

БИОЛОГИЧЕСКИЕ РЕСУРСЫ,
БИОТЕХНОЛОГИЯ И АКВАКУЛЬТУРА

УДК 594.121-155.7:593.4

DOI: [10.21072/eco.2025.10.2.05](https://doi.org/10.21072/eco.2025.10.2.05)

ПОРАЖЕНИЕ РАКОВИНЫ УСТРИЦ СВЕРЛЯЩИМИ ГУБКАМИ СЕМЕЙСТВА
CLIONAIDAE: УГРОЗА ДЛЯ АКВАКУЛЬТУРЫ *

Подольская М. С., Лавриченко Д. С., Челебиева Э. С., Кладченко Е. С.

ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН»,

г. Севастополь, Российская Федерация,

e-mail: podolskaya_m99@bk.ru

Аннотация: В последнее время всё больше внимания уделяется проблеме поселения на раковинах моллюсков таких эпибионтов-вредителей, как губки семейства Clionidae. Это связано с их негативным воздействием на массовые объекты марикультуры, в частности на тихоокеанских устриц *Magallana gigas* (Thunberg, 1793). Заражённые особи изымаются из товарооборота, что приводит к коммерческим потерям в марикультурных хозяйствах. У заражённых устриц наблюдается снижение скорости роста, уменьшение массы мягких тканей, а также увеличивается процент смертности особей в популяции. Кроме того, у заражённых особей фиксируется обсеменённость патогенной для человека микрофлорой. Несмотря на очевидную фундаментальную и практическую актуальность, информация о механизмах влияния сверлящих губок на функциональное состояние двустворчатых моллюсков довольно ограничена, фрагментарна и не структурирована. Анализ и обобщение данных могут способствовать разработке комплексных мероприятий, направленных на предотвращение заражения, смягчение негативных последствий и разработку методов лечения двустворчатых моллюсков при инвазии сверлящими губками. Данная обзорная работа посвящена обновлению и систематизации информации о распространении сверлящих губок семейства Clionidae, их влиянии на организм двустворчатых моллюсков на примере тихоокеанских устриц, а также экономических последствиях распространения инвазии губок среди объектов марикультуры.

Ключевые слова: аквакультура, двустворчатые моллюски, биоминерализация, сверлящая губка, Clionidae

Введение

Двустворчатые моллюски — *Magallana gigas* (Thunberg, 1793) (тихоокеанская устрица), *Saccostrea glomerata* (A. Gould, 1850) (ранее *Saccostrea comerceis*, известная также как сиднейская каменная устрица), *Ostrea edulis* (Linnaeus, 1758) (европейская плоская устрица) и *Crassostrea virginica* (Gmelin, 1791) (восточная устрица или американская чашевидная устрица) относятся к числу наиболее интенсивно культивируемых видов двустворчатых моллюсков в разных регионах мира [Molnar et al., 2008; Gosling, 2015; Van In et al., 2016; Šegvić-Bubić et al., 2020; Botta et al., 2020]. В связи с тем, что марикультурные хозяйства часто располагаются в динамических прибрежных участках акватории, основной проблемой для них являются вспышки инфекционных заболеваний и паразитарных инвазий, приводящих к сокращению популяций на фермах [Behringer et al., 2020; Botta et al., 2020]. Эпизоотии часто приводят к массовой гибели моллюсков и, как следствие, большим экономическим потерям на фермах [Pernet et al., 2016; Moor et al., 2022].

*Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по теме «Механизмы функционирования иммунной системы двустворчатых моллюсков и физиологические основы ее адаптации к абиотическим, биотическим и антропогенным факторам окружающей среды» (№ гос. регистрации 124030100090-4).

Ярким примером существенных экономических потерь на марикультурных фермах является распространение паразита *Perkinsus marinus* (Mackin, H.M.Owen & Collier) Levine, 1978) в период с сентября 1999 г. по декабрь 2001 г., что стало причиной массовой гибели *S. virginica* вдоль восточного побережья Америки [Encomio et al., 2005].

Европейские марикультурные фермы в 19 веке стали реже культивировать *O. edulis* из-за паразитарных заболеваний, вызванных *Bonamia ostreae* (Pichot, Comps, Tigé, Grizel & Rabouin, 1980) и *Marteilia refringens* (Grizel, Comps, Bonami, Cousserans, Duthoit & Le Pennec, 1974) [Alderman, 1979; Balouet, Poder, Cahour, 1983; Elston, 1993]. Для решения проблемы гибели моллюсков по причине эпизоотий марикультурные фермы интродуцируют новые, потенциально более устойчивые виды. Например, после массовой гибели *O. edulis* во Франции стали культивировать *Magallana angulata* (ранее *Crassostrea angulata*) (Lamarck, 1819), которая, в свою очередь, через 50 лет была заменена на *M. gigas* [Pouvreau et al., 2023]. В настоящее время тихоокеанская устрица *M. gigas* массово культивируется более чем в 60 странах мира как наиболее устойчивый к паразитарным и инфекционным заболеваниям вид [Zhai et al., 2021; Chi et al., 2023]. Однако глобальное изменение климата и коммерческая интродукция моллюсков в различные регионы способствует расширению ареала многих видов патогенов. В частности, одной из потенциальных проблем для массового культивирования двустворчатых моллюсков могут быть сверлящие губки семейства Clionidae [Coleman, 2014].

Сверлящие губки семейства Clionidae представляют собой группу эпибионтов-вредителей, способных разрушать карбонатные субстраты с образованием сложной трёхмерной сети камер и туннелей [Ehrlich, 2019; Kingma, 2022; Carroll, Reitsma, 2025]. Сверлящие губки оказывают как прямое негативное воздействие, разрушая защитную оболочку раковины и снижая товарный вид моллюска, так и косвенное воздействие, увеличивая доступность внутренних тканей моллюска для патогенных микроорганизмов [Carroll et al., 2015; Pycroft, 2022; Kingma, 2022]. Для марикультурных хозяйств сверлящие губки представляют серьёзную угрозу, поскольку поражённые моллюски изымаются из товарооборота, что приводит к снижению доходов производства [Лебедевская, 2013; Шубникова, 2020; Costello et al., 2021]. Инвазия сверлящей губки *Pione vastifica* (Hancock, 1849) негативно влияет на организм моллюсков, приводя к снижению скорости роста, наращиванию дополнительных слоёв раковины и её утолщению при одновременном уменьшении массы мягких тканей [Гаевская, Лебедевская, 2010; Kingma, 2022; Pycroft, 2022]. Также инвазия *P. vastifica* отрицательно сказывается на санитарно-микробиологических показателях товарных моллюсков [Лебедевская, 2013]: у поражённых тихоокеанских устриц численность факультативно-анаэробных микроорганизмов может увеличиваться в десятки раз пропорционально продолжительности периода хранения при изъятии моллюсков из морской воды [Лебедевская, 2013]. Очевидно, что высокий риск развития микроорганизмов в моллюсках связан с ослаблением их иммунного и функционального статуса [Coates, Söderhäll, 2021].

В условиях растущего интереса к устойчивому развитию марикультуры необходимо провести анализ существующих знаний о влиянии сверлящих губок семейства Clionidae на здоровье тихоокеанских устриц. Понимание механизмов взаимодействия между моллюсками и эпибионтами имеет решающее значение для разработки эффективных стратегий развития, направленных на минимизацию потерь в аквакультуре. Обобщение имеющейся информации позволит не только оценить объём данных о биологии и экологии сверлящих губок в целом и вида *P. vastifica* в частности, но и выявить пробелы в текущих исследованиях, которые могут затруднять понимание их воздействия на моллюсков. Такой анализ поможет определить направления для дальнейших исследований, включая изучение устойчивости моллюсков.

Таким образом, цель данного обзора — осветить проблему заражения двустворчатых моллюсков сверлящими губками, обобщить имеющуюся в литературе информацию о механизмах проникновения, строения и жизненном цикле губок, рассмотреть возможные ответные реакции двустворчатых моллюсков на поражение раковины губками и проанализировать их влияние на развитие аквакультуры.

Систематика и морфология сверлящих губок

Губки являются древнейшей группой многоклеточных животных. На сегодняшний день (2025 г.) в базе данных World Porifera database насчитывается более 9000 видов губок. Губки делятся на четыре различных класса, 25 отрядов, 128 семейств и 680 родов [Hooper, Van Soest, 2002]. Класс Demospongiae представляет собой наиболее разнообразный таксон: численность входящих в него видов достигает 85 % всех видов губок [Schönberg, 2002], в свою очередь, наиболее распространёнными сверлящими губками являются представители семейства Clionidae [Morrow, Cárdenas, 2015].

Сверлящие губки имеют специализированные клетки — амёбоциты с филоподиями, которые выделяют химические вещества для растворения карбоната кальция [Zundevich, Lazar, Pan, 2007; Webb et al., 2019]. Эти клетки локально снижают pH среды, что способствует растворению структурных элементов раковины и созданию полостей, в которых растёт губка [Webb et al., 2017]. Скелет губок состоит из кремниевых структур — спикул. Спикулы делятся на два основных типа в зависимости от размера, формы и функций. Мегасклеры — крупные спикулы, формирующие скелет губки и обеспечивающие защиту от хищников. Выделяют несколько форм — игольчатые (тилостили, оксеи), трёхлучевые, четырёхлучевые и более сложные структуры. Микросклеры — малые спикулы, распределены по всему телу губок, обычно имеют сложную структуру (крючковатые, звездообразные) [Hooper, Van Soest, 2002; Rützler, 2002; Borchellini et al., 2021]. В классе Demospongiae выделяют следующие формы тела организма: корковидные (*Cliona aprica* (Pang, 1973)); массивные (*Cliona viridis* (Schmidt, 1862), *Cliona thomasi* (Mote, Schönberg, Samaai, Gupta & Ingole, 2019)); ветвистые, сферические, трубчатые и др. [Marine Benthic ... , 2009; Reveillaud et al., 2012; Mote et al., 2019; Ereskovsky, Lavrov, 2021].

Сверлящие губки могут существовать в трёх морфологических формах [Rützler, 2002], их также классифицировали как стадии развития [Rosell, Uriz, 1997]: эндолитная форма (альфа-стадия) — губка полностью развивается внутри субстрата, перфорирует его, формирует сложную систему каналов; сублитеральная форма (бета-стадия) — часть губки находится на поверхности субстрата, но большая часть её структуры остаётся внутри; эпифитная форма (гамма-стадия) — губка растёт на поверхности субстрата. Губка *P. vastifica* существует в эндолитной форме [Van Soest et al., 2012]. Губки семейства Clionidae могут иметь различные оттенки — от ярко-жёлтого до коричневого или зелёного [Hooper, Van Soest, 2002; Wulff, 2006].

Теме таксономической верификации сверлящих губок посвящено большое число исследований [Rosell, Uriz, 1997; Hooper, Van Soest, 2002; Wörheide et al., 2012; Carballo et al., 2019; Erpenbeck et al., 2020]. Примечательно, что в 90-х и 2000-х годах определение видовой принадлежности сверлящих губок проводилось по морфологическим критериям. Основными отличительными признаками вида считаются форма и размер спикулы [Hooper, Van Soest, 2002; Rützler, 2002; Mote et al., 2019; Ereskovsky, Lavrov, 2021; Borchellini et al., 2021]. В работе Mote с соавторами (2019) проведено масштабное исследование биоразнообразия, распространения и морфологии морских губок тропических и субтропических вод западной части Атлантического океана [Mote et al., 2019], обнаружен новый вид губки *Cliona thomasi* (Mote, Schönberg, Samaai, Gupta & Ingole, 2019), который принадлежит к комплексу видов *C. viridis* и характеризуется типичным для этого вида строением спикул. Между родами обнаруживали существенные различия — в размерах тилостилей, спирастр, а также в форме роста. Для рода *Cliona* характерна массивная форма тела и короткие тилостили. Помимо данных особенностей, выделили характерный для рода цвет, наличие шипов на спикулах и ширину тилостилей. Отношение нового вида к роду *Cliona* было подтверждено с помощью молекулярных методов [Mote et al., 2019].

Помимо морфологических особенностей ряд авторов предложили проводить таксономическую верификацию на основании характеристики сети тунелей и каналов, создаваемых губками в раковине моллюсков [Rosell, Uriz, 2002; Calcinai, Bavestrello, Cerrano, 2004]. Так, в исследовании Calcinai (2004), посвящённом изучению микроскопических узоров от сверления губками, говорится о том, что данные микроструктуры также могут быть использованы в качестве диагностических признаков при идентификации. Было обнаружено, что микроструктуры, создаваемые сверлящими губками, имеют видоспецифичные особенности, например форму и размер каналов. *Cliona celata* (Grant, 1826) создаёт сложные сети каналов с ответвлениями, а *P. vastifica* создаёт каналы с неровными стенками и углублениями, поскольку форма и размеры каналов зависят от типа спикул, которые составляют скелет губки [Calcinai, Bavestrello, Cerrano, 2004].

Сверлящие губки обладают схожими морфологическими признаками, что затрудняет отнесение вида к видовому комплексу или роду. Способность клионид менять форму в зависимости от условий среды является важным адаптивным механизмом [Carballo et al., 2013], но существенно затрудняют таксономическую верификацию с использованием морфологических критериев [Schönberg, 2002; Wörheide, Erpenbeck, Menke, 2007; Schönberg, Fang, Carballo, 2017]. Ferrario (2010) и Wörheide (2012) с соавторами в своих работах отмечали, что многие виды сверлящих губок демонстрируют высокую пластичность морфологических признаков в зависимости от окружающей среды, что также затрудняет идентификацию видов. Эти данные также были подтверждены множеством исследователей [Dohrmann, Collins, Woerheide, 2009; Wörheide et al., 2012; Morrow, Cárdenas, 2015]. Например, исследования [Dohrmann, Collins, Woerheide, 2009; Morrow, Cárdenas, 2015] продемонстрировали, что сверлящие губки семейства Clionaidae имеют сложную филогенетическую структуру, что требует пересмотра традиционных подходов к их классификации. Они также отмечали, что традиционная систематика, основанная на морфологии спикул, не является достоверной. В частности, было показано, что виды рода *Cliona* и *Pione* имеют значительные генетические различия, несмотря на сходство в морфологии [Morrow, Cárdenas, 2015]. С использованием молекулярно-генетических методов в дополнение к морфологическим было выявлено множество новых видов, а также определены морфологические признаки, которые характеризуют и отличают их внутри этих сложных групп [Boury-Esnault et al., 1999; Rützler, 2002; Hooper, Van Soest, 2002; Wörheide et al., 2012]. В исследовании, посвящённом изучению сверлящей губки *C. celata*, авторы подчёркивают, что традиционных морфологических методов недостаточно для точной идентификации видов, и подтверждают важность молекулярно-генетических подходов. Для молекулярно-генетической идентификации был проведён филогенетический анализ на основе нуклеотидных последовательностей митохондриальных (COI, 16S rRNA) и ядерного генов (28S rRNA), а также внутреннего транскрибируемого спейсера ITS. Для сравнения использованы традиционные морфологические признаки (форма роста, спикулы). Показано, что *C. celata* представляет собой комплекс криптических видов, которые морфологически схожи, но генетически различны [Xavier et al., 2010].

В настоящее время общепринятым методом определения видовой принадлежности сверлящих губок является интегративный подход, который включает в себя как морфологические, так и генетические методы. В рамках морфологического анализа ключевыми факторами являются форма и размер спикул [Rosell, Uriz, 1997; Evcen, Çınar, 2015]. В свою очередь, внешние характеристики раковины, поражённой сверлящей губкой, больше не используются в качестве критерия для таксономической верификации вида. Для уточнения видовой принадлежности используется анализ таких генетических маркеров, как гены малой рибосомной субъединицы 18S рРНК и 28S рРНК и субъединица I оксидазы цитохрома C (COI) [Borchiellini et al., 2004; Xavier et al., 2010].

Распространение сверлящих губок

Губки семейства Clionidae распространены в Средиземноморье (33 вида) и Адриатическом море (23 вида), 14 видов встречаются в Эгейском море, 12 видов — в Ионическом море и 8 видов — в Левантском море (рис. 1).

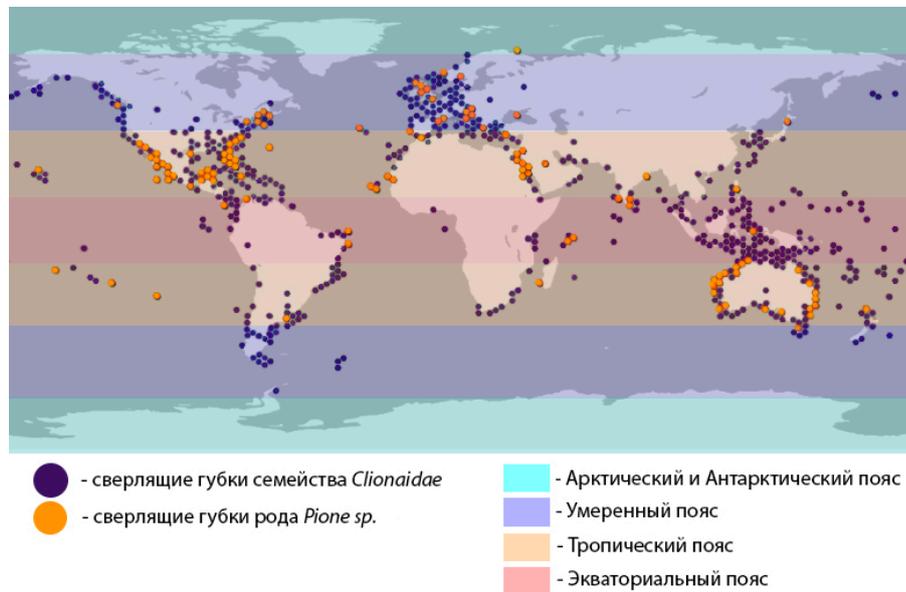


Рис. 1. Карта распространения сверлящих губок семейства Clionidae (по материалам глобальной информационной системы о биоразнообразии GBIF)

В Мраморном море зарегистрировано 4 вида, а в Чёрном море на сегодняшний день присутствует 3 вида губок — *Cliona lobata* (Hancock, 1849), *Pione stationis* (Nassonow, 1883) (ранее *Cliona stationis*), *P. vastifica* (Evcen, Çınar, 2015). Сверлящие губки обнаружены в самых отдалённых регионах Мирового океана, включая тропические и субтропические зоны, а также в умеренных и арктических регионах. В то время как ареал *P. vastifica*, которая активно поражает тихоокеанских устриц в Черноморском регионе Российской Федерации, более узок и включает преимущественно умеренный пояс (рис. 1).

Сверлящие губки выбирают в качестве субстрата подводные известняковые объекты, такие как коралловые рифы, известковые водоросли и раковины моллюсков [Dunn, Eggleston, Lindquist, 2014; Kumar, 2016], однако в зонах с умеренным климатом губки обитают преимущественно на раковинах двустворчатых моллюсков [Carballo et al., 2013; Carballo, Bell, 2017; Dieudonne, Carroll, 2022]. Признаками сверления считаются перфорации на карбонатных поверхностях (ямки диаметром от 0,3 до 5 мм), в которых находится губка (обычно оранжево-рыжие пятна) (рис. 2).

Такие поверхностные перфорации часто видны как на внутренних, так и на внешних слоях раковин [Mao Che et al., 1996; Kingma, 2022; Sivan et al., 2023]. В исключительных случаях, при отсутствии признаков сверлящей губки на поверхностях в местах перфораций, она может обнаруживаться внутри субстрата [Sivan et al., 2023]. В литературе не были отмечены различия во внешних характеристиках перфорированных раковин в зависимости от вида губок, однако ранее проводилось исследование микроскопических узоров ямок, образуемых различными видами сверлящих губок, в котором отмечалось разнообразие типов орнаментации поверхности, при этом повторяемость рельефов и мотивов «узора» постоянна у разных родов, размер каналов может варьировать в пределах одного вида [Pulido Mantas et al., 2022].

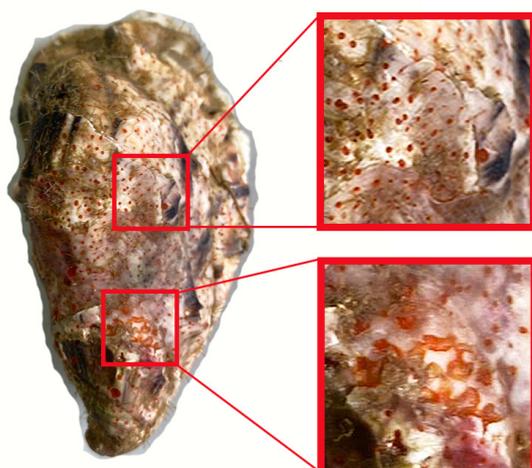


Рис. 2. Раковины черноморской популяции тихоокеанских устриц *M. gigas* при поражении *P. vastifica*

Пути и механизмы заражения моллюсков сверлящими губками

Несмотря на высокую актуальность, вопрос механизмов заражения двустворчатых моллюсков сверлящими губками всё ещё остаётся дискуссионным [Costello et al., 2021]. Так, Warburton с соавторами (1961) утверждали, что сверлящие губки распространяются между моллюсками при непосредственном контакте раковин. На основании этого наблюдения авторы высказали предположение, что культивируемые устрицы заражаются зимой, когда садки с моллюсками опускают на дно, где они контактируют с дикими популяциями моллюсков. Позже Rosell с соавторами (1999) также пришли к выводу, что заражение европейских устриц (*O. edulis*) в Средиземном море произошло главным образом в результате прямого контакта с дикими популяциями *S. viridis* и *S. celata*, растущими на известковом субстрате. С другой стороны, предварительные испытания в бухте Сэн-Симон (2004) показали, что от 80 до 100 % раковин устриц, помещённых в садки, заражаются в период с июня по октябрь. В этот период устричные садки находятся в толще воды, поэтому заражение не может быть связано с прямым контактом с дикими популяциями моллюсков. Однако это может указывать на другой возможный путь заражения: половое размножение, включающее распространение и заселение личинок губок, поскольку период активного полового размножения губок приходится с июня по ноябрь [Carroll et al., 2015; Stubler et al., 2017].

Сверлящие губки семейства Clionidae могут быть гермафродитами или гонохорами, преимущественно яйцекладущими, однако их репродуктивные стратегии могут полностью отличаться [Maldonado, Riesgo, 2009; Piscitelli et al., 2011; Bautista-Guerrero, Carballo, Maldonado, 2014]. Внутреннее оплодотворение [Rosell, 1994] и выход оплодотворённых яиц [Mariani, Uriz, Turon, 2000] были зарегистрированы у представителей *S. viridis*, а также у личинок *P. stationis*, *S. celata* [Warburton, 1961; Mariani, Uriz, Turon, 2000] и *Cliona vermifera* (Hancock, 1867). Такая репродуктивная стратегия обеспечивает успешное оплодотворение и защиту эмбрионов на ранних стадиях развития, что повышает эффективность репродуктивного процесса [Bautista-Guerrero, Carballo, Maldonado, 2014]. Короткая продолжительность сперматогенеза, возможно, является общей чертой многих видов губок, что может объяснить, почему сперматогенез встречается реже, чем оогенез. После нереста губчатая ткань зон, ранее занятых семенными кистами, редуцируется до рыхлых нитей клеток, как сообщалось ранее [Rosell, 1994].

Бесполое размножение губок может происходить путем фрагментации, геммогенеза и почкования. Губкам семейства Clionaidae свойственно размножение путем геммогенеза [Ereskovsky et al., 2018] (рис. 3). Начальные стадии развития почек у Demospongiae представлены плотным конгломератом клеток на поверхности родительской губки (стадия 1). на этой стадии у почек отсутствуют водоносная система, камеры хоаноцитов, каналы и оскулы. Когда пропадагула оседает на субстрате (стадия 2), начинает развиваться водоносная система и происходит её рост и дальнейшее развитие. После чего цикл повторяется (стадия 3) [Piscitelli et al., 2011; Ereskovsky et al., 2018].



Рис. 3. Схема бесполого размножения сверлящей губки семейства Clionaidae (по данным статьи [Piscitelli et al., 2011] и статьи [Ereskovsky et al., 2018])

Считается, что сверлящие губки разрушают раковину в результате сочетания механического и химического воздействия [Dunn, Eggleston, Lindquist, 2014; Kingma, 2022]. Соотношение этих типов воздействия может варьироваться от 2 % химического и 98 % механического до 75 % химического и 25 % механического [De Bakker et al., 2018]. Губка прикрепляется к субстрату, после чего с помощью клеток травления «вытачивает» карбонат кальция [Zundevich, Lazar, Pan, 2007]. Затем специализированные клетки сверлящих губок, амёбоциты с филоподиями точно снижают pH среды, чтобы способствовать растворению структурных элементов раковины и создавать полости, в которых растёт губка [Webb et al., 2017; Webb et al., 2019]. Выбор преобладающего метода проникновения губки в субстрат зависит от таких факторов, как тип субстрата, вид и возраст губки, длина каналов, содержание питательных веществ, температура воды и другие параметры окружающей среды [Neumann, 1966; Rützler, 1975; Schönberg, 2002; Rützler, 2002; Zundevich, Lazar, Pan, 2007].

Согласно литературным данным, поражение раковин моллюсков всегда начинается возле замка и распространяется вверх [Carver, Thériault, Mallet, 2010; Carroll et al., 2015]. Однонаправленность распространения биоэрозии позволяет классифицировать стадии заражения раковины устрицы сверлящей губкой. В исследовании Daume с соавторами (2010) были выделены стадии поражения жемчужной устрицы *Pinctada maxima* (Jameson, 1901) сверлящими губками (рис. 4а). Площадь поражения раковины в этом исследовании не превышала 30 %. В других работах отмечается площадь эрозии раковины вплоть до 100 % [Гаевская, Лебедевская, 2010; Гаевская, Лебедевская, 2011; Лебедевская, 2013]. Такие особенности делают модель Daume неприменимой при анализе степени поражения моллюсков в других регионах Мирового Океана. Для устриц,

обитающих в черноморском регионе и поражённых сверлящей губкой, степень повреждения раковин может быть разделена на четыре стадии в зависимости от площади распространения сверлящей губки по раковине. Последняя стадия соответствует поражению 76–100 % от общей площади створок (рис. 4б) [Kladchenko et al., 2024]. Сложность исследования процесса заражения устриц обусловлена многофакторностью условий окружающей среды, которые могут косвенно повлиять на вероятность заражения и распространение губки внутри субстрата.

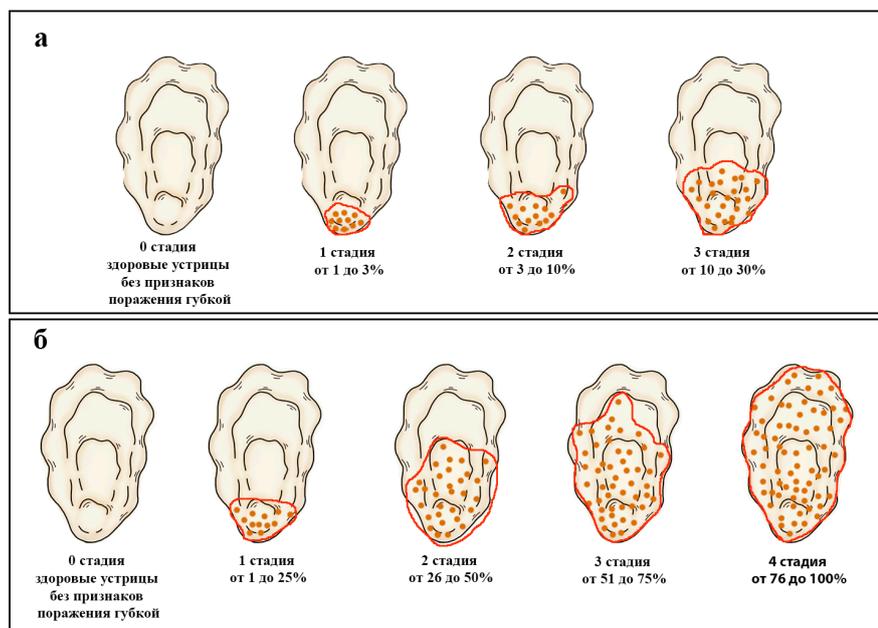


Рис. 4. Определение степени заражённости устриц сверлящей губкой, а — стадии поражения жемчужной устрицы *Pinctada maxima* (Jameson, 1901) сверлящими губками (по данным [Daume et al., 2010]), б — стадии поражения тихоокеанской устрицы *M. gigas* сверлящей губкой *P. vastifica* (по данным [Kladchenko et al., 2024])

Факторы, влияющие на процесс заражения и распространения сверлящих губок

Любой стрессовый фактор окружающей среды может влиять на процессы взаимодействия между эпibiонтом-вредителем и организмом хозяина [Rützler, 2002; Schönberg, Ortiz, 2008; Schönberg, Fang, Carballo, 2017]. Следовательно, как скорость биоэрозии, так и сама вероятность заражения моллюска зависит от биотических и абиотических факторов окружающей среды [Rützler, 1975; Holmes, 2000; Wulff, 2012; Glynn, Manzello, 2015; Schönberg, Fang, Carballo, 2017; Wolfe, Kenyon, Mumby, 2021]. С точки зрения практической значимости информация об ограничивающих факторах для сверлящих губок может стать основой для разработки способов лечения моллюсков с признаками поражения сверлящей губкой.

Несмотря на то что устрицы чувствительны к недостатку кислорода [Andreyeva, Kladchenko, Kukhareva, 2021; Kladchenko, Andreyeva, Kukhareva, 2022], в том числе к гиперкапнической гипоксии, которая может возникать на литорали во время отлива, было установлено, что длительное воздействие воздуха снижает скорость распространения сверлящих губок *Cliona sp.* на раковине восточной устрицы *Crassostrea virginica* [Hanley et al., 2019; Dieudonne, Carroll, 2022]. С одной стороны, инкубация устриц на воздухе, с технической точки зрения, может стать недорогим и простым способом лечения устриц от сверлящих губок. С другой стороны, более ранние исследования показали, что приливно-отливные явления оказывают неоднозначное влияние

на функциональное состояние сверлящих губок, так как степень обсеменённости моллюсков наиболее распространёнными сверлящими губками — *C. celata* и *P. vastifica* — не снижается после длительного воздействия воздуха [Coleman, 2014]. Кроме того, длительная инкубация устриц на воздухе может привести к значительному изменению их функционального состояния: снижению способности к иммунному ответу, развитию окислительного стресса и, как следствие, гибели моллюска [Allen, Burnett, 2008; Kawabe et al., 2010; Gu et al., 2020].

Известно, что сверлящие губки способны выдерживать низкий уровень pH. Более того, в ряде исследований было установлено, что подкисление воды приводит к увеличению скорости распространения эпибионтов-вредителей. Лабораторные исследования показали, что снижение pH воды с 8,1 до 7,8 приводит к увеличению скорости биоэрозии в среднем в два раза [Duckworth, Peterson, 2013]. Натурные наблюдения влияния pH на скорость биоэрозии сверлящих губок на раковинах двустворчатых моллюсков не проводились. Однако исследования сверлящих губок на тропических рифах в условиях различного уровня pH показали более высокую скорость распространения эпибионтов в условиях низкого pH [Stubler, Furman, Peterson, 2014]. Duckworth и Peterson (2013) предположили, что снижение pH морской воды из-за глобального потепления может привести к увеличению скорости поражения моллюсков сверлящими губками.

В отечественных и зарубежных источниках литературы отмечена зависимость скорости биоэрозии и степени повреждения раковины сверлящей губкой от возраста моллюсков [Лебедовская, 2013; Гаевская, Лебедовская, 2010; Гаевская, Лебедовская, 2011; Mao Che et al., 1996]. Mao Che с соавторами (1996) определили, что у чёрных жемчужных устриц (*Pinctada margaritifera* var. *cumingi* (Jameson, 1901)) инфицирование губками рода *Pione* (*P. margaritiferae*, *P. vastifica*) проявляется через 1–3 года после первоначального заселения личинок, при этом скорость биоэрозии у однолетних моллюсков была в 36 раз выше, чем у представителей дикой популяции [Mao Che et al., 1996]. В свою очередь, Guida (1977) подсчитал, что площадь поражения раковины восточных устриц (*C. virginica*) сверлящими губками *C. celata* в Северной Каролине увеличилась на 49 % за 1 год, причём 41 % этого роста приходится на период с мая по июнь, когда температура воды превышает 20 °C [Guida, 1977; Carver, Thériault, Mallet, 2010].

Существенным лимитирующим фактором для сверлящих губок является уровень солёности. Считается, что губки распространены преимущественно в регионах с высокой солёностью, близкой к 30–35 ‰. Так, El-Sorogy с соавторами (2018) показали, что на участках акватории с более низкой солёностью случаи поражения моллюсков организмами, способными к биоэрозии, в том числе и сверлящими губками, значительно ниже по сравнению с участками, где зафиксирована стабильная высокая солёность. Низкая устойчивость сверлящих губок к опреснению обуславливает распространённую методику лечения моллюсков от поражения эпибионтами-вредителями при помощи обработки анизоосмотическим раствором [Dunn, Eggleston, Lindquist, 2014; Pourmozaffar et al., 2020].

Помимо факторов, незначительно влияющих или оказывающих непосредственное воздействие на функциональное состояние устриц, в литературе хорошо задокументированы факторы среды, не сопровождающиеся изменением скорости и степени биоэрозии. Так, температура воды [Carroll, Reitsma, 2025] и суточные ритмы [Zundelevich, Lazar, Pan, 2007; Wisshak et al., 2014; Fang et al., 2016] не влияют на скорость и процесс распространения сверлящих губок [Carroll, Reitsma, 2025]. Отсутствие влияния температуры воды авторы объясняют распространением данных эпибионтов-вредителей на разных глубинах, характеризующихся широким диапазоном температурных режимов, в том числе и на литорали.

Реакция моллюсков на инвазию сверлящих губок

1. Влияние инвазии на функциональное состояние моллюсков. Известно, что губки семейства Clionidae могут влиять на рост и общее функциональное состояние устриц. У устриц (*S. virginica*), заражённых сверлящей губкой, скорость роста снижается более чем на 50 % [Carroll et al., 2015], также наблюдается изменение общих пропорций устриц [Watts et al., 2018]. В работе Гаевской (2006) также было отмечено снижение скорости роста при поражении сверлящими губками черноморских мидий *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck, 1819) [Гаевская, 2006]. Приводящие мышцы у устриц, поражённых сверлящей губкой, имеют серовато-коричневый оттенок, вялые и тягучие, уменьшены в размерах. Считается, что у заражённых моллюсков может наблюдаться повышенная хрупкость раковины, а также имеется сернистый запах, связанный с разложением губки после сбора урожая [Carver, Thériault, Mallet, 2010]. В другом исследовании было выявлено, что заселение раковины устриц *O. edulis* сверлящими губкам привело к снижению массы мягких тканей на 6–12 % [Крактица, 1979]. Заражение тихоокеанских устриц *M. gigas* сверлящей губкой *P. vastifica* привело к развитию окислительного стресса в тканях мантии, а также к повреждению ДНК в клетках моллюсков [Chelebieva et al., 2024]. Заражение восточной устрицы *S. virginica* сверлящей губкой (*Cliona sp.*) привело к ингибированию роста моллюсков на 20 % [Dieudonne, Carroll, 2022]. Помимо влияния на весовые и размерные характеристики моллюсков, заражение сверлящими губками может повлиять на структуру раковины. У улитки *Littorina littorea* (Linnaeus, 1758) в условиях заражения наблюдается увеличение толщины края раковины, а также усиленное отложение материала на внутренней стороне раковины [Stefaniak, McAtee, Shulman, 2005].

2. Иммунные реакции и микробиом заражённых моллюсков. В нескольких работах показано, что поражённые сверлящей губкой моллюски в большей степени подвержены микробному заражению [Лебедевская, 2013; Watts et al., 2018; Hanley et al., 2019], а также восприимчивы к другим патогенам [Speights, McCoy, 2017; Sreeremya, Shobana, 2018]. Губки являются фильтрующими организмами и подвергаются воздействию множества бактерий из окружающей среды. Тем не менее они поддерживают определённый микробный состав, отличающийся от микробного состава морской воды [Sacristán-Soriano, Turon, Hill, 2020], что, вероятно, может оказывать влияние на формирование микробиома моллюсков [Гаевская, Лебедевская, 2010; Гаевская, Лебедевская, 2011]. Так, в исследовании Копытиной и Лебедевской (2014) в раковине моллюсков, поражённых *P. vastifica*, обнаружено в 3 раза больше микроскопических грибов, в том числе патогенных [Копытина, Лебедевская, 2014]. По оценкам, в Канаде в 2005 г. 25–30 % культивируемых устриц были заражены сверлящей губкой, что привело к выбраковке пригодных для продажи особей [Carver, Thériault, Mallet, 2010]. В 2008 г. на ферме, расположенной в бухте Казачья (Севастополь), доля поражённых моллюсков 4-летнего возраста составила 64,2 %, в 2011 г. заражены оказались 79,3 % устриц, при этом площадь поражения раковины составила 100 % [Лебедевская, 2013; Гаевская, Лебедевская, 2010; Гаевская, Лебедевская, 2011].

3. Защитные механизмы моллюсков. Защитная система двустворчатых моллюсков включает в себя несколько барьеров [Hine, 1999; Canesi et al., 2002; McDowell et al., 2014; Zhang et al., 2014]. Раковина моллюска является первым физическим барьером, который защищает мягкие ткани от биологических и физико-химических воздействий [Simkiss, Wilbur, 1989; Suzuki, Nagasawa, 2013]. Следующим барьером считается мантия и слизистый слой [Allam, Raftos, 2015]. Поражение сверлящей губкой связано с повреждениями первого защитного барьера, вследствие чего морская вода свободно переносит множество микробных патогенов сквозь раковину, что сопровождается активацией иммунной защиты моллюска [Vaughn, Hoellein, 2018; Sousa, Hinzmann, 2020]. Внутренняя защита обеспечивается преимущественно компонентами неспецифической иммунной системы [Allam, Raftos, 2015]. Гемоциты являются основным компонентом гомеостаза

двустворчатых моллюсков, они участвуют во внутренней защите, восстановлении тканей и раковины, переваривании и транспортировке питательных веществ [Allam, Espinosa, 2016; Huiping, 2021; De la Ballina et al. и др., 2022]. При инвазии патогенов гемоциты могут мигрировать в поражённые участки организма и фагоцитировать инородные частицы [Allam, Espinosa, 2016]. Кроме того, поверхность мягких тканей двустворчатых моллюсков покрыта мукоидным секретом, содержащим широкий спектр антимикробных компонентов, включая дефензины, кателицидины, лизоцимы и иммуноглобулин А, что обеспечивает эффективную мукозальную иммунную защиту [Allam, Espinosa, 2015]. Защита организма моллюсков от инвазии патогенов после перфорации раковины может также осуществляться за счёт процессов меланизации — естественного процесса формирования раковины у моллюсков [Allam, Espinosa, 2015], в том числе при заживлении повреждений и инкапсуляции чужеродных организмов. Меланизация инородных тел у моллюсков иногда сопровождается механизмом биоминерализации, при котором меланизированные паразиты или патогены внедряются в новые кальцинированные слои раковины [Allam, Espinosa, 2015; Wang et al., 2022]. Кроме этого, эпителиальные клетки внешней и внутренней поверхностей мантии секретируют различные иммунные эффекторы, такие как лизосомальные ферменты, протеазы, ингибиторы протеаз и лектины, в ответ на инвазию патогенов [Allam, Espinosa, 2016].

4. Восстановление раковины моллюсков. Восстановление раковины у моллюсков представляет собой многоэтапный и сложный процесс, который зависит от различных факторов, таких как скорость роста организма, тип повреждения и реакции организма на него. Негативные эффекты, вызванные губками, связывают в первую очередь с компенсаторным ответом устриц на перфорацию раковины. Сверлящие губки активно разрушают раковину моллюсков, протравливая отверстия и постепенно захватывая призматический слой раковины, создавая в ней серию туннелей и камер [Pulido Mantas et al., 2022; Kingma, 2022; Böök, 2024]. В свою очередь, поражённые моллюски, как правило, компенсируют продвижение губки внутрь за счёт наращивания перламутрового слоя [Le Cam, Viard, 2011; Clark et al., 2020; Dieudonne, Carroll, 2022; Pyecroft, 2022]. Последнее требует больших затрат энергии, что в конечном итоге может привести к снижению скорости роста, репродуктивной способности и повышению риска заболевания другими инфекциями [Fromont et al., 2005; Stefaniak, McAtee, Shulman, 2005].

После перфорации раковины моллюски восстанавливают её путём отложения новых слоёв (рис. 5), чтобы защититься от случайных нарушений целостности раковины, сверления раковины эпибионтными организмами (в том числе губками), бактерий или хищников [Fleury et al., 2008; Taylor, 2016]. Раковины двустворчатых моллюсков состоят на 95–99 % из карбоната кальция (CaCO_3) и 1–5 % органического матрикса [De Paula, Silveira, 2009; Weiner, Addadi, 2011]. Органический матрикс образован комплексом полисахаридов, липидов и белков [Huang, Zhang, 2022]. На сегодняшний день существуют две модели формирования раковины моллюсков — матричная и клеточная [Zhang et al., 2012]. Матричная модель предполагает, что минерализация происходит в матриксе, секретиром мантией [Marie et al., 2011; Kocot et al., 2016; Yarra, Blaxter, Clark, 2021] из хитина, фибриллярных белков шёлка и кислых белков [Furuhashi et al., 2009]. Клеточная модель предполагает, что биоминерализация является клеточно-опосредованной — кристаллы CaCO_3 формируются в гемоцитах, а затем откладываются на границе минерализации [Mount et al., 2004; Zhang et al., 2012]. Наравне с гемоцитами важную роль в формировании раковины моллюска и процессах биоминерализации играет мантия [Johnstone et al., 2015; Ivanina et al., 2017]. Гемоциты при этом способствуют накоплению необходимых материалов для формирования раковины [Jacob et al., 2008].

Начальным этапом восстановления раковины является образование мембран, состоящих из хитина и матриксных белков раковины (SMP) [Hüning et al., 2016; Chen et al., 2018]. Другие исследователи обнаружили, что повреждение раковины вызывает образование кристаллов

карбоната кальция [Huang et al., 2023]. Спустя 12 часов после повреждения раковины происходит усиление синтеза и экспорта SMP к повреждённым участкам раковины, активация неспецифического иммунного ответа и ускорение процессов метаболизма [Xiong et al., 2021]. Процесс формирования раковины ускорился спустя 48 часов после повреждения вследствие перераспределения энергии на репарацию раковины моллюска, что обычно сопровождается избыточной продукцией активных форм кислорода (АФК). Также к этому времени наблюдалась пролиферация эпителиальных тканей мантии, чтобы восполнить потребность в синтезе SMP, и ускорение процессов меланизации [Wang et al., 2023].

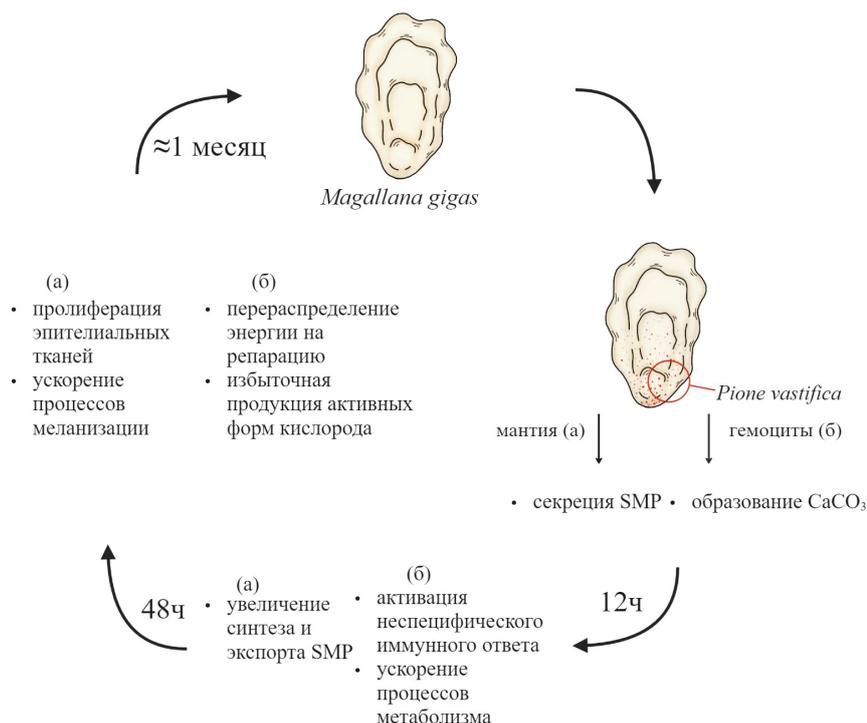


Рис. 5. Основные биохимические реакции в механически повреждённых раковинах двустворчатых моллюсков (по данным [Xiong et al., 2021; Liao et al., 2023; Wang et al., 2023]).

Принято считать, что раковина двустворчатых моллюсков в среднем восстанавливается за месяц. Однако этот процесс может варьироваться в зависимости от множества факторов. В одном исследовании было обнаружено, что скорость восстановления раковины напрямую связана с тем, насколько быстро устрицы способны расти [Dorgan et al., 2021]. Например, триплоидные устрицы характеризуются более высокими темпами роста по сравнению с диплоидными. Фермеры, которые выращивают устриц *C. virginica* (Gmelin, 1791) на побережье Алабамы (США), отметили, что диплоидные устрицы, по сравнению с триплоидными, больше подвержены заражению другим представителем, способным к биоэрозии, — полидорой (*Polydora sp.*) [Dorgan et al., 2021]. У антарктического моллюска (*Laternula elliptica* (P. P. King, 1832)) восстановление раковины происходит в течение 2–4 месяцев за счёт образования нового материала внутри, однако повреждения остаются видимыми [Sleight et al., 2015]. на 1–7 день основным ответом является реакция стресса, активация иммунитета и биоминерализация. Примерно через 1 месяц после повреждения раковины моллюсков [Sleight et al., 2015], по-видимому, переключаются с производства энергии на биоминерализацию. Раковины моллюска *Lottia gigantea* (G. V. Sowerby I, 1834) восстанавливаются в течение 3 месяцев [Shanks, Wright, 1986]. Процессы восстановления раковины у *M. gigas* начинаются на 10-й день после повреждения [Yarra, Blaxter, Clark, 2021].

Заключение

Распространение сверлящих губок семейства Clionaidae представляет серьёзную угрозу для объектов аквакультуры, особенно промысловых видов двустворчатых моллюсков. Данная работа систематизирует существующие данные о влиянии сверлящих губок на здоровье моллюсков, механизмах их инвазии и факторах, определяющих интенсивность биоэрозии. В результате анализа литературы было установлено, что сверлящие губки значительно ухудшают функциональное состояние моллюсков. В ответ на поражение моллюски активируют различные защитные механизмы, такие как биоминерализация и активация иммунного ответа. Эти процессы требуют значительных энергетических затрат, что приводит к снижению функциональной активности организма и, как следствие, к отложенным негативным последствиям для культивируемых видов и возможной массовой гибели моллюсков под действием сопутствующих стресс-факторов. Основным путём распространения губок является непосредственный контакт заражённых и здоровых особей. Интересно, что даже при тесном контакте в одном садке на марикультурных фермах может заражаться не 100 % популяции. Устойчивость ряда моллюсков к разрушающему действию эпибионтов-вредителей может быть связана с более эффективной стратегией восстановления раковины и предотвращением существенных повреждений раковины под действием эпибионта. Кроме того, ряд абиотических факторов может влиять на процесс заражения и скорость биоэрозии. Низкий уровень pH и высокая солёность усиливают распространение сверлящих губок, а низкая солёность снижает скорость биоэрозии. Для лечения двустворчатых, заражённых сверлящими губками, необходимо применять комплекс методов, таких как анизоосмотическая обработка, контроль параметров среды (pH и солёность), а также использование устойчивых видов моллюсков. Зависимость скорости биоэрозии и скорости распространения сверлящих губок от абиотических факторов среды подтверждает связь между изменением климатических условий и активным распространением сверлящих губок. Это подтверждает значимость регионального контроля за их распространением в контексте глобального изменения климата. Таким образом, для эффективного предотвращения распространения сверлящих губок и заражения моллюсков, а также для разработки эффективных стратегий развития марикультуры и минимизации последствий заражения необходимо продолжать исследования, направленные на изучение механизмов восстановления раковин, процессов биоэрозии и иммунного ответа двустворчатых моллюсков в ответ на инвазию сверлящих губок.

Список литературы

1. Гаевская А. В. Паразиты, болезни и вредители мидий (*Mytilus*, *Mytilidae*). П. Моллюски (Mollusca). – Севастополь : ЭКОСИ–Гидрофизика, 2006. – 100 с. – <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/7876>
2. Гаевская А. В., Лебедовская М. В. Гигантская устрица (*Crassostrea gigas*) (Thunberg, 1793) – общая характеристика // Паразиты и болезни гигантской устрицы (*Crassostrea gigas*) в условиях культивирования / НАН Украины, Ин-т биологии юж. морей им. А. О. Ковалевского. – Севастополь : ЭКОСИ–Гидрофизика, 2010. – Гл. 2. – С. 15-22. – <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/2578>
3. Гаевская А. В., Лебедовская М. В. Микробиологические и паразитологические аспекты биотехнологии культивирования гигантской устрицы (*Crassostrea gigas*) в Чёрном море // Промысловые биоресурсы Чёрного и Азовского морей / НАН Украины, Ин-т биологии юж. морей им. А. О. Ковалевского. – Севастополь : ЭКОСИ–Гидрофизика, 2011. – Гл. 6.2. – С. 193–209. – <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/1363>

4. Копытина Н. И., Лебедевская М. В. Микромитозы–эпифиты гигантской устрицы *Crassostrea gigas*, культивируемой в Чёрном море // Морской экологический журнал. – 2014. – Т. 13, № 2. – С. 41–44. – <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/1341>
5. Кракатица Т. Ф. Сокращение ареала и уменьшение численности устриц в Егорлыцком заливе // Моллюски. Основные результаты их изучения : автореф. докл., сб. 6 / АН СССР, Зоол. ин-т. – Ленинград : Наука, 1979. – С. 112–114.
6. Лебедевская М. В. Морфометрические и микробиологические показатели гигантской устрицы *Crassostrea gigas* при поражении сверлящей губкой *Pione vastifica* // Морской экологический журнал. – 2013. – Т. 12, № 1. – С. 48–51. – <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/1262>
7. Шубникова Е. А. Технические средства выращивания гигантской устрицы // Биологическое разнообразие: изучение, сохранение, восстановление, рациональное использование : материалы II Междунар. науч.-практ. конф., Керчь, 27–30 мая 2020 г. / Керчен. гос. мор. технол. ун-т [и др.]. – Симферополь : АРИАЛ, 2020. – С. 518–523. – <https://elibrary.ru/emdjok>
8. Alderman D. J. Epizootiology of *Marteilia refringens* in Europe // Marine Fisheries Review. – 1979. – Vol. 41, no. 1/2. – P. 67–69.
9. Allam B., Espinosa E. P. Bivalve immunity and response to infections: are we looking at the right place? // Fish & Shellfish Immunology. – 2016. – Vol. 53. – P. 4–12. – <https://doi.org/10.1016/j.fsi.2016.03.037>
10. Allam B., Espinosa E. P. Mucosal immunity in mollusks // Mucosal Health in Aquaculture / Eds: B. H. Beck, E. Peatman. – Amsterdam [et. al.] : Acad. Press, 2015. – P. 325–370. – <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-417186-2.00012-1>
11. Allam B., Raftos D. Immune responses to infectious diseases in bivalves // Journal of Invertebrate Pathology. – 2015. – Vol. 131. – P. 121–136. – <https://doi.org/10.1016/j.jip.2015.05.005>
12. Allen S. M., Burnett L. E. The effects of intertidal air exposure on the respiratory physiology and the killing activity of hemocytes in the pacific oyster, *Crassostrea gigas* (Thunberg) // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. – 2008. – Vol. 357, iss. 2. – P. 165–171. – <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2008.01.013>
13. Andreyeva A. Y., Kladchenko E. S., Kukhareva T. A. Shift in functional and morphological parameters of the Pacific oyster hemocytes after exposure to hypoxia // Regional Studies in Marine Science. – 2021. – Vol. 48. – Art. no. 102062. – <https://doi.org/10.1016/j.risma.2021.102062>
14. Balouet G., Poder M., Cahour A. Haemocytic parasitosis: morphology and pathology of lesions in the French flat oyster, *Ostrea edulis* L. // Aquaculture. – 1983. – Vol. 34, iss. 1-2. – P. 1–14. – [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(83\)90287-9](https://doi.org/10.1016/0044-8486(83)90287-9)
15. Bautista-Guerrero E., Carballo J. L., Maldonado M. Abundance and reproductive patterns of the excavating sponge *Cliona vermifera*: a threat to Pacific coral reefs? // Coral Reefs. – 2014. – Vol. 33. – P. 259–266. – <https://doi.org/10.1007/s00338-013-1094-1>
16. Behringer D. C., Wood C. L., Krkošek M., Bushek D. Disease in fisheries and aquaculture // Marine Disease Ecology / Eds: B. R. Silliman [et al.]. – Oxford : Oxford Univ. Press, 2020. – P. 183–212.
17. Bööк I. M. Boring sponges and bored oysters–interactions between the bioeroding sponge *Cliona* sp. and the New Zealand flat oyster *Ostrea chilensis* : Thesis / Victoria Univ. of Wellington. – Wellington, New Zealand, 2024. – 183 p.
18. Borchiellini C., Chombard C., Manuel M., Alivon E., Vacelet J., Boury-Esnault N. Molecular phylogeny of Demospongiae: implications for classification and scenarios of character evolution // Molecular Phylogenetics and Evolution. – 2004. – Vol. 32, iss. 3. – P. 823–837. – <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2004.02.021>

19. Borchellini C., de Pao Mendonca K., Vernale A., Rocher C., Ereskovsky A., Vacelet J., Renard E. Porifera (sponges): recent knowledge and new perspectives // eLS [Encyclopedia of Life Sciences]. – Chichester : John Wiley & Sons, 2021. – Vol. 2. – P. 1–10. – <https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0029283>
20. Botta R., Asche F., Borsum J. S., Camp E. V. A review of global oyster aquaculture production and consumption // Marine Policy. – 2020. – Vol. 117. – Art. no. 103952. – <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2020.103952>
21. Boury-Esnault N., Klautau M., Bezac C., Wulff J., Sole-Cava A. M. Comparative study of putative conspecific sponge populations from both sides of the Isthmus of Panama // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. – 1999. – Vol. 79, iss. 1. – P. 39–50. – <https://doi.org/10.1017/S0025315498000046>
22. Calcinai B., Bavestrello G., Cerrano C. Bioerosion micro-patterns as diagnostic characteristics in boring sponges // Bollettino dei Musei e degli Istituti Biologici dell'Università di Genova. – 2004. – Vol. 68. – P. 229–238.
23. Canesi L., Gallo G., Gavioli M., Pruzzo C. Bacteria–hemocyte interactions and phagocytosis in marine bivalves // Microscopy Research and Technique. – 2002. – Vol. 57, no. 6. – P. 469–476. – <https://doi.org/10.1002/jemt.10100>
24. Carballo J. L., Bautista E., Nava H., Cruz-Barraza J. A., Chávez J. A. Boring sponges, an increasing threat for coral reefs affected by bleaching events // Ecology and Evolution. – 2013. – Vol. 3, iss. 4. – P. 872–886. – <https://doi.org/10.1002/ece3.452>
25. Carballo J. L., Bell J. J. Climate change and sponges: an introduction // Climate Change, Ocean Acidification and Sponges: Impacts Across Multiple Levels of Organization / eds: J. L. Carballo, J. J. Bell. – Cham, Switzerland : Springer, 2017. – P. 1–11. – https://doi.org/10.1007/978-3-319-59008-0_1
26. Carballo J. L., Cruz-Barraza J. A., Vega C., Nava H., Chávez-Fuentes M. D. C. Sponge diversity in eastern tropical Pacific coral reefs: an interoceanic comparison // Scientific Reports. – 2019. – Vol. 9, no. 1. – Art. no. 9409. – <https://doi.org/10.1038/s41598-019-45834-4>
27. Carroll J. M., Shaughnessy K. A., Diedrich G. A., Finelli C. M. Are oysters being bored to death? Influence of *Cliona celata* on *Crassostrea virginica* condition, growth and survival // Diseases of Aquatic Organisms. – 2015. – Vol. 117, no. 1. – P. 31–44. – <https://doi.org/10.3354/dao02928>
28. Carroll J., Reitsma J. Fouling by *Cliona* (boring sponge) // Diseases of Bivalves / Ed. R. Smolowitz. – London [et al.] : Acad. Press, 2025. – P. 37–50. – <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-820339-2.00010-3>
29. Carver C. E., Thériault I., Mallet A. L. Infection of cultured eastern oysters *Crassostrea virginica* by the boring sponge *Cliona celata*, with emphasis on sponge life history and mitigation strategies // Journal of Shellfish Research. – 2010. – Vol. 29, no. 4. – P. 905–915. – <https://doi.org/10.2983/035.029.0423>
30. Chelebieva E. S., Lavrichenko D. S., Gostyukhina O. L., Podolskaya M. S., Kladchenko E. S. The boring sponge (*Pionea vastifica*, Hancock, 1849) induces oxidative stress in the Pacific oyster (*Magallana gigas*, Thunberg, 1793) // Comparative Biochemistry and Physiology. Pt. B: Biochemistry and Molecular Biology. – 2024. – Vol. 273. – Art. no. 110980. – <https://doi.org/10.1016/j.cbpb.2024.110980>
31. Chen Y., Liu C., Li S., Liu Z., Xie L., Zhang R. Repaired shells of the pearl oyster largely recapitulate normal prismatic layer growth : A proteomics study of shell matrix proteins // ACS Biomaterials Science & Engineering. – 2018. – Vol. 5, iss. 2. – P. 519–529. – <https://doi.org/10.1021/acsbiomaterials.8b01355>

32. Chi Y., Yang H., Shi C., Yang B., Bai X., Li Q. Comparative transcriptome and gene co-expression network analysis identifies key candidate genes associated with resistance to summer mortality in the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) // Aquaculture. – 2023. – Vol. 577. – Art. no. 739922. – <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2023.739922>
33. Clark M. S., Peck L. S., Arivalagan J., Backeljau T., Berland S., Cardoso J. C. R., Caurcel C., Chapelle G., De Noia M., Dupont S., Gharbi K., Hoffman J. I., Last K. S., Marie A., Melzner F., Michalek K., Morris J., Power D. M., Ramesh K., Sanders T., Sillanpää K., Sleight V. A., Stewart-Sinclair P. J., Sundell K., Telesca L., Vendrami D. L. J., Ventura A., Wilding T. A., Yarra T., Harper E. M. Deciphering mollusc shell production: the roles of genetic mechanisms through to ecology, aquaculture and biomimetics // Biological Reviews. – 2020. – Vol. 95, no. 6. – P. 1812–1837. – <https://doi.org/10.1111/brv.12640>
34. Coates C. J., Söderhäll K. The stress-immunity axis in shellfish // Journal of Invertebrate Pathology. – 2021. – Vol. 186. – Art. no. 107492. – <https://doi.org/10.1016/j.jip.2020.107492>
35. Coleman S. E. The effects of boring sponge on oyster soft tissue, shell integrity, and predator-related mortality : Thesis / The Univ. of North Carolina. – Chapel Hill, 2014. – 54 p.
36. Costello K. E., Lynch S. A., O’Riordan R. M., McAllen R., Culloty S. C. The importance of marine bivalves in invasive host-parasite introductions // Frontiers in Marine Science. – 2021. – Vol. 8. – Art. no. 609248. – <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.609248>
37. Daume S., Fromont J., Parker F., Davidson M., Murphy D., Hart A. Quantifying sponge erosions in Western Australian pearl oyster shells // Aquaculture Research. – 2010. – Vol. 41, iss. 9. – P. e260–e267. – <https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2010.02518.x>
38. De Bakker D. M., Webb A. E., van den Bogaart L. A., van Heuve S. M., Meesters E. H., van Duyl F. C. Quantification of chemical and mechanical bioerosion rates of six Caribbean excavating sponge species found on the coral reefs of Curaçao // PloS ONE. – 2018. – Vol. 13, iss. 5. – Art. no. e0197824. – <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0197824>
39. De la Ballina N. R., Maresca F., Cao A., Villalba A. Bivalve haemocyte subpopulations : a review // Frontiers in Immunology. – 2022. – Vol. 13. – Art. no. 826255. – <https://doi.org/10.3389/fimmu.2022.826255>
40. De Paula S. M., Silveira M. Studies on molluscan shells: contributions from microscopic and analytical methods // Micron. – 2009. – Vol. 40, iss. 7. – P. 669–690. – <https://doi.org/10.1016/j.micron.2009.05.006>
41. Dieudonne J., Carroll J. M. The impacts of boring sponges on oyster health across multiple sites and tidal heights // Estuaries and Coasts. – 2022. – Vol. 45, iss. 1. – P. 213–224. – <https://doi.org/10.1007/s12237-021-00942-1>
42. Dohrmann M., Collins A. G., Woerheide G. New insights into the phylogeny of glass sponges (Porifera, Hexactinellida): monophyly of Lyssacinosa and Euplectellinae, and the phylogenetic position of Euretidae // Molecular Phylogenetics and Evolution. – 2009. – Vol. 52, iss. 1. – P. 257–262. – <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2009.01.010>
43. Dorgan K. M., Moseley R. D., Titus E., Watson H., Cole S. M., Walton W. Dynamics of mud blister worm infestation and shell repair by oysters // The Biological Bulletin. – 2021. – Vol. 240, no. 2. – P. 118–131. – <https://doi.org/10.1086/713145>
44. Duckworth A. R., Peterson B. J. Effects of seawater temperature and pH on the boring rates of the sponge *Cliona celata* in scallop shells // Marine Biology. – 2013. – Vol. 160. – P. 27–35. – <https://doi.org/10.1007/s00227-012-2053-z>

45. Dunn R. P., Eggleston D. B., Lindquist N. Oyster-sponge interactions and bioerosion of reef-building substrate materials: implications for oyster restoration // *Journal of Shellfish Research*. – 2014. – Vol. 33, no. 3. – P. 727–738. – <https://doi.org/10.2983/035.033.0307>
46. Ehrlich H. The circle: biomineralization-demineralization-remineralization in nature // *Marine Biological Materials of Invertebrate Origin* / H. Ehrlich. – Cham, Switzerland : Springer, 2019. – P. 53–65. – https://doi.org/10.1007/978-3-319-92483-0_4
47. El-Sorogy A. S., Alharbi T., Richiano S. Bioerosion structures in high-salinity marine environments: Evidence from the Al-Khafji coastline, Saudi Arabia // *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. – 2018. – Vol. 204. – P. 264–272. – <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2018.03.005>
48. Elston R. A. Infectious diseases of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas* // *Annual Review of Fish Diseases*. – 1993. – Vol. 3. – P. 259–276. – [https://doi.org/10.1016/0959-8030\(93\)90038-D](https://doi.org/10.1016/0959-8030(93)90038-D)
49. Encomio V. G., Stickler S. M., Allen S. K., Chu F. L. Performance of «natural Dermo-resistant» oyster stocks – survival, disease, growth, condition and energy reserves // *Journal of Shellfish Research*. – 2005. – Vol. 24, iss. 1. – P. 143–155.
50. Ereskovsky A., Kovtun O. A., Pronin K. K., Apostolov A., Erpenbeck D., Ivanenko V. Sponge community of the western Black Sea shallow water caves: diversity and spatial distribution // *PeerJ*. – 2018. – Vol. 6. – Art. no. e4596. – <https://doi.org/10.7717/peerj.4596>
51. Ereskovsky A., Lavrov A. Porifera // *Invertebrate Histology* / Ed. E. E. LaDouceur. – Hoboken, NJ : Wiley-Blackwell, 2021. – P. 19–54.
52. Erpenbeck D., Gholami A., Hesni M. A., Ranjbar M. S., Galitz A., Eickhoff B., Namuth L., Schumacher T., Esmaili H. R., Wörheide G., Teimori A. Molecular biodiversity of Iranian shallow water sponges // *Systematics and Biodiversity*. – 2020. – Vol. 18, iss. 2. – P. 192–202. – <https://doi.org/10.1080/14772000.2020.1737978>
53. Evcen A., Çınar M. E. Bioeroding sponge species (Porifera) in the Aegean Sea (Eastern Mediterranean) // *Journal of the Black Sea / Mediterranean Environment*. – 2015. – Vol. 21, no. 3. – P. 285–306.
54. Fang J. K. H., Schönberg C. H. L., Hoegh-Guldberg O., Dove S. Day – night ecophysiology of the photosymbiotic bioeroding sponge *Cliona orientalis* Thiele, 1900 // *Marine Biology*. – 2016. – Vol. 163. – Art. no. 100. – <https://doi.org/10.1007/s00227-016-2848-4>
55. Ferrario F., Calcinai B., Erpenbeck D., Galli P., Wörheide G. Two Pione species (Hadromerida, Clionidae) from the Red Sea: a taxonomical challenge // *Organisms Diversity & Evolution*. – 2010. – Vol. 10. – P. 275–285. – <https://doi.org/10.1007/s13127-010-0027-x>
56. Fleury C., Marin F., Marie B., Luquet G., Thomas J., Josse C., Serpentine A., Lebel J. M. Shell repair process in the green ormer *Haliotis tuberculata*: a histological and microstructural study // *Tissue and Cell*. – 2008. – Vol. 40, iss. 3. – P. 207–218. – <https://doi.org/10.1016/j.tice.2007.12.002>
57. Fromont J., Craig R., Rawlinson L., Alder J. Excavating sponges that are destructive to farmed pearl oysters in Western and Northern Australia // *Aquaculture Research*. – 2005. – Vol. 36, iss. 2. – P. 150–162. – <https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2004.01198.x>
58. Furuhashi T., Schwarzingger C., Miksik I., Smrz M., Beran A. Molluscan shell evolution with review of shell calcification hypothesis // *Comparative Biochemistry and Physiology Pt. B: Biochemistry and Molecular Biology*. – 2009. – Vol. 154, iss. 3. – P. 351–371. – <https://doi.org/10.1016/j.cbpb.2009.07.011>
59. Glynn P. W., Manzello D. P. Bioerosion and coral reef growth: a dynamic balance // *Coral Reefs in the Anthropocene*

- / Ed. C. Birkeland. – Dordrecht [et al.] : Springer, 2015. – P. 67–97. – https://doi.org/10.1007/978-94-017-7249-5_4
60. Gosling E. Marine Bivalve Molluscs. – 2nd ed. – Chichester, UK : John Wiley & Sons, 2015. – 536 p.
61. Gu Z., Wei H., Cheng F., Wang A., Liu C. Effects of air exposure time and temperature on physiological energetics and oxidative stress of winged pearl oyster (*Pteria penguin*) // Aquaculture Reports. – 2020. – Vol. 17. – Art. no. 100384. – <https://doi.org/10.1016/j.aqrep.2020.100384>
62. Guida V. G. The physiological ecology of the oyster-burrowing sponge symbiosis and the roles of symbioses in marine systems : PhD diss. / North Carolina State Univ. – Raleigh, USA, 1977. – 147 p.
63. Hanley T. C., White J. W., Stallings C. D., Kimbro D. L. Environmental gradients shape the combined effects of multiple parasites on oyster hosts in the northern Gulf of Mexico // Marine Ecology Progress Series. – 2019. – Vol. 612. – P. 111–125. – <https://doi.org/10.3354/meps12849>
64. Hine P. M. The inter-relationships of bivalve haemocytes // Fish & Shellfish Immunology. – 1999. – Vol. 9, iss. 5. – P. 367–385. – <https://doi.org/10.1006/fsim.1998.0205>
65. Holmes K. E. Effects of eutrophication on bioeroding sponge communities with the description of new West Indian sponges, *Cliona* spp. (Porifera: Hadromerida: Clionidae) // Invertebrate Biology. – 2000. – Vol. 119, no. 2. – P. 125–138. – <https://doi.org/10.1111/j.1744-7410.2000.tb00001.x>
66. Hooper J. N. A., Van Soest R. W. M. Systema Porifera. A guide to the classification of sponges // System a Porifera : a Guide to the Classification of Sponges / Eds: J. N. A. Hooper [et al.]. – Boston : Springer, 2002. – P. 1–7. – https://doi.org/10.1007/978-1-4615-0747-5_1
67. Huang J., Liu Y., Jiang T., Dong W., Xie L., Zhang R. Direct control of shell regeneration by the mantle tissue in the pearl oyster *Pinctada fucata* // Journal of Structural Biology. – 2023. – Vol. 215, iss. 2. – Art. no. 107956. – <https://doi.org/10.1016/j.jsb.2023.107956>
68. Huang J., Zhang R. The mineralization of molluscan shells: some unsolved problems and special considerations // Frontiers in Marine Science. – 2022. – Vol. 9. – Art. no. 874534. – <https://doi.org/10.3389/fmars.2022.874534>
69. Huiping Y. Immunological assays of hemocytes in molluscan bivalves as biomarkers to evaluate stresses for aquaculture // Bulletin of Japan Fisheries Research and Education Agency. – 2021. – No. 50. – P. 31–45.
70. Hüning A. K., Lange S. M., Ramesh K., Jacob D. E., Jackson D. J., Panknin U., Gutowska M. A., Philipp E. E. R., Rosenstiel P., Lucassen M., Melzner F. A shell regeneration assay to identify biomineralization candidate genes in mytilid mussels // Marine Genomics. – 2016. – Vol. 27. – P. 57–67. – <https://doi.org/10.1016/j.margen.2016.03.011>
71. Ivanina A. V., Falfushynska H. I., Beniash E., Piontkivska H., Sokolova I. M. Biomineralization-related specialization of hemocytes and mantle tissues of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* // Journal of Experimental Biology. – 2017. – Vol. 220, no. 18. – P. 3209–3221. – <https://doi.org/10.1242/jeb.160861>
72. Jacob D. E., Soldati A. L., Wirth R., Huth J., Wehrmeister U., Hofmeister W. Nanostructure, composition and mechanisms of bivalve shell growth // Geochimica et Cosmochimica Acta. – 2008. – Vol. 72, iss. 22. – P. 5401–5415. – <https://doi.org/10.1016/j.gca.2008.08.019>
73. Johnstone M. B., Gohad N. V., Falwell E. P., Hansen D. C., Hansen K. M., Mount A. S. Cellular orchestrated biomineralization of crystalline composites on implant surfaces by the eastern oyster, *Crassostrea virginica* (Gmelin, 1791) // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. – 2015. – Vol. 463. – P. 8–16. – <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2014.10.014>

74. Kawabe S., Takada M., Shibuya R., Yokoyama Y. Biochemical changes in oyster tissues and hemolymph during long-term air exposure // Fisheries Science. – 2010. – Vol. 76. – P. 841–855. – <https://doi.org/10.1007/s12562-010-0263-1>
75. Kingma E. The Role of the excavating sponge *Cliona celata* in oyster shells : master's thesis / Utrecht Univ. Netherlands. – Utrecht, 2022. – 30 p.
76. Kladchenko E. S., Andreyeva A. Y., Kukhareva T. A. effect of ranged short-term hypoxia on functional and morphological parameters of hemocytes in the Pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) // Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology. – 2022. – Vol. 58, no. 1. – P. 45–53. – <https://doi.org/10.1134/S0022093022010045>
77. Kladchenko E. S., Chelebieva E. S., Podolskaya M. S., Gostyukhina O. L., Gavrusheva T. V., Lavrichenko D. S. Effects of boring sponge *Pione vastifica* (Hancock, 1849) infestation on redox status and histological structure in Pacific oyster *Magallana gigas* (Thunberg, 1793) gills // Ecologica Montenegrina. – 2024. – Vol. 77. – P. 211–223. – <https://doi.org/10.37828/em.2024.77.21>
78. Kocot K. M., Aguilera F., McDougall C., Jackson D. J., Degnan B. M. Sea shell diversity and rapidly evolving secretomes: insights into the evolution of biomineralization // Frontiers in Zoology. – 2016. – Vol. 13. – Art. no. 23. – <https://doi.org/10.1186/s12983-016-0155-z>
79. Kumar P. S. Bioeroding sponges in aquaculture systems // Marine Sponges: Chemicobiological and Biomedical Applications / Eds: R. Pallela, H. Ehrlich. – Hyderabad, India : Springer, 2016. – P. 53–56. – https://doi.org/10.1007/978-81-322-2794-6_4
80. Le Cam S., Viard F. Infestation of the invasive mollusc *Crepidula fornicata* by the native shell borer *Cliona celata*: a case of high parasite load without detrimental effects // Biological Invasions. – 2011. – Vol. 13. – P. 1087–1098. – <https://doi.org/10.1007/s10530-011-9958-1>
81. Liao Z., Liu F., Wang Y., Fan X., Li Y., He J., Buttino I., Yan X., Zhang X., Shi G. Transcriptomic response of *Mytilus coruscus* mantle to acute sea water acidification and shell damage // Frontiers in Physiology. – 2023. – Vol. 14. – Art. no. 1289655. – <https://doi.org/10.3389/fphys.2023.1289655>
82. Maldonado M., Riesgo A. Gametogenesis, embryogenesis, and larval features of the oviparous sponge *Petrosia ficiformis* (Haplosclerida, Demospongiae) // Marine Biology. – 2009. – Vol. 156. – P. 2181–2197. – <https://doi.org/10.1007/s00227-009-1248-4>
83. Mao Che L., Le Campion-Alsumar, T., Boury-Esnault N., Payri C., Golubic S., Bézac C. Biodegradation of shells of the black pearl oyster, *Pinctada margaritifera* var. *cumingii*, by microborers and sponges of French Polynesia // Marine Biology. – 1996. – Vol. 126. – P. 509–519. – <https://doi.org/10.1007/BF00354633>
84. Mariani S., Uriz M. J., Turon X. Larval bloom of the oviparous sponge *Cliona viridis*: coupling of larval abundance and adult distribution // Marine Biology. – 2000. – Vol. 137. – P. 783–790. – <https://doi.org/10.1007/s002270000400>
85. Marie B., Zanella-Cléon I., Guichard N., Becchi M., Marin F. Novel proteins from the calcifying shell matrix of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* // Marine Biotechnology. – 2011. – Vol. 13. – P. 1159–1168. – <https://doi.org/10.1007/s10126-011-9379-2>
86. Marine Benthic Fauna of Chilean Patagonia : Illustrated Identification Guide / Eds: V. Häussermann, G. Försterra – Santiago : Nature in Focus, 2009. – 1000 p.
87. McDowell I. C., Nikapitiya C., Aguiar D., Lane C. E., Istrail S., Gomez-Chiarri M. Transcriptome of American oysters, *Crassostrea virginica*, in response to bacterial challenge: insights into potential mechanisms of disease resistance // PLoS One. – 2014. – Vol. 9, iss. 8. – Art. e105097. – <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0105097>

88. Molnar J. L., Gamboa R. L., Revenga C., Spalding M. D. Assessing the global threat of invasive species to marine biodiversity // *Frontiers in Ecology and the Environment*. – 2008. – Vol. 6, no. 9. – P. 485–492. – <https://doi.org/10.1890/070064>
89. Moor J., Ropicki A., Anderson J. L., Asche F. Stochastic modeling and financial viability of mollusk aquaculture // *Aquaculture*. – 2022. – Vol. 552. – Art. no. 737963. – <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2022.737963>
90. Morrow C., Cárdenas P. Proposal for a revised classification of the Demospongiae (Porifera) // *Frontiers in Zoology*. – 2015. – Vol. 12. – Art. no. 7. – <https://doi.org/10.1186/s12983-015-0099-8>
91. Mote S., Schönberg C. H., Samaai T., Gupta V., Ingole B. A new clionaid sponge infests live corals on the west coast of India (Porifera, Demospongiae, Clionaida) // *Systematics and Biodiversity*. – 2019. – Vol. 17, iss. 2. – P. 190–206. – <https://doi.org/10.1080/14772000.2018.1513430>
92. Mount A. S., Wheeler A. P., Paradkar R. P., Snider D. Hemocyte-mediated shell mineralization in the eastern oyster // *Science*. – 2004. – Vol. 304, no. 5668. – P. 297–300. – <https://doi.org/10.1126/science.1090506>
93. Neumann A. C. Observations on coastal erosion in Bermuda and measurements of the boring rate of the sponge, *Cliona lampa* 1, 2 // *Limnology and Oceanography*. – 1966. – Vol. 11, iss. 1. – P. 92–108. – <https://doi.org/10.4319/lo.1966.11.1.0092>
94. Pernet F., Lupo C., Bacher C., Whittington R. J. Infectious diseases in oyster aquaculture require a new integrated approach // *Philosophical Transactions of the Royal Society. B: Biological Sciences*. – 2016. – Vol. 371, no. 1689. – Art. no. 20150213. – <https://doi.org/10.1098/rstb.2015.0213>
95. Piscitelli M., Corriero G., Gaino E., Uriz M. J. Reproductive cycles of the sympatric excavating sponges *Cliona celata* and *Cliona viridis* in the Mediterranean Sea // *Invertebrate Biology*. – 2011. – Vol. 130, no. 1. – P. 1–10. – <https://doi.org/10.1111/j.1744-7410.2010.00216.x>
96. Pourmozaffar S., Tamadoni Jahromi S., Rameshi H., Sadeghi A., Bagheri T., Behzadi S., Gozari M., Reza Zahedi M., Abrari Lazarjani S. The role of salinity in physiological responses of bivalves // *Reviews in Aquaculture*. – 2020. – Vol. 12, iss. 3. – P. 1548–1566. – <https://doi.org/10.1111/raq.12397>
97. Pouvreau S., Lapègue S., Arzul I., Boudry P. Fifty years of research to counter the decline of the European flat oyster (*Ostrea edulis*): a review of French achievements and prospects for the restoration of remaining beds and revival of aquaculture production // *Aquatic Living Resources*. – 2023. – Vol. 36. – Art. no. 13. – <https://doi.org/10.1051/alr/2023006>
98. Pulido Mantas T., Bavestrello G., Bertolino M., Cerrano C., Pica D., Roveta C., Calcinaï B. A 3D innovative approach supporting the description of boring sponges of the precious red coral *Corallium rubrum* // *Journal of Marine Science and Engineering*. – 2022. – Vol. 10, iss. 7. – Art. no. 868. – <https://doi.org/10.3390/jmse10070868>
99. Pyecroft S. B. Shell-boring polychaetes (mudworms) and sponges affecting oysters, scallops, and abalone // *Aquaculture Pathophysiology* / Eds: F. S. B. Kibenge [et al.]. – London [et al.] : Acad. Press, 2022. – Vol. 2, chap. 77. – P. 583–591. – <https://doi.org/10.1016/B978-0-323-95434-1.00077-2>
100. Reveillaud J., Allewaert C., Pérez T., Vacelet J., Banaigs B., Vanreusel A. Relevance of an integrative approach for taxonomic revision in sponge taxa: case study of the shallow-water Atlanto-Mediterranean *Hexadella* species (Porifera: *Ianthellidae*: *Verongida*) // *Invertebrate Systematics*. – 2012. – Vol. 26, no. 3. – P. 230–248. – <https://doi.org/10.1071/IS11044>

101. Rosell D. Morphological and ecological relationships of two clionid sponges // *Ophelia*. – 1994. – Vol. 40, no. 1. – P. 37–50. – <https://doi.org/10.1080/00785326.1994.10429549>
102. Rosell D., Uriz M. J. Excavating and endolithic sponge species (Porifera) from the Mediterranean: species descriptions and identification key // *Organisms Diversity & Evolution*. – 2002. – Vol. 2, iss. 1. – P. 55–86. – <https://doi.org/10.1078/1439-6092-00033>
103. Rosell D., Uriz M. J. Phylogenetic relationships within the excavating Hadromerida (Porifera), with a systematic revision // *Cladistics*. – 1997. – Vol. 13, iss. 4. – P. 349–366. – <https://doi.org/10.1006/clad.1997.0047>
104. Rosell D., Uriz M. J., Martin D. Infestation by excavating sponges on the oyster (*Ostrea edulis*) populations of the Blanes littoral zone (north-western Mediterranean Sea) // *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. – 1999. – Vol. 79, iss. 3. – P. 409–413. – <https://doi.org/10.1017/S0025315498000526>
105. Rützler K. Impact of crustose clionid sponges on Caribbean reef corals // *Acta Geológica Hispánica*. – 2002. – Vol. 37, no. 1. – P. 61–72.
106. Rützler K. The role of burrowing sponges in bioerosion // *Oecologia*. – 1975. – Vol. 19, no. 3. – P. 203–216. – <https://doi.org/10.1007/BF00345306>
107. Sacristán-Soriano O., Turon X., Hill M. Microbiome structure of ecologically important bioeroding sponges (family *Clionaidae*): the role of host phylogeny and environmental plasticity // *Coral Reefs*. – 2020. – Vol. 39, iss. 5. – P. 1285–1298. – <https://doi.org/10.1007/s00338-020-01962-2>
108. Schönberg C. H. L. Substrate effects on the bioeroding demosponge *Cliona orientalis*. Bioerosion rates // *Marine Ecology*. – 2002. – Vol. 23, iss. 4. – P. 313–326. – <https://doi.org/10.1046/j.1439-0485.2002.02811.x>
109. Schönberg C. H. L., Fang J. K. H., Carballo J. L. Bioeroding sponges and the future of coral reefs // *Climate Change, Ocean Acidification and Sponges: Impacts Across Multiple Levels of Organization* / Eds: J. L. Carballo, J. J. Bell. – Cham, Switzerland : Springer, 2017. – P. 179–372. – https://doi.org/10.1007/978-3-319-59008-0_7
110. Schönberg C. H. L., Ortiz J.-C. Is sponge bioerosion increasing // *Proceedings of the 11th International Coral Reef Symposium, Fort Lauderdale, Florida, USA, July 7–11, 2008* / Eds: B. Riegl, R. E. Dodge. – Davie, USA : Nat. Coral Reef Inst., 2008. – P. 520–523.
111. Šegvić-Bubić T., Žužul I., Talijančić I., Ugrin N., Lepen Pleić I., Žuvić L., Stagličić N., Grubišić L. Translocation and aquaculture impact on genetic diversity and composition of wild self-sustainable *Ostrea edulis* populations in the Adriatic Sea // *Frontiers in Marine Science*. – 2020. – Vol. 7. – Art. no. 84. – <https://doi.org/10.3389/fmars.2020.00084>
112. Shanks A. L., Wright W. G. Adding teeth to wave action: the destructive effects of wave-borne rocks on intertidal organisms // *Oecologia*. – 1986. – Vol. 69. – P. 420–428. – <https://doi.org/10.1007/BF00377065>
113. Simkiss K., Wilbur K. M. Biomineralization. Cell Biology and Mineral Deposition. – San Diego, USA : Acad. Press, 1989. – 327 p.
114. Sivan G., Vidyalakshmi D., Yesudas A., Priyaja P. Bioerosion traces of an endolithic clionid sponge on the gastropod shell of *Tibia curta* Sowerby II, 1842 // *Marine Biodiversity*. – 2023. – Vol. 53, iss. 2. – Art. no. 26. – <https://doi.org/10.1007/s12526-023-01336-1>
115. Sleight V. A., Thorne M. A., Peck L. S., Clark M. S. Transcriptomic response to shell damage in the Antarctic clam, *Laternula elliptica*: time scales and spatial localisation // *Marine Genomics*. – 2015. – Vol. 20. – P. 45–55. – <https://doi.org/10.1016/j.margen.2015.01.009>

116. Sousa H., Hinzmann M. Review : Antibacterial components of the Bivalve's immune system and the potential of freshwater bivalves as a source of new antibacterial compounds // *Fish & Shellfish Immunology*. – 2020. – Vol. 98. – P. 971–80. – <https://doi.org/10.1016/j.fsi.2019.10.062>
117. Speights C. J., McCoy M. W. Range expansion of a fouling species indirectly impacts local species interactions // *PeerJ*. – 2017. – Vol. 5. – Art. no. e3911. – <https://doi.org/10.7717/peerj.3911>
118. Sreeremya S., Shobana M. F. Sponge bioerosion : a review // *International Journal of Biochemistry and Biomolecules*. – 2018. – Vol. 4, iss. 1. – P. 1–7. – <https://doi.org/10.37628/ijbb.v4i1.267>
119. Stefaniak L. M., McAtee J., Shulman M. J. The costs of being bored: effects of a clonid sponge on the gastropod *Littorina littorea* (L) // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. – 2005. – Vol. 327, iss. 1. – P. 103–114. – <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2005.06.007>
120. Stabler A. D., Furman B. T., Peterson B. J. Effects of p CO₂ on the interaction between an excavating sponge, *Cliona varians*, and a hermatypic coral, *Porites furcata* // *Marine Biology*. – 2014. – Vol. 161. – P. 1851–1859. – <https://doi.org/10.1007/s00227-014-2466-y>
121. Van In V., Ntalamagka N., O'Connor W., Wang T., Powell D., Cummins S. F., Elizur A. Reproductive neuropeptides that stimulate spawning in the Sydney Rock Oyster (*Saccostrea glomerata*) // *Peptides*. – 2016. – Vol. 82. – P. 109–119. – <https://doi.org/10.1016/j.peptides.2016.06.007>
122. Stabler A. D., Robertson H., Styron H. J., Carroll J. M., Finelli C. M. Reproductive and recruitment dynamics of clonaid sponges on oyster reefs in North Carolina // *Invertebrate Biology*. – 2017. – Vol. 136, no. 4. – P. 365–378. – <https://doi.org/10.1111/ivb.12188>
123. Suzuki M., Nagasawa H. Mollusk shell structures and their formation mechanism // *Canadian Journal of Zoology*. – 2013. – Vol. 91, no. 6. – P. 349–366. – <https://doi.org/10.1139/cjz-2012-0333>
124. Taylor D. Impact damage and repair in shells of the limpet *Patella vulgata* // *Journal of Experimental Biology*. – 2016. – Vol. 219, no. 24. – P. 3927–3935. – <https://doi.org/10.1242/jeb.149880>
125. Van Soest R. W., Boury-Esnault N., Vacelet J., Dohrmann M., Erpenbeck D., De Voogd N. J., Santodomingo N., Vanhoorne B., Kelly M., Hooper J. N. Global diversity of sponges (Porifera) // *PLoS one*. – 2012. – Vol. 7, iss. 4. – Art. e35105. – <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0035105>
126. Vaughn C. C., Hoellein T. J. Bivalve impacts in freshwater and marine ecosystems // *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. – 2018. – Vol. 49, no. 1. – P. 183–208. – <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110617-062703>
127. Wang X., Li P., Cao X., Liu B., He S., Cao Z., Xing S., Liu L., Li Z. H. Effects of ocean acidification and tralopyril on bivalve biomineralization and carbon cycling: a study of the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) // *Environmental Pollution*. – 2022. – Vol. 313. – Art. no. 120161. – <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2022.120161>
128. Wang Y., Mao J., Fan Z., Hang Y., Tang A., Tian Y., Wang X., Hao Z., Han B., Ding J., Chang Y. Transcriptome analysis reveals core lncRNA-mRNA networks regulating melanization and biomineralization in *Patinopecten yessoensis* shell-infested by *Polydora* // *BMC Genomics*. – 2023. – Vol. 24, no. 1. – Art. no. 723. – <https://doi.org/10.1186/s12864-023-09837-w>
129. Warburton F. E. Inclusion of parental somatic cells in sponge larvae // *Nature*. – 1961. – Vol. 191, no. 4795. – P. 1317. – <https://doi.org/10.1038/1911317a0>
130. Watts J. C., Carroll J. M., Munroe D. M., Finelli C. M. Examination of the potential relationship between boring sponges and pea crabs and their effects on eastern oyster condition // *Diseases of Aquatic Organisms*. – 2018. – Vol. 130, iss. 1. – P. 25–36. – <https://doi.org/10.3354/dao03257>

131. Webb A. E., Pomponi S. A., van Duyl F. C., Reichart G. J., de Nooijer L. J. pH regulation and tissue coordination pathways promote calcium carbonate bioerosion by excavating sponges // *Scientific Reports*. – 2019. – Vol. 9, no. 1. – Art. no. 758. – <https://doi.org/10.1038/s41598-018-36702-8>
132. Webb A. E., van Heuven S. M., de Bakker D. M., van Duyl F. C., Reichart G. J., Nooijer L. J. Combined effects of experimental acidification and eutrophication on reef sponge bioerosion rates // *Frontiers in Marine Science*. – 2017. – Vol. 4. – Art. no. 311. – <https://doi.org/10.3389/fmars.2017.00311>
133. Weiner S., Addadi L. Crystallization pathways in biomineralization // *Annual Review of Materials Research*. – 2011. – Vol. 41, no. 1. – P. 21–40. – <https://doi.org/10.1146/annurev-matsci-062910-095803>
134. Wisshak M., Schönberg C. H., Form A., Freiwald A. Sponge bioerosion accelerated by ocean acidification across species and latitudes? // *Helgoland Marine Research*. – 2014. – Vol. 68. – P. 253–262. – <https://doi.org/10.1007/s10152-014-0385-4>
135. Wolfe K., Kenyon T. M., Mumby P. J. The biology and ecology of coral rubble and implications for the future of coral reefs // *Coral Reefs*. – 2021. – Vol. 40, no. 6. – P. 1769–1806. – <https://doi.org/10.1007/s00338-021-02185-9>
136. Wörheide G., Dohrmann M., Erpenbeck D., Larroux C., Maldonado M., Voigt O., Borchellini C., Lavrov D. V. Deep phylogeny and evolution of sponges (phylum Porifera) // *Advances in Marine Biology*. – 2012. – Vol. 61. – P. 1–78. – <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-387787-1.00007-6>
137. Wörheide G., Erpenbeck D., Menke C. The Sponge Barcoding Project: aiding in the identification and description of poriferan taxa // *Porifera Research: Biodiversity, Innovation and Sustainability* / Eds: M. R. Custódio [et al.]. – Rio de Janeiro : Museu Nacional, 2007. – P. 123–128. – (Série Livros ; 28).
138. Wulff J. Ecological interactions and the distribution, abundance, and diversity of sponges // *Advances in Marine Biology*. – 2012. – Vol. 61. – P. 273–344. – <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-387787-1.00003-9>
139. Wulff J. L. Ecological interactions of marine sponges // *Canadian Journal of Zoology*. – 2006. – Vol. 84, no. 2. – P. 146–166. – <https://doi.org/10.1139/Z06-019>
140. Xavier J. R., Rachello-Dolmen P. G., Parra-Velandia F., Schönberg C. H. L., Breeuwer J. A. J., Van Soest R. W. M. Molecular evidence of cryptic speciation in the «cosmopolitan» excavating sponge *Cliona celata* (Porifera, Clionidae) // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 2010. – Vol. 56, iss. 1. – P. 13–20. – <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2010.03.030>
141. Xiong X., Cao Y., Li Z., Jiao Y., Du X., Zheng Z. Transcriptome analysis reveals the transition and crosslinking of immune response and biomineralization in shell damage repair in pearl oyster // *Aquaculture Reports*. – 2021. – Vol. 21. – Art. no. 100851. – <https://doi.org/10.1016/j.aqrep.2021.100851>
142. Yarra T., Blaxter M., Clark M. S. A bivalve biomineralization toolbox // *Molecular Biology and Evolution*. – 2021. – Vol. 38, no. 9. – P. 4043–4055. – <https://doi.org/10.1093/molbev/msab153>
143. Zhai S., Yang B., Zhang F., Li Q., Liu S. Estimation of genetic parameters for resistance to *Vibrio alginolyticus* infection in the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) // *Aquaculture*. – 2021. – Vol. 538. – Art. 736545. – <https://doi.org/10.1016/j.aquacultural.2021.736545>
144. Zhang G., Fang X., Guo X., Li L. I., Luo R., Xu F., Yang P., Zhang L., Wang X., Qi H., Xiong Z., Que H., Xie Y., Holland P. W. H., Paps J., Zhu Y., Wu F., Chen Y., Wang J., Peng C., Meng J., Yang L., Liu J., Wen B., Wang J. The oyster genome reveals stress adaptation and complexity of shell formation // *Nature*. – 2012. – Vol. 490, no. 7418. – P. 49–54. – <https://doi.org/10.1038/nature11413>

145. Zhang T., Qiu L., Sun Z., Wang L., Zhou Z., Liu R., Yue F., Sun R., Song L. The specifically enhanced cellular immune responses in Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) against secondary challenge with *Vibrio splendidus* // *Developmental & Comparative Immunology*. – 2014. – Vol. 45, no. 1. – P. 141–150. – <https://doi.org/10.1016/j.dci.2014.02.015>
146. Zundeleovich A., Lazar B., Ilan M. Chemical versus mechanical bioerosion of coral reefs by boring sponges – lessons from *Pione cf. Vastifica* // *Journal of Experimental Biology*. – 2007. – Vol. 210, no. 1. – P. 91–96. – <https://doi.org/10.1242/jeb.02627>

INFESTATION OF OYSTER SHELLS BY BORING SPONGES OF THE FAMILY CLIONAIDAE: A THREAT TO AQUACULTURE

Podolskaya M. S., Lavrichenko D. S., Chelebieva E. S., Kladchenko E. S.

A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS, Sevastopol, Russian Federation,
e-mail: podolskaya_m99@bk.ru

Abstract: Recently, increasing attention has been given to the settlement issue by harmful epibionts, such as sponges of the Clionaidae family, on mollusk shells. This concern is due to their negative impact on key mariculture species, particularly Pacific oysters (*Magallana gigas* (Thunberg, 1793)). Infected individuals are removed from commercial circulation, leading to financial losses in mariculture operations. Affected oysters exhibit reduced growth rates, decreased soft tissue mass, and increased mortality rates within the population. Additionally, infected individuals often harbor pathogenic microorganisms harmful to humans. Despite the clear fundamental and practical importance of this issue, information on the mechanisms by which boring sponges affect the functional state of bivalve mollusks remains limited, fragmented, and unsystematized. Comprehensive analysis and systematization of available data could aid in developing integrated measures to prevent infection, mitigate negative impacts, and devise treatment methods for bivalve mollusks affected by boring sponges. This review aims to update and systematize information on the distribution of boring sponges of the Clionaidae family, their effects on bivalve mollusks and Pacific oysters specifically, and the economic consequences of sponge infestations on mariculture species.

Keywords: aquaculture, Pacific oyster, bivalve, biomineralization, boring sponge, Clionaidae

Сведения об авторах

Подольская Мария Сергеевна	младший научный сотрудник, ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского РАН», просп. Нахимова, 2, Севастополь, 299011, Российская Федерация, podolskaya_m99@bk.ru
Лавриченко Дарья Сергеевна	младший научный сотрудник, ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского РАН», просп. Нахимова, 2, Севастополь, 299011, Российская Федерация, lavrichenko_daria@ibss-ras.ru
Челебиева Элина Сергеевна	кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского РАН», просп. Нахимова, 2, Севастополь, 299011, Российская Федерация, e.chelebieva@ibss-ras.ru
Кладченко Екатерина Сергеевна	кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского РАН», просп. Нахимова, 2, Севастополь, 299011, Российская Федерация, kladchenko@ibss-ras.ru

Поступила в редакцию 01.10.2024 г.
Принята к публикации 17.03.2025 г.