

# Морфологические характеристики замкового края раковин личинок *Magallana gigas* (Thunberg, 1793) (Bivalvia: Ostreidae), полученных от производителей черноморского происхождения

Анна В. ПИРКОВА<sup>1</sup>, Людмила В. ЛАДЫГИНА<sup>2</sup>

ФИЦ Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН, пр. Нахимова, 2,  
Севастополь, 299011, РОССИЙСКАЯ ФЕДЕРАЦИЯ  
E-mail: <sup>1</sup>[avpirkova@mail.ru](mailto:avpirkova@mail.ru), <sup>2</sup>[lvladygina@yandex.ru](mailto:lvladygina@yandex.ru)

**РЕЗЮМЕ.** Изучены морфологические особенности и ультраструктура замкового края раковин личинок гигантской устрицы *Magallana gigas*, полученных в питомнике от производителей черноморского происхождения и выращенных при оптимальных условиях. В работе представлены сканирующие электронные микрофотографии разъединённых створок личинок на разных стадиях развития. У личинок на стадии прямого замка или D-стадии (возраст 2 сут, размеры: 72×62 мкм), как и на стадии велигера (размеры: 84×96 мкм) провинкулюм правой и левой створок состоит из двух передних и двух задних зубов. В провинкулюме личинок великонхи без “глазка” (Н: 140–182 мкм) и великонхи с “глазком” (Н: 200–230 мкм) переднего и заднего края правой и левой створок имеется от 2 до 3 зубов. У педивелигеров (Н: 338–358 мкм) в замковом крае правой и левой створках по два передних зуба; задние зубы редуцированы. Установлены логарифмические зависимости длины замкового края (l, мкм) от длины (L, мкм) раковины [ $l=32.518 \cdot \ln(L) - 96.35$ ;  $R^2=0.904$ ] и максимальной ширины провинкулюма от высоты раковины [ $c=5.8937 \cdot \ln(H) - 17.994$ ;  $R^2=0.8993$ ] личинок размерами от 72×62 до 322×358 мкм. Приведено сравнение морфологических характеристик и ультраструктуры провинкулюма выращенных личинок и личинок *M. gigas* атлантического и тихоокеанского происхождения. Обсуждается гибридная принадлежность производителей черноморского происхождения.

[https://doi.org/10.35885/ruthenica.2026.36\(2\).1](https://doi.org/10.35885/ruthenica.2026.36(2).1)

Morphological characteristics of the hinge edge of the shells of *Magallana gigas* (Thunberg, 1793) (Bivalvia: Ostreidae) larvae obtained from Black Sea spawners

Anna V. PIRKOVA<sup>1</sup>, Lyudmila V. LADYGINA<sup>2</sup>

A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of Russian Academy of Sciences, 2 Nakhimov av., Sevastopol, 299011, RUSSIAN FEDERATION

E-mail: <sup>1</sup>[avpirkova@mail.ru](mailto:avpirkova@mail.ru), <sup>2</sup>[lvladygina@yandex.ru](mailto:lvladygina@yandex.ru)

**ABSTRACT.** The morphological features and ultrastructure of the hinge margin of the giant oyster *Magallana gigas* larvae, which were obtained from a nursery with the Black Sea broodstock and grown under optimal conditions, were studied. The paper presents scanning electron micrographs of disarticulated larval valves at different stages of development. In larvae at the D-veliger stage (2 days old, shell dimensions: 72×62 μm), as well as at the veliger stage (shell dimensions: 84×96 μm), the provinculum of the right and left valves consists of two anterior and two posterior teeth. We noted 2 to 3 teeth on the provinculum in both “uneyed” (H: 140–182 μm) and “eyed” velikonch larvae (H:

200–230 μm) on the anterior and posterior edges of the right and left valves. In pediveligers (H: 338–358 μm) there are two anterior teeth in the hinge margin of the right and left valves; the posterior teeth are reduced. We also determined logarithmic dependences of the hinge margin length (l, μm) on the length (L, μm) of the shell [ $l=32.518 \cdot \ln(L) - 96.35$ ;  $R^2=0.904$ ] and the maximum provinculum width on the shell height [ $c=5.8937 \cdot \ln(H) - 17.994$ ;  $R^2=0.8993$ ] of larvae ranging in size from 72×62 to 322×358 μm. The morphological characteristics and provinculum ultrastructure of the reared larvae were compared with those of *M. gigas* larvae of Atlantic and Pacific origin. The article discusses the potential hybrid nature of the Black Sea broodstock.

## Введение

Двустворчатый моллюск *Magallana gigas* (Thunberg, 1793) является наиболее распространенным в мире из всех видов устриц. Гигантская устрица имеет большое экономическое значение и успешно выращивается в 17 странах, благодаря ее высоким темпам роста, адаптации к различным

условиям солености и температуры, устойчивости к заболеваниям [Helm *et al.*, 2004; Ruesink *et al.*, 2005; Harris, 2008]. Некоторые популяционно-генетические последствия промышленного выращивания тихоокеанской устрицы *M. gigas* и ее интродукции по всему миру хорошо документированы [Gosling, 1982; Hedgcock, Sly, 1990; Hedgcock *et al.*, 1995].

В начале 80-х гг. XX вв. гигантская устрица была интродуцирована в Черное море из Японского моря взамен исчезающему виду *Ostrea edulis* (Linnaeus, 1758) [Orlenko, 1994]. Продолжительное время *M. gigas* не образовывала природных поселений, как предполагается из-за низкой концентрации гамет. Практика разведения привела к созданию природных поселений *M. gigas* в Черном и Средиземном морях и вдоль Атлантического побережья [Gökçek *et al.*, 2020]. В настоящее время осевших устриц все чаще обнаруживают на различных твердых субстратах и раковинах моллюсков у берегов Кавказа и Крыма [Pereladov, 2020; Pirkova *et al.*, 2020]. Спат гигантской устрицы найден на пластиковых буях мидийно-устричной фермы озера Донузлав и в бухтах Севастополя [Поров, Schurov, 2019]. Хотя количество обнаруженных естественных поселений *M. gigas* еще невелико, и, вероятно, они были образованы при размножении устриц, интродуцированных в виде спата для промышленного выращивания, вид демонстрирует способность размножения в природных условиях. О размножении гигантских устриц в Черном море свидетельствует нахождение личинок в планктоне в летне-осенний период [Lisitskaya, Schurov, 2024].

На черноморском побережье России функционируют три десятка морских ферм, которые используют технологию полувыводного выращивания устриц, закупая спат *M. gigas*, выращенных в питомниках европейских стран атлантического побережья и дорастивая их до товарного размера [Pirkova *et al.*, 2020]. Обширная транспортировка спата из одного региона в другой, а также недавние интродукции *M. gigas* в новые страны привели к смешиванию культивируемых популяций. Среди атлантических устриц имеется вид, морфологически схожий с тихоокеанской устрицей, – португальская устрица *Magallana angulata* (Lamarck, 1819). Применение биохимических методов позволяет различать эти два ранее неразличимых таксона и идентифицировать популяцию устриц как смешанную [Boudry *et al.*, 1998a].

Признаками, по которым можно различить личинки рода *Magallana* от личинок других родов устриц являются асимметрия створок, связанная с выраженной макушкой левой створки; двумя или тремя зубами с каждой стороны провинкулюма и

наличие центрального аппарата в каждой створке [Chanley, Dinamani, 1980; Waller, 1981; Kulikova, Kolotukhina, 1989; Hu *et al.*, 1993; Christo *et al.*, 2010; Hendriks *et al.*, 2014]. Центральный аппарат представляет собой выступ на правой створке и углубление на левой, так что сама область служит своего рода массивным зубом и гнездом [Waller, 1981]. Размеры личиночной раковины устриц, ее общая форма и форма макушки и соотношение между линейными параметрами раковины, а также размеры провинкулюма, форма зубов и характер их модификации на поздних стадиях личиночного развития, относятся к важным диагностическим характеристикам [Waller, 1981; Hu *et al.*, 1993; Christo *et al.*, 2010].

Использование сканирующей электронной микроскопии дает возможность для детального исследования раковины личинок и получения информации об изменениях, которые происходят в провинкулюме в ходе личиночного развития [Christo *et al.*, 2010]. Сканирующие электронные микрофотографии раковин личинок *M. gigas* разных стадий развития были опубликованы в нескольких работах [Chanley, Dinamani, 1980; Waller, 1981; Hu *et al.*, 1993; Christo *et al.*, 2010].

Цель исследования:

изучение морфологических характеристик и ультраструктуры замкового края раковин личинок *M. gigas* в онтогенезе, полученных от производителей черноморского происхождения;

сравнение морфологии провинкулюма личинок рода *Magallana* атлантического, тихоокеанского и черноморского происхождения.

## Материалы и методы

Объектом исследования послужили личинки *M. gigas*, полученные при индивидуальном скрещивании устриц черноморского происхождения возрастом 2+ года с высотой раковины около 110 мм. Нерест стимулировали раствором в стерильной морской воде серотонином ( $C_{14}H_{19}N_5O_2 \cdot H_2SO_4$ ) концентрацией 0.003% по 1.5 мл·экз.<sup>-1</sup>, вводя раствор в межстворчатую полость [Gibbons, Castagna, 1984]. Личинок выращивали в питомнике при оптимальных температурных и трофических условиях согласно методике [Pirkova *et al.*, 2020] в течение 22 суток. Пробы личинок фиксировали в этаноле (70%) с частотой 2–3 суток и хранили при температуре +10°C.

Морфологические характеристики створок и замкового края раковин личинок устриц изучали с помощью электронного сканирующего микроскопа SEM Hitachi SU 3500 со встроенным программным обеспечением Oxford Ultin Max 65 для микроанализа AZtec. Препараты раковин готовили согласно методике [Lutz *et al.*, 1982;

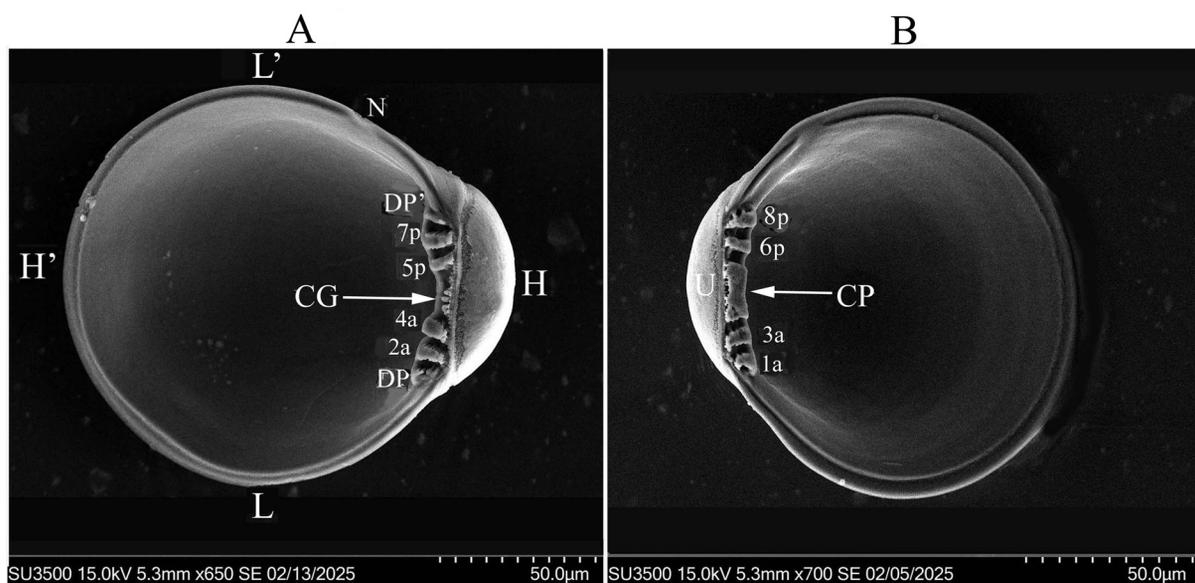


РИС.1. Терминология, используемая при описании личинок устриц: **A** – левая створка, **B** – правая створка; (L-L') – длина раковины, максимальный переднезадний размер, равный размеру продольной оси; (H-H') – высота раковины, максимальный дорсо-вентральный размер; (U) – макушка; (N) – выемка; (DP-DP') – длина провинкулюма, максимальный размер провинкулюма; (a) – передние зубы (p) – задние зубы; центральный аппарат, включающий (CP) центральный выступ на правой створке и (CG) центральное углубление на левой створке. [По: Scarlato, Starobogatov, 1986; Hu *et al.*, 1993].

FIG. 1. Terminology used to describe oyster larvae: **A** – left valve, **B** – right valve; (L-L') – shell length, maximum anteroposterior size equal to the size of the longitudinal axis; (H-H') – shell height, maximum dorso-ventral size; (U) – umbo; (N) – notch; (DP-DP') – provinculum length, maximum size of provinculum; (a) – anterior teeth (p) – posterior teeth; central apparatus, including (CP) central plateau on the right valve and (CG) central groove on the left valve [After Scarlato, Starobogatov, 1986; Hu *et al.*, 1993].

Pirkova, Ladygina, 2024]. Анализ строения провинкулюма проводили на разъединенных створках личинок разных стадий развития: D-стадии, велигера, великонхи без “глазка” и великонхи с “глазком” – по три экз.; педивелигера – 10 экз. В соответствии с системой идентификации замков раковин личинок, нумерацию зубов проводили арабскими цифрами, начиная с первого зуба переднего края провинкулюма так, чтобы при сомкнутых створках номера зубов образовывали последовательный ряд. К номерам передних зубов добавляется буква “a”, а к номерам задних – “p” [Scarlato, Starobogatov, 1986].

При описании стадий развития личинок использовали терминологию К.А. Захваткиной [Zakhvatkina, 1972]. Изучение морфометрических характеристик личинок проводили согласно методике [Loosanoff *et al.*, 1966; Hu *et al.*, 1993]: длина раковины представляет собой самое длинное расстояние параллельно замковому краю; высота – расстояние от кончика макушки до вентрального края раковины (Рис. 1).

С помощью программы MS Excel был проведен анализ зависимости длины замкового края (l, мкм) от длины (L, мкм) раковины и максимальной ширины (с, мкм) провинкулюма от высоты (H, мкм) раковины личинок гигантской устрицы.

## Результаты

У личинок гигантской устрицы на D-стадии (возраст двое сут) размерами (L×H): 72×62 мкм прямой замок длиной 46.8 мкм. Ширина провинкулюма составила: 4.8 мкм – в латеральной части и 2.2 мкм – в медиальной (Табл. 1; Рис. 2А). В провинкулюме правой и левой створки – по 2 передних и задних зуба разного размера и формы: треугольной (1a, 4a), трапециевидной (3a, 6p) и прямоугольной (2a, 5p, 7p, 8p), которым соответствуют углубления в противоположных створках. Максимальная ширина переднего зуба (3a) правой створки составила 5.3 мкм, минимальная – заднего зуба (5p) левой створки – 2.9 мкм. Центральный аппарат, длиной 22.8 мкм, между углублениями в правой створке и зубами (4a и 5p) – в левой, имеет шероховатую поверхность.

У велигера размерами 84×96 мкм (возраст 6 сут) раковина становится округлой формы (Рис. 1В). Замковый край изогнутый, длиной 51.5 мкм, шириной от 6 мкм до 9.7 мкм соответственно в медиальной и дистальной части. Провинкулюм, как правой, так и левой створок состоит их двух передних и двух задних зубов трапециевидной формы с выраженными поперечными гребнями и канавками по бокам зубов. Длина центрального

Табл. 1. Размерные характеристики и количество зубов в провинкулюме личинок *Magallana gigas* на разных стадиях развития.Table 1. Size characteristics and the number of teeth in the provinculum of *Magallana gigas* larvae at different stages of development.

Стадии личинок	Размеры личинок L×H, мкм	Количество зубов				DP-DP', мкм	Длина СА, мкм	Ширина провинкулюма, мкм	
		Правая створка		Левая створка				max	min
		а	р	р	а				
<b>Велигеры</b>									
D-стадия	72 × 62	2	2	2	2	46.8	22.8	4.8	2.2
Средний	84 × 96	2	2	2	2	51.5	23.6	9.7	6.0
Поздний	114 × 121	2	2	2	3	55.1	17.3	11.5	7.8
<b>Великонхи</b>									
Без “глазка”	116 × 140	2	2	2	2	59.2	21.0	11.1	7.1
	140 × 154	2	2	2	3	63.6	20.6	12.4	7.8
	154 × 182	3	2	2	3	63.8	11.4	12.2	9.5
С “глазком”	168 × 200	2	2	2	3	66.5	24.5	12.0	10.3
	188 × 208	2	2	3	2	68.7	23.7	14.0	10.9
	206 × 230	2	2	2	3	72.1	18.2	15.4	10.2
<b>Педивелигеры</b>									
Педивелигеры	294 × 338	2	0	0	2	100.5	-	15.3	8.0
	308 × 345	2	0	0	2	94.3	-	15.2	9.9
	322 × 358	2	0	0	2	87.3	-	17.6	12.0

Примечание: (а) – передние зубы и (р) – задние зубы; (DP-DP') – длина провинкулюма, максимальный размер провинкулюма; СА – центральный аппарат.

выступа в правой створке с множеством мелких нерегулярных зубчиков со стороны макушки, составила 23.6 мкм. В провинкулюме правой створки личинок *M. gigas* на стадии позднего велигера размерами 114×121 мкм (возраст 8 сут) два передних и два задних зуба и три углубления в переднем крае, которым соответствует количество зубов в левой створке (Рис. 2С). Левая створка характеризовалась наличием трех передних и двух задних зубов, причем центральный зуб (5а) был более широким (7.8 мкм), чем остальные. Длина центрального выступа в правой створке, разделенного углублениями и длина центрально-

го углубления левой створки между зубами 5а и 6р, составила 17.3 мкм.

На рисунке 3 представлено строение провинкулюма личинок гигантской устрицы на стадии великонхи без “глазка” размерами (L×H) от 116×140 до 154×182 мкм. На этой стадии из-за развития макушки, особенно заметной на левой створке, форма раковины становится ассиметричной и разностворчатой – правая створка меньше левой. По мере роста личинок длина замкового края раковины увеличилась от 59.2 до 63.8 мкм, а максимальная ширина замковой площадки – от 11.1 до 12.2 мкм (Табл. 1). Провинкулюм правой

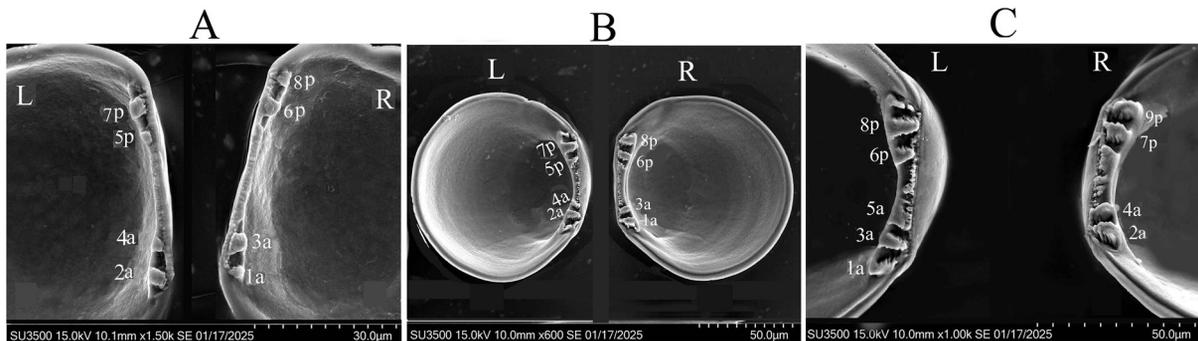


РИС. 2. Сканирующие электронные микрофотографии разъединенных створок личинок *Magallana gigas* на стадии велигера, вид с внутренней стороны раковины: А – D-стадия, размеры (L×H): 72×62 мкм, возраст 2 сут; В – велигер, размеры: 84×96 мкм, возраст 6 сут; С – поздний велигер, размеры: 114×121 мкм, возраст 8 сут. R – правые створки, L – левые створки.

FIG. 2. Scanning electron micrographs of disarticulated valves of *Magallana gigas* larvae at the veliger stage, internal view: А – D-stage, dimensions (L×H): 72×62 μm, 2 days; В – veliger, dimensions: 84×96 μm, 6 days; С – late veliger, dimensions: 114×121 μm, 8 days. R – right valves, L – left valves.

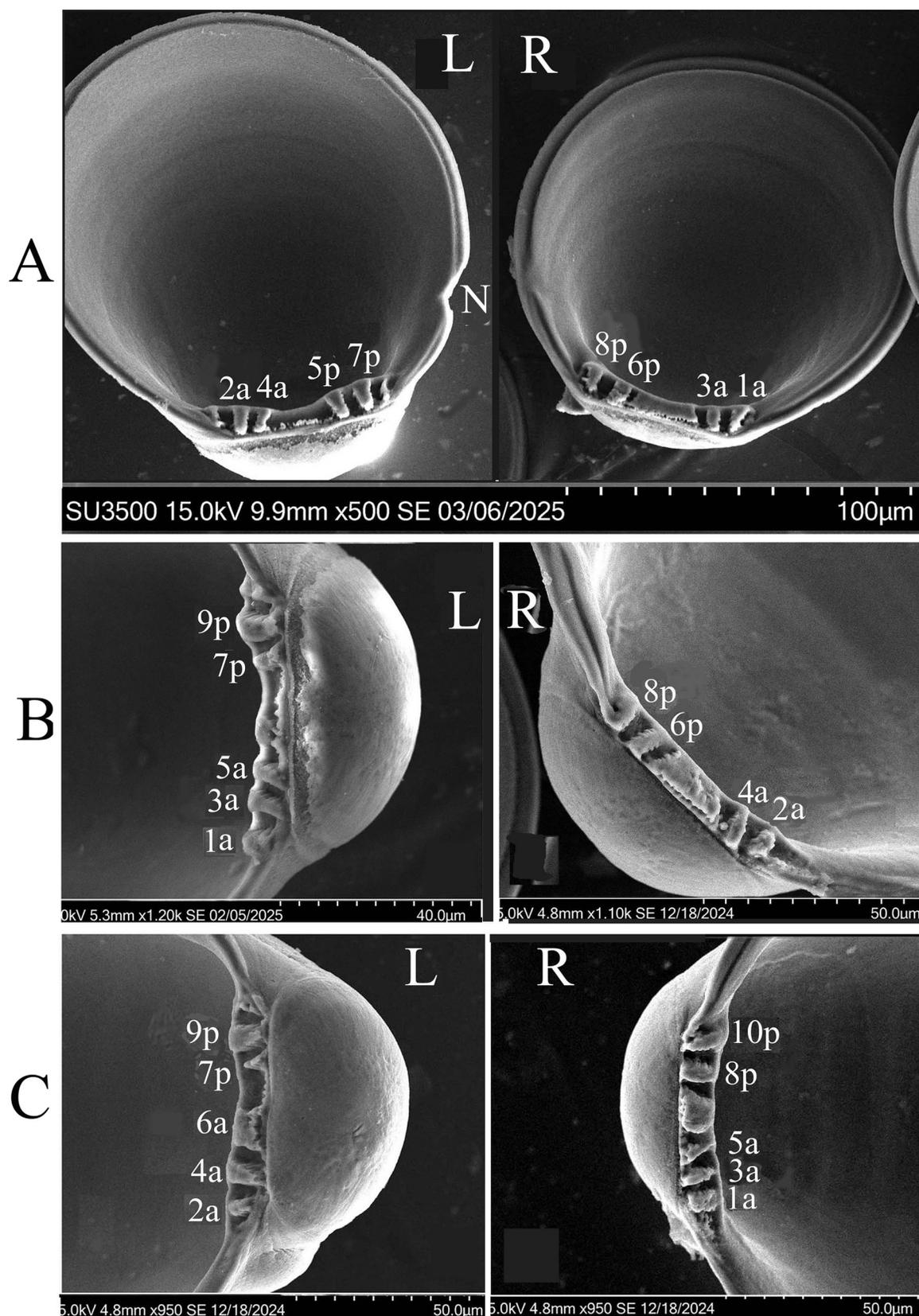


РИС. 3. Сканирующие электронные микрофотографии разъединенных створок личинок *Magallana gigas* на стадии великонхи без "глазка", вид с внутренней стороны раковины. А – размеры: 116×140 мкм, возраст 10 сут; В – размеры 140×154 мкм; возраст 12 сут, С – размеры: 154×182 мкм, возраст 14 сут. R – правые створки, L – левые створки.

FIG. 3. Scanning electron micrographs of disarticulated valves of *Magallana gigas* larvae at the velikonch stage having no an "eye", internal view. А – dimensions: 116×140 μm, age 10 days; В – dimensions: 140×154 μm; age 12 days, С – dimensions: 154×182 μm, age 14 days. R – right valves, L – left valves.

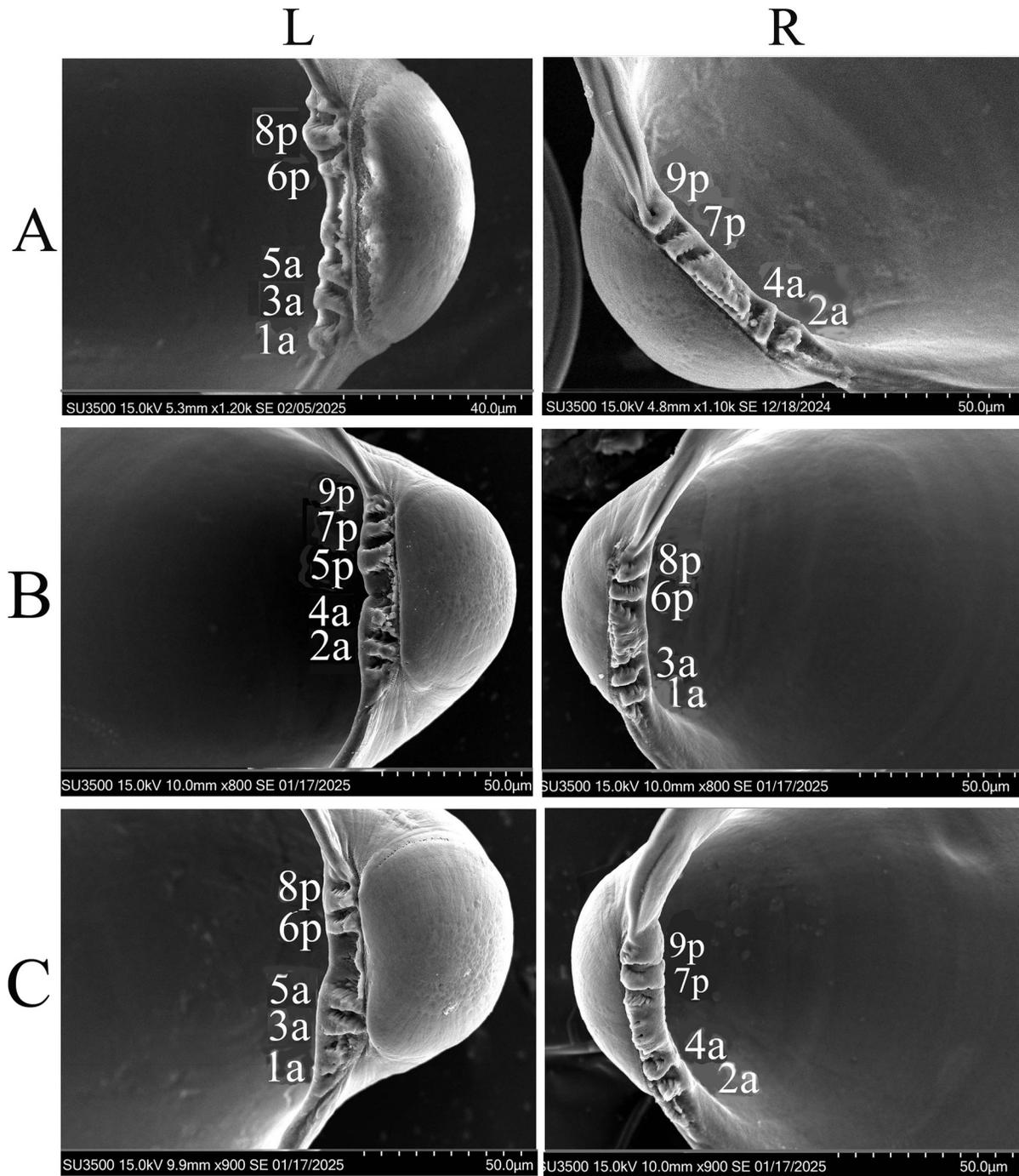


РИС. 4. Сканирующие электронные микрофотографии разъединенных створок личинок *Magallana gigas* на стадии великонхи с "глазком", вид с внутренней стороны раковины. **А** – размеры: 168×200 мкм, возраст 16 сут; **В** – размеры: 188×208 мкм, возраст 16 сут, **С** – размеры: 206×230 мкм, возраст 18 сут. R – правые створки, L – левые створки.

FIG. 4. Scanning electron micrographs of disarticulated valves of *Magallana gigas* larvae at the velikonch stage having an "eye", internal view. **A** – dimensions: 168×200 μm, age 16 days; **B** – dimensions: 188×208 μm, age 16 days, **C** – dimensions: 206×230 μm, age 18 days. R – right valves, L – left valves.

и левой створок раковины личинок размерами 116×140 мкм состоит из двух передних и двух задних трапециевидных зубов с соответствующими двумя углублениями в переднем и заднем крае обеих створок (Рис. 3А). При высоте раковины великонхи от 150 до 200 мкм макушка становится скошенной и направлена назад. Причём, макушка левой створки намного больше, чем правой.

Замковый край правой створки личиночной раковины размерами 140×154 мкм (возраст 12 сут) содержит по два передних и задних зуба с тремя углублениями в переднем крае и двумя – в заднем крае раковины; на левой створке развиты три передних и два задних зуба (Рис. 3В). Длина центрального аппарата провинкулюма личинок размерами 116×140 и 140×154 мкм составила

Табл. 2. Количество зубов, средняя высота личинок гигантской устрицы *Magallana gigas* на разных стадиях развития [по Christo *et al.*, 2010].Table 2. The number of teeth, average height of larvae of the giant oyster *Magallana gigas* at different stages of development [after Christo *et al.*, 2010].

Стадии развития личинок	Количество зубов в провинкулюме				Средняя высота, мкм ±SD, n=30
	Правая створка		Левая створка		
	Передний край	Задний край	Задний край	Передний край	
D-стадия	2	2	2	2	73±3.6
Стадия формирования макушек	2	2	3	3	152±10
Педивелигер	3	0	0	2	379±12

соответственно 21.0 и 20.6 мкм. Замковый край великонхи без “глазка” (L×H: 154×182 мкм; возраст 14 сут) правой и левой створки имеет по три передних и два задних зуба и соответствующее количество углублений в противоположных створках (Рис. 3С). Причем зуб (7р) на левой створке треугольной формы наиболее мелкий, расположен основанием в сторону макушки. Длина центрального аппарата составила всего 11.4 мкм, что связано с большей шириной зубов, по сравнению с таковой у личинок размерами 116×140 мкм (Рис. 3А).

У личинок размерами 168×200 мкм (возраст 16 сут) появился “глазок”, диаметр которого около 7 мкм. “Глазки” расположены в мантии на боковых сторонах тела личинки почти в центре раковины и представляют собой пигментную чашу, выполняющую функцию линзы [Waller, 1981]. Стадия великонхи с “глазком” продолжалась до 4 суток.

У личинок на стадии великонхи с “глазком” высотой раковины 200 и 230 мкм строение провинкулюма было аналогичным (Рис. 4А; Рис. 4С). На правых створках: по два передних и по два задних зуба; на левых – по три передних и по два задних зуба и соответствующее количество углублений в противоположных створках. Длина провинкулюма личинок на стадии великонхи увеличивалась по мере их роста и составила от 66.5 до 72.1 мкм, ширина замковой площадки – от 12 до 15.4 мкм. Длина центрального аппарата варьировала от 24.5 (168×200 мкм) (Рис. 4А) до 18.2 мкм (206×230 мкм) (Рис. 4С).

Морфологические характеристики провинкулюма личинки размерами 188×208 мкм отличались от описанных для великонхи с “глазком”: замковый край правой створки длиной 68.7 мкм состоял из двух передних и двух задних зубов; левой – из двух передних и трех задних зубов, с наиболее широким (11.2 мкм) центральным (5р) зубом (Рис. 4В).

В возрасте 18–20 сут личинки с высотой

раковин от 320 до 328 мкм перешли в стадию педивелигера. Оседание личинок произошло на 22 сут выращивания при достижении размеров 298×338 мкм (диаметр “глазка” около 14 мкм). На стадии педивелигера у личинок происходит сильный изгиб макушки, влияющий на морфологию провинкулюма. По мере развития педивелигеров длина замкового края уменьшилась: с 100.5 до 87.3 мкм, а ширина увеличилась: с 15.3 до 17.6 мкм (Табл. 1). У личинок, с высотой раковины от 338 до 358 мкм, морфология провинкулюма была аналогичной. Замок как правой, так и левой створок состоял из двух передних зубов и двух соответствующим им углублений в каждой створке (Рис. 5А–С). Задние зубы провинкулюма в обеих створках стали неразличимыми, однако на правой створке оставались их следы (Рис. 5С). Перед метаморфозом у педивелигеров на левой створке заднего края хорошо просматривается лигаментная ямка.

Зависимость длины провинкулюма (l, мкм) личинок гигантской устрицы *M. gigas* от длины (L: 72–322 мкм) раковины (Рис. 6А), как и зависимость максимальной ширины (с, мкм) замкового края от высоты раковины (H: 62–358 мкм) (Рис. 6В) описываются логарифмическими функциями, указывающими на экспоненциальный рост длины и ширины провинкулюма в онтогенезе личинок. Полученные зависимости позволяют вычислить приблизительную длину и ширину провинкулюма при достижении личинками определенных линейных размеров через конкретный промежуток времени.

## Обсуждение

При сравнении морфологических характеристик провинкулюма раковин личинок гигантской устрицы, полученных от производителей черноморского происхождения, и строением замкового края личинок *M. gigas* аналогичных стадий, выращенных в питомниках атлантического побере-

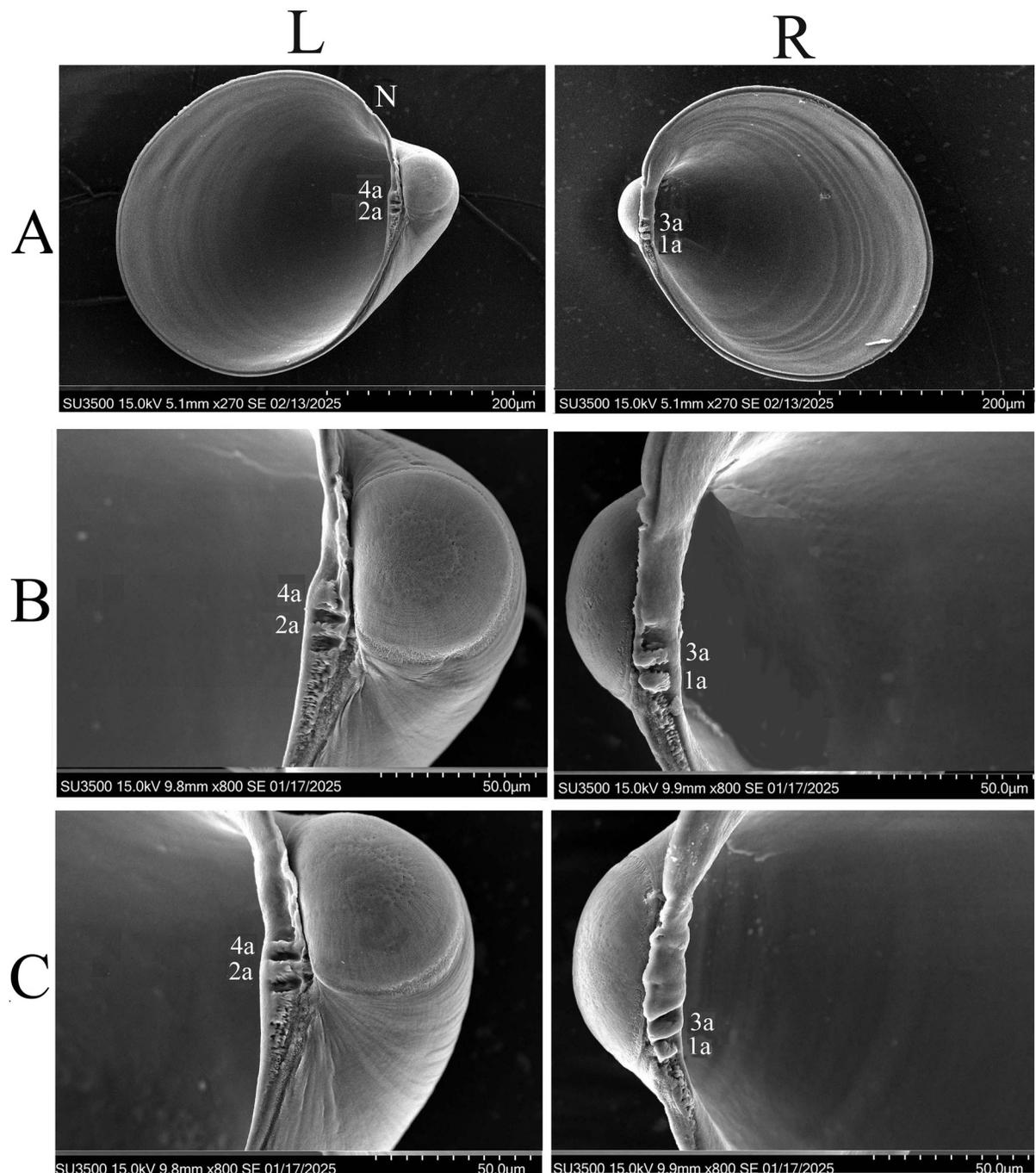


РИС. 5. Сканирующие электронные микрофотографии разъединенных створок личинок *Magallana gigas* на стадии педивелигера, вид с внутренней стороны раковины. А – размеры: 294×338 мкм, возраст 20 сут; В – размеры: 308×345 мкм, возраст 20 сут, С – размеры: 322×358 мкм, возраст 22 сут. R – правые створки, L – левые створки.

FIG. 5. Scanning electron micrographs of disarticulated valves of *Magallana gigas* larvae at the pediveliger stage, internal view: A – dimensions: 294×338 µm, age 20 days; B – dimensions: 308×345 µm, age 20 days, C – dimensions: 322×358 µm, age 22 days. R – right valves, L – left valves.

жья Северной Америки [Hu *et al.*, 1993], Южной Бразилии [Christo *et al.*, 2010] и тихоокеанского побережья Новой Зеландии [Chanley, Dinamani, 1980], а также из планктона Японского моря [Kulikova, Kolotukhina, 1989], были выявлены существенные различия, как на D-стадии, так и на

стадиях великонхи и педивелигера. На D-стадии в провинкулюме личинок правой и левой створок количество зубов соответствовало описанным ранее: по два передних и задних зуба, однако их форма различалась. У личинок атлантического происхождения – все зубы трапециевидные; у

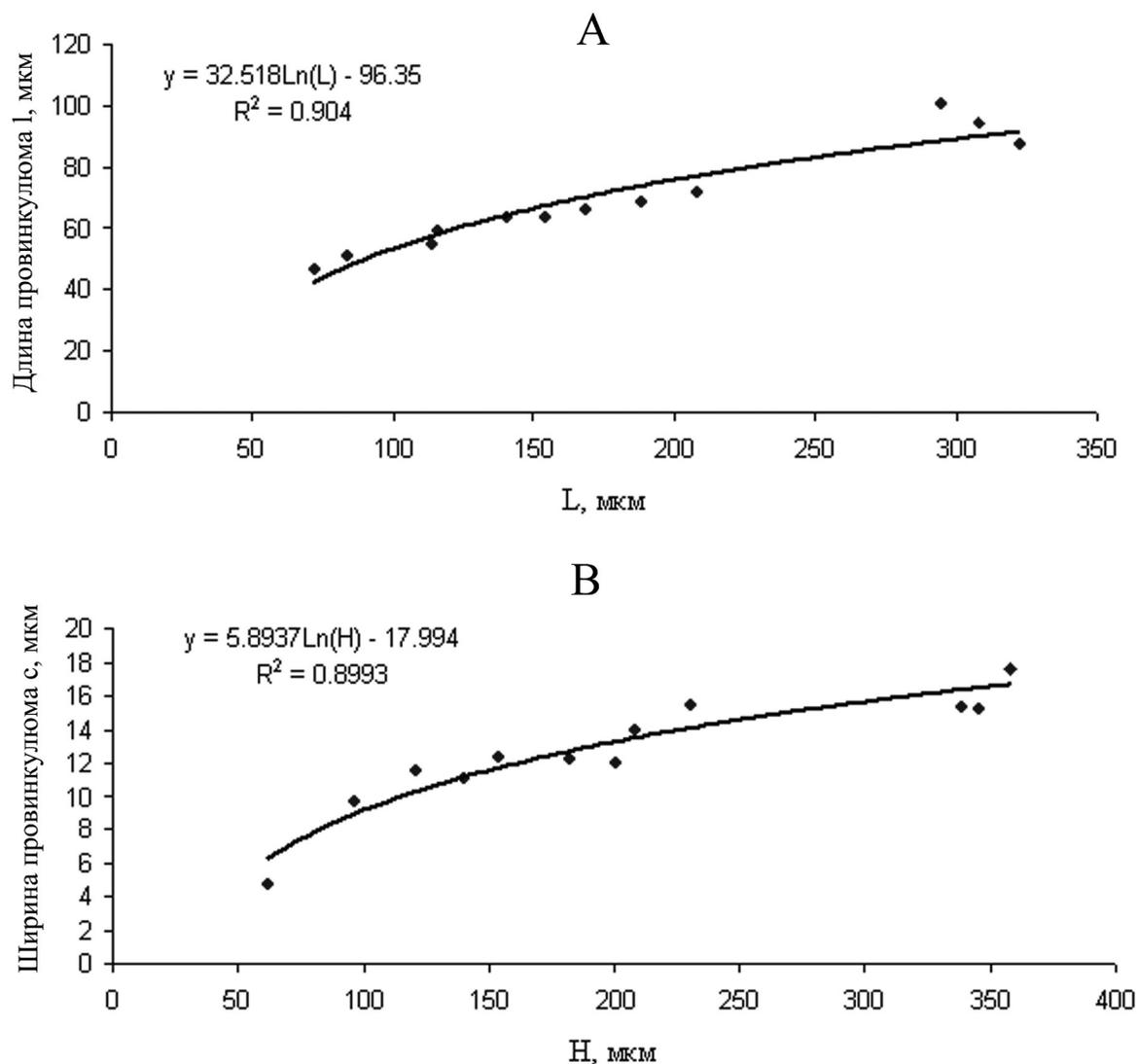


РИС. 6. А: Зависимость длины провинкулома личинок гигантской устрицы *Magallana gigas* от длины раковины; В: зависимость максимальной ширины замкового края от высоты раковины.

FIG. 6. A: Dependence of the provinculum length of the giant oyster *Magallana gigas* larvae on the shell length; B: dependence of the maximum width of the hinge margin on the shell height.

Табл. 3. Количество зубов, средняя высота раковин личинок устрицы *Magallana angulata* на разных стадиях развития (По Pascual, 1971).

Table 3. The number of teeth, average height of shells of oyster *Magallana angulata* larvae at different stages of development (After Pascual, 1971).

Стадии развития личинок	Количество зубов в провинкуломе				Высота, мкм
	Правая створка		Левая створка		
	Передний край	Задний край	Задний край	Передний край	
Велигер	2	2	2	2	78-112
Стадия формирования макушек	2	2	3	3	131-163
	2	2	3	2	250
Педивелигер	2	0	0	2	315

Примечание: стадия формирования макушек: высота раковины: 131–163 мкм – великонха без “глазка”; 250 мкм – великонха с “глазком”.

личинки черноморского происхождения – зубы разной формы: треугольной, трапециевидной и прямоугольной. Длина замочной линии составила 46.8 мкм, что меньше указанным ранее значениям для личинок D-стадии из сравниваемых регионов (50-55 мкм).

На стадии великонхи отмечены значительные различия в количестве и расположении зубов в провинкулюме правой и левой створках (Табл. 1; Табл. 2). У личинок размерами раковин 140×154, 168×200 и 206×230 мкм (Рис. 3В; 4А; 4С; Табл. 1) провинкулюм правой створки состоит из двух передних и двух задних зубов, левой створки – из трёх передних и двух задних зубов в отличие от строения замка личинок атлантического происхождения на стадии формирования макушек, где в левой створке переднего и заднего края по три зуба (Табл. 2) [Christo *et al.*, 2010]. На боковых сторонах зубов имеются изогнутые гребни, которые при сомкнутых створках входят в соответствующие изогнутые канавки по бокам пазов противоположной створки. Кривизна направлена к замковой линии, и центр кривизны лежит приблизительно на оси вращения створок. Как указано ранее, такая система гребней и канавок на зубах замков служит для уменьшения сдвига между частично открытыми створками и создает более плотную систему блокировки, когда створки находятся в процессе открытия и закрытия [Waller, 1981].

Длина провинкулюма личинок на стадии великонхи увеличивалась по мере их роста и составила от 66.5 до 72.1 мкм и соответствует размеру замкового края великонхи *M. gigas* из Японского моря [Kulikova, Kolotukhina, 1989]. У великонхи с “глазком” (L×Н: 188×208 мкм) (Рис. 4В) строение провинкулюма аналогично таковому у личинок на стадии формирования макушек другого вида – *M. angulata*, обитающего у берегов Франции (Табл. 3) [Pascual, 1971]. В замковом крае правой створки два передних и два задних зуба; левой – два передних и три задних зуба (Рис. 3В).

Замковый край педивелигеров гигантской устрицы атлантического и тихоокеанского происхождения, состоит из трех передних зубов в правой створке и двух передних зубов – в левой (Табл. 2). В отличие от строения провинкулюма педивелигеров, полученных от производителей черноморского происхождения, у которых замковый край состоит из двух передних зубов в обеих створках (Табл. 1). Строение замкового края аналогично таковому педивелигеров *M. angulata* (Табл. 3) [Pascual, 1971]. Известно, что у педивелигеров многих видов рода *Magallana* задние зубы замка правой и левой створок редуцированы [Pascual, 1971; Hu *et al.*, 1993; Christo *et al.*, 2010]. Процесс оседания личинок начался при достижении размеров 298×338 мкм,

что согласуется с указанными ранее размерами, где максимальная высота плавающих личинок гигантской устрицы составили примерно 340 мкм [Chanley, Dinamani, 1980].

Опубликованы ранее данные анализа изменчивости последовательностей фрагментов генов COI и 16S рРНК митохондрий спата выращенного в питомнике ИнБЮМ РАН, полученного при групповом скрещивании производителей из природной популяции Японского моря и питомника атлантического побережья Франции, уточняющие их таксономическую принадлежность, показали, что выращенные устрицы относятся к виду *Magallana gigas* [Slynko *et al.*, 2018]. Среди немногочисленных гаплотипов COI выявлен ранее не известный гаплотип (MF663324). Наиболее близким к нему может считаться вид – *M. angulata* [Slynko *et al.*, 2018]. Вероятной причиной появления нового гаплотипа может быть интродукция гибридного спата из питомников атлантического побережья в Черное море для промышленного выращивания и использование его в дальнейшем в качестве производителей. Данный тезис подтверждают факты возможной гибридизации между двумя видами: *M. angulata* и *M. gigas* [Chanley, Dinamani, 1980; Boudry *et al.*, 1998b; Huvet *et al.*, 2000].

Известно, что относительный таксономический статус португальской устрицы *M. angulata* и тихоокеанской устрицы *M. gigas*, которые географически разделены, но морфологически схожи, долгое время был предметом споров [Huvet *et al.*, 2000]. При сравнении последовательностей митохондриальной (16S и COI) и ядерной (28S) ДНК подтверждено близкое генетическое родство между *M. gigas* и *M. angulata* [Boudry *et al.*, 2003]. Поскольку устрицы обладают высоким уровнем морфологической пластичности, идентификация только на основе морфологических признаков могла быть ошибочной [Boudry *et al.*, 1998a].

## Заключение

Морфологические характеристики раковин личинок гигантской устрицы и особенно строения замкового края существенно изменяются в процессе личиночного развития. Сравнительный анализ морфологических особенностей раковин личинок гигантской устрицы, полученных от черноморских производителей, с личинками *M. gigas* аналогичных стадий тихоокеанского и атлантического ареалов, а также с личинками *M. angulata* из атлантического побережья Франции, указывает на гибридную принадлежность производителей черноморского происхождения. Это обстоятельство объясняет нецелесообразность их использования в питомниках в качестве производителей.

## Благодарности

Авторы выражают благодарность заведующему лабораторией микроскопии ФИЦ ИнБЮМ В.Н. Лишаеву за оказанную помощь в работе на ЭСМ. Авторы признательны Рецензенту за замечания и ценные советы, которые улучшили содержание рукописи.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по теме “Комплексное исследование механизмов функционирования морских биотехнологических комплексов с целью получения биологически активных веществ из гидробионтов” (№ гос. регистрации 124022400152-1).

## Литература

- Boudry P., Heurtebise S., Collet B., Cornette F., Gérard A. 1998a. Differentiation between populations of the Portuguese oyster *Crassostrea angulata* (Lamarck) and the Pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg), revealed by mtDNA RFLP Analysis. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 226: 279–291.
- Boudry P., Barre M., Gérard A. 1998b. Genetic improvement and selection in shellfish: A review based on oyster research and production. *Cahiers Options Mediterraneennes*, 34: 61–75.
- Boudry P., Heurtebise S., Lapègue S. 2003. Mitochondrial and nuclear DNA sequence variation of presumed *Crassostrea gigas* and *Crassostrea angulata* specimens: A new oyster species in Hong Kong? *Aquaculture*, 228(1–4): 15–25. DOI: 10.1016/S0044-8486(03)00443-5
- Chanley P., Dinamani P. 1980. Comparative descriptions of some oyster larvae from New Zealand and Chile, and a description of a new genus of oyster, *Tiostrea*, New Zealand. *Journal of Marine and Freshwater Research*, 14(2): 103–120. Doi: 10.1080/00288330.1980.9515851
- Christo S.W., Absher T.M., Boehs G. 2010. Morphology of the larval shell of three oyster species of the genus *Crassostrea* Sacco, 1897 (Bivalvia: Ostreidae). *Brazilian Journal of Biology*, 70(3): 645–650. DOI: 10.1590/S1519-69842010000300023
- Gibbons M.C., Castagna M. 1984. Serotonin as an inducer of spawning in six bivalve Species. *Aquaculture*, 40: 189–191.
- Gosling E.M. 1982. Genetic variability in hatchery-produced Pacific oysters (*Crassostrea gigas* Thunberg). *Aquaculture*, 26: 273–287.
- Gökçek Ö., Acarl S., Karahan B., Vura P., Baştanla E. K. 2020. First molecular record of the alien species Pacific oyster (*Crassostrea gigas*, Thunberg 1793) in the Marmara Sea, Turkey. *Marine Science and Technology Bulletin*, 9(1): 23–31.
- Harris J. 2008. Pacific oyster, *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793). *Aquatic Invasive Ecology*: 1–12.
- Hedgecock D., Sly F. 1990 Genetic drift and effective population sizes of hatchery propagated stocks of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*. *Aquaculture*, 88: 21–38.
- Hedgecock D., McGoldrick D.J., Bayne B.L. 1995. Hybrid vigor in Pacific oysters: an experimental approach using crosses among inbred lines. *Aquaculture*, 137: 285–298.
- Helm M.M., Bourne N., Lovatelli A. 2004. *Hatchery culture of bivalves. A practical manual*. Rome: FAO. 177 p.
- Hendriks I.E., Duren L.A., Herman P.M.J. 2014. Identification of larvae of intertidal Bivalves. *Journal of Sea Research. Chapter 2*: 30–46.
- Hu Y.P., Fuller S.C., Castagna M., Vijnhoek R.C., Lutz R.A. 1993. Shell morphology and identification of early life history stages of congeneric species of *Crassostrea* and *Ostrea*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 73: 471–496.
- Huvet A., Lapègue S., Magoulas A., Boudry P. 2000. Mitochondrial and nuclear DNA phylogeography of *Crassostrea angulata*, the Portuguese oyster endangered in Europe. *Conservation Genetic*, 1(3): 251–262. DOI: 10.1023/A:1011505805923
- Kulikova V.A., Kolotukhina N.K. 1989. Pelagic larvae of bivalve mollusks of the Sea of Japan, in *Methody, morfologia, identifikatsiya*. [Methods, morphology, identification]. Reprint No 21. Vladivostok: Dal'nevostochnoe Otdeleniye, Academiya Nauk SSSR, 32 p. [In Russian].
- Lisitskaya E.V., Shurov S.V. 2024. The first record of larval *Crassostrea gigas* (Thunberg 1793) (Bivalvia, Ostreidae) from the Black Sea. *Biology Bulletin*, 103(5): 11–15 [In Russian].
- Loosanoff V.L., Davis H.C., Chanley P.E. 1966. Dimensions and shapes of larvae of some marine bivalve mollusks. *Malacologia*, 4: 351–435.
- Lutz R., Goodsell M., Castagna S., Chapman C., Newell H., Hiou R., Mann D., Jablons K.J., Kennedy S., Siddall R., Goldberg H., Beattie C., Famagne A., Chestnut A. 1982. Preliminary observation on the usefulness of hinge structures for identification of bivalve larvae. *Journal of Shellfish Research*, 2(1): 65–72.
- Orlenko A.N. 2005. Main results of works on acclimation and cultivation of the giant oyster *Crassostrea gigas* (Th.) in the Black Sea for the period of 1985–2004. *Fisheries of Ukraine. Special Issue*. 6: 178–180 [In Russian].
- Pascual E. 1971. Morfologia de la Cliarnela larvaria de *Crassostrea angulata* (Lmk.) en diferentes fases de su desarrollo. *Investigacion Pesquera*, 35(2): 549–563.
- Pereladov M.V. 2020. Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) in the Black Sea. Modern natural settlements and prospects for further expansion. Proceedings of the 8<sup>th</sup> International Scientific and Practical Conference “Marine Research and Education” (MARESEDU-2019). Tver: PoliPRESS. Vol. II (III): 343–347 [In Russian].
- Pirkova A.V., Ladygina L.V., Kholodov V.I. 2020. *Biological and biotechnical aspects of organization and functioning of the oyster hatchery in the Black Sea*. Sevastopol: FRC IBSS, 120 p. [In Russian].
- Pirkova A.V., Ladygina L.V. 2024. Morphometric features of larvae of the mussel *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck, 1819) (Bivalvia: Mytilidae) in ontogenesis. *Ruthenica. Russian Malacological Journal*, 34(3): 127–138 [In Russian].
- Popov M.A Schurov S.V. 2019. Findings of spat of bivalve mollusc *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) in Donuzlav Lake and Artillery Bay (Crimea, the Black Sea). *Marine Biological Journal*, 4(4): 97–99 [In Russian].

- Ruesink J.L., Lenihan H.S., Trimble A.C., Heiman K.W. 2005. Introduction of nonnative oysters: Ecosystem effects and restoration implications. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 36(1): 643–689. DOI: 10.1146/ANNUREV.ECOLSYS.36.102003.15263
- Scarlato O.A., Starobogatov Ya.I. 1986. Experiment with a new system of identification of the hinge teeth of bivalve mollusks. *Transactions of the Zoological Institute, Academy of Sciences of the USSR*. 148: 33–38 [In Russian].
- Slynko Yu.V., Slynko E.E., Pirkova A.V., Ladygina L.V., Ryabushko V.I. 2018. Mitochondrial DNA Barcoding of the Pacific Oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) (Mollusca: Bivalvia: Ostreidae), Cultivated in the Black Sea. *Russian Journal of Genetics*, 54(12): 1419–1425 [In Russian].
- Waller T.R. 1981. Functional morphology and development of veliger larvae of the European oyster, *Ostrea edulis* Linné. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 328: 70 p. DOI: 10.5479/SI.00810282.328
- Zakhvatkina K.A. 1972. Larvae of bivalve mollusks – Bivalvia. In: Vodyanitskyi V.A., Mordukhai-Boltovskoi F.D. (eds) Key to the fauna of the Black and Azov Seas. Kiev: Naukova Dumka: 250–271 [In Russian].

