

УДК 57.033; 57.043

СЕРДЕЧНАЯ АКТИВНОСТЬ МИДИЙ *MYTILUS EDULIS* L. РАЗНЫХ ВОЗРАСТОВ ПРИ ИЗМЕНЕНИИ ТЕМПЕРАТУРЫ

И. Н. Бахмет^{1*}, Д. А. Екимов²

¹ Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН» (ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910), *igor.bakhmet@gmail.com

² Отдел комплексных научных исследований КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН» (ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910)

В работе впервые оценен адаптивный потенциал мидий *Mytilus edulis* L. разного возраста к изменению температуры с применением метода регистрации сердечной активности животных. Показано, что мидии с размером раковины 40–50 мм (возраст 6+) имеют возможность адаптироваться к более высоким температурам по сравнению с молодыми и более возрастными моллюсками. Дисперсия показателей частоты сердечных сокращений (ЧСС) при достижении критических температур падает в размерном ряду мидий от 10 до 70 мм. Степень падения ЧСС при критических температурах была более выраженной у молодых (2+ – 5+) и старых (7+ – 9+) животных по сравнению с 5–6-летними моллюсками. Результаты проведенной работы позволяют предположить, что наибольшей возможностью адаптации к изменению температуры обладают именно вышеуказанные мидии. Кроме того, экспериментально доказана адекватность использования методики дистантной регистрации сердечной ритмики моллюсков при оценке адаптивного потенциала моллюсков к температурным изменениям.

Ключевые слова: сердечная активность; температурное воздействие; возраст; ЧСС; мидия

Для цитирования: Бахмет И. Н., Екимов Д. А. Сердечная активность мидий *Mytilus edulis* L. разных возрастов при изменении температуры // Труды Карельского научного центра РАН. 2024. № 8. С. 51–59. doi: 10.17076/eco1987

Финансирование. Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (FMEN-2022-0007).

I. N. Bakhmet^{1*}, D. A. Ekimov². CARDIAC ACTIVITY OF *MYTILUS EDULIS* L. OF DIFFERENT AGES UNDER TEMPERATURE CHANGES

¹ Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences (11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia), *igor.bakhmet@gmail.com

² Department for Multidisciplinary Research, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences (11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia)

In our study, the adaptive potential of *Mytilus edulis* L. mussels of different ages under temperature changes was for the first time evaluated using the method of remotely

recording animal cardiac activity. It showed that mussels with a shell size of 40–50 mm (age 6+) had the ability to adapt to higher temperatures compared to younger and older mollusks. The variance of heart rate indicators declined when reaching critical temperatures along the mussel size gradient from 10 to 70 mm. The heart rate drop at critical temperatures was more pronounced in young (2+ – 5+) and old animals (7+ – 9+) compared to 5–6-year-olds. Our results suggest that these mussels are the most adaptable to temperature changes. In addition, the adequacy of the technique of remotely controlling the cardiac rhythm in mollusks for assessing their temperature adaptation potential has been experimentally proven.

Keywords: cardiac activity; temperature impact; age; heart rate; blue mussel

For citation: Bakhmet I. N., Ekimov D. A. Cardiac activity of *Mytilus edulis* L. of different ages under temperature changes. *Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2024. No. 8. P. 51–59. doi: 10.17076/eco1987

Funding. The study was funded from the Russian federal budget through state assignment to KarRC RAS (FMEN-2022-0007).

Введение

Общеизвестно, что температура для экотермных организмов, и в частности для моллюсков, является одним из ключевых экологических факторов, что и вызывает повышенный интерес к исследованию влияния температурных изменений на организм пойкилотермных животных. В этой связи особое внимание вызывают литоральные виды, которые подвержены чрезвычайной изменчивости абиотических факторов в связи с отливно-приливным циклом. При этом варьирование, к примеру, температуры сильно зависит от региона исследования. В тропиках и субтропиках изменения минимальны, тогда как в умеренных широтах они более выражены. На этом фоне резко выделяется Белое море с колебанием температуры поверхностных вод от $-1,5^{\circ}\text{C}$ зимой до $20,2^{\circ}\text{C}$ летом [Бабков и др., 1985]. Более того, на литорали в отлив температура, к примеру, мидий может варьировать от $-9...-12^{\circ}\text{C}$ зимой до $+40^{\circ}\text{C}$ летом (собственные наблюдения). С учетом возможного глобального потепления климата в будущем температурные сдвиги могут еще более возрасти и, соответственно, приводить к нарушению оптимальных условий существования моллюсков и к их смертности, особенно в высоких широтах [Somero, 2010; Masanja et al., 2023]. Прежде всего это будет касаться прибрежной зоны, и в частности, именно литорали. Известно, что в данном биотопе мидии, как правило, являются видом-эдификатором, то есть видом, определяющим структуру бентосного сообщества благодаря своей ведущей роли в структуре и функционировании экосистемы. Это определяет важность исследования реакций именно указанного вида на изменение температуры.

Исследования влияния температуры на моллюсков выполняются достаточно давно. При этом в основном использовались следующие методы: определение уровня потребления кислорода [Lesser, Kruse, 2004], измерение скорости фильтрации [Pack et al., 2020] и биохимические подходы [Jankowsky, 1973; Sokolova et al., 2012]. На основе проведенных экспериментов установлено, что эти показатели не всегда напрямую зависят от температуры, то есть не полностью подчиняются закону Вант-Гоффа – Аррениуса. Кроме того, все вышеупомянутые методы связаны с серьезным стрессовым воздействием, особенно в случае применения биохимических методик. Наряду с этим еще в 1953 году проводилась оценка сердечной активности беспозвоночных в экспериментах по изучению температурной акклимации [Segal et al., 1953]. Внимание к сердечной функции моллюсков связано с гипотезой, что работа сердца особенно важна для термотолерантности, а именно сердечная активность, и в особенности частота сердечных сокращений (ЧСС), – лимитирующий фактор, своего рода «weaklink» в физиологических процессах при акклимации экотермов к разным температурам [Somero, 2005; Eliason et al., 2011]. Однако применение данной методики было затруднено из-за различных артефактов, вызванных имплантацией электродов и/или другими повреждающими воздействиями [Segal, 1961; Bayne, 1973]. В последние десятилетия этот недостаток преодолен благодаря использованию новой методики неинвазивной дистантной регистрации ЧСС [Depledge, Andersen, 1990; Marshall, McQuaid, 1993; Xing et al., 2019; Eymann et al., 2020]. Исследования показали наличие достоверной корреляции между изменениями сердечной ритмики морских беспозвоночных

и варьированием различных природных факторов [Marshall, McQuaid, 1993; Santini et al., 2000; Bakhmet et al., 2005]. Установленная в дальнейшем положительная корреляция между ЧСС и уровнем потребления кислорода морских моллюсков показала, что сердечная активность отражает относительный уровень их метаболизма [Marshall, McQuaid, 1992; Bakhmet, 2017].

В связи с вышесказанным было решено провести эксперименты по исследованию сердечной активности мидий при изменении температуры воды. При этом одной из основных целей работы определялось выявление различий в реакции на температурное воздействие мидий разных возрастов.

Материалы и методы

Сбор и содержание моллюсков

Работа выполнена в апреле 2022 года на Беломорской биологической станции им. О. А. Скарлато Зоологического института РАН. Мидии собирались вручную в бухте Круглой Чупинской губы Кандалакшского залива Белого моря с установок для культивирования моллюсков (глубина 2 м) при температуре воды $-1,2^{\circ}\text{C}$. После сбора у моллюсков была измерена длина раковины и определен возраст по кольцам зимней остановки роста раковины. Перед началом наблюдений животных в течение 3 суток акклиматизировали к лабораторным условиям. Моллюсков содержали в 10-литровых аквариумах из оргстекла с аэрируемой морской водой природной солености 25 ‰ при постоянном освещении и температуре 0°C . Ежедневно проводилась частичная (половина объема) смена воды той же температуры. Поскольку питание, по-видимому, оказывает специфическое динамическое действие на сердечную активность животных, кормление мидий не производилось.

За сутки до начала эксперимента к раковинам тестируемых животных приклеивали оптические сенсоры CNY70 (см. ниже) и помещали по 15 особей в аквариумы объемом 15 литров с постоянной аэрацией. Всего в эксперименте использовано 43 мидии размерами от 20 до 70 мм и возрастом соответственно от 2+ до 9+ лет.

Регистрация сердечного ритма и обработка полученных данных

Регистрацию ЧСС проводили непрерывно на протяжении всего эксперимента. Запись сердечного ритма осуществлялась при помощи методики неинвазивной дистантной регистрации

изменения объема сердечной мышцы (плетизмограмма), основанной на излучении инфракрасного света в область расположения сердца и приема измененных отраженных от сокращающегося сердца лучей [Depledge, Andersen, 1990]. Полученный отраженный сигнал был усилен и отфильтрован по методу, разработанному ранее [Depledge, Andersen, 1990]. Затем данные были оцифрованы контроллером Arduino, переданы на компьютер через USB-порт и сохранены в текстовом файле (расширение .txt). Конечный файл содержал значения сигналов, лежащие в диапазоне от 0 до 1023 относительных единиц с частотой дискретизации 20 Гц. Вычисление последовательности RR-интервалов (временного интервала между двумя сердечными сокращениями) осуществлялось с помощью оригинального алгоритма обработки данных плетизмограммы [Bakhmet, Ekimov, 2021]. На графиках приведены средние арифметические значения числа сокращений сердца мидий в минуту. В последнее время в качестве индикатора переносимости организмом тепловых воздействий стали использовать температуру по так называемой точке перелома Аррениуса (ТПА) в сердечной деятельности [Stillman, Somero, 1996].

Проведение эксперимента

Аквариум с мидиями одного размера (возраста) помещали в программируемый термостат ERSTEVAKTSM 2A130W при температуре 0°C . Через 1 час температуру начинали повышать со скоростью 1°C в час вплоть до температуры 26°C с последующим понижением с той же скоростью.

Результаты и обсуждение

Прежде всего отметим, что даже при отрицательных температурах сердцебиения не прекращались во всех возрастных группах мидий. Зависимость сердечной ритмики от температуры описывалась экспоненциальными уравнениями при подъеме температуры и линейными уравнениями при понижении температуры с высоким уровнем достоверности ($p < 0,001$). ЧСС моллюсков закономерно (см. ниже) возрастала с ростом температуры и падала при понижении температуры вне зависимости от возраста моллюсков (рис. 1, 2). При этом выраженных различий в коэффициентах уравнений в случае разных возрастных классов не отмечено (табл. 1). Также не выявлено различий между ЧСС моллюсков разного размера (возраста) (рис. 1, 2), в связи с чем не удалось найти зависимость ЧСС от размера.

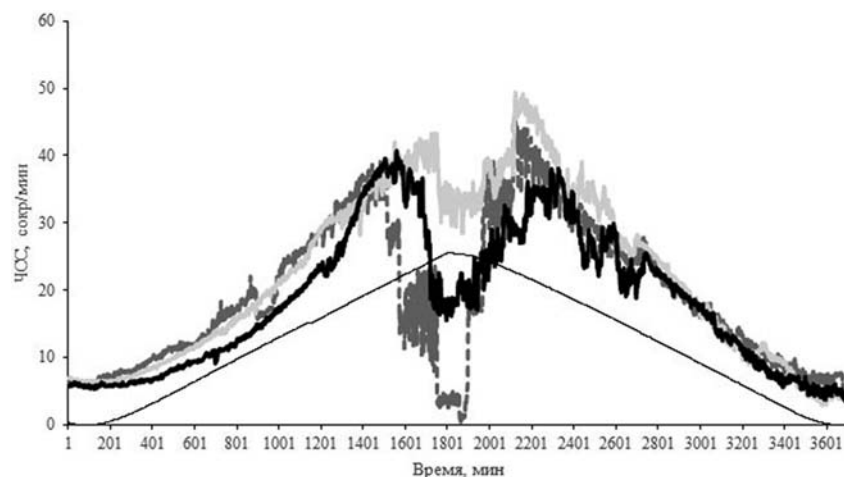


Рис. 1. Изменение ЧСС мидий разного размера (возраста) при подъеме и падении температуры (тонкая черная линия – $t^{\circ}\text{C}$; темно-серая линия – мидии с длиной раковины от 10 до 20 мм; светло-серая линия – мидии с длиной раковины от 40 до 50 мм; черная линия – мидии с длиной раковины от 60 до 70 мм)

Fig. 1. Change in heart rate of mussels of different sizes (age) under rising and falling of temperature (thin black line – $t^{\circ}\text{C}$; dark grey line – mussels with a shell length from 10 to 20 mm; light grey line – mussels with a shell length from 40 to 50 mm; black line – mussels with a shell length from 60 to 70 mm)

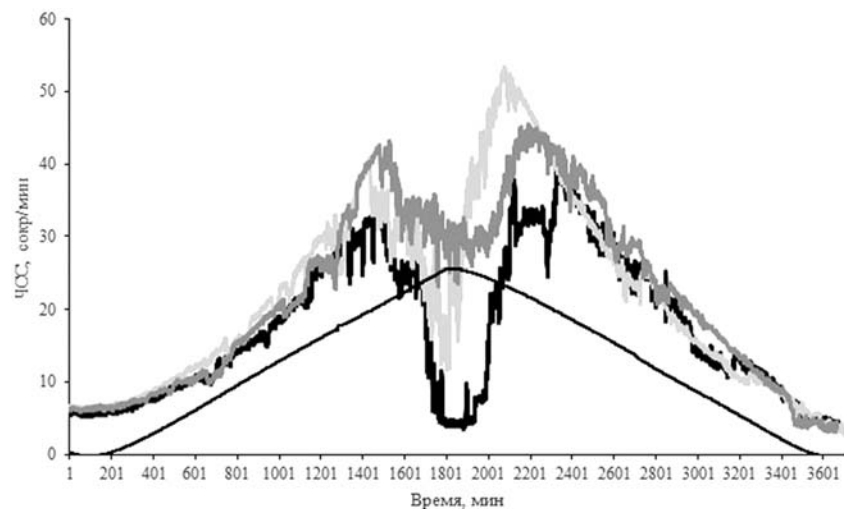


Рис. 2. Изменение ЧСС мидий разного размера (возраста) при подъеме и падении температуры (тонкая черная линия – $t^{\circ}\text{C}$; темно-серая линия – мидии с длиной раковины от 20 до 30 мм; светло-серая линия – мидии с длиной раковины от 30 до 40 мм; черная линия – мидии с длиной раковины от 50 до 60 мм)

Fig. 2. Change in heart rate of mussels of different sizes (age) under rising and falling of temperature (thin black line – $t^{\circ}\text{C}$; dark grey line – mussels with a shell length from 20 to 30 mm; light grey line – mussels with a shell length from 30 to 40 mm; black line – mussels with a shell length from 50 to 60 mm)

В то же время именно показатель размера (возраст) оказал существенное влияние на значения критических температур (T_{cr}) (табл. 2). T_{cr} увеличивалась начиная с мидий возраста 2+ – 3+ вплоть до моллюсков возраста +5 – 6+ с последующим снижением у более старых животных. Аналогичная картина наблюдалась и в случае температуры, при которой сердечная активность восстанавливалась, за исключением мидий 3+ – 4+. Еще один показатель – количество «срывов» ЧСС до полной остановки сокращений – также был наивысшим у самых молодых и старых моллюсков и наименьшим у животных 6–7 лет. Более того, степень падения (средняя минимальная ЧСС во время падения сердечной активности при высоких температурах) также была более выраженной у 6–7-летних мидий (рис. 3). Закономерностей в изменении амплитуды сигнала обнаружить не удалось.

Таблица 1. Зависимость ЧСС от температуры при нагревании

Table 1. Relationship between mussels HR and temperature under heating

Длина раковины, мм Shell length, mm	Возраст Age	a	b	r
10–20	1+ – 2+	5,88	0,09	0,98
20–30	2+ – 3+	5,77	0,09	0,99
30–40	4+ – 5+	6,63	0,09	0,97
40–50	5+ – 6+	5,40	0,10	0,97
50–60	7+ – 8+	6,26	0,09	0,98
60–70	8+ – 9+	5,46	0,09	0,96

Примечание. a, b – коэффициенты в уравнении ЧСС = $a \cdot e^{b \cdot t}$; t – температура; r – коэффициент корреляции.
Note. a, b – coefficients in the equation $HR = a \cdot e^{b \cdot t}$; t – temperature; r – correlation coefficient.

Таблица 2. Критические температуры, °C
Table 2. Critical temperatures, °C

Мидии, мм Mussels, mm	X	Y	Z
20–30	20,5	24,7	19,6
30–40	19,7	25,4	23,4
40–50	24,7	24,0	22,9
50–60	21,6	23,2	18,5
60–70	21,7	24,9	19,7

Примечание. X – критическая температура, при которой происходит падение ЧСС; Y – температура, при которой начинается восстановление сердечной активности; Z – температура полного восстановления (подъема) ЧСС.
Note. X is the critical temperature at which the heart rate drops; Y is the temperature at which the restoration of cardiac activity begins; Z is the temperature of complete HR recovery (increase).

При расчете дисперсии ЧСС выяснилось, что разброс значений ЧСС резко возрастал при критических температурах. Обращает на себя внимание тот факт, что рост дисперсии начинался на несколько градусов ниже, чем критические температуры, что свидетельствует об индивидуальной вариабельности. Максимальные значения дисперсии понижались при увеличении размера (возраста) моллюсков от 1388 у мидий возраста 2+ – 3+ до 570 у животных возраста 8+ – 9+ (табл. 3).

Таблица 3. Максимальные значения дисперсии показателей ЧСС в разных возрастных группах мидий
Table 3. Maximum values of the variance of heart rate indicators in different age classes of blue mussels

Возраст моллюсков Mussels age	1+ – 2+	2+ – 3+	4+ – 5+	5+ – 6+	7+ – 8+	8+ – 9+
Дисперсия ЧСС, у.е. HR variance	1388	750	750	522	662	570

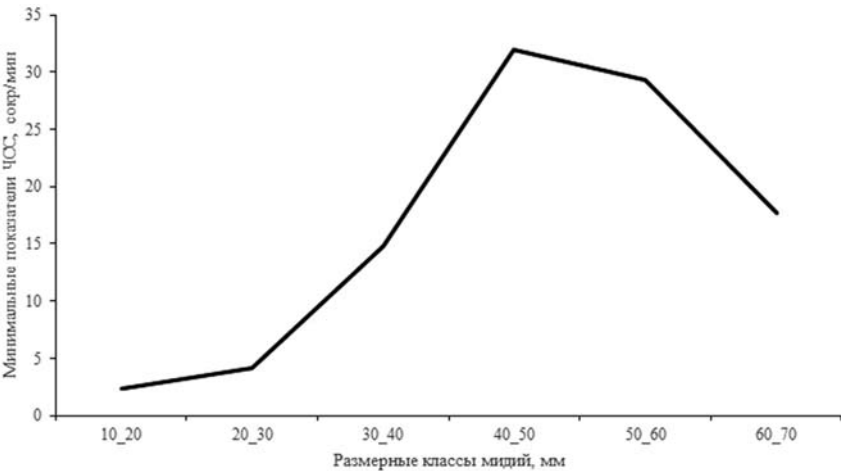


Рис. 3. Минимальные показатели ЧСС во время падения сердечной активности, связанные с температурами выше критических
Fig. 3. Minimum heart rate during a drop in cardiac activity associated with temperatures above critical ones

Коэффициент Q10 варьировал от 1,88 до 3,06. При этом были отмечены определенные изменения данного коэффициента. Во-первых, у мидий с размерностью от 10 до 50 мм Q10 плавно понижался с ростом температуры, тогда как у моллюсков от 50 до 70 мм наблюдалась обратная тенденция (табл. 4). В случае повышения температуры от 15 до 20 °C Q10 резко возрастал от 1,88 (наименьшее значение) у мидий размером 10–20 мм до 3,06 у моллюсков с длиной раковины 50–70 мм. В случае понижения температуры коэффициент повышался по ходу понижения температуры с достижением аномально высоких значений при переходе от 5 до 0 °C (табл. 5).

Таблица 4. Коэффициент Q10 при повышении температуры среды для мидий разных размерных групп
Table 4. Coefficients Q10 under heating of ambient water for mussels of different size classes

Температура, °C Temperature, °C				
Размер моллюсков, мм Mussels size, mm	0–5	5–10	10–15	15–20
10–20	2,77	2,33	2,20	1,88
20–30	2,73	2,33	2,20	2,17
30–40	2,60	2,17	2,72	2,06
40–50	2,57	2,42	2,37	2,01
50–60	2,26	2,53	2,19	3,06
60–70	2,08	2,22	2,67	3,06

Таблица 5. Коэффициент Q10 при понижении температуры для мидий разных размерных групп
Table 5. Coefficients Q10 under cooling of ambient water for mussels of different size classes

Температура, °C Temperature, °C				
Размер моллюсков, мм Mussels size, mm	20–15	15–10	10–5	5–0
10–20	1,92	1,69	2,47	3,21
20–30	1,50	1,93	2,47	5,80
30–40	2,58	2,03	2,93	3,47
40–50	2,07	1,78	4,16	6,45
50–60	2,13	1,74	2,74	8,73
60–70	2,42	1,36	3,35	4,64

Особые условия Белого моря (отрицательные температуры воды в зимнее время) послужили причиной пошаговой адаптации моллюсков, в результате чего при нулевых температурах сердечная активность остается на достаточно высоком уровне (4–9 сок/мин).

К примеру, у мидий атлантического побережья в аналогичных условиях сердцебиения прекращались [Braby, Somero, 2006]. Верхние критические температуры для мидий были определены ранее в пределах 30–31 °C [Widdows, 1973; Zittier et al., 2015], тогда как в нашем случае этот показатель не превышал 24,7 °C. Более того, в работе [Zittier et al., 2015] обнаружена так называемая «*rejus temperature*», а именно, после 25 °C ЧСС выходила на плато с резким понижением при 30 °C. В нашей работе этот эффект не наблюдался в связи, по-видимому, с тем, что мы использовали беломорских мидий, тогда как в вышеуказанных исследованиях авторы изучали моллюсков восточного побережья Атлантики, где температура не падает ниже +5 °C. В то же время температура, при которой начинался «*rejus temperature*», полностью совпадает с максимальной критической температурой, определенной в нашей работе. Таким образом, можно полагать, что реальная критическая температура для мидий составляет именно 25 °C.

Еще один интересный момент нашей работы заключается в отсутствии эффекта тканевой компенсации [Jankowsky, 1973], то есть даже при комфортных условиях ЧСС не выходила на плато, что было отмечено, к примеру, для устрицы [Pack et al., 2020]. Причина данного эффекта заключается, возможно, в слишком быстром подъеме температуры. К примеру, в работе [Widdows, Bayne, 1971] показано, что для выхода на плато уровня метаболизма при изменении температуры необходимо от 9 до 14 суток. С другой стороны, даже в природных условиях ЧСС мидий линейно возрастала с увеличением и/или уменьшением температуры [Bakhmet et al., 2018]. Возможно, это связано с тем, что эффект тканевой компенсации был обнаружен с применением лабораторных методов и, соответственно, со стрессовым эффектом. В нашем же случае воздействие на организм моллюсков ограничивалось только хэндлингом при наклеивании датчиков. Вследствие этого, по-видимому, коэффициент Q10 не был равен 1 ни в одном из рассмотренных нами температурных диапазонов и ни в одной возрастной группе мидий.

Рассмотрим более подробно изменение температурного коэффициента. Известно, что Q10, рассчитанный для всех моллюсков, падает в ряду температур 5–10–15–20–25 °C и соответственно составляет 2,28–2,21–2,15–2,07 [Ивлева, 1981]. Наши данные демонстрируют аналогичную динамику. В то же время у мидий с размерами 50–70 мм эта закономерность нарушается. Причина, на наш взгляд, заключается в том, что именно у моллюсков таких раз-

меров начинается процесс старения [Sukhotin et al., 2003]. Таким образом, именно с возраста 7 лет у мидий начинается процесс снижения терморезистентности. Это предположение подтверждается результатами работы [Sukhotin et al., 2003], где утверждается, что 6 лет – это средний возраст для моллюсков данного вида на основе резистентности к пониженной солености у мидий разных возрастов. Кроме того, предположение о срыве адаптации высказывал еще Jankowsky [1973]. При этом более всего снижение сопротивляемости к повышению температуры у молодых и старых мидий проявляется в диапазоне от 15 до 20 °С, когда в первом случае Q10 падает ниже 2 (недостаточно энергетики) и во втором случае Q10 возрастает более 3 (излишние затраты). Аномально же высокие показатели коэффициента Q10 при понижении температуры от 5 до 0 °С могут свидетельствовать о недостаточном времени экспозиции для акклимации к низким температурам, то есть процесс адаптации не был закончен.

Еще одним подтверждением начала старения после 6 лет у мидий являются Tcr, так как именно для мидий с размером 40–50 мм были отмечены самые высокие значения этого показателя. Более низкие значения Tcr у молодых моллюсков, возможно, свидетельствуют о не до конца развитом адаптивном потенциале к изменяющимся факторам среды. Об этом свидетельствуют и самые высокие показатели дисперсии ЧСС в этой возрастной группе мидий.

Заключение

В настоящем исследовании при изучении реакции мидий разных возрастов на изменение температуры воды подтверждены ранее высказанные предположения других авторов о процессах старения, которые у данного вида моллюска Белого моря начинаются с 6-летнего возраста [Sukhotin et al., 2003]. С экологической точки зрения и учитывая возможные процессы глобального потепления климата, можно сказать, что 5–6-летние мидии обладают достаточным адаптивным потенциалом, чтобы выдержать довольно серьезные температурные изменения климата. Наконец, применение методики неинвазивной регистрации сердечной активности моллюсков еще раз показало адекватность использования данного метода для оценки относительного уровня метаболизма животных при температурном воздействии.

Хотелось бы выразить глубокую признательность сотрудникам Беломорской биологической станции Зоологического института РАН

за неоценимую помощь при постановке эксперимента, а также сотруднику Лаборатории паразитологии ЗИН РАН Ивану Андреевичу Левакину.

Литература

- Бабков А. И., Кулаковский Э. Е., Кунин Б. Л. Гидрологический режим некоторых районов губы Чупа Белого моря в связи с их использованием для марикультуры мидий // Экологические исследования перспективных объектов марикультуры в Белом море: Сб. науч. тр. Л.: ЗИН, 1985. С. 4–8.
- Ивлева И. В. Температура среды и скорость энергетического обмена у водных животных. Киев: Наукова думка, 1981. 232 с.
- Bakhmet I. N., Berger V. Ja., Khalaman V. V. The effect of salinity changes on the heart rate of *Mytilus edulis* specimens from different ecological zones // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 2005. Vol. 318, iss. 2. P. 121–126. doi: 10.1016/j.jembe.2004.11.023
- Bakhmet I. N. Cardiac activity and oxygen consumption of blue mussels (*Mytilus edulis*) from the White Sea in relation to body mass, ambient temperature and food availability // Polar Biol. 2017. Vol. 40. P. 1959–1964. doi: 10.1007/s00300-017-2111-6
- Bakhmet I., Ekimov D. Application of a novel computer-aided system to monitor cardiac activity in a mussel undergoing starfish predation // Biol. Bull. 2021. Vol. 240, no. 3. P. 200–204. doi: 10.1086/714361
- Bakhmet I. N., Sazhin A., Maximovich N., Ekimov D. In situ long-term monitoring of cardiac activity of two bivalve species from the White Sea, the blue mussel *Mytilus edulis* and horse mussel *Modiolus modiolus* // J. Mar. Biol. Assoc. UK. 2018. Vol. 99, iss. 4. P. 833–840. doi: 10.1017/S0025315418000681
- Bayne B. The responses of three species of bivalve mollusc to declining oxygen tension at reduced salinity // Comp. Biochem. Physiol. A. 1973. Vol. 45(3). P. 793–806. doi: 10.1016/0300-9629(73)90082-0
- Braby C. E., Somero G. N. Following the heart: temperature and salinity effects on heart rate in native and invasive species of blue mussels (genus *Mytilus*) // J. Exp. Biol. 2006. Vol. 209. P. 2554–2566. doi: 10.1242/jeb.02259
- Depledge M. H., Andersen B. B. A computer-aided physiological monitoring system for continuous, long-term recording of cardiac activity in selected invertebrates // Comp. Biochem. Physiol. 1990. Vol. 96. P. 474–477. doi: 10.1016/0300-9629(90)90664-E
- Eliason E. J., Clark T. D., Hague M. J., Hanson L. M., Gallagher Z. S., Jeffries K. M., Gale M. K., Patterson D. A., Hinch S. G., Farrell A. P. Differences in thermal tolerance among sockeye salmon populations // Science. 2011. Vol. 332. P. 109–112. doi: 10.1126/science.1199158
- Eymann C., Götze S., Bock C., Guderley H., Knoll A. H., Lannig G., Sokolova I. M., Aberhan M., Pörtner H.-O. Thermal performance of the European flat oyster, *Ostrea edulis* (Linnaeus, 1758) – explaining ecological findings under climate change // Mar. Biol. 2020. Vol. 167. Art. 17. doi: 10.1007/s00227-019-3620-3
- Jankowsky H.-D. I. Body temperature and external temperature // Precht H., Christophersen J., Hensel H.,

Larcher W. Temperature and Life. Berlin; Heidelberg; New York: Springer-Verlag, 1973. P. 293–301.

Lesser M. P., Kruse V. A. Seasonal temperature compensation in the horse mussel, *Modiolus modiolus*: metabolic enzymes, oxidative stress and heat shock proteins // *Comp. Biochem. Physiol. A*. 2004. Vol. 137. P. 495–504. doi: 10.1016/j.cbpb.2003.10.022

Marshall D. J., McQuaid C. D. Effects of hypoxia and hyposalinity on the heart beat of the intertidal limpets *Patella granularis* (Prosobranchia) and *Siphonaria capensis* (Pulmonata) // *Comp. Biochem. Physiol. A*. 1993. Vol. 106. P. 65–68. doi: 10.1016/0300-9629(93)90040-B

Marshall D. J., McQuaid C. D. Relationship between heart rate and oxygen consumption in the intertidal limpets *Patella granularis* and *Siphonaria oculus* // *Comp. Biochem. Physiol. A*. 1992. Vol. 103. P. 297–300. doi: 10.1016/0300-9629(92)90583-C

Masanja F., Yang K., Xu Y., He G., Liu X., Xu X., Xiaoyan J., Xin L., Mkuye R., Deng Y., Zhao L. Impacts of marine heat extremes on bivalves // *Front. in Mar. Sci.* 2023. Vol. 10. Art. 1159261. doi: 10.3389/fmars.2023.1159261

Pack K. E., Rius M., Mieszkowska N. Long-term environmental tolerance of the non-indigenous Pacific oyster to expected contemporary climate change conditions // *Mar. Environ. Res.* 2020. Vol. 164. Art. 105226. doi: 10.1016/j.marenvres.2020.105226

Santini G., Williams G. A., Chelazzi G. Assessment of factors affecting heart rate of the limpet *Patella vulgata* on the natural shore // *Mar. Biol.* 2000. Vol. 137(2). P. 291–296. doi: 10.1007/s002270000339

Segal E. Acclimation in mollusks // *Amer. Zoologist*. 1961. Vol. 1(2). P. 235–244.

Segal E., Pamparathi K. R., James T. W. Rate of activity as a function of intertidal height within populations of some littoral molluscs // *Nature*. 1953. Vol. 172. P. 1108–1109. doi: 10.1038/1721108b0

Sokolova I. M., Frederich M., Bagwe R., Lannig G., Sukhotin A. A. Energy homeostasis as an integrative tool for assessing limits of environmental stress tolerance in aquatic invertebrates // *Mar. Environ. Res.* 2012. Vol. 79. P. 1–15. doi: 10.1016/j.marenvres.2012.04.003

Somero G. N. Linking biogeography to physiology: evolutionary and acclimatory adjustments of thermal limits // *Front Zool.* 2005. Vol. 2. Art. 1. doi: 10.1186/1742-9994-2-1

Somero G. N. The physiology of climate change: how potentials for acclimatization and genetic adaptation will determine ‘winners’ and ‘losers’ // *J. Exp. Biol.* 2010. Vol. 213. P. 912–920. doi: 10.1242/jeb.037473

Stillman J., Somero G. Adaptation to temperature stress and aerial exposure in congeneric species of intertidal porcelain crabs (genus *Petrolisthes*): correlation of physiology, biochemistry and morphology with vertical distribution // *J. Exp. Biol.* 1996. Vol. 199. P. 1845–1855. doi: 10.1242/jeb.199.8.1845

Sukhotin A. A., Lajus D. L., Lesin P. A. Influence of age and size on pumping activity and stress resistance in the marine bivalve *Mytilus edulis* L. // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 2003. Vol. 284(1-2). P. 129–144. doi: 10.1016/S0022-0981(02)00497-5

Widdows J. Effect of temperature and food on the heart beat, ventilation rate and oxygen uptake of *Myti-*

lus edulis // *Mar. Biol.* 1973. Vol. 20. P. 269–276. doi: 10.1007/BF00354270

Widdows J., Bayne B. L. Temperature acclimation of *Mytilus edulis* with reference to its energy budget // *J. Mar. Biol. Ass. UK*. 1971. Vol. 51. P. 827–843. doi: 10.1017/S0025315400018002

Xing Q., Li Y., Guo H., Yu Q., Huang X., Wang S., Hu X., Zhang L., Bao Z. Cardiac performance: a thermal tolerance indicator in scallops // *Mar. Biol.* 2016. Vol. 163. P. 244. doi: 10.1007/s00227-016-3021-9

Zittier Z. M. C., Bock C., Lannig G., Pörtner H. O. Impact of ocean acidification on thermal tolerance and acid–base regulation of *Mytilus edulis* (L.) from the North Sea // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 2015. Vol. 473. P. 16–25. doi: 10.1016/j.jembe.2015.08.001

References

Babkov A. I., Kulakovskii E. E., Kunin B. L. The hydrological regime of some areas of the Chupa Bay of the White Sea in connection with their use for mussel mariculture. *Ekologicheskie issledovaniya perspektivnykh ob"ektov marikul'tury v Belom more: Sb. nauch. tr. = Ecological studies of promising mariculture facilities in the White Sea: Proceed.* Leningrad: ZIN; 1985. P. 4–8. (In Russ.)

Bakhmet I. N., Berger V. Ja., Khalaman V. V. The effect of salinity changes on the heart rate of *Mytilus edulis* specimens from different ecological zones. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 2005;318(2):121–126. doi: 10.1016/j.jembe.2004.11.023

Bakhmet I. N. Cardiac activity and oxygen consumption of blue mussels (*Mytilus edulis*) from the White Sea in relation to body mass, ambient temperature and food availability. *Polar Biol.* 2017;40:1959–1964. doi: 10.1007/s00300-017-2111-6

Bakhmet I., Ekimov D. Application of a novel computer-aided system to monitor cardiac activity in a mussel undergoing starfish predation. *Biol. Bull.* 2021;240(3):200–204. doi: 10.1086/714361

Bakhmet I. N., Sazhin A., Maximovich N., Ekimov D. In situ long-term monitoring of cardiac activity of two bivalve species from the White Sea, the blue mussel *Mytilus edulis* and horse mussel *Modiolus modiolus*. *J. Mar. Biol. Assoc. UK*. 2018;99(4):833–840. doi: 10.1017/S0025315418000681

Bayne B. The responses of three species of bivalve mollusc to declining oxygen tension at reduced salinity. *Comp. Biochem. Physiol. A*. 1973;45(3):793–806. doi: 10.1016/0300-9629(73)90082-0

Braby C. E., Somero G. N. Following the heart: temperature and salinity effects on heart rate in native and invasive species of blue mussels (genus *Mytilus*). *J. Exp. Biol.* 2006;209:2554–2566. doi: 10.1242/jeb.02259

Depledge M. H., Andersen B. B. A computer-aided physiological monitoring system for continuous, long-term recording of cardiac activity in selected invertebrates. *Comp. Biochem. Physiol.* 1990;96:474–477. doi: 10.1016/0300-9629(90)90664-E

Eliason E. J., Clark T. D., Hague M. J., Hanson L. M., Gallagher Z. S., Jeffries K. M., Gale M. K., Patterson D. A., Hinch S. G., Farrell A. P. Differences in thermal tolerance among sockeye salmon popu-

lations. *Science*. 2011;332:109–112. doi: 10.1126/science.1199158

Eymann C., Götze S., Bock C., Guderley H., Knoll A. H., Lannig G., Sokolova I. M., Aberhan M., Pörtner H.-O. Thermal performance of the European flat oyster, *Ostrea edulis* (Linnaeus, 1758) – explaining ecological findings under climate change. *Mar. Biol.* 2020;167:17. doi: 10.1007/s00227-019-3620-3

Ileva I. V. The temperature of the environment and the rate of energy metabolism in aquatic animals. Kiev: Naukova Dumka; 1981. 232 p. (In Russ.)

Jankowsky H.-D. I. Body temperature and external temperature. Precht H., Christophersen J., Hensel H., Larcher W. Temperature and Life. Berlin-Heidelberg-New York: Springer-Verlag; 1973. P. 293–301.

Lesser M. P., Kruse V. A. Seasonal temperature compensation in the horse mussel, *Modiolus modiolus*: metabolic enzymes, oxidative stress and heat shock proteins. *Comp. Biochem. Physiol. A*. 2004;137:495–504. doi: 10.1016/j.cbpb.2003.10.022

Marshall D. J., McQuaid C. D. Effects of hypoxia and hyposalinity on the heart beat of the intertidal limpets *Patella granularis* (Prosobranchia) and *Siphonaria capensis* (Pulmonata). *Comp. Biochem. Physiol. A*. 1993;106:65–68. doi: 10.1016/0300-9629(93)90040-B

Marshall D. J., McQuaid C. D. Relationship between heart rate and oxygen consumption in the intertidal limpets *Patella granularis* and *Siphonaria oculus*. *Comp. Biochem. Physiol. A*. 1992;103:297–300. doi: 10.1016/0300-9629(92)90583-C

Masanja F., Yang K., Xu Y., He G., Liu X., Xu X., Xiaoyan J., Xin L., Mkuye R., Deng Y., Zhao L. Impacts of marine heat extremes on bivalves. *Front. in Mar. Sci.* 2023;10:1159261. doi: 10.3389/fmars.2023.1159261

Pack K. E., Rius M., Mieszkowska N. Long-term environmental tolerance of the non-indigenous Pacific oyster to expected contemporary climate change conditions. *Mar. Environ. Res.* 2020;164:105226. doi: 10.1016/j.marenvres.2020.105226

Santini G., Williams G. A., Chelazzi G. Assessment of factors affecting heart rate of the limpet *Patella vulgata* on the natural shore. *Mar. Biol.* 2000;137(2):291–296. doi: 10.1007/s002270000339

Segal E. Acclimation in mollusks. *Amer. Zoologist*. 1961;1(2):235–244.

Segal E., Pamparathi K. R., James T. W. Rate of activity as a function of intertidal height within populations of some littoral molluscs. *Nature*. 1953;172:1108–1109. doi: 10.1038/1721108b0

Sokolova I. M., Frederich M., Bagwe R., Lannig G., Sukhotin A. A. Energy homeostasis as an integrative tool for assessing limits of environmental stress tolerance in aquatic invertebrates. *Mar. Environ. Res.* 2012;79:1–15. doi: 10.1016/j.marenvres.2012.04.003

Somero G. N. Linking biogeography to physiology: evolutionary and acclimatory adjustments of thermal limits. *Front Zool.* 2005;2:1. doi: 10.1186/1742-9994-2-1

Somero G. N. The physiology of climate change: how potentials for acclimatization and genetic adaptation will determine 'winners' and 'losers'. *J. Exp. Biol.* 2010;213:912–920. doi: 10.1242/jeb.037473

Stillman J., Somero G. Adaptation to temperature stress and aerial exposure in congeneric species of intertidal porcelain crabs (genus *Petrolisthes*): correlation of physiology, biochemistry and morphology with vertical distribution. *J. Exp. Biol.* 1996;199:1845–1855. doi: 10.1242/jeb.199.8.1845

Sukhotin A. A., Lajus D. L., Lesin P. A. Influence of age and size on pumping activity and stress resistance in the marine bivalve *Mytilus edulis* L. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 2003;284(1-2):129–144. doi: 10.1016/S0022-0981(02)00497-5

Widdows J. Effect of temperature and food on the heart beat, ventilation rate and oxygen uptake of *Mytilus edulis*. *Mar. Biol.* 1973;20:269–276. doi: 10.1007/BF00354270

Widdows J., Bayne B. L. Temperature acclimation of *Mytilus edulis* with reference to its energy budget. *J. Mar. Biol. Ass. UK*. 1971;51:827–843. doi: 10.1017/S0025315400018002

Xing Q., Li Y., Guo H., Yu Q., Huang X., Wang S., Hu X., Zhang L., Bao Z. Cardiac performance: a thermal tolerance indicator in scallops. *Mar. Biol.* 2016;163:244. doi: 10.1007/s00227-016-3021-9

Zittier Z. M. C., Bock C., Lannig G., Pörtner H. O. Impact of ocean acidification on thermal tolerance and acid–base regulation of *Mytilus edulis* (L.) from the North Sea. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 2015;473:16–25. doi: 10.1016/j.jembe.2015.08.001

Поступила в редакцию / received: 02.11.2024; принята к публикации / accepted: 29.11.2024.
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Бахмет Игорь Николаевич

канд. биол. наук, старший научный сотрудник
лаборатории экологии рыб и водных беспозвоночных
e-mail: igor.bakhmet@gmail.com

Екимов Дмитрий Анатольевич

канд. техн. наук, старший научный сотрудник
лаборатории экологического мониторинга
и моделирования
e-mail: edmitr2007@mail.ru

CONTRIBUTORS:

Bakhmet, Igor

Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher

Ekimov, Dmitry

Cand. Sci. (Tech.), Senior Researcher