of larve and adults, *Aquaculture*, 1983, vol. 31, no. 2–4, pp. 195–219. doi 10.1016/0044-8486(83)90313-7

Helm, M.M., Bourne, N., and Lovatelli, A., (comp./ed.) Hatchery culture of bivalves. A practical manual, *FAO Fisheries Technical Paper*, Rome: FAO, 2004, no. 471.

Helm, M.M. and Millican, P.F., Experiments in the hatchery rearing of Pacific oyster larvae (*Crassostrea gigas* Thunberg), *Aquaculture*, 1977, vol. 11, no. 1, pp. 1–12.

His, E., Robert, R., and Dinet, A., Combined effects of temperature and salinity on fed and starved larvae of the mediterranean mussel *Mytilus galloprovincialis* and the Japanese oyster *Crassostrea gigas*, *Mar. Biol.*, 1989, vol. 100, pp. 455–463. doi 10.1007/BF00394822

Hrs-Brenko, M., The growth and survival of larvae of several bivalve species at high temperatures and the practicability of their culture in heated effluent waters, *Ichthyologia (Zemun)*, 1981, vol. 131, pp. 29–37.

Lemos, M.B.N., Nascimento, I.A., De Araujo, M., Pereira, S., Bahia, I., and Smith, D.H., The combined effects of salinity, temperature, antibiotics and aeration on larval growth and survival of the mangrove oyster, *Crassostrea rhizophorae*, *J. Shellfish Res.*, 1994, vol. 13, pp. 187–192.

Loosanoff, V.L. and Davis, H.C., Rearing of bivalve mollusks, *Adv. Mar. Biol.*, 1963, vol. 1, pp. 1–136.

Manoj Nair, R. and 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, pp. 1037–1045. doi 10.1046/j.1365-2109.2003.00906.x

Noventa, S., Hacker, C., Correia, A., Drago, C., and Galloway, T.S., Gold nanoparticles ingested by oyster larvae are internalized by cells through an alimentary endocytic pathway, *Nanotoxicology*, 2018, vol. 12(8), pp. 901–913. doi 10.1080/17435390.2018.1487601

O'Connor, M.I., Bruno, J.F., Gaines, S.D., Halpern, B.S., Lester, S.E., Kinlan, B.P., Jack, M. and Weiss, J.M., Temperature control of larval dispersal and the implications for marine ecology, evolution, and conservation, *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 2007, vol. 104(4), pp. 1266–1271. doi 10.1073/pnas.0603422104

Pechenic, J.A., Eyster, L.S., Widdows, J., and 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, pp. 47–64.

Pechenik, J.A., Wendt, D.E., and Jarrett, J.N., Metamorphosis is not a new beginning: larval experience influences juvenile performance, *BioScience*, 1998, vol. 48, no. 11, pp. 901–910.

Phillips, N.E., Effects of Nutrition-Mediated Larval Condition on Juvenile Performance in a Marine Mussel, *Ecology*, 2002, vol. 83, no. 9, pp. 2562–2574.

Rico-Villa, B., Le Coz, J.R., Mingant, C., and Robert, R., Influence of phytoplankton diet mixtures on microalgae consumption, larval development and settlement of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg), *Aquaculture*, 2006, vol. 256, no. 1–4, pp. 377–388. doi 10.1016/j.aquaculture.2006.02.015

Rico-Villa, B., Pouvreau, S., and Robert, R., Influence of food density and temperature on ingestion, growth and settlement of Pacific oyster larvae, *Crassostrea gigas*, *Aquaculture*, 2009, vol. 287, no. 3, pp. 395–401. doi 10.1016/j.aquaculture.2008.10.054

Rico-Villa, B., Woerther, P., Mingant, C., Lepiver, D., Pouvreau, S., Hamon, M., and Robert, R., A flow-through rearing system for ecophysiological studies of Pacific oyster *Crassostrea gigas* larvae, *Aquaculture*, 2008, vol. 282(1–4), pp. 54–60. doi 10.1016/j.aquaculture.2008.06.016

Robert, R., His, E., and Dinet, A., Combined effects of temperature and salinity on fed and starved larvae of the European flat oyster *Ostrea edulis*, *Mar. Biol.*, 1988, vol. 97, pp. 95–100. doi 10.1007/BF00391249

Strathmann, R.R., The evolution and loss of feeding larval stages of marine invertebrates, *Evolution*, 1978, vol. 32(4), pp. 894–906. doi 10.1111/j.1558-5646.1978.tb04642.x

Strathmann, R.R., Jahn, T.L., and Fonseca, J.R.C., Suspension feeding by marine invertebrate larvae: clearance of particles by ciliated bands of a rotifer, pluteus, and trochophore, *Biol. Bull.*, 1972, vol. 142, pp. 505–519.

Wallace, R.K., Waters, P., and Rikard, F.S., Oyster Hatchery Techniques, *SRAC Publication*, 2008, no. 4302.

Waller, Th.R., Functional morphology and development of veliger larvae of the European oyster, *Ostrea edulis* Linne, *Smithsonian Contrib. Zool.*, 1981, no. 328.

Yonge, C.M., Structure and physiology of the organs of feeding and digestion in *Ostrea edulis*, *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, 1926, vol. 14, no. 2, pp. 295–386.

Yoo, S.K., and Yoo, M.S., Biological studies on oyster culture (II) morphological characteristics of the oyster, *Crassostrea gigas*, *Korean J. Fish. Aquat. Sci.*, 1973, vol. 6, pp. 65–75 (in Korean).

Food and Agriculture Organization of the United Nations. FAO Yearbook. Fishery and Aquaculture Statistics 2017/FAO annuaire. Food & Agriculture Org., 2019. https://books.google.com/books/about/FAO_Yearbook_Fishery_and_Aquaculture_Sta.html?hl=&id=WC2rDwAAQBAJ. Cited April, 2023.

Shellfish culture: The project for capacity building for shellfish farming in Tunisia, South see mariculture research center, NFDI, 2008. Cited April, 2023.

Поступила в редакцию 27.04.2023 г.

После доработки 30.05.2023 г.

Принята к публикации 30.05.2023 г.

*The article was submitted 27.04.2023; approved after reviewing 30.05.2023;
accepted for publication 30.05.2023*