

УДК [594.1:57.017.7]:551.465.46(262.5)

ИЗМЕНЕНИЕ МЕТАБОЛИЗМА ДВУСТВОРЧАТОГО МОЛЛЮСКА *ANADARA KAGOSHIMENSIS* TOKUNAGA, 1906 (BIVALVIA: ARCIDAE) В УСЛОВИЯХ АПВЕЛЛИНГА В ЧЕРНОМ МОРЕ (ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ДАННЫЕ)

© 2024 г. О. Ю. Вялова (ORCID: 0000-0002-8304-0029)

Институт биологии южных морей (ИнБЮМ) им. А.О. Ковалевского РАН, Севастополь, 299011 Россия
e-mail: vyalova07@gmail.com

Поступила в редакцию 07.02.2024 г.

После доработки 01.04.2024 г.

Принята к публикации 10.04.2024 г.

Впервые проведены исследования энергетического метаболизма двустворчатого моллюска *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) в условиях эксперимента, моделирующего динамические изменения характеристик морской воды на этапах развития и окончания апвеллинга в Черном море. Показано, что при попадании в зону развития апвеллинга уровень энергетического метаболизма у *A. kagoshimensis* сокращался в среднем на 5% на каждый градус понижения температуры. В течение фазы релаксации апвеллинга (14–26°C) восстановление показателей интенсивности дыхания моллюска происходило медленнее ожидаемого, с температурным коэффициентом $Q_{10} = 1.31$. Закисление морской воды на 1 ед. (до pH 7.2) в сочетании со снижением температуры (26–20°C) усиливало негативный эффект на 25–45%. Установлено, что в условиях апвеллинга (холодового стресса и закисления) двустворчатый моллюск *A. kagoshimensis* сокращает энерготраты примерно на 60%. Последствия негативного влияния резкой смены температуры приводят к запаздыванию восстановления метаболизма до нормальных значений.

Ключевые слова: двустворчатые моллюски, *Anadara kagoshimensis*, метаболизм, апвеллинг, температура, pH, закисление, Черное море

DOI: 10.31857/S0134347524040055

В Черном море довольно часто происходит явление апвеллинг. Физическую природу этого явления обычно связывают с ветровым воздействием, экмановским переносом поверхностных вод от берега и компенсирующим восходящим движением глубинных вод (Станичная, Станичный, 2021; Goryachkin, 2018; Podymov et al., 2023). Апвеллинг играет важную роль в процессах вертикального и горизонтального обмена физических, химических и биологических компонентов морской экосистемы. Рассматриваемые движения водных масс всегда сопровождаются понижением температуры в верхних слоях моря. Специалисты разделяют апвеллинг на слабый (перепад температуры <5°C и продолжительность менее 3 сут) и

мощный. Чем мощнее апвеллинг, тем дальше он распространяется по поверхности моря. Сумма площадей апвеллингов, одновременно наблюдаемых в Черном море, может достигать 12–14% от всей площади моря (Станичная, Станичный, 2021); время существования среднего апвеллинга составляет 2–15 сут, хотя в 20% случаев процесс длится 16–30 сут и более (Goryachkin, 2018). В районе Южного берега Крыма (п. Качивели) периодически фиксируются очень непродолжительные апвеллинги, относительно устойчивая фаза которых может длиться всего около 2.5 ч (Толстошеев и др., 2020). Скорость изменения температуры во время апвеллинга варьирует от 0.8 до 5.8°C/ч (Толстошеев и др., 2020).

Подъем вод прибрежного апвеллинга происходит, в основном, с нижней границы сезонного термоклина (20–40 м). Эти воды характеризуются не только низкой температурой, но и низкими значениями pH (Полонский, Гребнева, 2019; Elge, 2021; Podymov et al., 2023). Величина pH в Черном море понижается с глубиной, что связано с уменьшением интенсивности вентиляции вод и окислением сероводорода в зоне сосуществования H_2S и O_2 . В поверхностных слоях моря наблюдаются суточные естественные колебания pH, которые могут превышать 1 ед. (Хоружий, Коновалов, 2014).

Возникновение апвеллинга, безусловно, трансформирует окружающую среду и оказывает влияние на биоту шельфовых зон. На оказавшиеся в зоне апвеллинга организмы воздействует не только низкая температура, но и закисление среды. Предсказать сроки и районы возникновения таких явлений крайне сложно. Малоподвижные гидробионты не могут быстро покинуть район негативного воздействия и вынуждены использовать различные защитные механизмы для выживания. Доминирующие в черноморской макрофауне двустворчатые моллюски играют важную роль в экологической структуре биотопов и являются промысловым ресурсом для рыболовства и марикультуры.

Двустворчатый моллюск *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) — вселенец, относящийся к тепловодным видам, в условиях Черного и Азовского морей проявляет высокую степень эвритермности (Солдатов и др., 2018; Dağtekin et al., 2023). Это эвригалинный гидробионт, который выдерживает опреснение до 10–11‰, в Адриатике встречается даже в солоноватоводных лагунах. Благодаря эритроцитарному гемоглобину, который обеспечивает высокую кислородную емкость гемолимфы, моллюск легко переносит гипоксические и аноксические условия (Novitskaya, Soldatov, 2013). Достаточно быстро осваивает новые биотопы и через короткий промежуток времени становится ценообразующим видом (Dağtekin et al., 2023).

Цель данного исследования — изучить энергетический метаболизм анадары *A. kagoshimensis* при “острой” смене температуры в условиях, имитирующих начало и затухание апвеллинга, а также изменение скорости потребления моллюском кислорода при комбинированном

воздействии понижения температуры и закисления воды. Уровень энергетического обмена моллюска характеризуется скоростью потребления кислорода, что позволяет быстро оценить направленность изменений физиологического состояния организма под влиянием внешних факторов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Собранных в б. Ласпи (Черное море, Южный берег Крыма) моллюсков *Anadara kagoshimensis* помещали в термобоксы и доставляли в лабораторию ИнБЮМ (г. Севастополь), где очищали от эпибионтов, взвешивали и измеряли. Для проведения экспериментальных работ брали одноразмерных особей с длиной раковины 21–24 мм, высотой 24.5–30 мм, шириной 31–33 мм и массой 9.3–12.8 г, возраст которых соответствовал 1–1.5 годам (Kasapoğlu, 2018). В течение семи суток моллюсков содержали в проточной морской воде и ежедневно кормили смесью микроводорослей.

Эксперименты проводили в 4-х замкнутых респирометрах объемом 950 мл. Непрерывную циркуляцию морской воды обеспечивали при помощи перистальтического насоса. Продолжительность опытов составляла от 2 до 5 ч. Всего в исследовании использовали 44 моллюска: 20 экз. в первой серии экспериментов и 24 экз. во второй.

В первой серии экспериментов (рис. 1) в каждый из респирометров с фильтрованной морской водой температурой 25.5–26°C, соленостью 18.1‰, pH 8.2 и содержанием кислорода 7.8–8.3 мг O_2 /л (начальные условия эксперимента, контроль) помещали по одному моллюску. Через 1 ч определяли содержание кислорода в каждой ёмкости, после чего проводили замену воды и в течение следующего часа воду охлаждали до 20°C. После достижения заданной температуры снова измеряли содержание кислорода и, заменив воду свежей, заранее профильтрованной и охлажденной до 20°C, продолжали снижать температуру в респирометрах с моллюсками до 14°C в течение еще 1 ч. Таким образом, общее понижение температуры в период развития экспериментального апвеллинга составило 12°C (26→20→14°C). Спустя час снова измеряли содержание кислорода



Рис. 1. Схема проведения эксперимента с изменением температуры морской воды в соответствии с последовательными фазами апвеллинга.

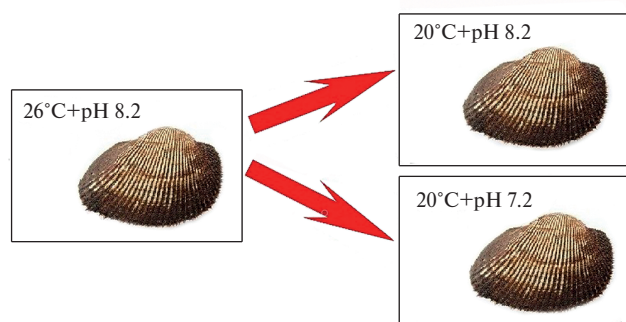


Рис. 2. Схема проведения эксперимента с изменением температуры и pH морской воды.

во всех респирометрах, после чего заменяли воду свежей, охлажденной до 14°C. В течение следующих 2-х часов те же моллюски “проходили” фазу релаксации апвеллинга, созданную постепенным повышением температуры с 14 до 25°C. В конце эксперимента снова определяли содержание кислорода в респирометрах. Эксперименты проводили в пяти повторах, каждый раз используя по 4 особи *A. kagoshimensis*. По завершении эксперимента моллюсков повторно взвешивали и препарировали, после чего мягкие ткани высушивали в термостате при температуре 98°C до постоянной массы.

Температурную подготовку морской воды проводили с помощью охладителей и нагревателей собственной конструкции. Концентрацию кислорода измеряли при помощи анализатора растворенного кислорода МАРК-404.

Во второй серии экспериментов (рис. 2) исследовали комбинированное влияние снижения температуры и величины pH морской воды на энергетический метаболизм *A. kagoshimensis*. Начальные условия были такими же, как и в первой серии. В 4 респирометра помещали

по 1 экз. *A. kagoshimensis*, через 1 ч определяли содержание кислорода в каждом сосуде и проводили замену воды. Воду для следующих этапов эксперимента готовили заранее в двух вариантах: обычная (фильтрованная морская вода с температурой 20°C и pH 8.2) и закисленная (с той же температурой, но с pH 7.2). Респирометры № 1 и 2 заполняли обычной водой, респирометры № 3 и 4 — закисленной и через 1 ч в каждом из них измеряли содержание кислорода. После завершения эксперимента моллюсков повторно взвешивали, препарировали и высушивали мягкие ткани до постоянной массы при температуре 98°C в термостате. Эксперимент проводили в шести повторах.

Воду закисляли препаратом pH/КН Minus (Tetra). Этот сертифицированный препарат используется в морской аквариумистике для снижения pH и карбонатной жесткости, он безопасен для гидробионтов. В каждом респирометре значение pH до и после проведения эксперимента определяли при помощи лабораторного pH-метра Ohaus ST2100.

Потребление кислорода (RR) моллюсками рассчитывали по формуле:

$$RR = (C_2 - C_1) \times \frac{V}{t} / W_{dw},$$

где C_1 и C_2 — содержание O_2 в респирометрах с моллюсками в начале и конце опыта, мг/л; V — объем респирометра, л; t — время, ч; W_{dw} — сухая масса мягких тканей, г. Значение RR выражали в мкг O_2 /г сух./ч (Вялова, 2023а, 2023б).

Для оценки степени ускорения метаболических процессов в организме животного при повышении температуры применяли коэффициент Вант-Гоффа (Q_{10}). Для большинства химических реакций Q_{10} находится в пределах 2–3, в реакциях живых систем колеблется в широких пределах даже для одних и тех же процессов, протекающих в разных диапазонах температуры. Величину коэффициента Вант-Гоффа (Q_{10}) между двумя разными температурами определяли по формуле (Алимов, 1981):

$$Q_{10} = \left(\frac{R_2}{R_1} \right)^{10/(T_2 - T_1)},$$

где R_1 и R_2 — скорости потребления кислорода моллюсками при температуре от T_1 до T_2 .

Таблица 1. Потребление кислорода (мкгO₂/г сух./ч) анадарой *Anadara kagoshimensis* при снижении температуры и pH морской воды

№	Потребление кислорода		
	26°C + pH 8.2 (контроль)	20°C + pH 8.2	20°C + pH 7.2
1	4.7±0.35	2.5±0.17	1.5±0.21
2	4.9±0.37	3.0±0.21	2.3±0.24
3	4.3±0.31	2.8±0.29	1.5±0.12
4	4.1±0.42	2.7±0.23	1.8±0.24
5	4.6±0.33	2.9±0.19	1.8±0.15
6	4.6±0.43	3.0±0.22	1.6±0.17

Статистическую и графическую обработку данных проводили с помощью программ Excel и one-way ANOVA (<https://www.socscistatistics.com/tests/anova/default2.aspx>).

РЕЗУЛЬТАТЫ

В первой серии опытов, имитирующих апвеллинговое явление в море, в контроле (температура воды 25.5–26°C, соленость 18.1‰, pH 8.2) содержание кислорода через 1 ч снизилось с 8.2 мкгO₂/л до 6.39 мкгO₂/л. Таким образом, потребление кислорода в норме составило 4.26±0.78 мкгO₂/г сух./ч. Изменение температуры морской воды приводило к быстрому метаболическому отклику *Anadara kagoshimensis* (рис. 3). Понижение температуры на 6°C (26→20°C) в течение 1 ч достоверно снижало потребление кислорода моллюсками в среднем до 2.75±0.22 мкгO₂/г сух./ч, т.е. на 35% ($p < 0.05$). При дальнейшем снижении температуры до 14°C угнетение дыхания моллюсков продолжалось приблизительно в тех же пределах (30–40%; $p < 0.05$) (рис. 3). Результаты показали, что при снижении температуры с 26 до 14°C потребление кислорода спустя 2 ч снизилось в среднем на 60%. Таким образом, условно уровень энергетического обмена анадары при снижении температуры воды замедлялся в среднем на 5% на каждый градус.

При последующем возвращении условий к первоначальным значениям температуры (14→25°C) скорость дыхания *A. kagoshimensis* увеличивалась, коэффициент $Q_{10} = 1.31$.

Во второй серии экспериментов (рис. 2) в контроле (температура воды 25.5–26°C, соленость 18.1‰, pH 8.2) в течение 1 ч скорость потребления кислорода моллюсками находилась

в пределах 4.1–4.9 мкгO₂/г сух./ч (табл. 1). При понижении температуры воды до 20°C и неизменном pH 8.2 было отмечено снижение потребления кислорода в среднем на 35–40%, т.е. также как и в первой серии экспериментов. Закисление воды до pH 7.2 усилило негативный эффект низкой температуры, потребление кислорода достоверно уменьшилось ($p < 0.05$) (табл. 1).

ОБСУЖДЕНИЕ

Уровень энергетического обмена моллюсков характеризуется скоростью потребления кислорода. Этот показатель позволяет быстро оценить изменения физиологического состояния организма под влиянием внешних факторов. Во время умеренного стресса организм компенсирует повышенные энерготраты за счет увеличения потребления и усвоения энергии (Vialova, Stolbov, 2022). Однако при экстремальных стрессовых воздействиях такая компенсация не всегда возможна, поэтому для сокращения энергозатрат и увеличения длительности выживания организм может войти в метаболически депрессивное состояние.

Моллюски, обладающие эритроцитарным гемоглобином, отличаются низким уровнем потребления кислорода (Vialova, Stolbov, 2022). Среди черноморских двустворчатых моллюсков *Anadara kagoshimensis* демонстрирует минимальную скорость энергетического обмена. Потребление кислорода этим моллюском в 2–3.5 раза ниже значений, установленных для черноморской мидии *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck, 1819) и устрицы *Magallana gigas* (Thunberg, 1793) при одинаковых температурных условиях

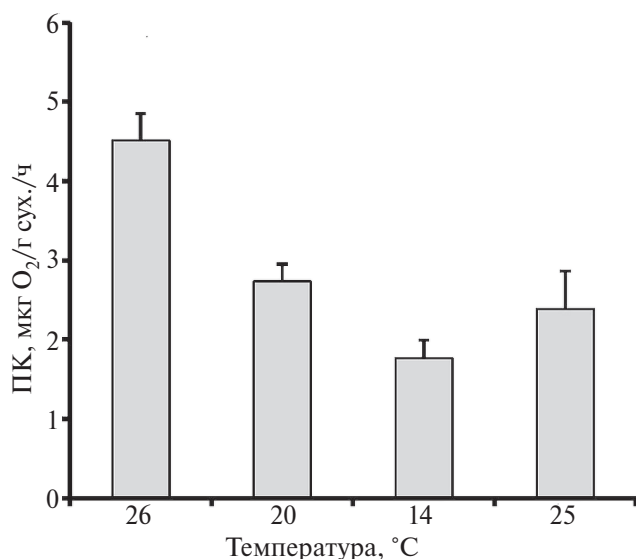


Рис. 3. Динамика потребления кислорода (ПК) двустворчатый моллюском *Anadara kagoshimensis* при изменении температуры морской воды.

(Вялова, 2023a). Сравнение уровней обмена *A. kagoshimensis* (при температуре 26°C, pH 8.2 и солёности 18.1‰) и близкородственного моллюска с красной кровью *Tegillarca granosa* (Linnaeus, 1758) (соответственно при 28.2°C, pH 8.1, 21.58‰) показало, что при почти равных размерах (длина раковины первого 20.03 ± 1.27 мм, второго — 22.75 ± 1.71 мм) интенсивность дыхания у *T. granosa* была в 2 раза ниже (Zhao et al., 2017), чем у *A. kagoshimensis* в нашем исследовании.

В зоне апвеллинга происходит значительное изменение температуры, как в сторону понижения (фаза развития), так и в обратную сторону — возвращение температуры в норму (фаза релаксации) (Толстошеев и др., 2020). Чаще всего это явление наблюдается в весенне-летние месяцы в шельфовой зоне и на мелководье. Коэффициент Вант-Гоффа (Q_{10}) позволяет оценить, во сколько раз возрастает скорость физиологических процессов организма при изменении температуры воды на 10°C, величина $Q_{10} > 1$ свидетельствует о термочувствительности разных физиологических процессов. Ранее показано, что значение Q_{10} дыхания в диапазоне 12–25°C для *A. kagoshimensis* из Керченского пролива составило 2.05 (Жаворонкова, Золотницкий, 2017). Исходя из этого, можно было предположить, что в нашем исследовании при повышении температуры морской воды

с 14 до 25°C уровень потребления кислорода *A. kagoshimensis* составит 3.2–4.3 мкгO₂/г сух./ч. Однако фактически интенсивность метаболизма оказалась в 1.5–1.8 раза ниже, а величина $Q_{10} = 1.31$. В другой работе тех же авторов (Жаворонкова и др., 2017) в экспериментах, проводившихся в разное время года, показано, что при повышении температуры воды с 7 до 12°C Q_{10} был равен 2.38, в интервале 12–20°C его значение резко возрастало, достигая значения 4.17. Однако дальнейшее повышение температуры с 20 до 25°C приводило к уменьшению Q_{10} до 0.89. Авторы объясняют это разным физиологическим состоянием и уровнем энергозатрат анадары на протяжении годового цикла, например, в периоды интенсивного роста раковины и накопления массы мягких тканей, во время созревания гонад и нереста. Низкие значения Q_{10} , полученные в ходе наших экспериментов с *A. kagoshimensis*, вероятно, обусловлены влиянием предыдущего низкотемпературного стресса, поскольку процесс восстановления уровня метаболизма анадары после завершения действия низкотемпературного фактора занимает более 2 ч.

Сталкиваясь с неблагоприятными условиями, донные двустворчатые моллюски выработали поведенческие механизмы выживания: зарывание в грунт, захлопывание створок и вертикальные миграции (Verdelhos et al., 2015). Однако когда температура окружающей среды приближалась к пределам температурной толерантности организма, эти адаптивные реакции оказывались неэффективными, что приводило к физиологическому и биохимическому стрессу (Wang et al., 2018). Наблюдается угнетение физиологических процессов, таких как питание и дыхание (Nie et al., 2018; Czaja et al., 2023), происходит запуск внутриклеточных компенсационных механизмов (ферментативная активность, соотношение белков, биосинтез липидов и изменение энергетических балансов) (Солдатов и др., 2018; Nie et al., 2018). Следовательно, эффект повышения или понижения температуры будет зависеть от акклиматизационных способностей организма (Donelson et al., 2019; Carneiro et al., 2020; Schlegel et al., 2021; Masanja et al., 2023).

Влияние низкой температуры на моллюсков практически не исследовано. Известны несколько

работ, посвященных этой теме (Carneiro et al., 2020; Kang et al., 2020, 2022). Интересные результаты получены при исследовании влияния понижения и повышения температуры на 6°C на интенсивность дыхания субтропического двустворчатого моллюска *Anomalocardia flexuosa* (Linnaeus, 1767) в летний и зимний периоды (Carneiro et al., 2020). Оказалось, что понижение температуры в жаркий сезон вызывало снижение метаболизма, а в зимний увеличивало этот показатель.

В экспериментах с зеленой мидией *Perna viridis* (Linnaeus, 1758) холодовой стресс (25→8°C) приводил к гибели 20% моллюсков уже через 1 ч после начала воздействия (Wang et al., 2018). Смертность моллюсков продолжалась на протяжении суток после завершения эксперимента и достигала 26%. При холодовом стрессе в жабрах отмечали тканевую гипоксию, приводившую к нарушению гомеостаза кислородного обмена, резкое увеличение уровня реактивных кислородных соединений, образующихся при одновалентном восстановлении O₂, и общую митохондриальную дисфункцию жаберных тканей (Wang et al., 2018).

Известно, что явление апвеллинга может сопровождаться не только резким понижением температуры, но и снижением pH воды, связанным с поднятием закисленных глубинных вод. Очевидно, что попадающие в зону апвеллинга морские организмы подвергаются не только температурному стрессу, повышение кислотности окружающей среды также оказывает влияние (Czaja et al., 2023; García-Huidobro et al., 2023).

Организмы, живущие в регионах с высокой частотой апвеллингов, обладают рядом морфологических и физиологических особенностей (Ramajo et al., 2022; García-Huidobro et al., 2023). Длина раковины и ее объем, а также содержание органических веществ в мягких тканях у моллюсков из районов апвеллинга в среднем выше, однако толщина раковинных структур минимальна из-за снижения степени их кальцификации (Mekkes et al., 2021; García-Huidobro et al., 2023). Например, толщина раковины *Limacina helicina* (Phipps, 1774) по градиенту усиления апвеллинга уменьшалась примерно на 37%.

Вторая серия проведенных нами экспериментов с *A. kagoshimensis* показала, что понижение температуры в сочетании со снижением pH на 1 ед. (до 7.2) усиливало негативное воздействие на энергетический обмен моллюсков (табл. 1). У *T. granosa*, также обладающего эритроцитарным гемоглобином, при низких значениях pH (7.8, 7.6 и 7.4) наблюдали значительное угнетение частоты дыхания до 95, 89 и 84% соответственно ($p < 0.01$) (Zhao et al., 2017) и уменьшение уровня pH гемолимфы при pH 7.6 и 7.4 по сравнению с контролем (pH 8.1) ($p < 0.01$). Сокращение интенсивности дыхания в ответ на закисление можно интерпретировать как необходимый “острый компромисс” для сохранения энергии и как краткосрочное решение для измененных метаболических потребностей.

Опубликованные литературные данные не дают однозначного ответа о реакции *Bivalvia* на закисление среды. Для большинства двустворчатых моллюсков показано, что метаболическая активность действительно снижается в ответ на низкий уровень pH, но в некоторых случаях отмечены нейтральная и даже положительная реакции (Gazeau et al., 2013; Kroeker et al., 2013; Clements et al., 2018; Doney et al., 2020; Kelaher et al., 2022; Leung et al., 2022; Townhill et al., 2022; Czaja et al., 2023). В ряде работ показано, что моллюски из районов с мощным апвеллингом сохраняли метаболическую активность, несмотря на низкий уровень pH. Например, при снижении водородного показателя воды на 0.4 ед. (до pH 7.6–7.7) скорости метаболизма, роста и кальцификации чилийского гребешка *Argopecten purpuratus* (Lamarck, 1819) сохранялись неизменными на протяжении 11 сут (Ramajo et al., 2019). Предполагается, что это результат локальной адаптации организмов, которые длительное время находятся в естественно закисленных условиях. Низкие значения pH (7.6 и 7.3) на протяжении 8 недель не вызывали заметных изменений индекса состояния и содержания белка и гликогена в тканях *Anadara antiquate* Linnaeus, 1758 (Wanjeri et al., 2023). К концу эксперимента наблюдали лишь небольшое снижение перекисного окисления липидов, что может быть признаком повреждения структуры клеток тканей. Показано, что при закислении среды низкая температура способствует сохранению стабильного уровня обменных процессов более длительное время (Ramajo

et al., 2022; Czaja et al., 2023). Отмечена устойчивость к закислению некоторых видов двустворчатых моллюсков из эстуарных и апвеллинговых зон, например, *Mytilus chilensis* (Hupé, 1854) (см. Duarte et al., 2014), *A. purpuratus* (см. Lagos et al., 2016), *M. edulis* (Linnaeus, 1758) (см. Clements et al., 2018), *M. galloprovincialis* (Вялова, 2023а, 2023б; Gazeau et al., 2014) и *M. coruscus* (Gould, 1861) (см. Hu et al., 2017). В некоторых работах указывается на важную роль обеспечения пищей в адаптации организмов к закислению морской среды (Thomsen et al., 2013).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

По мере изменения климата ожидаются экстремальные изменения состояния вод Мирового океана и локальных морских акваторий. Частота и сила апвеллинговых явлений в Черном море увеличиваются, необходимо проводить оценку текущей ситуации и прогнозировать последствия для биоты прибрежных районов. В нашей работе были созданы условия, с которыми реально сталкиваются донные двустворчатые моллюски в черноморских водах. Результаты показали, что при попадании в зону развития мощного апвеллинга, уровень энергетического метаболизма *Anadara kagoshimensis* в среднем сокращался на 5% с понижением температуры воды на 1°C. В фазе развития апвеллинга потребление кислорода снижалось на 60%. В течение фазы релаксации (14–26°C) восстановление интенсивности дыхания анадары происходило заметно медленнее ожидаемых расчетных показателей, с температурным коэффициентом $Q_{10} = 1.31$. Закисление морской воды до pH 7.2 в сочетании со снижением температуры на 6°C усиливало негативный эффект на 25–45%.

Таким образом, установлено, что двустворчатый моллюск *A. kagoshimensis* в условиях апвеллинга под воздействием холодового стресса и закисления выбирает стратегию сокращения энергозатрат. Последствия резкой смены температурных условий выражаются в запаздывании восстановления метаболизма до нормальных значений.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность директору Севастопольского аквариума А.Б. Ершову и главному инженеру Севастопольского аквариума А.В. Овсянченко за помощь в проведении экспериментов.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках госбюджетной темы №124030100137-6 "Функциональные, метаболические и молекулярно-генетические механизмы адаптации морских организмов к условиям экстремальных экотопов Черного и Азовского морей и других акваторий Мирового океана".

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Эксперименты с животными проводились в соответствии с Руководством Национального института здравоохранения по уходу и использованию лабораторных животных.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет, что у нее нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алимов А.Ф. Функциональная экология пресноводных двустворчатых моллюсков. Л.: Наука, 1981. 248 с.
- Вялова О.Ю. Метаболический отклик культивируемых двустворчатых моллюсков на закисление Черного моря // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон моря. 2023а. № 4. С. 73–86.
- Вялова О.Ю. Энергетический метаболизм *Mytilus galloprovincialis* в условиях низких pH морской воды // Водные биоресурсы и среда обитания. 2023б. Т. 6. № 3. С. 40–51.
https://doi.org/10.47921/2619-1024_2023_6_3_40
- Жаворонкова А.М., Золотницкий А.П. Интенсивность дыхания анадары – *Anadara inaequalis* (Bruguère, 1789), акклиматизированной в Черном море // Тр. ЮгНИРО. 2017. Т. 54. С. 104–109.
- Жаворонкова А.М., Золотницкий А.П., Сытник Н.А. О влиянии массы тела и температуры воды на интенсивность дыхания анадары – *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) Азово-Черноморского бассейна // Ученые зап. КФУ. Биология. Химия. 2017. Т. 3. № 4. С. 70–81.

- Полонский А.Б., Гребнева Е.А. Пространственно-временная изменчивость водородного показателя вод Черного моря // Докл. Акад. наук. 2019. Т. 486. № 4. С. 494–499.
https://doi.org/10.31857/S0869-56524864494-499
- Солдатов А.А., Ревков Н.К., Петросян В.Г. *Anadara kagoshimensis* – Анадара кагошименсис // Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100) / под ред. Ю.Ю. Дгебуадзе, В.Г. Петросян, Л.А. Хляп. М.: Т-во науч. изд. КМК. 2018. С. 260–266.
- Станичная Р.Р., Станичный С.В. Апвеллинги Черного моря // Совр. проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. 2021. Т. 18. № 4. С. 195–207.
https://doi.org/10.21046/2070-7401-2021-18-4-195-207
- Толстошеев А.П., Мотыжев С.В., Лунев Е.Г. Результаты долговременного мониторинга вертикальной термической структуры шельфовых вод на Черноморском гидрофизическом полигоне РАН // Морской гидрофизический журнал. 2020. Т. 36. № 1. С. 75–87.
https://doi.org/10.22449/0233-7584-2020-1-75-87
- Хоружий Д.С., Коновалов С.К. Суточный ход и межсуточные изменения содержания углекислого газа и растворенного неорганического углерода в прибрежных водах Черного моря // Морской гидрофизический журнал. 2014. № 1. С. 28–43.
- Carneiro A.P., Soares C.H.L., Manso P.R.J. et al. Impact of marine heat waves and cold spell events on the bivalve *Anomalocardia flexuosa*: A seasonal comparison // Mar. Environ. Res. 2020. V. 156. Art. ID 104898.
https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2020.104898
- Clements J.C., Darrow E.S. Eating in an acidifying ocean: a quantitative review of elevated CO₂ effects on the feeding rates of calcifying marine invertebrates // Hydrobiologia. 2018. V. 820. P. 1–21.
https://doi.org/10.1007/s10750-018-3665-1
- Czaja R., Pales-Espinosa E., Cerrato R.M. et al. Using meta-analysis to explore the roles of global upwelling exposure and experimental design in bivalve responses to low pH // Sci. Total Environ. 2023. V. 902. Art. ID 165900. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.165900
- Dağtekin M., Dalgiç G., Erbay M. et al. Population abundance and growth parameters of an exotic bivalve species, *Anadara kagoshimensis*, in the Southwestern Black Sea // Turk. J. Zool. 2023. V. 47. № 1. P. 20–32.
https://doi.org/10.55730/1300-0179.3109
- Donelson J.M., Sunday J.M., Figueira W.F. et al. Understanding interactions between plasticity, adaptation and range shifts in response to marine environmental change // Philos. Trans. R. Soc. B. 2019. V. 374. Art. ID 20180186. https://doi.org/10.1098/rstb.2018.0186
- Doney S.C., Busch D.S., Cooley S.R. et al. The impacts of ocean acidification on marine ecosystems and reliant human communities // Annu. Rev. Environ. Resour. 2020. V. 45. P. 83–112.
https://doi.org/10.1146/annurev-environ-012320-083019
- Duarte C., Navarro J.M., Acuña K. et al. Combined effects of temperature and ocean acidification on the juvenile individuals of the mussel *Mytilus chilensis* // J. Sea Res. 2014. V. 85. P. 308–314.
https://doi.org/10.1016/j.seares.2013.06.002
- Elge M. Acidification analysis of Black sea // Int. J. Environ. Geoinformatics. 2021. V. 8. № 4. P. 467–474.
https://doi.org/10.30897/ijegeo.857893
- García-Huidobro M.R., Aldana M., Varela P. et al. The influence of upwelling on key bivalves from the Humboldt and Iberian current systems // Mar. Environ. Res. 2023. V. 189. Art. ID 106031.
https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2023.106031
- Gazeau F., Alliouane S., Bock C. et al. Impact of ocean acidification and warming on the Mediterranean mussel (*Mytilus galloprovincialis*) // Front. Mar. Sci. 2014. V. 1. Art. ID 62.
https://doi.org/10.3389/fmars.2014.00062
- Gazeau F., Parker L.M., Comeau S. et al. Impacts of ocean acidification on marine shelled molluscs // Mar. Biol. 2013. V. 160. P. 2207–2245.
https://doi.org/10.1007/s00227-013-2219-3
- Goryachkin Yu.N. Upwelling nearby the Crimea Western Coast // Online Phys. Oceanogr. 2018. V. 25. № 5, P. 368–379.
https://doi.org/10.22449/1573-160X-2018-5-368-379
- Hu M., Lin D., Shang Y. et al. CO₂-induced pH reduction increases physiological toxicity of nano-TiO₂ in the mussel *Mytilus coruscus* // Sci. Rep. 2017. V. 7. Art. ID 40015. https://doi.org/10.1038/srep40015
- Kang H.Y., Seong J., Kim C. et al. Seasonal energetic physiology in the ark shell *Anadara kagoshimensis* in response to rising temperature // Front. Mar. Sci. 2022. V. 9. Art. ID 981504.
https://doi.org/10.3389/fmars.2022.981504
- Kang H.Y., Seong J., Lee Y.-J. et al. Thermal effect on energetic physiology in the ark shell *Scapharca subcrenata* // Preprint of Research Square under Creative Commons Attribution 4.0 Int. License. Mountain View, Calif., 2020.
https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-45639/v1
- Kasapoğlu N. Body-shell dimension relations and growth parameters of the invasive ark clam (*Anadara inaequalis*) in Turkish coast of the Black Sea // Turk. J. Marit. Mar. Sci. 2018. V. 4. № 1. P. 46–51.

- Kelaher B.P., Mamo L.T., Provost E. et al. Influence of ocean warming and acidification on habitat-forming coralline algae and their associated molluscan assemblages // *Global Ecol. Conserv.* 2022. V. 35. Art. ID e02081. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2022.e02081>
- Kroeker K.J., Kordas R.L., Crim R. et al. Impacts of ocean acidification on marine organisms: quantifying sensitivities and interaction with warming // *Global. Change Biol.* 2013. V. 19. № 6. P. 1884–1896. <https://doi.org/10.1111/gcb.12179>
- Lagos N.A., Benítez S., Duarte C. et al. Effects of temperature and ocean acidification on shell characteristics of *Argopecten purpuratus*: implications for scallop aquaculture in an upwelling-influenced area // *Aquacult. Environ. Interact.* 2016. V. 8. P. 357–370. <https://doi.org/10.3354/aei00183>
- Leung J.Y.S., Zhang S., Connell S.D. Ocean acidification really a threat to marine calcifiers? A systematic review and meta-analysis of 980+ studies spanning two decades // *Small.* 2022. V. 18. № 35. Art. ID 2107407. <https://doi.org/10.1002/sml.202107407>
- Masanja F., Xu Y., Yang K. et al. Surviving the cold: a review of the effects of cold spells on bivalves and mitigation measures // *Front. Mar. Sci.* 2023. V. 10. Art. ID 1158649. <https://doi.org/10.3389/fmars.2023.1158649>
- Mekkes L., Renema W., Bednaršek N. et al. Pteropods make thinner shells in the upwelling region of the California Current Ecosystem // *Sci. Rep.* 2021. V. 11. Art. ID 1731. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-81131-9>
- Nie H., Li D., Li L. et al. Physiological and biochemical responses of *Dosinia corrugata* to different thermal and salinity stressors // *J. Exp. Zool. Part A.* 2018. V. 329. № 1. P. 15–22. <https://doi.org/10.1002/jez.2152>
- Novitskaya V.N., Soldatov A.A. Peculiarities of functional morphology of erythroid elements of hemolymph of the bivalve mollusk *Anadara inaequalis*, the Black sea // *Hydrobiol. J.* 2013. V. 49. № 6. P. 64–71. <https://doi.org/10.1615/HydrobJ.v49.i6.60>
- Podymov O.I., Ocherednik V.V., Silvestrova K.P. et al. Upwellings and downwellings caused by mesoscale water dynamics in the coastal zone of Northeastern Black Sea // *J. Mar. Sci. Eng.* 2023. V. 11. Art. ID 1628. P. 1–17. <https://doi.org/10.3390/jmse11081628>
- Ramajo L., Sola-Hidalgo C., Valladares M. et al. Size matters: Physiological sensitivity of the scallop *Argopecten purpuratus* to seasonal cooling and deoxygenation upwelling-driven events // *Front. Mar. Sci.* 2022. V. 9. Art. ID 992319. <https://doi.org/10.3389/fmars.2022.992319>
- Ramajo L., Fernández C., Núñez Y. et al. Physiological responses of juvenile Chilean scallops (*Argopecten purpuratus*) to isolated and combined environmental drivers of coastal upwelling // *ICES J. Mar. Sci.* 2019. V. 76. № 6. P. 1836–1849. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsz080>
- Schlegel R.W., Darmaraki S., Benthuyssen J.A. et al. Marine cold-spells // *Prog. Oceanogr.* 2021. V. 198. Art. ID 102684. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2021.102684>
- Thomsen J., Casties I., Pansch C. et al. Food availability outweighs ocean acidification effects in juvenile *Mytilus edulis*: laboratory and field experiments // *Global Change Biol.* 2013. V. 19. № 4. P. 1017–1027. <https://doi.org/10.1111/gcb.12109>
- Townhill B.L., Artioli Y., Pinnegar J.K. et al. Exposure of commercially exploited shellfish to changing pH levels: how to scale-up experimental evidence to regional impacts // *ICES J. Mar. Sci.* 2022. V. 79. № 9. P. 2362–2372. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsac177>
- Verdelhos T., Marques J.C., Anastácio P. Behavioral and mortality responses of the bivalves *Scrobicularia plana* and *Cerastoderma edule* to temperature, as indicator of climate change's potential impacts // *Ecol. Indic.* 2015. V. 58. P. 95–103. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.05.042>
- Vialova O.Yu., Stolbov A.Ya. Respiration of invasive bivalve *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) at the 14-days starvation and different oxygen content in sea water // *J. Shellfish Res.* 2022. V. 41. № 3. P. 349–353. <https://doi.org/10.2983/035.041.0300>
- Wang J., Dong B., Yu Z.-X., Yao C.-L. The impact of acute thermal stress on green mussel *Perna viridis*: oxidative damage and responses // *Comp. Biochem. Physiol., Part A: Mol. Integr. Physiol.* 2018. V. 222. P. 7–15. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2018.04.001>
- Wanjeri V.W.O., Okuku E., Ngila J.C. et al. Effect of seawater acidification on physiological and energy metabolism responses of the common cockle (*Anadara antiquata*) of Gazi Bay, Kenya // *Mar. Pollut. Bull.* 2023. V. 195. Art. ID 115500. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2023.115500>
- Zhao X., Shi W., Han Y. et al. Ocean acidification adversely influences metabolism, extracellular pH and calcification of an economically important marine bivalve, *Tegillarca granosa* // *Mar. Environ. Res.* 2017. V. 125. P. 82–89. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2017.01.007>

Metabolism Variations in the Bivalve Mollusk *Anadara Kagoshimensis* Tokunaga, 1906 (Bivalvia: Arcidae) under Upwelling Conditions in the Black Sea (Experimental Data)

O. Yu. Vialova

Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas, Russian Academy of Sciences, Sevastopol 299011, Russia

Studies of the energy metabolism in a bivalve mollusk, the ark clam *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906), were carried out for the first time under experimental conditions simulating dynamic variations in the seawater characteristics at the stages of development and end of upwelling event in the Black Sea. It was shown that the level of energy metabolism of *A. kagoshimensis*, while being in the zone of upwelling formation, reduced, on average, by 5% per degree of temperature decrease. During the upwelling relaxation phase (14→26°C), the restoration of the respiration intensity parameters of the clam was slower than expected, with a temperature coefficient $Q_{10} = 1.31$. The acidification of the seawater by 1.0 (up to pH 7.2), combined with a temperature decrease (26→20°C), aggravated the negative effect by 25–45%. It has been found that the clam *A. kagoshimensis* reduces energy expenditure by approximately 60% under upwelling conditions (cold stress and acidification). Consequences of the negative effect of a sharp temperature variation lead to a delay in the metabolism recovery to normal values.

Keywords: bivalves, *Anadara kagoshimensis*, metabolism, upwelling, temperature, pH, acidification, Black Sea