

РЫБНОЕ ХОЗЯЙСТВО, АКВАКУЛЬТУРА И ПРОМЫШЛЕННОЕ РЫБОЛОВСТВО

Научная статья

УДК 582.232:519.876.5

Развитие личинок дальневосточного трепанга *Apostichopus japonicus* (Selenka, 1867) при различных показателях температуры и солености воды

Мария Валерьевна Ларикова¹, Светлана Евгеньевна Лескова²

^{1, 2}Дальневосточный государственный технический рыбохозяйственный университет, Владивосток, Россия

¹larikova_mariya@mail.ru

²svetaleskova@mail.ru, <http://orcid.org/0000-0001-7058-3449>

Аннотация. Оценено влияние различных показателей температуры и солености воды на рост, развитие и выживаемость личинок дальневосточного трепанга (*Apostichopus japonicus*).

Ключевые слова: *Apostichopus japonicus*, личинки, дальневосточный трепанг, температура, соленость, темп роста, развитие, абиотические факторы, выживаемость

Для цитирования: Ларикова М.В., Лескова С.Е. Развитие личинок дальневосточного трепанга *Apostichopus japonicus* (Selenka, 1867) при различных показателях температуры и солености воды // Научные труды Дальрыбвтуза. 2022. Т. 62, № 4. С. 75–84.

FISHERIES, AQUACULTURE AND INDUSTRIAL FISHING

Original article

Development of larvae of the Far Eastern trepang *Apostichopus japonicus* (Selenka, 1867) at various indicators of temperature and salinity of water

Maria V. Larikova¹, Svetlana E. Leskova²

^{1, 2}Far Eastern State Technical Fisheries University, Vladivostok, Russia

¹larikova_mariya@mail.ru

²svetaleskova@mail.ru, <http://orcid.org/0000-0001-7058-3449>

Abstract. The effect of various indicators of water temperature and salinity on the growth, development and survival of sea cucumber (*Apostichopus japonicus*) larvae was assessed.

Keywords: *Apostichopus japonicus*, larvae, cucumber, temperature, salinity, growth rate, development, abiotic factors, survival

For citation: Larikova M.V., Leskova S.E. Development of larvae of the Far Eastern trepang *Apostichopus japonicus* (Selenka, 1867) at various indicators of temperature and salinity of water. *Scientific Journal of the Far Eastern State Technical Fisheries University*. 2022;62(4):75–84. (in Russ.).

Введение

Дальневосточный трепанг *Apostichopus japonicus* (Selenka) – важнейший из промысловых видов голотурий. В последние годы в планктонных пробах все сложнее обнаружить личиночную стадию трепанга. Это говорит о том, что не стоит надеяться на ближайшее восстановление популяции. Помимо браконьерского вылова на трепанга влияют экологические, антропогенные и другие факторы. Наиболее уязвимые к данным факторам являются личинки. Изменение температуры или солености воды может привести к их гибели. Кроме того, личинка трепанга на разных стадиях своего развития имеет разную силу приспособления к изменению этих факторов. В настоящее время имеется технология выращивания трепанга в заводских условиях, но требует адаптации к тем условиям, в которых она применяется. Изучение влияния абиотических факторов дает возможность получения качественной продукции, так как на заводах создаются контролируемые условия, что гарантирует стабильное получение жизнестойкой молоди [1].

Целью работы являлось изучение развития личинок трепанга под влиянием различной температуры и солености в заводских условиях, а также определение оптимальных пределов, при которых личинки способны развиваться без отклонений.

Материалы и методы

Экспериментальная работа проводилась в заводских условиях на базе предприятия ООО «Дальстам-Марин». Для нереста производители *A. japonicus* были собраны в море с созревшими гонадами при температуре 18,7 °С и солености 35 ‰. Для одновременного нереста производителей был применен температурный метод стимуляции. Нерест происходил в емкостях объемом 400 л. После окончания нереста наблюдалось оплодотворение и эмбриональное развитие при помощи микроскопа. Личинок, перешедших на стадию диплеврулы, пересаживали в новые емкости с чистой водой при плотности 7 шт./мл. Личинки развивались при различных показателях температуры 15, 18, 21 и 24 °С и солености воды 22, 25, 28, 32 и 35 ‰, контрольными были емкости с температурой воды 21 °С и соленостью 35 ‰. Смена воды в емкостях производилась ежедневно. Насыщение воды кислородом происходило постоянно. Ежедневно контролировались плотность содержания личинок, их размеры и стадии развития. Для определения плотности личинок из емкости с личинками брали пробу объемом 100 мл, после пипеткой отмеряли 1 мл и помещали в камеру Богорова. Затем подсчитывалось количество личинок. Для точности пробу брали 3 раза и высчитывали среднее значение. Размер личинок определяли при помощи окулярной линейки, с учетом увеличения окуляра. На всех стадиях развития личинкам подавали живые микроводоросли *Chaetoceros mulleri*.

Изменение показателей температуры и солености воды производилось заранее. Для приготовления воды необходимой солености производилось разбавление морской воды (35 ‰) дистиллированной водой в заранее просчитанных пропорциях. Для измерения солености использовался ручной рефрактометр с точностью до 0,5 ‰. Температура воды измерялась электронным термометром три раза в сутки.

Работа выполнялась в рамках конкурса научных грантов для студентов ФГБОУ ВО «Дальрыбвтуз».

Результаты и их обсуждение

В результате проведенной работы наиболее неблагоприятный температурный показатель воды составил 15 °С. При данной температуре личинки прожили 17 дней, за это время личинки не смогли перейти на стадию средняя аурикулярия. Личинки развивались аномально медленно, от стадии к стадии переходили с большим опозданием, большинство из них имели деформацию желудка, что приводило к неспособности к питанию (рис. 1).

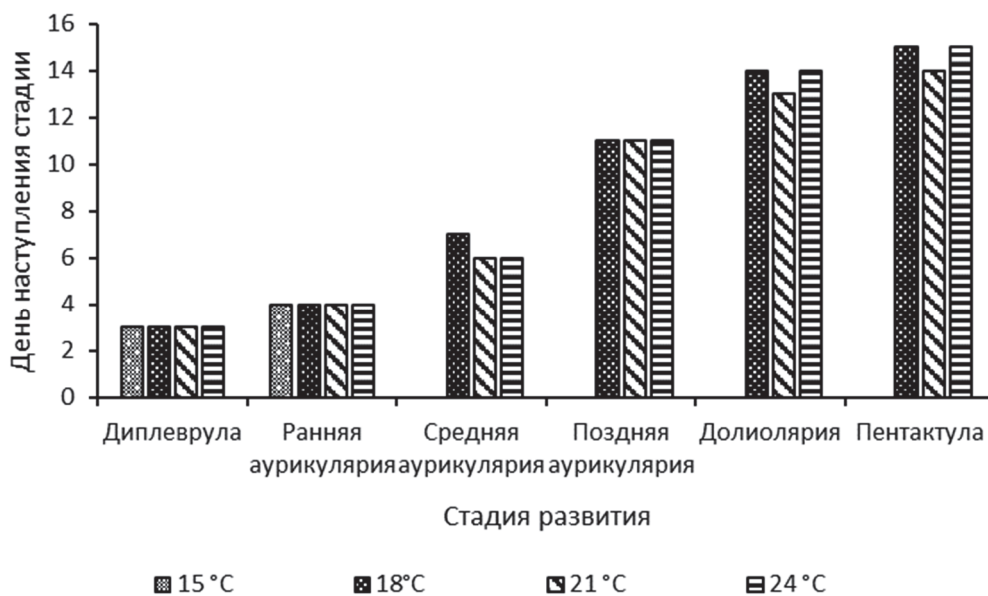


Рис. 1. Развитие личинок *A. japonicus* при различных показателях температуры воды
 Fig. 1. Development of *A. japonicus* larvae at different temperatures

При показателях температуры с 18, 21 и 24 °C личинки прошли полный метаморфоз и осуществили оседание за 14–15 дней. Развитие происходило стандартно, согласно методике [2], аномалий и отклонений в росте не наблюдалось.

При всех показателях температуры личинки росли неравномерно. На стадии диплеврулы и ранней аурикулярии самые крупные размеры личинок наблюдались при температуре 18 °C, самый минимальный размер наблюдался при температуре 15 °C – $291,6 \pm 22,04$ и $494,2 \pm 11,3$ мкм. На стадии средняя и поздняя аурикулярия размеры личинок, которые развивались при температуре 21 и 24 °C практически не различались, размеры личинок на стадиях долиолярия и пентактула при температурах 18, 21 и 24 °C имели несущественные отличия (табл. 1, рис. 2).

Выживаемость личинок за время проведения эксперимента изменялась от стадии к стадии.

Процент выживаемости на стадиях ранняя и средняя аурикулярия был наиболее высок при температуре 18 °C и составил 91 и 89 %. В то время как на стадиях поздняя аурикулярия, долиолярия и пентактула наибольший процент наблюдался при температуре 21 °C и составил 78,8, 25,5 и 80 % соответственно. Наилучшая выживаемость наблюдалась при показателях температуры воды 18 и 21 °C (рис. 3).

В большей степени негативную реакцию у личинок вызывает изменение солёности, чем температуры воды.

Наиболее неблагоприятный показатель солёности воды для личинок составил 22 ‰. При данной солёности личинки погибли чрез 7 дней, при этом они не смогли перейти на стадию ранняя аурикулярия.

В воде с солёностью 25 ‰ личинки существовали 10 дней. При данном значении наблюдались особи аномально развивающиеся, в частности, с деформацией желудка. Переход на стадию ранняя аурикулярия не был осуществлен.

При показателях солёности 32 и 35 ‰ личинки прошли полный метаморфоз и осуществили оседание за 13–14 дней соответственно, отклонений в их развитии не наблюдалось.

При солёности 28 ‰ личинки завершили полный метаморфоз и оседание за 17 дней, что немного дольше, чем при солёности 35 ‰ (рис. 4).

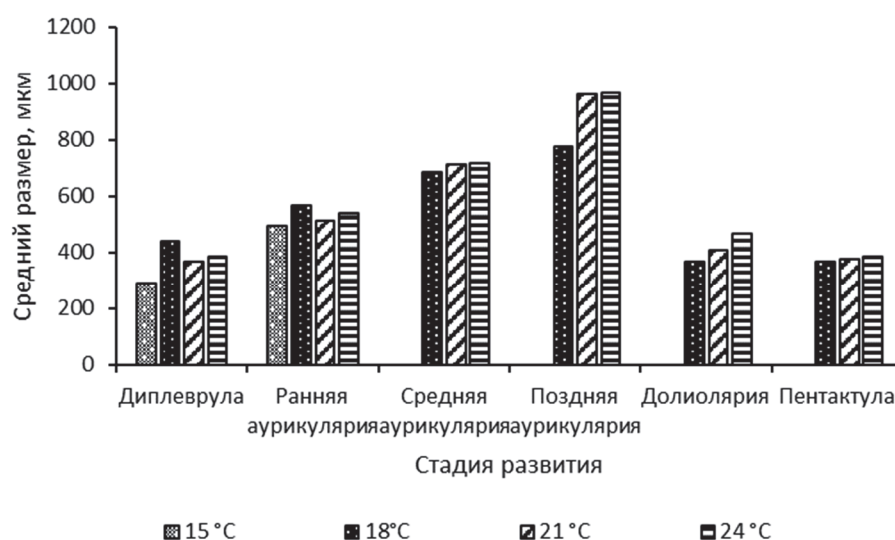
Таблица 1

Рост и развитие личинок *A. japonicus* при различных показателях температуры воды

Table 1

Growth and development of *A. japonicus* larvae at different water temperatures

Показатель, °С	День развития	Стадия развития	Средний размер, мкм	Min, мкм	Max, мкм
15	3	Диплеврула	291,6±22,04	250	325
	4	Ранняя аурикулярия	494,2±11,3	375	625
	-	Средняя аурикулярия	-	-	-
	-	Поздняя аурикулярия	-	-	-
	-	Долиолярия	-	-	-
	-	Пентактула	-	-	-
18	3	Диплеврула	441,6±30,04	400	500
	4	Ранняя аурикулярия	569,4±20,3	475	625
	7	Средняя аурикулярия	683,3±12,4	625	750
	11	Поздняя аурикулярия	775±17,2	700	850
	14	Долиолярия	366,6±16,6	350	400
	15	Пентактула	366,6±8,3	350	375
21	3	Диплеврула	366,6±8,3	350	375
	4	Ранняя аурикулярия	512,5±15,5	450	550
	6	Средняя аурикулярия	711,6±30,3	500	1000
	11	Поздняя аурикулярия	963,8±52,5	750	1175
	13	Долиолярия	408,3±54,6	300	475
	14	Пентактула	375±14,4	350	400
24	3	Диплеврула	383,3±8,3	375	400
	4	Ранняя аурикулярия	541,6±10,5	500	575
	6	Средняя аурикулярия	717,8±21,1	500	875
	11	Поздняя аурикулярия	969,2±30,9	825	1175
	14	Долиолярия	466,6±16,6	450	500
	15	Пентактула	383,3±8,3	375	400

Рис. 2. Размеры личинок *A. japonicus* при различных показателях температуры водыFig. 2. Sizes of *A. japonicus* larvae at different water temperatures

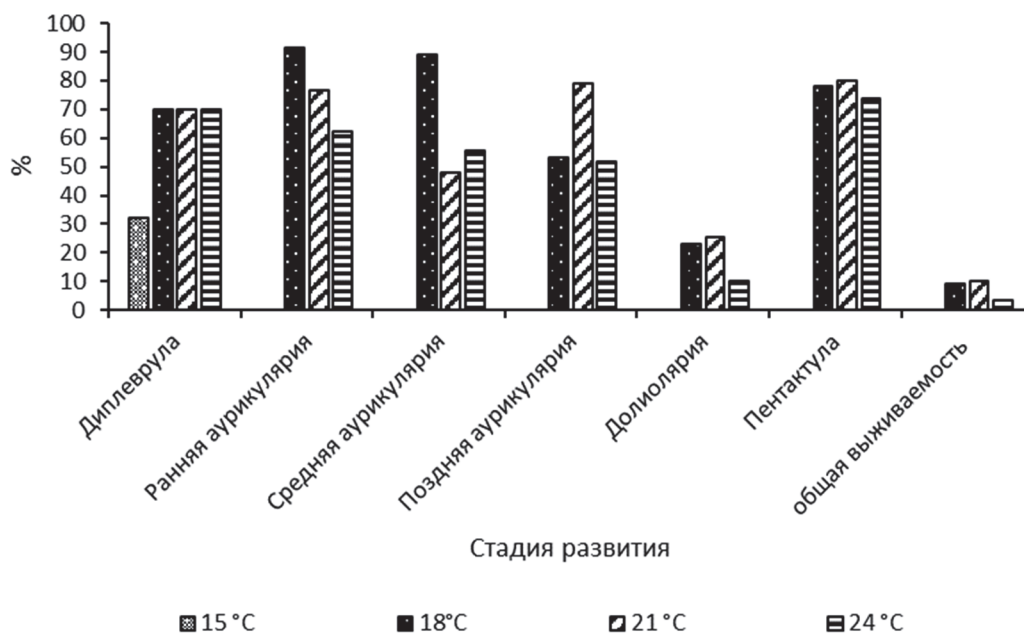


Рис. 3. Выживаемость личинок *A. japonicus* при различных температурах воды
 Fig. 3. Survival of *A. japonicus* larvae at different water temperatures

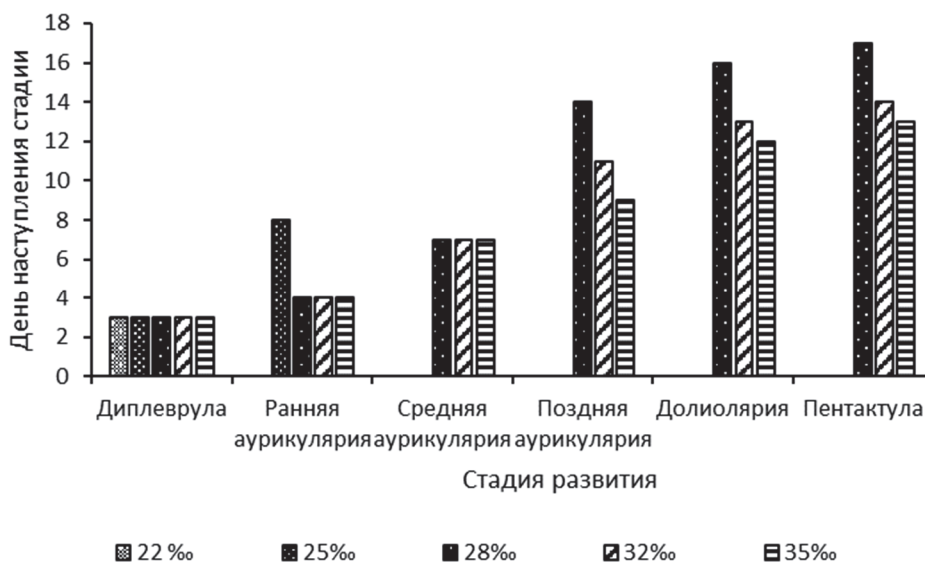


Рис. 4. Развитие личинок *A. japonicus* при различных показателях солености воды
 Fig. 4. Development of *A. japonicus* larvae at different water salinity

При всех показателях солености воды рост у личинок был неравномерен. На стадии диплеврула максимальный размер наблюдался у личинок, развивающихся при солености 25 и 35 ‰, самый минимальный размер имели личинки при солености 22 ‰ – $269 \pm 8,5$ мкм. На стадиях ранняя и средняя аурикулярия размеры личинок, которые развивались при солености воды 28, 32 и 35‰, практически не различались. На стадиях поздняя аурикулярия, долиолярия и пентактула максимальные размеры наблюдались у личинок, развивавшихся при солености 35 ‰, размеры личинок, развивающихся при солености воды 28 и 32 ‰, различались не существенно (табл. 2, рис. 5).

Выживаемость личинок в эксперименте с соленостью варьировала от стадии к стадии в зависимости от солености воды (рис. 6).

На стадии ранняя аурикулярия наибольший процент выживаемости наблюдался у личинок, развивающихся в воде с соленостью 28 и 35 ‰. На стадии средняя аурикулярия наибольший процент выживаемости наблюдался при 32 ‰ и составил 82 %. В то время как на стадиях поздняя аурикулярия и пентактула наибольший процент выживаемости наблюдался при солености 35 ‰ и составил 66,6 и 91 % соответственно.

Наилучшая выживаемость наблюдалась у личинок, которые содержались в воде с показателем солености 35 ‰ и составил 12 %, при солености 28 и 32 ‰ – 8,5 %.

Существует небольшое количество отечественных научных исследований по влиянию температуры и солености на развитие личинок дальневосточного трепанга, больше всего данной проблемой интересуются на Дальнем Востоке [1–7]. Наибольшее количество исследований сосредоточено за рубежом, а именно, в Китае [8–16].

Таблица 2

Рост и развитие личинок *A. japonicus* при различных показателях солености воды

Table 2

Growth and development of *A. japonicus* larvae at different water salinity

Показатель, ‰	День развития	Стадия развития	Средний размер, мкм	Min, мкм	Max, мкм
22	3	Диплеврула	269 ± 8,5	250	350
	-	Ранняя аурикулярия	-	-	-
	-	Средняя аурикулярия	-	-	-
	-	Поздняя аурикулярия	-	-	-
	-	Долиолярия	-	-	-
	-	Пентактула	-	-	-
25	3	Диплеврула	465 ± 16,8	375	525
	8	Ранняя аурикулярия	519,4 ± 18,1	425	600
	-	Средняя аурикулярия	-	-	-
	-	Поздняя аурикулярия	-	-	-
	-	Долиолярия	-	-	-
	-	Пентактула	-	-	-
28	3	Диплеврула	391,6 ± 16,6	375	425
	4	Ранняя аурикулярия	572,2 ± 29	375	650
	7	Средняя аурикулярия	732,1 ± 14,5	575	825
	14	Поздняя аурикулярия	858,3 ± 8,3	850	900
	16	Долиолярия	350 ± 0	350	350
	17	Пентактула	341,6 ± 8,3	325	350
32	3	Диплеврула	433,3 ± 22	400	475
	4	Ранняя аурикулярия	602,7 ± 14,7	525	675
	7	Средняя аурикулярия	679,2 ± 17,9	600	800
	11	Поздняя аурикулярия	845,8 ± 23,6	775	900
	13	Долиолярия	400 ± 28,8	350	450
	14	Пентактула	383,3 ± 16,6	350	400
35	3	Диплеврула	508,3 ± 8,3	500	525
	4	Ранняя аурикулярия	552,7 ± 15,2	500	625
	7	Средняя аурикулярия	720,8 ± 22,7	650	800
	9	Поздняя аурикулярия	947,2 ± 31,3	875	1125
	12	Долиолярия	458,3 ± 41,6	375	500
	13	Пентактула	400 ± 14,4	375	425

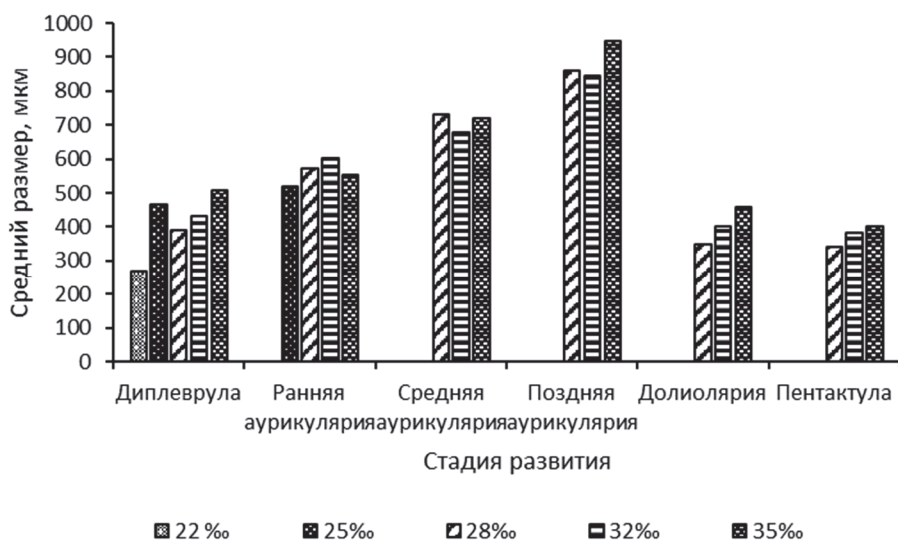


Рис. 5. Размеры личинок *A. japonicus* при различных показателях солености воды
 Fig. 5. Sizes of *A. japonicus* larvae at different water salinity

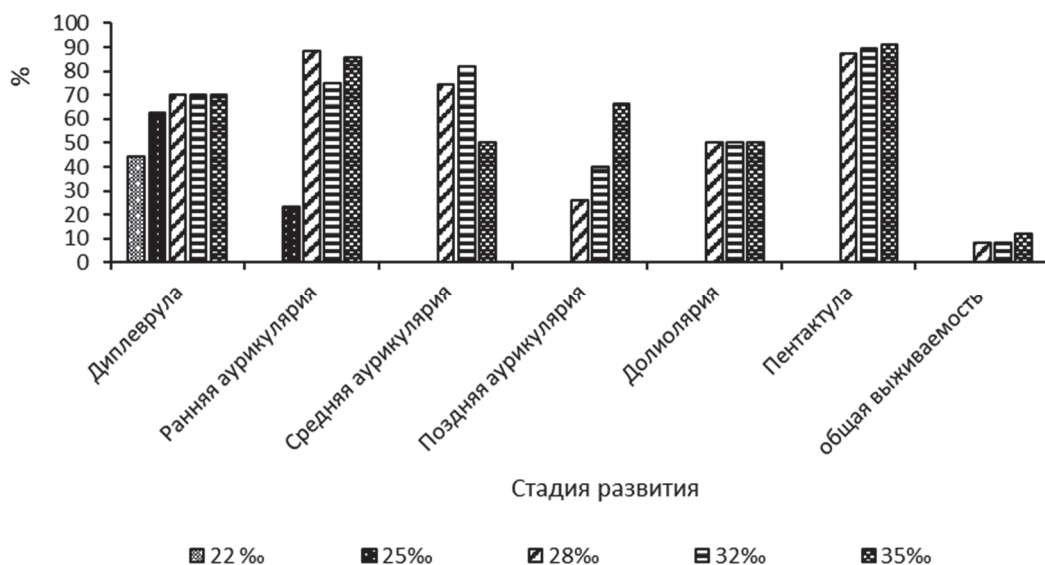


Рис. 6. Выживаемость личинок *A. japonicus* при различных показателях солености воды
 Fig. 6. Survival of *A. japonicus* larvae at different water salinity

Ознакомившись с зарубежной и отечественной научной литературой, и на основании проведенного эксперимента, мы обнаружили несоответствие в экспериментальных данных.

В своей работе Dong et al. (2006) считает, что температура от 15 до 18 °C является оптимальной для роста и развития личинок [8], в то же время Чжан Я Цин (2003) отмечает, что температура воды 15 °C ведет к высокой доли аномальных изменений в развитии особи и медленному развитию [9]. По нашим данным, температура 15 °C слишком низкая для развития личинок трепанга, в то время как при температуре 18 °C развитие хоть и медленное, но протекает без отклонений.

При развитии в воде с температурой 21 °C личинки активно питаются и развиваются, темп роста у личинок при данной температуре являлся более быстрым, чем при более низкой

температуре, что соответствует результатам отечественных и зарубежных исследователей [2, 3, 6, 10–13].

Chaoqun Hu et зафиксировал, что при температуре 24 °С происходит наиболее быстрый темп роста личинок трепанга, при этом выживаемость была очень низкой [14]. Проведенный нами эксперимент подтверждает данный вывод.

Сопоставляя результаты эксперимента и данные научных исследований, мы можем подтвердить, что оптимальный температурный диапазон для развития личинок трепанга лежит в пределах от 18 до 21 °С.

Личинки дальневосточного трепанга не являются эвригалинными, что подтверждает множество литературных источников.

В своих работах Кашенко предполагает, что существование личинок возможно при солености от 22 до 25 ‰, в случае если производится акклиматизация личинок [5]. Наш же эксперимент показал, что личинки не способны долго существовать в данной солености, развитие личинок при таких показателях солености не наблюдается.

Проведя эксперимент с 28 ‰, мы можем подтвердить, что развитие при данной солености протекает более медленным темпом, но метаморфоз осуществляется полностью, без отклонений, что подтверждает результат эксперимента Сомойловой. По данным Левина, при солености ниже 28 ‰ развитие личинок угнетается [1, 7].

В своих исследованиях Левин доказал, что толерантный диапазон солености составляет от 32 до 34 ‰, что подтверждает результаты проведенного нами эксперимента [1].

Соленость в 35 ‰ является наиболее лучшим показателем как для вылупления, так и для роста личинок. Данные результаты схожи с данными эксперимента Asha [15].

Полученные нами данные показали, что оптимальный диапазон солености воды для развития личинок трепанга составляет от 28 до 35 ‰, все показатели ниже данных значений является губительными для личинок [2, 4, 12, 15, 16].

Заключение

Личиночная стадия развития трепанга является самой уязвимой в жизненном этапе. Экстремально высокие и низкие температуры воды и их резкие перепады отрицательно влияют на рост и развитие личинок, которые проходят у дна в стабильных условиях, усиливая угнетающие действия пониженной солености.

Таким образом, в результате проведенного эксперимента мы пришли к заключению, что для развития и роста личинок трепанга показатели температуры воды ниже 15 °С являются летальными, оптимальными являются значения температуры от 18 до 24 °С. Показатели солености воды ниже 28 ‰ являются губительными для личинок, оптимальные показатели лежат в пределах от 28 до 35 ‰.

Список источников

1. Левин В.С. Дальневосточный трепанг. Биология, промысел, воспроизводство. СПб.: Голанд, 2000. 200 с.
2. Мокрецова Н.Д. и др. Инструкция по технологии получения жизнестойкой молоди трепанга в заводских условиях. Владивосток: ТИПРО-Центр, 2012. 81с.
3. Гостюхина О.Б., Захарова Е.А. Особенности получения и выращивания личинок и молоди дальневосточного трепанга (*Apostichopus japonicus*) в заводских условиях // VII Всероссийская конференция по промысловым беспозвоночным (памяти Б.Г. Иванова). М.: Изд-во ВНИРО, 2006. С. 278–280.
4. Кашенко С.Д. Влияние соленостной акклимации трепанга *Stichopus japonicus* на адаптивные способности разных стадий его развития // Биол. моря. 1997. Т. 23, № 2. С. 93–100.

5. Кашенко С.Д. Акклиматизация морского огурца *Apostichopus japonicus* к пониженной солености на стадиях бластулы и гастрюлы: ее влияние на резистентность личинок к опреснению на последующих стадиях развития // Биол. моря. 2000. Т. 26, № 6. С. 400–405.
6. Кашенко С.Д. Влияние температуры и солености на раннее развитие трепанга *Stichopus japonicus* // Биол. моря. 1998. Т. 24, № 2. С. 103–107.
7. Самойлова А.А. Влияние солености на развитие личинок дальневосточного трепанга в искусственных условиях // Инновации в науке, образовании и бизнесе-2012: тр. X Междунар. науч. конф. Калининград: ФГБОУ ВПО «Калининградский государственный технический университет», 2012. С. 87–89.
8. Tingting Ji et al. Growth and physiological responses in the sea cucumber, *Apostichopus japonicus* Selenka: Aestivation and temperature // Aquaculture. 2008. Vol. 283. P. 180–187.
9. Чжан Я Цин и др. Трепанг и морской еж. Биология, исследование и разведение. Далянь: Даляньский рыбохозяйственный университет, 2003. 200 с.
10. Guangbin Liu et al. Effects of rearing temperature and density on growth, survival and development of sea cucumber larvae, *Apostichopus japonicus* (Selenka) // Chinese Journal of Oceanology and Limnology. 2015. Vol. 39. P. 25–35.
11. Matrosova I.V. et al. Experimental larval rearing of the Japanese sea cucumber (*Apostichopus japonicus*) in Severnaya bay (Slavyansky bay, Sea of Japan) // IOP Conf. Series: Earth and Environmental Science. 548. 2020. P. 72059.
12. Song aihuan et al. Effects of temperature and salinity on the growth and development of F2 larvae bred in the selective breeding of *Apostichopus japonicus* // The 11th annual conference of the chinese association for science and technology, 2009.
13. Tianlong Qiu et al. Development, Settlement, and Post-settlement Growth // Developments in Aquaculture and Fisheries Science. 2015. Vol. 39. P. 111–131.
14. Chaoqun Hu et. al. Spawning, larval development and juvenile growth of the sea cucumber *Stichopus horrens* // Aquaculture. 2013. Vol. 404–405. P. 47–54.
15. Asha P.S. et al. Influence of salinity on hatching rate, larval and early juvenile rearing of sea cucumber *Holothuria scabra* Jaeger // Journal of the Marine Biological Association of India. 2011. P. 79–85.
16. Li Li & Qi Li. Effects of stocking density, temperature, and salinity on larval survival and growth of the red race of the sea cucumber *Apostichopus japonicus* (Selenka) // Aquaculture International. 2010. Vol. 18. P.447–460.

References

1. Levin V.S. Far Eastern trepang. Biology, fishing, reproduction. St. Petersburg: Goland, 2000. 200 p.
2. Mokretsova N.D. et al. Instructions on the technology of obtaining resilient trepang juveniles in factory conditions. TINRO-Center, 2012. 81c.
3. Gostyukhina, O.B., Zakharova, E.A. Features of obtaining and growing larvae and juveniles of the Far Eastern trepang (*Apostichopus arossiz*) in factory conditions // in the VII-I All-Russian Conference on commercial invertebrates (in memory of B.G. Ivanov).M.: VNIRO Publishing House, 2006. P. 278–280.
4. Kashenko S. D. Influence of salinity acclimation of trepang *Stichopus arossiz* on adaptive abilities of different stages of its development // Biology of the sea. 1997. Vol. 23, No. 2. P. 93–100.
5. Kashenko S.D. Acclimatization of the sea cucumber *Apostichopus arossiz* to reduced salinity at the stages of blastula and gastrula: its effect on the resistance of larvae to desalination at subsequent stages of development // Biology of the sea. 2000. Vol. 26, No. 6. P. 400–405.
6. Kashenko S. D. Influence of temperature and salinity on the early development of trepang *Stichopus Camellia* // Marine Biology. 1998. Vol. 24, No. 2. P. 103–107.

7. Samoylova A.A. The influence of salinity on the development of larvae of the Far Eastern trepang in artificial conditions // Proceedings of the x International Scientific. Conf. "Innovations in Science, Education and Business-2012" Kaliningrad: Kaliningrad State Technical University, 2012. P. 87–89.

8. Tingting Ji and all that. Growth and physiological reactions of the sea cucumber *Apostichopus japonicas* Selenka: stimulation and temperature // *Aquaculture*. 2008. Vol. 283. P. 180–187.

9. Zhang Ya Qing et al. Trepang and sea urchin. Biology, Research and breeding. Dalian: Dalian Fisheries University 2003. 200 p.

10. Guangbing Liu and others. Influence of temperature and density of cultivation on growth, survival and development of larvae of sea cucumber *Apostichopus japonicus* (Selenka) // *Chinese Journal of Oceanology and Limnology*. 2015. Vol. 39. P. 25–35.

11. Matrosova I.V. et al. Experimental cultivation of larvae of Japanese sea cucumber (*Apostichopus japonicus*) in Severnaya Bay (Slavyansky Bay, Sea of Japan) // *IOP Conf. Series: Earth and Environmental Science*. 2020. 548. P.72059.

12. Song Aihuang and all the others. The influence of temperature and salinity on the growth and development of F2 larvae, the 11th Annual Conference of the Chinese Association of Science and Technology *Apostichopus japonicus* // The 11th Annual Conference of the Chinese Association of Science and Technology, 2009.

13. Tianlong Qiu and all the others. Development, settlement and growth after settlement // *Achievements in the field of aquaculture and fisheries*. 2015. Vol. 39. P. 111–131.

14. Chaokun Hu et al. all. T, larval development and growth of juvenile sea cucumber *Stichopus horrens* // *Aquaculture*. 2013. Vol. 404–405. P. 47–54.

15. Asha P.S. and all the others. The influence of salinity on the hatching rate, development of larvae and early juveniles of the sea cucumber *Holothuria scabra* Jaeger // *Journal of the Marine Biological Association of India*. 2011. P. 79–85.

16. Li Li and Qi Li. The influence of stock density, temperature and salinity on the survival and growth of larvae of the red race of the sea cucumber *Apostichopus japonicus* (Selenka) // *Aquaculture International*. 2010. Vol. 18. P. 447–460.

Информация об авторах

М.В. Ларикова – студент;

С.Е. Лескова – кандидат биологических наук, доцент кафедры «Водные биоресурсы и аквакультура», SPIN-код: 5124-2384, AuthorID: 960459.

Information about the authors

M.V. Larikova – Student;

S.E. Leskova – PhD in Biological Sciences, Associate Professor of the Department of Water Bioresources and Aquaculture, SPIN-code: 5124-2384, AuthorID: 960459.

Статья поступила в редакцию 26.10.2022, одобрена после рецензирования 02.11.2022, принята к публикации 02.12.2022.

The article was submitted 26.10.2022, approved after reviewing 02.11.2022, accepted for publication 02.12.2022.