

УДК 639.411.053.1:551.464

**А.С. Табельская, М.В. Калинина***Тихоокеанский филиал ВНИРО (ТИНРО),
690091, г. Владивосток, пер. Шевченко, 4**РОСТ И ВЫЖИВАЕМОСТЬ ЗАВОДСКИХ ЛИЧИНОК
ТИХООКЕАНСКОЙ УСТРИЦЫ *CRASSOSTREA GIGAS*
ПРИ РАЗЛИЧНЫХ КОНЦЕНТРАЦИЯХ МИКРОВОДОРОСЛЕЙ
И СОЛЕННОСТИ В УСЛОВИЯХ ЮЖНОГО ПРИМОРЬЯ**

Оценены темпы роста и выживаемость заводских личинок тихоокеанской устрицы *Crassostrea gigas* от стадии D-велигер до педивелигера при разной концентрации кормовых микроводорослей и солености воды. Работы проводились в Центре марикультуры ТИНРО на о. Попова (зал. Петра Великого, Японское море). Материалом для исследований послужили личинки тихоокеанской устрицы, полученные в заводских условиях от производителей, добытых в акватории залива. В эксперименте использовались два варианта корма при солености воды 26 и 32 ‰. Корма имели одинаковый состав, но различались концентрациями микроводорослей: максимальная превышала минимальную в четыре раза. В варианте с минимальными концентрациями на стадиях велигера и великонха темпы роста личинок были значительно ниже. На стадии позднего великонха, после увеличения количества корма до максимальных значений, отмечено резкое кратковременное возрастание темпов роста личинок. На стадии педивелигера размеры были достоверно выше у личинок, постоянно получавших корм максимальной концентрации. Отмечено положительное влияние солености 26 ‰ на рост личинок в вариантах с максимальными концентрациями корма. Выживаемость личинок от D-велигера до педивелигера была высокой во всех вариантах эксперимента и варьировала от 64,7 до 81,2 %.

Ключевые слова: тихоокеанская устрица *Crassostrea gigas*, живые корма, микроводоросли, заводское выращивание, личинки, стадии развития, скорость роста, выживаемость, соленость, южное Приморье.

DOI: 10.26428/1606-9919-2021-201-723-734.

Tabelskaya A.S., 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. TINRO. — 2021. — Vol. 201, Iss. 3. — P. 723–734.

Growth and survival rates for larvae of pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) hatched in artificial conditions are estimated for the stages of development from D-veliger to pediveliger. The experiment was conducted in the Mariculture Center located on Popov Island (Peter the Great Bay, Japan Sea) for 2 regimes of feeding and water salinity of 26 and

* Табельская Анна Сергеевна, ведущий специалист, e-mail: anna-tabelskaya@yandex.ru; Калинина Марианна Витальевна, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, e-mail: marianavk@rambler.ru.

Tabelskaya Anna S., leading specialist, Pacific branch of VNIRO (TINRO), 4, Shevchenko Alley, Vladivostok, 690091, Russia, e-mail: anna-tabelskaya@yandex.ru; Kalinina Marianna V., Ph.D., leading researcher, Pacific branch of VNIRO (TINRO), 4, Shevchenko Alley, Vladivostok, 690091, Russia, e-mail: marianavk@rambler.ru.

32 ppt. Microalgae *Isochrysis galbana*, *Chaetoceros muelleri* and *Phaeodactylum tricornerutum* cultivated in the Mariculture Center were used as a feed in both regimes, in different concentrations. The maximum concentration was 4-fold higher than the minimum one: daily doses of food were 20 and 5 thousand cells/mL for veligers, 40 and 10 thousand cells/mL for early veliconkhes, and 80 and 20 thousand cells/mL for late veliconkhes, respectively, whereas 80 thousand cells/mL for all larvae in transition to pediveliger stage. Statistically significant difference of the growth rate was found for cases with different food concentration ($p < 0.05$). The larvae with better feeding had higher growth rate under salinity of both 26 and 32 ppt. Besides, the lowered salinity (26 ppt) had some positive effect for growth in the regime of better feeding. Survival rate of the larvae from D-veliger to pediveliger was high under all regimes of the experiment and was estimated for the minimal diet as 77.4 and 64.7 % under salinity of 26 and 32 ppt, respectively, and for the maximum diet as 81.2 and 80.7 % under salinity of 26 and 32 ppt, respectively. According to the experiment results, deficit of food at early stages of the oyster larval development affects negatively on their growth but does not have significant impact on their survival.

Key words: pacific oyster *Crassostrea gigas*, alive food, microalgae, hatchery rearing, larva, development stage, growth rate, survival, salinity, southern Primorye.

Введение

В нашей стране марикультура тихоокеанской устрицы *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) исторически связана с прибрежными водами южного Приморья, которые являются местом естественного обитания вида. Именно здесь, в заливах Посыета и Восток, в 70–80-е гг. XX в. были организованы первые устрицеводческие хозяйства [Раков, Золотова, 1981, 1984; Раков, 1984]. Благодаря наличию природных скоплений выращивание товарной продукции долгое время основывалось исключительно на применении экстенсивных технологий: спат получали коллекторным способом в естественных условиях, дорастивание до товарных показателей осуществлялось на морских участках [Инструкция..., 2011; Викторовская и др., 2017; Технологическая инструкция..., 2018]. Многолетний опыт выращивания моллюска в крае выявил ряд проблем, препятствующих развитию устрицеводства, основной из которых является обеспечение хозяйств Приморья посадочным материалом. Сбор молоди на коллекторы в природных условиях возможен в ограниченном числе акваторий, при этом оседание спата на коллекторы нестабильно и может сильно варьировать год от года [Гаврилова, 2017]. Для обеспечения устойчивого товарного производства необходимо разработать биотехнологию получения жизнестойкой молоди *C. gigas* заводским способом, адаптированную в первую очередь к природным условиям южного Приморья. Работы в этом направлении были начаты сотрудниками ТИНРО в 2018 г. и продолжены в 2019 г. на базе Центра марикультуры на о. Попова, где успешно получен спат устрицы [Калинина и др., 2019; Разработка технологической документации..., 2019].

В устрицеводческих хозяйствах, специализирующихся на заводском получении посадочного материала (жизнестойкой молоди), основной задачей является создание оптимальных условий для выращивания личинок. Корм — только один из основных факторов, определяющих их рост и выживаемость при выращивании в контролируемых условиях, а подбор оптимального по количеству и составу рациона для каждой личиночной стадии — важная составляющая биотехнологии культивирования устриц [Gerdes, 1983; Rico-Villa et al., 2006]. Для разных хозяйств указываются различные оптимальные и минимально допустимые концентрации корма для личинок *C. gigas*, что связано как со спецификой природных условий региона выращивания, так и с особенностями технологического процесса в каждом из них [Robert, Gerard, 1999; Helm et al., 2004; Wallace et al., 2008].

Поскольку личинки тихоокеанской устрицы проявляют широкую толерантность к солёности, данный абиотический фактор может оказывать значительное влияние на их развитие и темпы роста. По данным А.М. Ярославцевой с соавторами [1990], в прибрежье зал. Петра Великого личинки этого вида нормально развиваются при солёности

от 16 до 34 %. По мнению корейских исследователей, выращивать личинок *C. gigas* можно при солёности от 20 до 30 ‰, а оптимальной они считают солёность 30 ‰ [Choi, 2008]. М.М. Хелм с соавторами [Helm et al., 2004] оптимальной для личинок этого вида называют солёность 25–28 ‰, указывая, что солёность ниже 20 и выше 30 ‰ снижает темпы их роста.

Целью настоящего исследования является оценка влияния различных концентраций микроводорослей и солёности на рост и выживаемость личинок тихоокеанской устрицы при культивировании в заводских условиях в южном Приморье.

Материалы и методы

Работы проводились в июле-августе 2019 г. на базе Центра марикультуры ТИНРО на о. Попова (зал. Петра Великого, Японское море). Материалом для исследований послужили личинки тихоокеанской устрицы, полученные в результате нереста, проведенного в условиях завода 11 июля 2019 г. от производителей, выловленных в зал. Петра Великого [Разработка технологической документации..., 2019].

Эксперимент был начат на вторые сутки с момента нереста, когда личинки перешли на стадию D-велигера и обрели способность к экзогенному питанию, и проводился в двух повторностях. В течение первых 20 сут личинок кормили двумя вариантами корма одинакового состава, но с разной концентрацией кормовых микроводорослей (минимальной и максимальной), которая различалась в четыре раза, при солёности 26 и 32 ‰:

- 1) минимальная концентрация, 26 ‰;
- 2) максимальная концентрация, 26 ‰;
- 3) минимальная концентрация, 32 ‰;
- 4) максимальная концентрация, 32 ‰.

По мере роста и развития личинок суточную дозу корма в обоих вариантах пропорционально увеличивали (табл. 1). На 21-е сут концентрацию корма во всех вариантах уравнивали до максимальной. Эксперимент был завершён на 29-е сут, когда личинки перешли на стадию педивелигера.

Таблица 1

Суточный рацион для личинок *C. gigas* на разных стадиях развития

Table 1

Daily ration for *C. gigas* larvae, by stages of development

Стадия развития	Суточная доза кормления, тыс. кл./мл		Соотношение микроводорослей <i>Isochrysis galbana</i> (I) : <i>Chaetoceros muelleri</i> (Ch) : <i>Phaeodactylum tricornutum</i> (Ph)
	Min	Max	
Велигер	5	20	I + Ch (1 : 1)
Ранний великонх	5	20	I + Ch (2 : 1)
Великонх	10	40	I + Ch + Ph (2 : 1 : 1)
Поздний великонх	20→80	80	I + Ch + Ph (1 : 1 : 2)
Педивелигер	80	80	I + Ch + Ph (1 : 1 : 2)

Максимальную концентрацию корма, принятую нами за оптимальную, подбирали на основе данных из практических руководств и биотехнологий по культивированию *C. gigas* [Robert, Gerard, 1999; Helm et al., 2004; Wallace et al., 2008; Пиркова и др., 2013; Холодов и др., 2017; и др.], минимальную — на основе литературных данных, исходя из минимально возможных пищевых потребностей личинок устрицы на разных стадиях развития [Gerdes, 1983; Rico-Villa et al., 2006, 2009]. Солёность 32 ‰ соответствовала нормальным значениям этого показателя в прибрежных водах южного Приморья в местах обитания устрицы. Значения пониженной солёности (26 ‰) были выбраны как оптимальные для личинок этого вида при выращивании в контролируемых условиях [Helm et al., 2004].

В качестве корма использовались живые одноклеточные водоросли *Isochrysis galbana*, *Chaetoceros muelleri* и *Phaeodactylum tricornutum*, культивируемые на базе Центра марикультуры в накопительном режиме [Ладыгина, 2002, 2005, 2007; Холодов и др., 2017; Разработка технологической документации..., 2019].

Численность микроводорослей в исходной кормовой суспензии определяли методом прямого подсчета в камере Горяева. Фактическое количество подаваемого корма рассчитывали по формуле

$$V_k = \{(P_{mb} \cdot V_l) / P_k\} \cdot PC,$$

где V_k — объем подаваемой смеси микроводорослей, л; P_{mb} — необходимая плотность микроводорослей в бассейнах с личинками, тыс. кл./мл; V_l — объем бассейна с личинками, л; P_k — плотность клеток микроводорослей в культуре, тыс. кл./мл; PC — процентное соотношение видов микроводорослей в смеси.

Личинок содержали в непроточных емкостях из прозрачного пластика при температуре 21–22 °С, соответствующей естественным значениям в этот период времени, и постоянной аэрации. Начальная плотность личинок составляла 45–50 экз./мл. В дальнейшем плотность регулировалась пересаживанием личинок в емкости большего объема и/или добавлением воды (от 45–50 экз./мл на стадии велигера до 5 экз./мл на стадии педивелигера). Сначала личинки находились в 30-литровых емкостях (рабочий объем 25 л), затем их перевели в 200-литровые емкости (рабочий объем 75 и 150 л). Подмена воды осуществлялась ежедневно на 1/3, чистка дна и стенок проводилась через день. Использовали морскую воду (соленость — 32 ‰, pH — 7,5–7,6), очищенную с помощью 5-микрометровых фильтров и обработанную ультрафиолетом. Понижение солености до 26 ‰ осуществляли путем смешивания морской воды соленостью 32 ‰ с тонкофильтрованной пресной водой в определенной пропорции. Соленость определяли с помощью оптического солемера-рефрактометра Atago S/Mill, Japan (0–100 ‰).

Контроль за развитием и ростом личинок проводился с помощью микроскопов Микромед МС–4–ZOOM LED (увеличение 7,5–50,0) и МИКРОМЕД–2 (увеличение 40–1000) с цифровой камерой TopCam. В онтогенезе соотношение между длиной и высотой личинок *C. gigas* меняется неравномерно, поэтому мы оценивали их размеры по двум параметрам [Малахов, Медведева, 1985; Куликова, Колотухина, 1989]. Размеры личинок определялись по длине (наибольшее расстояние между передним и задним краями раковины, параллельно замковому ряду) и высоте (расстояние от вершины макушки до брюшного края, перпендикулярное линии длины раковины).

Количество личинок для определения их плотности подсчитывали ежедневно во всех емкостях в камере Богорова. Пробы для определения плотности брали с помощью стеклянной бюретки диаметром 15 мм от поверхности воды до дна емкости в нескольких местах. Расчет количества личинок в камере проводили минимум три раза. Размеры личинок оценивали под микроскопом с помощью окуляра-микрометра по 30–50 экз. Личиночные стадии развития определяли по морфологическим признакам, описанным в литературных источниках [Малахов, Медведева, 1985, 1991; Куликова, Колотухина, 1989]. Переход на каждую последующую стадию оценивали по доле личинок (> 50 %), находящихся на данной стадии развития.

Статистическую обработку данных осуществляли 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

Темпы роста у личинок, в течение первых 20 сут получавших увеличенное количество корма, были выше на протяжении всего эксперимента. Размеры личинок (по длине и высоте) достоверно различались как в период внесения кормов с разной концентрацией микроводорослей (14, 19 и 22-е сут выращивания), так и после их уравни-

нивания (26 и 29-е сут выращивания) (табл. 2). Данная закономерность наблюдалась в вариантах с соленостями 26 и 32 ‰. В конце эксперимента (29-е сут выращивания) в варианте с максимальной концентрацией корма при 26 ‰ средние размеры по длине были достоверно выше, чем при солености 32 ‰ (соответственно 263,2 и 235,0 мкм).

Таблица 2
Размерные характеристики и выживаемость личинок *C. gigas* на разных стадиях и рационах при солености 26 и 32 ‰, мкм

Table 2
Size (µm) and survival (%) of *C. gigas* larvae under different diets and salinity 26 and 32 ppt, by stages of development

Возраст, сут, стадия развития	Рацион (Min, Max), соленость	Длина*	Высота*	Выживаемость, %
1+, D-велигер	Начало эксперимента	76,5 ± 3,7 (67–80)	67,1 ± 4,4 (63–76)	80,6
14+, великонх	Min, 26 ‰	103,7 ± 9,6 (84–122)	108,9 ± 11,1 (84–126)	97,3
	Min, 32 ‰	109,3 ± 6,9 (97–118)	107,3 ± 8,5 (84–113)	88,5
	Max, 26 ‰	117,3 ± 10,9 (101–134)	120,8 ± 18,7 (84–143)	93,7
	Max, 32 ‰	132,3 ± 16,2 (109–164)	146,9 ± 19,0 (126–176)	94,5
19+, великонх	Min, 26 ‰	132,5 ± 16,8 (105–168)	143,2 ± 22,2 (101–181)	93,5
	Min, 32 ‰	128,3 ± 15,9 (84–151)	134,6 ± 21,2 (80–168)	88,9
	Max, 26 ‰	176,2 ± 20,3 (126–210)	192,7 ± 21,6 (134–231)	93,0
	Max, 32 ‰	166,4 ± 23,0 (118–210)	181,0 ± 24,7 (126–235)	94,2
22+, поздний великонх	Min, 26 ‰	146,9 ± 17,1 (118–189)	155,5 ± 23,5 (105–210)	92,6
	Min, 32 ‰	136,4 ± 21,7 (92–181)	142,6 ± 26,1 (105–218)	90,7
	Max, 26 ‰	210,7 ± 21,3 (168–252)	221,1 ± 33,8 (168–307)	98,5
	Max, 32 ‰	190,5 ± 31,8 (105–264)	210,2 ± 33,4 (113–273)	92,1
26+, педивелигер	Min, 26 ‰	197,6 ± 36,4 (105–281)	228,1 ± 37,4 (160–294)	92,4
	Min, 32 ‰	193,9 ± 47,1 (147–294)	211,4 ± 49,2 (126–315)	90,3
	Max, 26 ‰	248,1 ± 42,6 (185–315)	269,6 ± 47,5 (193–336)	93,5
	Max, 32 ‰	224,7 ± 43,6 (168–328)	258,3 ± 45,3 (189–378)	98,7
29+, педивелигер	Min, 26 ‰	214,4 ± 41,2 (137–302)	232,5 ± 41,6 (147–302)	99,4
	Min, 32 ‰	202,1 ± 39,5 (105–294)	220,1 ± 37,4 (134–328)	94,7
	Max, 26 ‰	263,2 ± 45,2 (143–365)	270,1 ± 49,9 (168–374)	97,0
	Max, 32 ‰	235,1 ± 20,0 (118–336)	266,1 ± 33,9 (202–344)	99,8

* Значения представлены в виде среднего, среднеквадратического отклонения и его пределов (в скобках).

Выживаемость личинок была высокой на протяжении всего периода исследований во всех вариантах эксперимента. На стадии великонха она варьировала от 88,5 до 97,3 %, на стадии позднего великонха — от 90,7 до 98,5 %, на стадии педивелигера — от 90,3 до 99,8 %. В целом выживаемость личинок от стадии D-велигера до педивелигера на минимальных рационах составила 77,4 и 64,7 % при солености соответственно 26 и 32 ‰. На максимальных рационах этот показатель был выше: 81,2 и 80,7 % при солености 26 и 32 ‰.

Темпы роста личинок различались в зависимости от количества корма и стадии развития личинок (табл. 2). На стадиях велигера и раннего великонха среднесуточный прирост был невысоким (от 2,0 до 4,3 мкм по длине и от 3,1 до 6,1 мкм по высоте), однако в вариантах с максимальными концентрациями корма он был выше: в 1,5 и 2,0 раза при солености соответственно 26 и 32 ‰ (табл. 3). На стадии великонха величина среднесуточного прироста по длине и высоте увеличилась во всех вариантах опыта: на максимальных концентрациях в 1,5 и 3,0–4,0 раза, на минимальных — в 1,5 и 2,0–2,5 раза при 32 и 26 ‰. На стадии позднего великонха после уравнивания количества корма во всех вариантах наблюдалось значительное увеличение среднесуточного прироста

у личинок, ранее получавших корм минимальной концентрации (в 2,5–3,0 и 4,0 раза при солености соответственно 26 и 32 ‰). В вариантах с максимальной концентрацией корма темпы роста на этой стадии выросли несущественно (при 32 ‰) или остались на том же уровне (при 26 ‰). На стадии педивелигера во всех вариантах отмечалось снижение величины среднесуточного прироста.

Таблица 3
Среднесуточный прирост личинок *C. gigas* на разных стадиях и рационах при солености 26 и 32 ‰, мкм

Table 3
Mean daily growth (μm) of *C. gigas* larvae under different diets and salinity 26 and 32 ppt, by stages of development

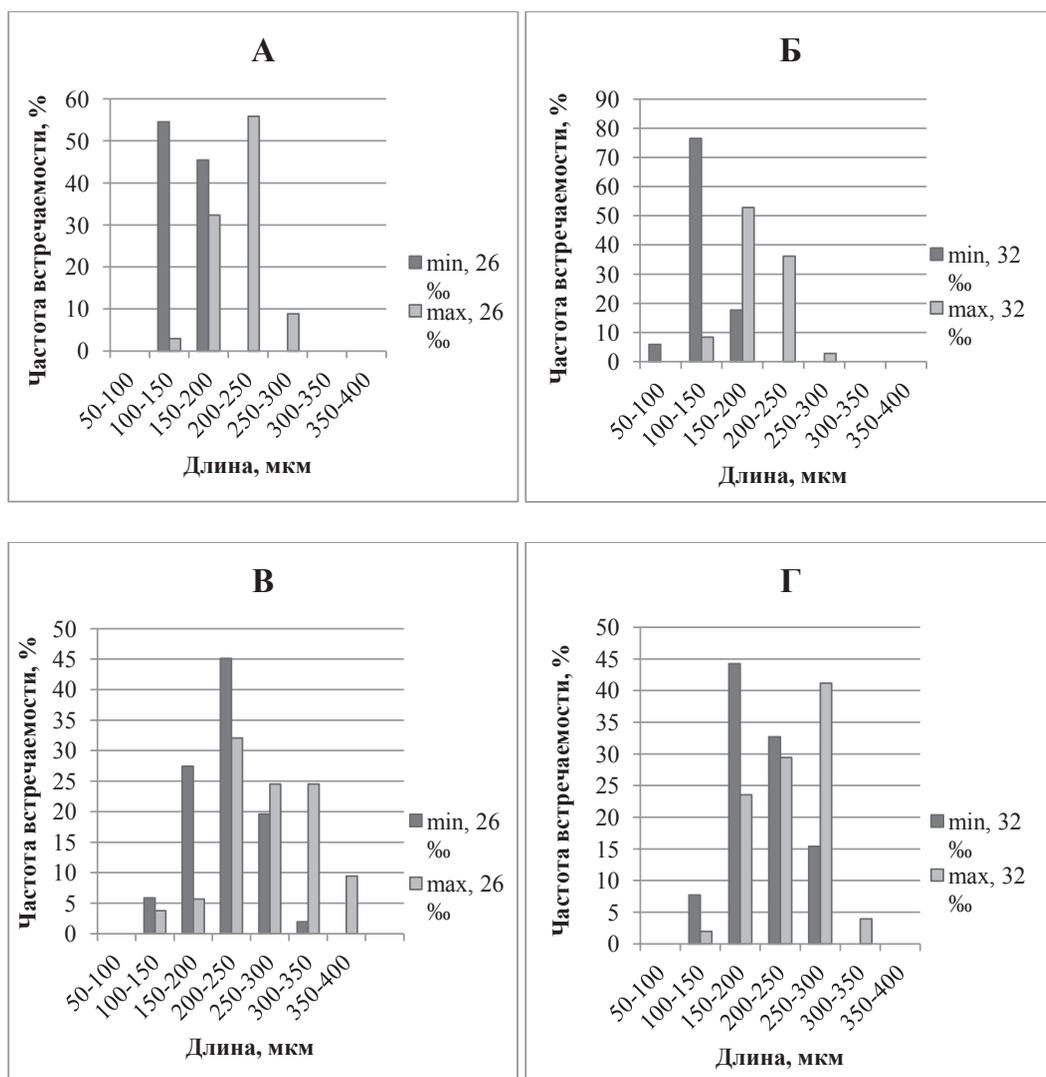
Стадия развития (продолжительность, сут)	Длина/Высота			
	Min, 26 ‰	Min, 32 ‰	Max, 26 ‰	Max, 32 ‰
Велигер и ранний великонх (13)	2,0/3,2	2,5/3,1	3,1/4,1	4,3/6,1
Великонх (8)	5,4/5,8	3,4/4,4	11,7/12,5	7,3/7,9
Поздний великонх (4)	12,7/18,2	14,3/17,2	9,4/12,0	8,6/12,0
Педивелигер (3)	5,6/1,5	2,7/2,9	5,0/0,4	3,5/2,6

Таким образом, в варианте с низким содержанием корма наблюдалось существенное замедление темпов роста личинок на стадиях велигера и великонха. Четырехкратное увеличение концентрации микроводорослей привело к резкому возрастанию этого показателя на стадии позднего великонха, когда величина среднесуточного прироста в этом варианте эксперимента была значительно выше, чем у личинок, постоянно получавших максимальное количество корма. Однако на стадии педивелигера размеры личинок, содержащихся в начале выращивания на минимальных рационах, оказались достоверно ниже.

На рисунке представлен размерный состав личинок, содержащихся на максимальном и минимальном рационах (см. рисунок, А, Б), и после уравнивания количества корма (см. рисунок, В, Г).

Анализ частотного распределения размерных групп на гистограммах (см. рисунок) подтверждает описанные выше закономерности: размерный состав личинок в вариантах с минимальными и максимальными суточными дозами корма достоверно различался на стадиях позднего велигера и педивелигера в конце эксперимента. На стадии позднего великонха (при солености 26 и 32 ‰) среди личинок, получавших минимальное количество корма, преобладали особи размерной группы 100–200 мкм, в то время как при максимальном количестве — 150–250 мкм. При этом модальный класс в первом случае составляли личинки размерами 100–150 мкм (55 % общего числа), а во втором — 200–250 мкм (56 %). На стадии педивелигера в варианте с изначально низкой концентрацией корма преобладали личинки размерных групп 150–300 мкм (при 26 ‰) и 150–250 мкм (при 32 ‰), а в варианте с высокой концентрацией — 200–350 мкм (при 26 ‰) и 150–300 мкм (при 32 ‰). Модальные классы составляли личинки размерами 150–200 (44 % общего числа) и 250–300 мкм (41 %) при солености 32 ‰. При солености 26 ‰ размеры личинок в модальных классах совпадали — 200–250 мкм (45 и 32 % соответственно при минимальных и максимальных концентрациях корма).

Разные устричные хозяйства имеют свою специфику, связанную как с природными условиями региона выращивания, так и с особенностями технологического процесса и применяемой биотехнологии. Для каждого из них подбирается оптимальное количество корма. Используемые нами в Центре марикультуры минимальные суточные концентрации были значительно ниже оптимальных, рекомендуемых в руководствах по выращиванию личинок устриц в других регионах. В разных источниках на начальных этапах личиночного развития (стадия велигера) рекомендуемая концентрация микроводорослей варьирует от 10 до 20, 25, 50 тыс. кл./мл, которую к концу выращивания



Размерный состав личинок *C. gigas* на разных стадиях и рационах при солености 26 и 32 ‰: **А, Б** — поздние великонки (возраст 20 сут); **В, Г** — педивелигеры (возраст 29 сут)

Size composition of *C. gigas* larvae reared under different diets and salinity 26 and 32 ppt: **А, Б** — late veliconkhes (age 20 days); **В, Г** — pediveligers (age 29 days)

(стадия педивелигера) постепенно увеличивают до 150–200 тыс. кл./мл [Helm et al., 2004; Wallace et al., 2008; Пиркова и др., 2013; Холодов и др., 2017]. При технологиях выращивания, позволяющих постоянно поддерживать определенное количество корма, одни исследователи рекомендуют в течение всего личиночного периода концентрацию микроводорослей на уровне 20–40 тыс. кл./мл [Rico-Villa et al., 2009], другие — 100 тыс. кл./мл [Helm et al., 2004; Trigg et al., 2020], меняя состав корма. В Центре марикультуры кормление личинок устрицы осуществляется путем дробного внесения суточного объема микроводорослей (3–4 раза в сутки). Во избежание перекорма или недокорма проводится постоянный контроль состояния личинок (активность, поведение, наполнение желудков и пр.) на всех стадиях развития для возможности оперативной корректировки количества корма и режима его подачи.

В устрицеводческих хозяйствах, специализирующихся на заводском получении посадочного материала, минимизация производственных затрат, связанных с количеством корма, и определение минимально допустимых суточных концентраций кормовых

микроводорослей в течение всего личиночного периода выращивания являются важной задачей, поскольку пищевые потребности личинок устрицы достаточно высоки. На разных стадиях развития пищевые потребности и интенсивность питания личинок различаются, что связано в первую очередь со степенью развития их пищеварительной системы [Gerdes, 1983; Rico-Villa et al., 2006]. Личиночный период жизни *C. gigas* по степени пищевой активности делится на три последовательных этапа: миксотрофный (стадия велигера), экзотрофный (стадия великонха) и метаморфоза (стадия педивелигера). Первый этап характеризуется низкой пищевой активностью личинок, что объясняется недостаточностью развития пищеварительной системы у велигеров для активного потребления пищи извне [Gallager, 1988]. Самая высокая пищевая активность наблюдается на экзотрофном этапе, когда пищеварительный аппарат личинок окончательно формируется и они переходят на активное экзогенное питание. Перед метаморфозом их пищевая активность снова понижается, что связано с серьезными анатомическими перестройками и поведенческими изменениями перед оседанием, характерными для этого периода [Cannuel, Beninger, 2006; Cannuel et al., 2009].

В нашем случае личинки получали минимальные концентрации корма на протяжении миксотрофного и значительной части экзотрофного этапов развития, чем можно объяснить снижение темпов их роста на стадии великонха. При этом на выживаемость и развитие личинок низкие концентрации корма существенного влияния не оказали. Увеличение количества корма на стадии позднего великонха (при средних размерах 130 мкм), вызвавшее ускоренный рост («компенсаторный прирост»), не смогло в полной мере компенсировать предшествующее отставание в росте при недостатке пищи, и личинки перешли на стадию педивелигера при меньших размерах. Однако в обоих вариантах эксперимента наблюдался массовый переход личинок на стадию педивелигера (а затем оседания). Положительное влияние пониженной солености на рост личинок было отмечено только в варианте с максимальной концентрацией корма, где в конце эксперимента размеры личинок были выше при солености 26 ‰.

Заключение

Результаты наших исследований показали допустимость уменьшения суточной нормы кормовых микроводорослей на начальных этапах личиночного развития *C. gigas* (стадии велигера и раннего великонха) в четыре раза относительно оптимальных значений, рекомендуемых для устричных хозяйств. В условиях Центра марикультуры ТИПРО на о. Попова низкие концентрации корма не оказывают существенного влияния на выживаемость и развитие личинок *C. gigas*, однако способствуют замедлению темпов их роста начиная со стадии великонха. Последующее увеличение количества корма на стадии позднего великонха включает механизмы компенсаторного роста, которые позволяют личинкам достичь стадии педивелигера и успешно пройти метаморфоз, однако при сравнительно меньших размерах. Подобные закономерности прослеживаются как при нормальной, так и при пониженной солености (32 и 26 ‰). Рекомендуется увеличить суточное количество корма до оптимальных значений на стадии великонха при достижении личинками средних размеров около 120 мкм. Для подбора рационов, оптимальных для каждой стадии развития личинок тихоокеанской устрицы, выращиваемых в условиях зал. Петра Великого, необходимо продолжить исследования в этом направлении.

Полученные материалы по темпу роста и выживаемости личинок будут использованы для подбора оптимальных рационов при разработке биотехнологии заводского получения жизнестойкой молоди *C. gigas* в условиях южного Приморья.

Благодарности

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

Финансирование работы

Исследование не имело спонсорской поддержки.

Соблюдение этических стандартов

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

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Информация о вкладе авторов

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

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

Гаврилова Г.С. Современное состояние и проблемы развития дальневосточной марикультуры // Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промышленное и техническое использование : мат-лы 8-й Всерос. науч.-практ. конф., посвящ. 75-летию рыбохозяйственного образования на Камчатке. — Петропавловск-Камчатский : КамчатГТУ, 2017. — Ч. 1. — С. 68–71.

Инструкция по технологии культивирования тихоокеанской устрицы / сост. А.В. Кучерявенко, А.П. Жук. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2011. — 27 с.

Калинина М.В., Гостюхина О.Б., Сухин И.Ю., Шевченко Л.О. Первый опыт заводского получения личинок тихоокеанской устрицы *Crassostrea gigas* в Приморье // Приоритеты модернизации и технологического развития продовольственного сектора Российской Федерации на современном этапе : мат-лы Всерос. науч.-техн. конф. с междунар. участием. — Астрахань : АГТУ, 2019. <http://astu.org/Content/Page/5833>

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.

Ладыгина Л.В. Биохимическая характеристика микроводорослей — кормовых объектов двустворчатых моллюсков // Рыб. хоз-во Украины. — 2005. — № 7. — С. 97–100.

Ладыгина Л.В. Культивирование микроводорослей в питомнике — корма для производителей и личинок устриц // Вісн. Житомир. пед. ун-ту. — 2002. — Вип. 10. — С. 70–71.

Ладыгина Л.В. Микроводоросли как кормовые объекты личинок мидий и устриц : дис. ... канд. биол. наук. — Севастополь, 2007. — 24 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.

Пиркова А.В., Холодов В.И., Ладыгина Л.В. Биотехника выращивания гигантской устрицы *Crassostrea gigas* Thunberg (*Bivalvia*) в Черном море // Рыб. хоз-во Украины. — 2013. — № 2. — С. 36–42.

Разработка технологической документации по получению молоди и товарному выращиванию перспективных объектов аквакультуры в хозяйствах индустриального и пастбищного типа : отчет о НИР (годовой) / ТИНРО. № 28349 / руководитель И.Ю. Сухин. — Владивосток, 2019. — 36 с.

Раков В.А. Биологические основы культивирования тихоокеанской устрицы *Crassostrea gigas* (Thunberg) в заливе Петра Великого : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1984. — 24 с.

Раков В.А., Золотова Л.А. Биотехнология промышленного культивирования тихоокеанской устрицы в зал. Петра Великого. — Владивосток : Дальрыба, 1981. — 22 с.

Раков В.А., Золотова Л.А. Временная инструкция по биотехнологии культивирования тихоокеанской устрицы. — Владивосток : ТИНРО, 1984. — 25 с.

Технологическая инструкция по индустриальному выращиванию тихоокеанской устрицы в Дальневосточном рыбохозяйственном бассейне / сост. Г.И. Викторовская, И.Ю. Сухин, А.Ю. Баранов и др. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2018. — 43 с.

Холодов В.Н., Пиркова А.В., Ладыгина Л.В. Выращивание мидий и устриц на Черном море : моногр. — Воронеж : ООО «ИЗДАТ-ПРИНТ», 2017. — 508 с.

Ярославцева А.М., Сергеева Э.П., Кашенко С.Д. Изменение чувствительности к опреснению в онтогенезе гигантской устрицы // Биол. моря. — 1990. — Т. 16, № 6. — С. 36–42.

Cannuel R., Beninger P.G. Gill development, functional and evolutionary implications in the Pacific oyster *Crassostrea gigas* (Bivalvia: Ostreidae) // Mar. Biol. — 2006. — Vol. 149(3). — P. 547–563. DOI: 10.1007/s00227-005-0228-6.

Cannuel R., Beninger P.G., Mc Combie H., Boudry P. Gill Development and Its Functional and Evolutionary Implications in the Blue Mussel *Mytilus edulis* (Bivalvia: Mytilidae) // The Biological Bulletin. — 2009. — Vol. 217, № 2. — P. 173–188. DOI: 10.1086/BBLv217n2p17.

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.

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 larve 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.

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, Iss. 1–4. — P. 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, Iss. 3. — P. 395–401. DOI:10.1016/j.aquaculture.2008.10.054.

Robert R., Gérard A. Bivalve hatchery technology. The current situation for the Pacific oyster *Crassostrea gigas* and the scallop *Pecten maximus* in France // Aquat. Living Resour. — 1999. — Vol. 12, № 2. — P. 121–130.

Trigg S.A., Mitchell K.R., Thompson R.E. et al. Temporal proteomic profiling reveals insight into critical developmental processes and temperature-influenced physiological response differences in a bivalve mollusc : BMC Genomic. — 2020. — Vol. 21. — 15 p. DOI: 10.1186/s12864-020-07127-3.

Wallace R.K., Waters P., Rikard F.S. Oyster Hatchery Techniques : SRAC Publication. — 2008. — № 4302. — 6 p.

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.

Gavrilova, G.S., Current state and problems of development of the Far Eastern mariculture, in *Prirodnyye resursy, ikh sovremennoye sostoyaniye, okhrana, promyslovoye i tekhnicheskoye ispol'zovaniye, 8-y Vseros. nauchn.-prakt. konf., posvyashchennaya 75-letiyu rybkhozyaystvennogo obrazovaniya na Kamchatke, Tezisy dokladov* (Natural resources, their current status, protection, commercial and technical use, Proc. 8th All-Russ. Sci.-Pract. Conf., Commem. 75th Anniversary of Fisheries Education in Kamchatka), Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatka State Technical University, 2017, part 1, pp. 68–71.

Kucheryavenko, A.V. and Zhuk, A.P., *Instruktsiya po tekhnologii kul'tivirovaniya tikhookeanskoj ustritsy* (Instructions on the technology of cultivation of the Pacific oyster), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2011.

Kalinina, M.V., Gostyukhina, O.B., Sukhin, I.Yu., and Shevchenko, L.O., First experience of factory cultivation of Pacific oyster larvae *Crassostrea gigas* in Primorye, in *Mater. Vseros. nauchno-tech. conf. mezhdunar. uchastiem "Prioritety modernizatsii i tekhnologicheskogo razvitiya prodovol'stvennogo sektora Rossiyskoy Federatsii na sovremennom etape"* (Proc. All-Russ. Sci. Tech. Conf. Int. Participation "Priorities of modernization and technological development of the food sector of the Russian Federation at the present stage"), Astrakhan: ASTU, 2019. <http://astu.org/Content/Page/5833>. Cited January 27, 2021.

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.

Ladygina, L.V., Biochemical characteristics of microalgae — food objects of bivalve molluscs, *Ryb. khoz-vo Ukrainy* (Ryb. households in Ukraine), 2005, no. 7, pp. 97–100.

Ladygina, L.V., Cultivation of microalgae in the nursery — feed for producers and larvae of oysters, *Visn. Zhitomir. ped. un-tu* (Visn. Zhytomyr. ped. un-tu), 2002, no. 10, pp. 70–71.

Ladygina, L.V., Microalgae as food objects for larval mussel and oyster, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Sevastopol, 2007.

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.

Pirkova, A.V., Kholodov, V.I., and Ladygina, L.V., Biotechnics of growing a giant oyster *Crassostrea gigas* Thunberg (Bivalvia) in the Black Sea, *Ryb. khoz-vo Ukrainy* (Ryb. households in Ukraine), 2013, no. 2, pp. 36–42.

Razrabotka tekhnologicheskoy dokumentatsii po polucheniyu molodi i tovarnomu vyrashchivaniyu perspektivnykh ob'yektov akvakul'tury v khozyaystvakh industrial'nogo i pastbishch-nogo tipa : otchet o NIR (godovoy) (Development of technological documentation for the receipt of juveniles and commercial rearing of promising aquaculture facilities in industrial and pasture farms: research report (annual), performance Manager Sukhin, I.Yu., Available from TINRO, 2019, Vladivostok, no. 28349.

Rakov, V.A., Biological bases for the cultivation of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* in Peter the Great Bay, Sea of Japan, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Vladivostok: Dal'nevost. Nauchn. Tsentr, Akad. Nauk SSSR, 1984.

Rakov, V.A. and Zolotova, L.A., *Biotekhnologiya promyshlennogo kul'tivirovaniya tikhookeanskoy ustritsy v zal. Petra Velikogo* (Biotechnology industrial cultivation of the Pacific oyster in the hall. Peter the Great), Vladivostok: Dal'ryba, 1981.

Rakov, V.A. and Zolotova, L.A., *Vremennaya instruksiya po biotekhnologii kul'tivirovaniya tikhookeanskoy ustritsy* (Interim Instruction on the Biotechnology of Pacific Oyster Cultivation), Vladivostok: TINRO, 1984.

Viktorovskaya, G.I., Sukhin, I.Yu., Baranov, A.Yu., Lyashenko, S.A., and Kalinina, M.V., *Tekhnologicheskaya instruksiya po industrial'nomu vyrashchivaniyu tikhookeanskoy ustritsy v dal'nevostochnom rybokhozyaystvennom bassejne* (Technological instruction for the industrial cultivation of Pacific oysters in the Far Eastern fisheries basin), Vladivostok: TINRO-Center, 2018.

Kholodov, V.I., Pirkova, A.V., and Ladygina, L.V., *Vyrashchivaniye midiy i ustrits na Chernom more* (Cultivation of Mussels and Oysters in the Black Sea), Voronezh: ООО «IZDAT-PRINT», 2017.

Yaroslavtseva, A.M., Sergeeva, E.P., and Kashenko, S.D., Change in desalination sensitivity in the ontogenesis of a giant oyster, *Russ. J. Mar. Biol.*, vol. 16, no. 6, pp. 36–42.

Cannuel, R. and Beninger, P.G., Gill development, functional and evolutionary implications in the Pacific oyster *Crassostrea gigas* (Bivalvia: Ostreidae), *Mar. Biol.*, 2006, vol. 149, no. 3, pp. 547–563. doi 10.1007/s00227-005-0228-6

Cannuel, R., Beninger, P.G., Mc Combie, H., and Boudry, P., Gill Development and Its Functional and Evolutionary Implications in the Blue Mussel *Mytilus edulis* (Bivalvia: Mytilidae), *The Biological Bulletin*, 2009, vol. 217, no. 2, pp. 173–188. doi 10.1086/BBLv217n2p17

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.

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

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

Robert, R. and Gérard, A., Bivalve hatchery technology. The current situation for the Pacific oyster *Crassostrea gigas* and the scallop *Pecten maximus* in France, *Aquat. Living Resour.*, 1999, vol. 12, no. 2, pp. 121–130.

Trigg, S.A., Mitchell, K.R., Thompson, R.E., Eudeline, B., Vadopalas, B., Timmins-Schiffman, E.B. and Roberts, S.B., Temporal proteomic profiling reveals insight into critical developmental processes and temperature-influenced physiological response differences in a bivalve mollusc, *BMC Genomic*, 2020, vol. 21. doi 10.1186/s12864-020-07127-3

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

Поступила в редакцию 16.06.2021 г.

После доработки 13.08.2021 г.

Принята к публикации 16.08.2021 г.