

# 近岸浅海底栖贝类应对低氧胁迫的 适应性机制研究进展

王亚冰<sup>1</sup>, 伍旭辉<sup>1</sup>, 陶川贵<sup>1</sup>, 张家炜<sup>1</sup>, 王庆恒<sup>1,2,3\*</sup>

(1. 广东海洋大学 水产学院, 珍珠研究所, 广东 湛江 524088; 2. 广东省珍珠养殖与加工工程技术研究中心, 广东 湛江 524088;  
3. 广东省珍珠科技创新中心, 广东 湛江 524088)

**摘要:**近年来, 气候变化和人类活动加剧导致水体低氧事件频发, 对生态系统产生了深远影响, 特别是对近岸浅海底栖贝类的生存和生态功能构成威胁。近岸浅海底栖贝类作为生态系统中的关键组成部分, 在低氧胁迫下展现出一系列的适应性机制。本文系统综述了低氧对近岸浅海底栖贝类群落结构、个体行为、抗氧化防御、免疫系统、基因表达和代谢的影响, 以及组学技术在低氧适应机制研究中的应用。此外, 本文还探讨了现有的水质监测技术和耐低氧品种的选育进展, 强调了未来通过先进技术优化水质管理及加强耐低氧品种选育的重要性, 以期在近岸浅海底栖贝类保护和水产养殖业可持续发展提供科学参考。

**关键词:** 近岸浅海底栖贝类; 低氧; 适应性机制

**中图分类号:** S 917.4

**文献标志码:** A

水体中的溶解氧 (dissolved oxygen, DO) 是影响水生动物生理代谢、生长发育、繁殖行为、运动摄食等生命过程的关键环境因子, DO 主要来源于大气中的溶解及水生生物的光合作用, 而消耗途径主要是水生生物呼吸作用和有机物分解。在稳定环境中, DO 的来源与消耗保持动态平衡。当水体中溶解氧浓度低于 2 mg/L 时, 被认为是缺氧或贫氧状态。过低的溶解氧会显著降低水生动物的能量代谢和免疫功能, 并导致其生长减缓、抗逆性下降, 甚至死亡<sup>[1]</sup>。

近岸浅海是海岸生态系统的重要组成部分, 承载着丰富多样的生物种群, 在水体净化、物质循环等方面具有关键作用。近年来, 随着全球变暖和人类活动的增加, 水体中的缺氧事件频发, 加剧了近岸浅海缺氧的频率和范围, 对生态系统构成严重威胁<sup>[2]</sup>。海洋变暖会降低氧气溶解度, 增强水生生物的呼吸及有机物分解速率, 进而造成海洋缺氧<sup>[3]</sup>。水体富营养化促进藻类植物的过度生长, 导致藻华和赤潮的发生, 藻类植物死亡后的分解过程会大量消耗水体氧气, 加剧了低氧环境的恶化<sup>[4]</sup>。温度跃层增强, 限制了表层富氧水和底层水体的对流交换, 潮汐作用将缺氧的低层水体从深

水区输送至近岸浅海, 使水体承受更多缺氧压力<sup>[5]</sup>。目前, 低氧环境已成为全球气候变化和环境问题日益突出的标志事件之一, 对近岸浅海生态系统和水产养殖业产生了深远影响。

底栖贝类是生态系统的关键组分, 绝大部分时间生活在水体底部, 以固着或埋栖的方式生存, 在调节生态系统的能量流动、物质循环等方面发挥重要功能<sup>[6]</sup>。底栖贝类在生态系统中占据多个营养级, 丰富的物种多样性及庞大的种群数量能够通过食物网级联效应影响初级生产者及高级消费者的种群和群落变化<sup>[7]</sup>。此外, 底栖贝类的生物扰动作用可调节沉积物的初级结构, 促进营养物质循环, 影响底质结构和促进生态系统的能量流动, 是评估生态系统健康的重要指标<sup>[8]</sup>。同时, 绝大多数底栖贝类还是重要的渔业捕捞和水产养殖对象, 具有重要的经济价值。

基于水体缺氧事件频发及近岸浅海底栖贝类重要的生态和经济价值, 近年来, 研究人员开展了大量近岸浅海底栖贝类的低氧适应能力及适应性机制研究, 积累了丰富的基础资料。本文旨在总结近岸浅海底栖贝类在应对低氧条件下, 其行为、抗氧化能力、代谢、免疫及基因表达等方面的研究进展,

收稿日期: 2024-10-09

基金项目: 财政部和农业农村部: 国家现代农业产业技术体系资助 (CARS-49); 湛江市科技专项 (2023B01029)

作者简介: 王亚冰 (2000—), 男, 硕士研究生。E-mail: 2112201005@stu.gdou.edu.cn

通信作者: 王庆恒 (1977—), 男, 教授。E-mail: wangqh@gdou.edu.cn

探讨该生理和分子过程在低氧适应方面的作用, 以期为深入理解近岸浅海底栖贝类应对低氧的适应机制和生态响应及开发健康养殖技术提供参考资料和理论依据。

## 1 低氧对近岸浅海底栖贝类群落及个体的影响

### 1.1 低氧对近岸浅海底栖贝类群落的影响

低氧的发生会导致底栖生物死亡或迁移, 破坏底栖生物群落的丰富度和多样性, 使群落结构趋向于单一, 影响整个生态系统的稳定性。Kendzierska 等<sup>[9]</sup>观察到在低氧条件下波罗的海南部的底栖贝类在功能多样性和生物量方面都出现了严重枯竭。Baustian 等<sup>[10]</sup>发现, 季节性低氧会影响墨西哥湾的底栖贝类群落, 导致其丰富度、丰度和生物量下降。Nilsson 等<sup>[11]</sup>的长期调查结果显示, 瑞典西海岸古尔马斯峡湾的底栖贝类群落在经历长达 10 个月的低氧后, 底栖贝类的物种丰富度大幅减少, 而随着溶解氧条件恢复正常, 该地区的底栖贝类群落结构也逐渐丰富, 甚至达到平衡状态。然而, 闫嘉<sup>[12]</sup>研究发现, 轻度氧亏损 ( $2 \text{ mg/L} < \text{DO} < 6 \text{ mg/L}$ ) 不会对长江口邻近海域底栖贝类群落造成显著破坏, 相反, 当轻度氧亏损发生时, 天敌数量减少, 这可能在一定程度上缓解一些底栖贝类的生存压力。研究推测, 轻度氧亏损对这些底栖贝类的影响主要是通过间接减少其捕食者 (主要为底栖鱼类) 的数量而产生的。

从上述研究可知, 缺氧环境下近岸浅海底栖贝类种群数量、物种量减少, 反之, 氧气充足区域通常拥有丰富多样的底栖生物群落, 而轻度氧亏损可能间接地促进了底栖生物的丰富度和多样性。此外, 低氧发生的频率、严重程度或持续时间不同, 会对底栖贝类群落产生不同程度的影响<sup>[13]</sup>。目前中国近岸浅海低氧区底栖贝类丰度及物种多样性的相关监测数据较为匮乏, 今后有必要加强相关工作, 为近岸浅海环境的保护与管理及经济的可持续发展提供科学依据。

### 1.2 低氧对近岸浅海底栖贝类个体的影响

近岸浅海底栖贝类运动能力和生活习性的不同通常会使其在低氧环境中的耐受能力、器官结构和行为等方面展现出一系列的差异和适应性变化。

1.2.1 近岸浅海底栖贝类的低氧耐受能力 面对低氧环境, 近岸浅海底栖贝类进化出了不同程度的

耐受能力; 其中, 单壳贝类如九孔鲍 (*Haliotis diversicolor*) 在溶解氧低于  $2.05 \text{ mg/L}$  时会出现大量死亡<sup>[14]</sup>。双壳贝类对低氧的耐受能力普遍高于单壳贝类, 几种常见双壳类动物的平均  $\text{LC}_{50}$  (50%存活率的半致死溶解氧浓度) 估计值为  $(1.42 \pm 0.14) \text{ mg/L}$ , 大西洋蛤蜊 (*Spisula solidissima*) 的  $\text{LC}_{50}$  测得为  $0.5 \text{ mg/L}$ , 而波罗的海蛤 (*Macoma balthica*) 的  $\text{LC}_{50}$  为  $1.7 \text{ mg/L}$ , 泥蚶 (*Tegillarca granosa*) 在  $0.5 \text{ mg/L}$  溶解氧环境中胁迫 14 d 后存活率仍达到 85%<sup>[1,15]</sup>。菲律宾蛤仔 (*Ruditapes philippinarum*) 在 DO 为  $0.5 \text{ mg/L}$  时, 156 h 死亡率达 100%。相反, 在 DO 为  $2.0 \text{ mg/L}$  的胁迫条件下, 240 h 后有 50% 的文蛤存活<sup>[16]</sup>。

1.2.2 低氧对近岸浅海底栖贝类器官结构及行为的影响 正常的组织结构是决定水生动物适应能力的基础。鳃作为底栖贝类气体交换和离子调节的关键器官, 对溶解氧变化敏感, 低氧会对鳃的细胞结构造成不可逆的损伤<sup>[16]</sup>。Liu 等<sup>[17]</sup>通过组织病理学和细胞超微结构分析发现, 缢蛏 (*Sinonovacula constricta*) 在低氧胁迫过程中, 鳃丝上皮细胞出现细胞变性和细胞质空泡化等现象, 且鳃细胞的细胞基质发生凝固, 细胞器肿胀, 细胞核形状异常。Jing 等<sup>[16]</sup>发现, 低氧胁迫后菲律宾蛤仔的鳃发生了严重的结构性损伤, 如细胞破裂、线粒体空泡化等, 且长时间低氧会对其组织细胞结构造成不可逆性损伤。

行为改变是低氧引起的另一重要表现现象。少数运动能力较强的底栖贝类, 如栉孔扇贝 (*Chlamys farreri*)<sup>[18]</sup>等, 在低氧环境下运动能力明显增强, 通过迁移逃避低氧。但是, 绝大多数底栖贝类运动能力有限, 主动逃离胁迫环境的能力较弱, 特别容易受到缺氧环境的不利影响。因此, 在应对低氧环境条件时, 可以在原栖息地通过增加氧气输入及降低氧气消耗两方面进行行为调节, 以维持机体内环境稳态, 保证其正常生命活动。

1) 增加氧气输入。许多双壳类会将进水管延伸到沉积物-水界面上方的水柱中, 以便获得更多的氧气<sup>[19]</sup>。一些穴居、埋栖型底栖贝类, 如海蛤<sup>[20]</sup>、魁蚶 (*Scapharca broughtonii*)<sup>[21]</sup>等物种可通过减小埋藏深度甚至钻出地面来获取更多氧气, 提高氧气摄取效率。

2) 降低对氧气的消耗。部分底栖贝类会通过降低运动和摄食行为等来适应低氧环境, 如紫扇贝 (*Argopecten purpuratus*)<sup>[22]</sup>在低氧条件下会降低其行动能力以减少氧气消耗。厚壳贻贝 (*Mytilus cor-*

uscus)<sup>[23]</sup>和香港牡蛎(*Crassostrea hongkongensis*)<sup>[24]</sup>会减少摄食以降低呼吸和能量代谢对氧气的需求。美洲牡蛎(*Crassostrea virginica*)<sup>[25]</sup>也会通过降低心跳速率以降低自身对氧气的消耗。

## 2 低氧对近岸浅海底栖贝类生理生化影响

### 2.1 低氧对近岸浅海底栖贝类抗氧化能力影响

活性氧(ROS)是由活细胞产生的正常细胞代谢副产物,在细胞信号通路中发挥着重要作用,参与细胞周期调控、应激反应和能量代谢等过程。然而,长期的低氧会使生物机体产生过量的ROS,引起氧化应激,从而造成抗氧化防御作用的改变或者引起大分子水平上的氧化损伤,如膜脂过氧化、蛋白质裂解和DNA链断裂等。抗氧化酶在调控由ROS引发的氧化损伤中起着关键作用,是生物体抵抗氧化应激最重要的防线。这些酶包括超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)和谷胱甘肽过氧化物酶(GPX)等<sup>[26]</sup>。

近年来,抗氧化酶系统因其特性,成为了近岸浅海底栖贝类在低氧胁迫响应方面的研究重点。Andreyeva等<sup>[27]</sup>发现,在低氧条件下香港牡蛎SOD基因表达水平在24h时显著升高,并在72h时达到最高水平。于帅等<sup>[28]</sup>发现,低氧条件下四角蛤蜊(*Macrta veneriformis*)的鳃丝和肝胰腺中SOD、CAT等酶的活性随低氧胁迫时间延长呈先升高后降低的趋势。厚壳贻贝<sup>[29]</sup>、马氏珠母贝(*Pinctada fucata martensii*)<sup>[30]</sup>等物种在低氧胁迫下抗氧化酶活性变化也都具有相同的趋势。可见低氧前期底栖贝类机体处于氧化应激状态,抗氧化酶活性增强以清理过量的ROS,减轻潜在的生理损伤;而随着低氧时间的延长,底栖贝类受到的氧化应激加剧,抗氧化防御体系发生紊乱,生理状态较差,抗氧化物质合成能力下降。

### 2.2 低氧对近岸浅海底栖贝类免疫功能的影响

缺氧可通过影响血淋巴的细胞组成、血细胞的吞噬活性和ROS的形成来抑制免疫系统,导致血细胞凋亡增加。免疫机制的抑制和血细胞总量的减少会导致近岸浅海底栖贝类抗病能力下降,大大增加其患病及感染寄生虫的风险,导致死亡率升高、疾病发生及生长速率下降<sup>[31]</sup>。

Andreyeva等<sup>[32]</sup>发现,地中海贻贝(*Mediterranean mussel*)在海洋酸化与低氧双重胁迫下,血细

胞的吞噬活性显著低于对照组。Zhan等<sup>[15]</sup>探究了泥蚶在低氧条件下的免疫活性,在低氧条件下血细胞的吞噬和细胞活性受到明显抑制,且免疫相关基因的表达也显著下调,可见低氧对泥蚶免疫功能影响显著。Andreyeva等<sup>[33]</sup>发现,低氧条件下魁蚶的细胞吞噬能力显著下降且抗氧化酶活性显著降低,推测代谢受到抑制是导致其免疫功能降低的主要驱动因素。翡翠贻贝(*Perna viridis*)<sup>[34]</sup>经低氧处理后,血细胞死亡率明显升高,吞噬活性降低,ROS生成减少且复氧24h后血细胞死亡率和吞噬活性未恢复到正常水平。

底栖贝类缺乏特异性免疫能力,其主要依靠血细胞来调节免疫系统,因此血细胞的变化及其吞噬活性可用于评估软体动物的免疫生理状态。此方法广泛用于水产养殖和渔业研究,以表征细胞防御和清除病原体的功能。未来仍需要进一步研究以调查血细胞总量减少是否是由于血细胞增殖减少或血液流动等原因。

### 2.3 低氧对近岸浅海底栖贝类呼吸蛋白的影响

呼吸蛋白是生物体内负责氧气运输的重要分子,主要包括血红蛋白、血蓝蛋白和蚯蚓血红蛋白。这些蛋白质能够可逆地与氧气结合,为机体提供维持生命活动所必需的氧气。在低氧环境下,氧气输送机制的有效性直接关系到近岸浅海底栖贝类的生存,低氧胁迫对呼吸蛋白的影响也是目前关注的重点之一。

研究显示,低氧会影响呼吸蛋白的表达及合成,这种影响因底栖贝类物种、呼吸蛋白不同而有所差异。如低氧条件会促进魁蚶<sup>[35]</sup>血红蛋白基因的表达上升。此外,九孔鲍<sup>[14]</sup>、地中海贻贝<sup>[32]</sup>等的血细胞总数及蛋白浓度在低氧条件下呈时间依赖性减少且在复氧后会表现出不同程度回升。部分底栖贝类也可通过调节呼吸蛋白结构以更有效地结合氧气,如泥蚶<sup>[15]</sup>等在低氧条件下血红蛋白的浓度并无显著性变化,但其血红蛋白的氧亲和力显著提高。因此,低氧条件下不同近岸浅海底栖贝类的不同呼吸蛋白应答机制存在差异,有待后续深入研究。

### 2.4 低氧对近岸浅海底栖贝类代谢能力影响

溶解氧在近岸浅海底栖贝类的生理代谢过程中发挥着重要作用。低氧使得氧化磷酸化速率降低,导致ATP的产生量减少<sup>[36]</sup>。已有研究发现,低氧会引起杂色鲍的酸碱平衡紊乱和无氧代谢,导致短

期内葡萄糖和乳酸的合成及酸中毒<sup>[14]</sup>，菲律宾蛤仔在低氧条件下会出现组织损伤、活力下降和生理代谢功能的减退<sup>[37]</sup>。

近岸浅海底栖贝类可通过调节能量代谢途径来应对低氧环境，不同物种可能存在不同类型的代谢调节策略，反映了其对低氧环境的适应能力。这种物种间低氧耐受能力差异的主要原因是近岸浅海底栖贝类逐渐进化出多种无氧代谢策略，底栖贝类通过一系列代偿性代谢（包括抑制整体代谢率）来适应低氧环境<sup>[38]</sup>。厚壳玉黍螺（*Littorina littorea*）应对低氧时，通过抑制转录和翻译等各种 ATP 消耗较高的细胞过程，降低机体的能量消耗<sup>[39]</sup>。菲律宾蛤仔可通过提高磷酸果糖激酶（phosphofructokinase, PFK）和丙酮酸激酶（pyruvate kinase, PK）的活性，加快糖酵解速率，以满足能量需求<sup>[40]</sup>。厚壳贻贝体内己糖激酶（hexokinase, HK）和乳酸脱氢酶（lactic dehydrogenase, LDH）活性也都显著增强，以适应低氧环境<sup>[29]</sup>。栉孔扇贝<sup>[18]</sup>、香港牡蛎<sup>[41]</sup>等则主要通过激活 PEPCK 和延胡索酸还原酶（fumaric reductase, FRD）来实现向无氧代谢的转变。此外，无氧代谢所产生的乳酸在适量积累时能够增加血蓝蛋白与氧气的亲和能力，由此形成了反馈机制<sup>[42]</sup>。

### 3 多组学技术在近岸浅海底栖贝类低氧防御机制研究中的应用

随着全基因组学、转录组学和代谢组学等多组学技术的快速发展，研究者能够从基因、转录和代谢等水平全面解析近岸浅海底栖贝类的低氧适应机制。这些技术的联合分析可揭示近岸浅海底栖贝类在低氧胁迫下的基因表达、代谢通路等多种生物过程的调控，从多层次阐明其低氧适应的分子机制，为更系统地理解底栖贝类的低氧适应机制提供了有益借鉴。

马氏珠母贝<sup>[43]</sup>、太平洋牡蛎（*Crassostrea gigas*）<sup>[44]</sup>等近岸浅海底栖贝类参考基因组的构建，为多组学技术的应用提供了坚实的数据支持。参考基因组的精确注释，可大大提高转录组和代谢组等数据的分析效率。Li 等<sup>[45]</sup>研究表明，香港牡蛎体内抗氧化、免疫、细胞凋亡和细胞骨架重组相关的生物过程和通路在低氧条件下发挥了重要功能。Hu 等<sup>[46]</sup>为探究硬壳蛤（*Mercenaria mercenaria*）的低氧适应机制，对其鳃组织进行了转录组测序分析，GO 分析发现，微管相关功能显著富集，且驱动蛋白和动力蛋白相关基因在低氧组显著上调。Nie 等<sup>[47]</sup>发现，菲律宾蛤仔在低氧适应过程中氧化

应激、免疫应答等相关基因的表达受到显著影响，且功能富集分析表明，HIF 及 NF- $\kappa$ B 信号通路在低氧适应过程中发挥关键作用。Nguyen 等<sup>[48]</sup>通过气相色谱质谱法（GC-MS）探究低氧导致绿唇贻贝（*Perna canaliculus*）死亡事件频发原因时发现，高死亡率贻贝的能量代谢、氨基酸代谢、蛋白质降解及氧化应激等几种代谢途径出现紊乱。Chen 等<sup>[49]</sup>为阐明干露对栉孔扇贝分子机制的影响，通过 GC-MS 分析发现，栉孔扇贝能量代谢由有氧转为无氧代谢且渗透压调节系统发生紊乱，推测这些现象并非由缺氧引起，而是由其自身的生理失调引发，缺氧可能是影响其内环境紊乱的诱发因素。此外，转录组学和代谢组学的联合分析也为了解低氧对底栖贝类的影响提供了新思路。已有学者为研究马氏珠母贝适应低氧的分子机制，对其进行了转录组和代谢组联合分析，发现马氏珠母贝可能通过调节抗氧化活性、免疫活性和蛋白质稳态等来适应短期低氧；而长期低氧可显著抑制多种生物学功能，如代谢速率、生物矿化活性、细胞骨架重组和细胞代谢等<sup>[50]</sup>。付忠明<sup>[51]</sup>采用转录组测序和非靶代谢组学检测等方法，研究了虾夷扇贝（*Patinoptecten yesoensis*）在低氧胁迫 24 h 后关键基因和代谢物的变化，初步揭示了虾夷扇贝耐受低氧的分子调控机制。

尽管转录组学和代谢组学等组学技术在底栖贝类低氧适应机制的研究中已取得一定进展，但相关研究仍较为有限。未来应加强这些组学技术的应用，并推动多组学联合分析，以更全面地揭示近岸浅海底栖贝类在低氧环境下的分子机制，为该领域的深入研究提供更为充实的数据支持。

### 4 低氧对近岸浅海底栖贝类关键基因的影响

在低氧环境下，近岸浅海底栖贝类会面临多种生理压力和潜在损伤。为维持生命活动和生存，这些生物会激活一系列关键基因以产生相应的蛋白质，以应对低氧带来的不利影响。其中，低氧诱导因子（hypoxia-inducible factor, HIF）、脯氨酸羟化酶（prolyl hydroxylase, PHD）、AMP 活化蛋白激酶（AMP-activated protein kinase, AMPK）分别从基因表达、氧感知和能量平衡方面调控贝类的低氧适应性机制，是贝类低氧响应的核心基因。

#### 4.1 低氧诱导因子

低氧诱导因子（HIF）是关键的氧敏感转录激

活因子,负责调控细胞低氧信号传导,维持后生动物的氧稳态。HIF是一种 $\alpha/\beta$ 异源二聚体蛋白复合物,其主要作用机制包括氧依赖性的HIF- $\alpha$ 蛋白稳定性调控、促进HIF异源二聚体的形成及与下游基因低氧反应元件(hypoxia response element, HRE)结合,从而调控一系列低氧适应相关基因的表达<sup>[52]</sup>。HIF有HIF-1、HIF-2和HIF-3 3种异构体,其中HIF-1是主要介导生理缺氧反应的因子。HIF-1 $\alpha$ 通过调控抗氧化酶基因表达(如SOD、GST、CAT)激活抗氧化系统,防止线粒体ROS过量产生,维持细胞氧化还原稳态<sup>[53]</sup>。

早期关于HIF-1的研究多集中在脊椎动物中,随着对低氧胁迫研究的深入,其在水生生物中的作用也逐渐被发掘出来。目前已经在太平洋牡蛎<sup>[54]</sup>、皱纹盘鲍(*Haliotis discushannai*)<sup>[55]</sup>等物种中鉴定了HIF-1 $\alpha$ 和HIF-1 $\beta$ 。Kawabe等<sup>[56]</sup>克隆了香港牡蛎HIF-1 $\alpha$ 的全长,并通过qRT-PCR和Western blot验证了HIF-1 $\alpha$ 的mRNA和蛋白的表达在空气暴露中呈周期性诱导表达。李治平<sup>[57]</sup>克隆了缢蛏的HIF-1 $\alpha$ 、HIF-1 $\beta$ ,并对其进行了表达量分析,发现鳃组织表达量最高且在低氧胁迫下表达显著上调。Wang等<sup>[58]</sup>分析了长牡蛎HIF家族的低氧应答情况,发现低氧诱导程度的差异可能一定程度上由组织分布影响,且在血淋巴中影响最显著。总之,HIF $\alpha$ 在转录水平上对低氧的响应结果不一,这与低氧程度及低氧暴露的时间有关,而且具有不同的物种特异性,这可能反映了这些物种不同的低氧耐受能力。

尽管近年来HIF-1信号通路在近岸浅海底栖贝类低氧应激中的作用研究取得了一定进展,但与脊椎动物相比研究仍然匮乏。有限的研究数据无法阐明近岸浅海底栖贝类和甲壳类HIF-1如何调控其上、下游基因以响应低氧,因此,对HIF-1的作用机制及上、下游基因的生物学功能研究仍有待提升。

#### 4.2 脯氨酸羟基化酶

脯氨酸羟基化酶(PHD)是二价铁离子 $Fe^{2+}$ 和2-氧戊二酸依赖型的双加氧酶家族,它由3个成员组成:PHD1、PHD2和PHD3,能够催化肽段底物的4-羟基化脯氨酸的形成。在所有动物中,缺氧感知通过氧依赖PHD催化的翻译后修饰介导<sup>[59]</sup>。常氧条件下,PHD通过催化HIF-1 $\alpha$ 的羟基化,使其结合到von Hippel-Lindau(VHL)蛋白,继而标记HIF-1 $\alpha$ 进行蛋白酶体降解。然而,缺氧条件会

抑制PHD的羟基化活性,使得HIF-1 $\alpha$ 得以稳定,进入细胞核与HIF- $\beta$ 结合形成异源二聚体,从而激活下游靶基因的表达<sup>[60]</sup>。

PHD是HIF通路的重要调节因子,作为细胞的氧感受器,已在许多近岸浅海底栖贝类中报道。Meng等<sup>[61]</sup>在长牡蛎中鉴定出了PHD2A/B,通过免疫共沉淀和GST-pull down试验验证了常氧条件下PHD2和HIF-1 $\alpha$ 蛋白间的相互作用,首次阐明了海洋无脊椎动物中的PHD-HIF途径。研究者在美国牡蛎和贻贝(*Mytilus galloprovincialis*)中发现,PHD基因系统发育特征与其他物种相似,受氧分压调控且在不同组织中广泛表达,并在鳃中表现出对长期低氧的转录响应<sup>[62-63]</sup>。此外,有研究表明,低氧下PHD2和PHD3的mRNA水平升高且受HIF的转录调控,以防止低氧下HIF的过表达及促进HIF在复氧后的降解速度<sup>[64]</sup>。在HIF-1 $\alpha$ 通路中,PHD还控制糖酵解关键酶的羟基化,包括丙酮酸激酶和丙酮酸脱氢酶。敲除HIF-1可逆转代谢表型,并损害PHD2缺陷的原始细胞和骨髓巨噬细胞的功能<sup>[65]</sup>。

HIF-1 $\alpha$ 和PHD间的相互作用非常复杂,HIF-1 $\alpha$ 和PHD间的平衡状态对于细胞生存和适应低氧环境至关重要。PHD在低氧下的诱导可能作为负反馈的一种形式,并可能通过在缺氧期间减弱HIF-1 $\alpha$ 的诱导及在复氧时加速HIF-1 $\alpha$ 的降解,从而有助于底栖贝类对低氧的适应。但目前对底栖贝类在HIF/PHD的相互作用方面研究极其匮乏,以后应致力于HIF/PHD互作的研究,并致力于阐明PHD家族在低氧条件下的详细作用。

#### 4.3 AMP活化蛋白激酶

AMP活化蛋白激酶(AMPK)是生物能量代谢调节的关键分子,作为能量传感器,在细胞和生理水平上发挥作用,通过恢复能量平衡来规避代谢应激。在ATP缺乏的条件下(如低氧),该酶通过停止合成代谢过程和激活分解代谢过程来介导对低能量水平的适应。在能量耗尽前激活AMPK可诱导及时的适应反应,防止更严重的损伤<sup>[66]</sup>。AMPK由3个亚基( $\alpha$ 、 $\beta$ 和 $\gamma$ )组成,这些亚基中的每一个都包含几种亚型( $\alpha 1$ 、 $\alpha 2$ 、 $\beta 1$ 、 $\beta 2$ 、 $\gamma 1$ 、 $\gamma 2$ 、 $\gamma 3$ )所有异源三聚体基本上都是通过催化 $\alpha$ 亚基内苏氨酸残基的磷酸化来活化的,其上游激酶LKB1和CaMKK2在磷酸化并因此激活AMPK中发挥核心作用<sup>[67]</sup>。除通过增加AMP/ATP比率随后激活LKB1的经典途径之外,有证据表明,在

缺氧条件下 CAMKK 2 对 AMPK 的  $\text{Ca}^{2+}$  依赖性激活<sup>[68]</sup>。

Guévelou 等<sup>[69]</sup>通过 Western blot 试验证实了 AMPK $\alpha$  蛋白的存在,且发现在低氧条件下平滑肌中 AMPK $\alpha$  蛋白含量显著增加。连珊珊<sup>[70]</sup>发现,栉孔扇贝部分组织中 AMPK $\alpha/\beta/\gamma$  的表达量呈现增龄性上升趋势,且肾脏和鳃的表达量变化显著,推测肾脏组织参与调控能量代谢,鳃中 AMP/ATP 显著变化影响呼吸功能。Hu 等<sup>[71]</sup>研究表明,硬壳蛤在低氧胁迫下 AMPK $\alpha$  表达显著上调,AMPK $\beta/\gamma$  随其有上调趋势,但结果不显著。太平洋牡蛎<sup>[69]</sup>等物种中也发现了 AMPK $\alpha$  的转录调节可能参与调节水生动物中响应急性低氧应激的能量代谢,且缺氧可诱导 AMPK 的磷酸化,影响 AMPK 的活性和功能。此外,Zhang 等<sup>[72]</sup>还发现,AMPK 信号通路在厚壳贻贝幼虫变态过程中起着重要作用。

## 5 水产渔业对环境低氧的应对措施

### 5.1 水质监测研究进展

水体的温度、pH、溶解氧和氨氮等参数对水生生物的生长、免疫力和存活率有直接影响,若水质恶化,不仅会引发疾病,还可能导致水生生物的大规模死亡,造成严重经济损失。因此,准确和实时的水质监测是保障养殖生产和管理措施得当、提高生产效益的关键技术手段。

目前,中国的水质监测方式主要有两种:1) 浮标监测法,该方法可实现自动、定时监测,通过远程控制实时采集水温、盐度、pH、电导率和溶解氧等关键参数,但由于浮标监测范围有限,难以全面反映整个养殖水域的水质状况;2) 水质监测船,搭载各类水质传感器,通过自动导航、手动控制和定点测量等控制方式,高效地完成水质信息的自动采集、处理和分析,然而,监测船能耗较高,且无法进行不同水层的实时检测<sup>[73]</sup>。

随着物联网技术的发展,实时严格监测养殖水域环境指标的相关研究取得积极进展。陈祺<sup>[74]</sup>基于物联网设计了在线水质实时监测系统,通过 BP 神经网络和 SVM 算法,对监测数据进行分类,为水质监测提供可靠的数据分析,实现了大范围、全天候的水质监控。刘澜鼎等<sup>[75]</sup>通过长期监测养马岛贝类养殖海域的溶解氧、化学需氧量、无机氮和活性磷酸盐等指标对水质进行监测与评价,发现养马岛水质良好,适合贝类养殖。于喆等<sup>[76]</sup>基于 NET 开发环境,使用 C 语言、MySQL 数据库、百

度地图 API 和 JavaScript 技术,设计了一套贝类养殖信息管理系统,该系统可实现贝类养殖环境查询、环境预警和产地溯源等功能,为加强贝类养殖区域有效监控、提高贝类产品质量提供了可视化信息平台。先进的水质监测可提供更加准确、全面的数据支撑,使养殖户能够根据实时预测数据迅速调整水质管理策略,最大限度地保障水产养殖的健康发展并提升经济效益。

### 5.2 耐低氧品种培育研究进展

培育耐低氧养殖品种可以提高养殖动物在低氧环境中的存活率,降低养殖损失,提升养殖的稳定性和经济效益。近年来,面对气候变化带来的低氧压力,开发耐低氧品种显得尤为迫切。传统的选择育种虽然是有效的育种路径,但过程缓慢且依赖于长期的表型观察和经验积累。随着组学技术的快速发展,多组学分析为深入研究近岸浅海底栖贝类在低氧环境下的应激反应和适应机制奠定了重要的基础,进而为耐低氧新品种的培育提供了必要的技术支持。

李炼星<sup>[77]</sup>通过对缢蛏选育系 F5 的遗传效应分析及缢蛏选育系 F6 的微卫星分析,发现缢蛏选育系的遗传特性比较稳定,具有较好的耐低氧能力。Cueto-vega 等<sup>[78]</sup>通过评估自然种群与杂交种群紫扇贝的代谢率和应激相关基因的转录水平,研究了其在低氧条件下的耐受能力差异,结果发现,在低氧环境下,杂交种群表现出更高的存活率、代谢率和抗氧化能力,表明紫扇贝杂交种对低氧环境具有更强的适应能力。Xiao 等<sup>[79]</sup>通过将日本大鲍 (*Haliotis gigantea*)、皱纹盘鲍、绿鲍 (*Haliotis fulgens*) 进行三元杂交以探究其耐低氧能力,发现杂交品种耐低氧能力显著优于亲本。

这些研究成果为耐低氧养殖品种的培育提供了理论依据和实践经验,也为应对全球气候变化所带来的低氧压力提供了有效的解决方案。未来应加强组学技术在耐低氧品种的选育的应用,利用该技术深入揭示低氧胁迫对底栖贝类生理、代谢和分子水平的影响,识别关键基因、蛋白质和代谢通路,从而提高育种精准性和效率,推动水产养殖业的可持续发展。

## 6 存在问题及展望

本文通过整理和总结现有的研究和调查资料,综述了低氧对近岸浅海底栖贝类生理的影响,并介绍了底栖贝类对低氧的反应。由此可见,低氧对底

栖贝类的影响是多种因素共同作用的复杂过程,对底栖贝类有着深远的影响。尽管研究取得了一定进展,但仍有以下关键问题亟待解决:1)研究广度不足,目前对低氧环境下底栖贝类的研究相对匮乏,尤其缺乏对其经济物种群体及生物群落潜在影响的量化分析;今后应扩展至更多的贝类物种,开展更广泛的调查,以全面阐明低氧对底栖贝类群落的重大生态和经济影响。2)分子机制研究层次需深入,现有研究多聚焦于转录水平,若要系统揭示底栖贝类对低氧的适应性机制,需加强多组学技术的联合应用,包括全基因组、转录组和代谢组等整合分析;未来,随着测序技术的快速发展,底栖贝类的基因组学研究将进一步提升,以推动低氧应答基因功能和调控网络的深入解析,从而为低氧适应性机制的多层次理解奠定基础。3)耐氧新品种需突破,基于组学筛选出的关键基因可用于培育耐氧品种,通过系统调查近岸浅海底栖贝类种质资源,利用分子标记技术分析遗传多样性和群体结构等指标,采用分子标记辅助育种以缩短选育周期,提高精准性;同时,借助基因编辑技术实现功能验证和定向优化,推动耐低氧新品种的开发。4)生态系统监测与调控,未来可结合5G、物联网及云平台,开发高效的水质监测系统,实现对近岸浅海生态系统的远程监测,及时掌握水质动态,为生态保护提供技术支持。

综上所述,关于底栖贝类应对低氧的机制研究已经取得一些进展,但研究相对分散且深度不足,今后需进一步阐明底栖贝类缺氧反应的共性,促进资源的可持续利用。

## 参考文献:

- [1] VAQUER-SUNYER R, DUARTE C M. Thresholds of hypoxia for marine biodiversity [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2008, 105(40): 15452-15457.
- [2] YU Z M, WANG Z S, LIU L D. Electrophysiological techniques in marine microalgae study: a new perspective for harmful algal bloom (HAB) research [J]. *Harmful Algae*, 2024, 134: 102629.
- [3] 蔡榕硕, 谭红建. 中国近海变暖 and 海洋热浪演变特征及气候成因研究进展 [J]. *大气科学*, 2024, 48(1): 121-146.  
CAI R S, TAN H J. Progress on the evolutionary characteristics and climatic causes for warming and marine heatwaves in the coastal China Seas [J]. *Chinese Journal of Atmospheric Sciences*, 2024, 48(1): 121-146. (in Chinese)
- [4] CONLEY D J, CARSTENSEN J, AIGARS J, et al. Hypoxia is increasing in the coastal zone of the Baltic Sea [J]. *Environmental Science & Technology*, 2011, 45(16): 6777-6783.
- [5] XU M S, YANG X D, HAN Y, et al. Variations in macrofaunal communities along sand physico-chemical gradient across the intertidal zones on island beaches [J]. *Ecological Indicators*, 2024, 161: 111957.
- [7] 沈国英, 施并章. 海洋生态学 [M]. 2 版. 北京: 科学出版社, 2002.  
SHEN G Y, SHI B Z. *Marine ecology* [M]. 2ed. Beijing: Science Press, 2002. (in Chinese)
- [8] 安传光, 赵云龙, 林凌, 等. 崇明岛潮间带夏季大型底栖动物多样性 [J]. *生态学报*, 2008, 28(2): 577-586.  
AN C G, ZHAO Y L, LIN L, et al. The biodiversity of macrobenthos of intertidal zone on Chongming Island in summer [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(2): 577-586. (in Chinese)
- [9] KENDZIERSKA H, JANAS U. Functional diversity of macrozoobenthos under adverse oxygen conditions in the southern Baltic Sea [J]. *Scientific Reports*, 2024, 14(1): 8946.
- [10] BAUSTIAN M M, RABALAIS N N. Seasonal composition of benthic macroinfauna exposed to hypoxia in the northern gulf of Mexico [J]. *Estuaries and Coasts*, 2009, 32(5): 975-983.
- [11] NILSSON H C, ROSENBERG R. Succession in marine benthic habitats and fauna in response to oxygen deficiency: analysed by sediment profile-imaging and by grab samples [J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2000, 197: 139-149.
- [12] 闫嘉. 长江口邻近海域大型底栖动物群落变化及轻度氧亏损的影响研究 [D]. 青岛: 中国科学院大学(中国科学院海洋研究所), 2020.  
YAN J. Study on macrobenthos community changes and effects of mild oxygen deficiency in the waters adjacent to the Yangtze River Estuary [D]. Qingdao: Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, 2020. (in Chinese)
- [13] BRIGGS K B, HARTMANN V A, YEAGER K M, et al. Influence of hypoxia on biogenic structure in sediments on the Louisiana continental shelf [J]. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2015, 164: 147-160.
- [14] CHENG W, LIU C H, CHENG S Y, et al. Effect of dissolved oxygen on the acid-base balance and ion concentration of Taiwan abalone *Haliotis diversicolor supertexta* [J]. *Aquaculture*, 2004, 231(1/2/3/4): 573-586.
- [15] ZHAN Y, ZHA S J, PENG Z L, et al. Hypoxia-mediated immunotoxicity in the blood clam *Tegillarca granosa* [J]. *Marine Environmental Research*, 2022, 177: 105632.
- [16] JING H, LIU Z H, WU B, et al. Physiological and molecular responses to hypoxia stress in Manila clam *Ruditapes philippinarum* [J]. *Aquatic Toxicology*, 2023, 257: 106428.
- [17] LIU T, LU Y, SUN M Y, et al. Effects of acute hypoxia and reoxygenation on histological structure, antioxidant response, and apoptosis in razor clam *Sinonovacula constricta* [J]. *Fish & Shellfish Immunology*, 2024, 145: 109310.
- [18] LI Q, ZHANG F, WANG M X, et al. Effects of hypoxia on survival, behavior, and metabolism of Zhikong scallop *Chlamys farreri* Jones et Preston 1904 [J]. *Journal of Oceanology and Limnology*, 2020, 38(2): 351-363.
- [19] WU R S S. Hypoxia: from molecular responses to ecosystem re-

- sponses[J].Marine Pollution Bulletin,2002,45(1-12):35-45.
- [20] LONG W C, BRYLAWSKI B J, SEITZ R D. Behavioral effects of low dissolved oxygen on the bivalve *Macoma balthica*[J].Journal of Experimental Marine Biology and Ecology,2008,359(1):34-39.
- [21] 吴丽娜, 吴彪, 刘志鸿, 等. 低氧预适应对魁蚶在低氧胁迫下生理生化指标的影响[J].渔业科学进展,2023,44(2):98-106.
- WU L N, WU B, LIU Z H, et al. Effects of hypoxic preconditioning on the physiological and biochemical characteristics of *Scapharca broughtonii* under hypoxia stress[J].Progress in Fishery Sciences,2023,44(2):98-106.(in Chinese)
- [22] BROKORDT K, PÉREZ H, CAMPOS F. Environmental hypoxia reduces the escape response capacity of juvenile and adult Scallops *Argopecten purpuratus*[J].Journal of Shellfish Research,2013,32(2):369-376.
- [23] 江天棋, 张扬, 姜亚洲, 等. 不同溶解氧水平下厚壳贻贝的贝壳开放行为和呼吸代谢[J].中国水产科学,2021,28(10):1329-1336.
- JIANG T Q, ZHANG Y, JIANG Y Z, et al. Shell valve opening behavior and metabolism of *Mytilus coruscus* under different oxygen concentrations[J].Journal of Fishery Sciences of China,2021,28(10):1329-1336.(in Chinese)
- [24] 张兴志, 何莘萍, 官俊良, 等. 低氧胁迫及复氧对香港牡蛎抗氧化和能量代谢相关酶活性的影响[J].广东海洋大学学报,2024,44(2):32-38.
- ZHANG X Z, HE P P, GUAN J L, et al. Effects of hypoxia-reoxygenation on antioxidant capacity and enzyme activities related to energy metabolism of *Crassostrea hongkongensis*[J].Journal of Guangdong Ocean University,2024,44(2):32-38.(in Chinese)
- [25] DAVIS A M, PLOUGH L V, PAYNTER K T. Intraspecific patterns of mortality and cardiac response to hypoxia in the eastern oyster, *Crassostrea virginica*[J].Journal of Experimental Marine Biology and Ecology,2023,566:151921.
- [26] HE L, HE T, FARRAR S, et al. Antioxidants maintain cellular redox homeostasis by elimination of reactive oxygen species[J].Cellular Physiology and Biochemistry,2017,44(2):532-553.
- [27] ANDREYEVA A Y, GOSTYUKHINA O L, KLADCHENKO E S, et al. Acute hypoxic exposure: Effect on hemocyte functional parameters and antioxidant potential in gills of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*[J].Marine Environmental Research,2021,169:105389.
- [28] 于帅, 宋依琳, 陈丽梅, 等. 低氧胁迫对四角蛤蚶存活、抗氧化指标和呼吸相关酶的影响[J].水产科学,2024,43(4):606-613.
- YU S, SONG Y L, CHEN L M, et al. Effects of hypoxia stress on survival, antioxidant indices and activities of respiration-related enzymes of surf clam *Macra veneriformis*[J].Fisheries Science,2024,43(4):606-613.(in Chinese)
- [29] SUI Y M, HU M H, SHANG Y Y, et al. Antioxidant response of the hard shelled mussel *Mytilus coruscus* exposed to reduced pH and oxygen concentration[J].Ecotoxicology and Environmental Safety,2017,137:94-102.
- [30] 陈琨, 吴海铃, 杨创业, 等. 急性低氧胁迫对马氏珠母贝生长、免疫及矿化相关基因表达的影响[J].广东海洋大学学报,2024,44(4):147-152.
- CHEN K, WU H L, YANG C Y, et al. Effects of acute hypoxic stress on expression of growth, immunity, and biomineralization-related genes of *Pinctada fucata martensii*[J].Journal of Guangdong Ocean University,2024,44(4):147-152.(in Chinese)
- [31] MONTAGNANI C, MORGA B, NOVOA B, et al. Trained immunity: perspectives for disease control strategy in marine mollusc aquaculture[J].Reviews in Aquaculture,2024,16(4):1472-1498.
- [32] ANDREYEVA A Y, KUKHAREVA T A, GOSTYUKHINA O L, et al. Impacts of ocean acidification and hypoxia on cellular immunity, oxygen consumption and antioxidant status in Mediterranean mussel[J].Fish & Shellfish Immunology,2024,154:109932.
- [33] ANDREYEVA A Y, KLADCHENKO E S, GOSTYUKHINA O L, et al. Antioxidant and cellular immune response to acute hypoxia stress in the ark shell (*Anadara broughtonii*)[J].Estuarine, Coastal and Shelf Science,2023,281:108222.
- [34] WANG Y J, HU M H, CHEUNG S G, et al. Immune parameter changes of hemocytes in green-lipped mussel *Perna viridis* exposure to hypoxia and hyposalinity[J].Aquaculture,2012,356:22-29.
- [35] 赵庆, 吴彪, 刘志鸿, 等. 魁蚶 (*Scapharca broughtonii*) 血红蛋白 I 基因克隆及表达特征[J].渔业科学进展,2019,40(1):84-91.
- ZHAO Q, WU B, LIU Z H, et al. Cloning and expression analysis of hemoglobin gene I of *Scapharca broughtonii*[J].Progress in Fishery Sciences,2019,40(1):84-91.(in Chinese)
- [36] 许然, 胡梦阳, 丁淑茎, 等. 贝类线粒体双单亲遗传研究进展[J].海洋科学,2024,48(5):107-115.
- XU R, HU M Y, DING S Q, et al. Research advances in mitochondrial doubly uniparental inheritance in bivalves[J].Marine Sciences,2024,48(5):107-115.(in Chinese)
- [37] 张文斌, 吕振波, 张莹, 等. 缺氧胁迫对菲律宾蛤仔 (*Ruditapes philippinarum*) 生理代谢的影响[J].生态学杂志,2014,33(9):2448-2453.
- ZHANG W B, LV Z B, ZHANG Y, et al. Influence of hypoxia stress on physiological metabolism of *Ruditapes philippinarum*[J].Chinese Journal of Ecology,2014,33(9):2448-2453.(in Chinese)
- [38] JIANG H, LI F H, XIE Y S, et al. Comparative proteomic profiles of the hepatopancreas in *Fenneropenaeus chinensis* response to hypoxic stress[J].Proteomics,2009,9(12):3353-3367.
- [39] LARADE K, STOREY K B. Arrest of transcription following anoxic exposure in a marine mollusc[J].Molecular and Cellular Biochemistry,2007,303(1):243-249.
- [40] LI Q, SUN S, ZHANG F, et al. Effects of hypoxia on survival, behavior, metabolism and cellular damage of Manila clam (*Ruditapes philippinarum*)[J].PLoS One,2019,14(4):e0215158.
- [41] HE P P, LI W, WEI P Y, et al. Antioxidant capacity, enzyme activities related to energy metabolism, and transcriptome analysis of *Crassostrea hongkongensis* exposed to hypoxia[J].Antioxidants,2024,13(9):1063.
- [42] LEIVA F P, GARCÉS C, VERBERK W C E P, et al. Differences

- in the respiratory response to temperature and hypoxia across four life-stages of the intertidal porcelain crab *Petrolisthes laevigatus* [J]. *Marine Biology*, 2018, 165(9): 146.
- [43] ZHENG Z, HAO R J, YANG C Y, et al. Genome-wide association study analysis to resolve the key regulatory mechanism of biomineralization in *Pinctada fucata martensii* [J]. *Molecular Ecology Resources*, 2023, 23(3): 680-693.
- [44] PEÑALOZA C, GUTIERREZ A P, EÖRY L, et al. A chromosome-level genome assembly for the Pacific oyster *Crassostrea gigas* [J]. *GigaScience*, 2021, 10(3): giab020.
- [45] LI J, ZHANG Y H, MAO F, et al. Characterization and identification of differentially expressed genes involved in thermal adaptation of the Hong Kong oyster *Crassostrea hongkongensis* by digital gene expression profiling [J]. *Frontiers in Marine Science*, 2017, 4: 112.
- [46] HU Z, FENG J, SONG H, et al. Mechanisms of heat and hypoxia defense in hard clam: Insights from transcriptome analysis [J]. *Aquaculture*, 2022, 549: 737792.
- [47] NIE H T, WANG H M, JIANG K Y, et al. Transcriptome analysis reveals differential immune related genes expression in *Ruditapes philippinarum* under hypoxia stress: potential HIF and NF- $\kappa$ B crosstalk in immune responses in clam [J]. *BMC Genomics*, 2020, 21(1): 318.
- [48] NGUYEN T V, ALFARO A C. Metabolomics investigation of summer mortality in New Zealand Greenshell™ mussels (*Perna canaliculus*) [J]. *Fish & Shellfish Immunology*, 2020, 106: 783-791.
- [49] CHEN S Q, ZHANG C H, XIONG Y F, et al. A GC-MS-based metabolomics investigation on scallop (*Chlamys farreri*) during semi-anhydrous living-preservation [J]. *Innovative Food Science & Emerging Technologies*, 2015, 31: 185-195.
- [50] 陈家益. 缺氧胁迫对马氏珠母贝的生理生化及转录代谢的影响 [D]. 湛江: 广东海洋大学, 2023.
- CHEN J Y. Effects of hypoxia stress on physiology, biochemistry and transcription metabolism of *Pinctada fucata martensii* [D]. Zhanjiang: Guangdong Ocean University, 2023. (in Chinese)
- [51] 付忠明. 基于全转录组学和代谢组学的虾夷扇贝响应低氧胁迫的分子机制研究 [D]. 大连: 大连海洋大学, 2024.
- FU Z M. Molecular mechanisms of yesso scallop *Patinopecten yesoensis* response to hypoxic stress based on transcriptomics and metabolomics [D]. Dalian: Dalian Ocean University, 2024. (in Chinese)
- [52] JIE Y K, JIANG J J, MA H L, et al. Characterization of a novel prolyl hydroxylase 2 gene from mud crab *Scylla paramamosain*: Insights into its role in the regulation of hypoxia-inducible factor-1 $\alpha$  [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology Part C: Toxicology & Pharmacology*, 2023, 269: 109634.
- [53] SEMENZA G L. Hypoxia-inducible factors in physiology and medicine [J]. *Cell*, 2012, 148(3): 399-408.
- [54] KOTSYUBA E P. Hypoxia-inducible factor 1 $\alpha$  in the central nervous system of the scallop *Mizuhopecten yessoensis* Jay, 1857 (Bivalvia: Pectinidae) during *Anoxia* and elevated temperatures [J]. *Russian Journal of Marine Biology*, 2017, 43(4): 293-301.
- [55] KIM C H, PARK C J, KIM E J, et al. Transcriptional modulation patterns of abalone *Haliotis discus* Hannai hypoxia inducible factor-1 $\alpha$  (HIF-1 $\alpha$ ) in interdependent crosstalk between hypoxia, infection, and environmental stresses [J]. *Aquaculture Reports*, 2021, 19: 100566.
- [56] KAWABE S, YOKOYAMA Y. Role of hypoxia-inducible factor  $\alpha$  in response to hypoxia and heat shock in the Pacific oyster *Crassostrea gigas* [J]. *Marine Biotechnology*, 2012, 14(1): 106-119.
- [57] 李治平. 缢蛭对低氧胁迫的生理响应及转录调控机制研究 [D]. 上海: 上海海洋大学, 2023.
- LI Z P. Mechanisms of physiological responses and transcriptional regulation to hypoxia stress in *Sinonovacula constricta* [D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2023. (in Chinese)
- [58] WANG T, MENG J, LI L, et al. Characterization of CgHIF $\alpha$ -like, a novel bHLH-PAS transcription factor family member, and its role under hypoxia stress in the Pacific oyster *Crassostrea gigas* [J]. *PLoS One*, 2016, 11(11): e0166057.
- [59] WILSON J W, SHAKIR D, BATTIE M, et al. Oxygen-sensing mechanisms in cells [J]. *The FEBS Journal*, 2020, 287(18): 3888-3906.
- [60] FAN L H, LI J, YU Z F, et al. The hypoxia-inducible factor pathway, prolyl hydroxylase domain protein inhibitors, and their roles in bone repair and regeneration [J]. *BioMed Research International*, 2014, 2014(1): 239356.
- [61] MENG J, WANG T, LI B S, et al. Oxygen sensing and transcriptional regulation under hypoxia exposure in the mollusk *Crassostrea gigas* [J]. *Science of the Total Environment*, 2022, 853: 158557.
- [62] PIONTKIVSKA H, CHUNG J S, IVANINA A V, et al. Molecular characterization and mRNA expression of two key enzymes of hypoxia-sensing pathways in eastern oysters *Crassostrea virginica* (Gmelin): Hypoxia-inducible factor  $\alpha$  (HIF- $\alpha$ ) and HIF-prolyl hydroxylase (PHD) [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology Part D: Genomics and Proteomics*, 2011, 6(2): 103-114.
- [63] GIANNETTO A, MAISANO M, CAPPELLO T, et al. Hypoxia-inducible factor  $\alpha$  and hif-prolyl hydroxylase characterization and gene expression in short-time air-exposed *Mytilus galloprovincialis* [J]. *Marine Biotechnology*, 2015, 17(6): 768-781.
- [64] METZEN E, BERCHNER-PFANNNSCHMIDT U, STENGEL P, et al. Intracellular localisation of human HIF-1 alpha hydroxylases: implications for oxygen sensing [J]. *Journal of Cell Science*, 2003, 116(Pt 7): 1319-1326.
- [65] GUENTSCH A, BENEKE A, SWAIN L, et al. PHD2 is a regulator for glycolytic reprogramming in macrophages [J]. *Molecular and Cellular Biology*, 2017, 37(1): 1-16.
- [66] MUNGAI P T, WAYPA G B, JAIRAMAN A, et al. Hypoxia triggers AMPK activation through reactive oxygen species-mediated activation of calcium release-activated calcium channels [J]. *Molecular and Cellular Biology*, 2011, 31(17): 3531-3545.
- [67] GRAHAME HARDIE D, ROSS F A, HAWLEY S A. AMPK: a nutrient and energy sensor that maintains energy homeostasis [J]. *Nature Reviews Molecular Cell Biology*, 2012, 13(4): 251-262.
- [68] ZHU C D, WANG Z H, YAN B. Strategies for hypoxia adaptation in fish species: a review [J]. *Journal of Comparative Physiology B*,

- Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology, 2013, 183(8): 1005-1013.
- [69] GUÉVÉLOU E, HUVET A, SUSSARELLU R, et al. Regulation of a truncated isoform of AMP-activated protein kinase  $\alpha$  (AMPK $\alpha$ ) in response to hypoxia in the muscle of Pacific oyster *Crassostrea gigas* [J]. Journal of Comparative Physiology B, Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology, 2013, 183(5): 597-611.
- [70] 连姗姗. 栉孔扇贝 (*Chlamys farreri*) 能量代谢与抗氧化胁迫能力评价指标体系的构建 [D]. 青岛: 中国海洋大学, 2013.
- LIAN S S. Construction of evaluation index system of energy metabolism and antioxidant stress ability of *Chlamys farreri* [D]. Qingdao: Ocean University of China, 2013. (in Chinese)
- [71] HU Z, XU L, SONG H, et al. Effect of heat and hypoxia stress on mitochondrion and energy metabolism in the gill of hard clam [J]. Comparative Biochemistry and Physiology Part C: Toxicology & Pharmacology, 2023, 266: 109556.
- [72] ZHANG W, WANG Y, HU X, et al. AMPK promotes larval metamorphosis of *Mytilus coruscus* [J]. Genes, 2022, 13(12): 2384.
- [73] 刘彦伟, 冯德军, 桂福坤. 分层泵抽式海洋养殖环境智能监测系统的设计 [J]. 浙江海洋大学学报 (自然科学版), 2023, 42(3): 228-238.
- LIU Y W, FENG D J, GUI F K. Design of layered pumping type intelligent monitoring system for marine aquaculture environment [J]. Journal of Zhejiang Ocean University (Natural Science Edition), 2023, 42(3): 228-238. (in Chinese)
- [74] 陈祺. 基于物联网的河道水质实时监测系统的设计与实现 [D]. 杭州: 浙江工商大学, 2019.
- CHEN Q. Design and implementation of real-time monitoring system for river water quality based on internet of things [D]. Hangzhou: Zhejiang Gongshang University, 2019. (in Chinese)
- [75] 刘澜鼎, 王伟, 梅耀杰, 等. 烟台四十里湾海域养马岛贝类养殖区水质监测与评价 [J]. 渔业研究, 2021, 43(4): 394-402.
- LIU L D, WANG W, MEI Y J, et al. Study on the change of nutrients in scallop culture area of Yangma Island, Shandong [J]. Journal of Fisheries Research, 2021, 43(4): 394-402. (in Chinese)
- [76] 于喆, 黄莉, 宋伦, 等. 辽宁省海水贝类养殖信息管理系统设计与实现 [J]. 现代农业科技, 2017(11): 285-287, 291.
- YU Z, HUANG L, SONG L, et al. Design and implementation of marine shellfish aquaculture information management system in Liaoning Province [J]. Modern Agricultural Science and Technology, 2017(11): 285-287, 291. (in Chinese)
- [77] 李炼星. 缢蛭选育系的育种效应与遗传改良的微卫星分析 [D]. 上海: 上海海洋大学, 2017.
- LI L X. Selective breeding effect and microsatellite analysis of breeding line of razor clam *Sinonovacula constricta* [D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2017. (in Chinese)
- [78] CUETO-VEGA R, FLYE-SAINTE-MARIE J, GARCÍA-CORONA J L, et al. Trade-off between growth and reproduction in *Argopecten purpuratus* (L.) scallops exposed to medium-term hypoxia and acidification [J]. Aquaculture, 2024, 586: 740713.
- [79] XIAO Q Z, SHEN Y W, GAN Y, et al. Three-way cross hybrid alone exhibit heterosis in growth performance, thermal tolerance, and hypoxia tolerance [J]. Aquaculture, 2022, 555: 738231.

## Research progress in the adaptive mechanism of benthic shellfish in coastal shallow waters in response to hypoxic stress: a review

WANG Yabing<sup>1</sup>, WU Xuhui<sup>1</sup>, TAO Chuangui<sup>1</sup>, ZHANG Jiawei<sup>1</sup>, WANG Qingheng<sup>1,2,3\*</sup>

(1. Pearl Research Institute, Fisheries College, Guangdong Ocean University, Zhanjiang 524088, China; 2. Guangdong Technology Research Center for Pearl Aquaculture and Process, Zhanjiang 524088, China; 3. Guangdong Science and Innovation Center for Pearl Culture, Zhanjiang 524088, China)

**Abstract:** Climate warming and human activities has caused and deteriorated frequent hypoxic occurrences in coastal shallow waters, which have had a profound impact on coastal ecosystems and, in particular, posed a threat to the survival and ecological functions of shellfish. As a key component in the marine ecosystem, shellfish in coastal shallow seas exhibit a series of adaptive mechanisms in response to the hypoxic stress. The papersystematically reviews the effects of hypoxia on the coastal community structure, individual behavior, antioxidant defense, immune system, gene expression, and metabolism of shellfish in coastal shallow seas as well as the application of omics technologies in study of hypoxia adaptation mechanisms. The paper also explores existing water quality monitoring technologies and research progress in breeding of hypoxia-tolerant varieties, and emphasizes the importance of optimizing water quality management and breeding of hypoxia-tolerant varieties through advanced technologies in the future. The study provides the scientific basis and theoretical support for the protection of shellfish in coastal shallow waters and for the sustainable development of the aquaculture industry.

**Key words:** benthic shellfish in coastal shallow waters; hypoxic stress; adaptive mechanisms