

Метаболический отклик культивируемых двустворчатых моллюсков на закисление Черного моря

О. Ю. Вялова

Федеральный исследовательский центр «Институт биологии южных морей
имени А.О. Ковалевского РАН» (ФГБНУ «ФИЦ ИнБЮМ»), Севастополь, Россия
e-mail: vyalova07@gmail.com

Аннотация

В течение последних десятилетий наблюдается снижение pH в Черном море, которое потенциально является самым большим поглотителем CO₂ среди морей Атлантического океана. Сведения о закислении Черного моря и его влиянии на биосистему моря фрагментарны. На основании литературных и собственных экспериментальных данных проводится анализ влияния низких значений pH морской воды на энергетический метаболизм основных промысловых двустворчатых моллюсков – мидии *Mytilus galloprovincialis* и устрицы *Magallana gigas*. Данные виды показали способность адаптировать уровень энергетического метаболизма в широком диапазоне pH – от 7.0 до 8.1. При понижении pH на 0.1 ед. потребление кислорода мидиями снижалось в среднем на 10–20 % в диапазоне pH 7.5–8.2. При pH 7.2–7.5 интенсивность дыхания *M. galloprovincialis* не менялась и оставалась на уровне 9.15–9.38 мкг O₂/(г сух. тк.·ч), а затем падала до 6.8 мкг O₂/(г сух. тк.·ч) при pH 7.0. У *M. gigas* интенсивность потребления кислорода снижалась равномерно: в среднем на 10–15 % на каждые 0.1 ед. изменения pH до значения pH 7.2. При pH 7.0–7.2 аэробное дыхание устриц фиксировалось на минимальном уровне (4.6–4.8 мкг O₂/(г сух. тк.·ч)).

Ключевые слова: мидия *Mytilus galloprovincialis*, устрица *Magallana gigas*, дыхание, pH, закисление, Черное море, прибрежные экосистемы, двустворчатые моллюски, марикультура

Благодарности: работа выполнена в рамках госзадания ФИЦ ИнБЮМ по теме № 121041400077-1.

Для цитирования: Вялова О. Ю. Метаболический отклик культивируемых двустворчатых моллюсков на закисление Черного моря // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон моря. 2023. № 4. С. 73–86. EDN OVFSHX.

© Вялова О. Ю., 2023



Контент доступен по лицензии Creative Commons Attribution-Non Commercial 4.0 International (CC BY-NC 4.0)
This work is licensed under a Creative Commons Attribution-Non Commercial 4.0 International (CC BY-NC 4.0) License

Metabolic Response of Cultivated Bivalve Mollusks to Acidification in the Black Sea

O. Yu. Vialova

A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS (IBSS),
Sevastopol, Russia
e-mail: vialova07@gmail.com

Abstract

The Black Sea, which is potentially the largest sink of CO₂ among the seas of the Atlantic Ocean, has been experiencing a decrease in pH over the last decades. Information on the acidification of the Black Sea and its impact on the marine biosystem is scarce. Based on literature and our own experimental data, we analyse the effect of low seawater pH values on the energy metabolism of the main commercial bivalve molluscs – the mussel *Mytilus galloprovincialis* and the oyster *Magallana gigas*. These species showed the ability to adapt energy metabolism levels over a wide pH range, from 7.0 to 8.1. When the pH was lowered by 0.1 unit, the oxygen consumption of mussels decreased on average by 10–20 % in the pH range 7.5–8.2. At pH 7.2–7.5, the respiration rate of *M. galloprovincialis* did not change and remained at 9.15–9.38 μg O₂/(g dry tissue·h) and then dropped to 6.8 μg O₂/(g dry tissue·h) at pH 7.0. In *M. gigas*, the oxygen consumption rate decreased uniformly: on average by 10–15 % for each 0.1 unit of pH change, up to pH value of 7.2. At pH 7.0–7.2, aerobic respiration of oysters was recorded at a minimum level of 4.6–4.8 μg O₂/(g dry tissue·h).

Keywords: mussel *Mytilus galloprovincialis*, oyster *Magallana gigas*, respiration, pH, acidification, Black Sea

Acknowledgments: The work was carried out within the framework of the state budget topic no. 121041400077-1.

For citation: Vialova, O.Yu., 2023. Metabolic Response of Cultivated Bivalve Mollusks to Acidification in the Black Sea. *Ecological Safety of Coastal and Shelf Zones of Sea*, (4), pp. 73–86.

Введение

Глобальные изменения вод Мирового океана приводят к изменениям почти всех прибрежных экосистем. Обоснованное беспокойство связано с ростом содержания углекислого газа в морской среде и увеличением ее кислотности. Океаническая вода действует в качестве основного поглотителя атмосферного углерода, помогая компенсировать последствия глобального потепления [1–3]. В течение последних десятилетий наблюдается снижение pH во всех морях Мирового океана, и, по прогнозам, к 2100 г. этот показатель может упасть до 7.1 [2]. Очевидно, что разные морские акватории будут затронуты не в одинаковой степени: на это влияют особенности их географического положения и гидрологические характеристики. В шельфовых морях закисление вод зависит от объема притока рек, степени органического загрязнения, а также от интенсивности апвеллинговых явлений и продукционных процессов в поверхностных слоях [4–6]. Следует учитывать и тот факт, что даже при сокращении выбросов парниковых газов в атмосферу кислотность

морской воды будет продолжать расти еще длительное время, поскольку CO_2 – долгоживущий атмосферный газ.

В докладах Межправительственной группы экспертов по изменению климата (*Intergovernmental Panel on Climate Change*) утверждается, что более пресные и холодные воды могут поглощать гораздо больше CO_2 из атмосферы, чем более соленые океанические водные массы. Черное море характеризуется средней температурой на поверхности 17–19 °C (~ 14 °C зимой и ~ 25 °C летом) и соленостью 17–18 ЕПС. По мнению специалистов, Черное море потенциально является самым большим поглотителем CO_2 среди ближайших морей Атлантического океана [3, 6]. Из-за высокой общей щелочности рек, впадающих в Черное море, в поверхностных слоях моря этот показатель выше типичных океанических значений [7]. Наиболее существенное снижение значений рН зафиксировано в верхней части субкислородного слоя: в среднем на 0.15–0.20 за десятилетие [4–6, 8]. По данным [6], в поверхностном слое (0–30 м) в 1990–2014 гг. максимальные и минимальные среднегодовые значения рН составили ~ 8.7 и 7.4 соответственно. Данные наблюдений в прибрежных зонах восточной части Черного моря показали, что в течение года рН колеблется в пределах 8.36–8.45 [5], а в западной части (румынское побережье) – в пределах 7.37–8.58, что объясняется более интенсивными продукционными процессами в слое 0–10 м [3]. Выделяют два сезона: холодный (с ноября по март) с минимальными значениями рН и теплый (с апреля по октябрь) с максимальными значениями. Эти различия связаны с общими климатическими закономерностями, речным стоком, апвеллингами и сезонной изменчивостью продукционных процессов в Черном море [6–8]. Кроме этого, в прибрежных районах наблюдаются суточные колебания рН, которые могут превышать единицу [5, 9]. Эти изменения часто обусловлены тем, что первичные продуценты повышают рН окружающей морской воды днем в процессе фотосинтеза и снижают этот показатель ночью при дыхании [10, 11].

В настоящее время опубликован ряд широко цитируемых мета-анализов и систематических обзоров, касающихся влияния закисления океана на отдельные группы гидробионтов [12–17]. Рассматриваемые сценарии и прогнозы выявили пробелы в изучении физиологических и поведенческих реакций двустворчатых моллюсков в условиях понижающихся значений рН морской среды. Это связано со сложностью определения прямого и/или косвенного влияния исследуемого фактора, противоречивостью результатов, полученных разными авторами. Морские организмы, использующие карбонат кальция (CaCO_3) для создания раковин или других структурных образований тела, так называемые морские кальцификаторы, находятся под прямой угрозой на всех стадиях жизни: личиночной, ювенильной и взрослой [12, 18–25]. Уменьшение количества доступных карбонат-ионов может не только затруднять формирование биогенных кальциевых структур организма, но и делать такие структуры уязвимыми к растворению в условиях низких значений рН [24, 26, 27]. Авторы отмечают, что скорость изменения рН беспрецедентна и уже потенциально опасна для многих кальцифицирующих морских видов.

Снижение рН морской воды отрицательно влияет на физиологию двустворчатых моллюсков, изменяя внеклеточный кислотно-щелочной баланс [28–30] и метаболическую активность [31]. Кроме того, происходит угнетение

дыхания, экскреции, снижение потребления пищи [12, 32, 33], а также нарушение развития организмов [18, 27]. В некоторых случаях снижение рН может приводить к гибели [12]. Закисление морской среды приводит к ухудшению механических свойств биссусных нитей и уменьшению их количества [26, 34]. Эмбриональная и личиночная стадии мидий оказались чувствительными к величине рН. В результате закисления уменьшаются размеры личинок, снижается их выживаемость, а также растет число особей с аномалиями и более длительным периодом развития [22].

Вместе с тем есть свидетельства о некотором положительном влиянии закисления воды на рост раковины [35]. Так, пониженная величина рН может смягчать негативное воздействие высокой температуры на биоминерализацию и кристаллическую ультраструктуру рода *Mytilus*. Устойчивость двустворчатых моллюсков к закислению среды описана у таких видов из эстуарных и апвеллинговых зон, как *M. chilensis* [22], *Argopecten purpuratus* [36, 37], *M. edulis* [22, 38, 39], *M. galloprovincialis* [39–41], *M. coruscus* [42], *Pinctada fucata* и *Perna viridis* [33]. В некоторых работах указывается, что обеспеченность пищей играет важную роль в устойчивости мидий к закислению морской среды [20, 33].

Данные о закислении Черного моря и его влиянии на биосистему моря фрагментарны. Однако очевидно, что многие компоненты биоты могут зависеть от снижения значений рН, что, в свою очередь, может вызвать экологические и экономические проблемы в этом регионе. Двустворчатые моллюски доминируют в макрофауне лиманов и заливов. Эти организмы являются важным элементом экологической структуры биотопов и промысловым ресурсом для рыболовства и марикультуры. Морские хозяйства, выращивающие два основных промысловых вида, мидии *Mytilus galloprovincialis* и устрицы *Magallana* (ранее *Crassostrea*) *gigas*, расположены вдоль береговой линии Черного моря, включая Крымский полуостров и Краснодарский край. Оценка последствий влияния закисления на состояние коммерчески важных видов является актуальной задачей современных исследований.

Интенсивность дыхания моллюсков – важный обобщающий показатель уровня обменных процессов в организме. По объему кислорода, потребленного моллюсками, можно судить об их физиологическом состоянии и степени влияния на них различных факторов внешней среды [12, 31, 33]. Изучение уровня энергетического метаболизма мидий *M. galloprovincialis* и устриц *M. gigas* в условиях продолжающегося закисления Черного моря является целью настоящего исследования. В работе рассматривается сценарий влияния широкого диапазона значений рН (7.0–8.1), потенциально возможных в условиях Черного моря, на адаптационные возможности данных коммерчески важных видов.

Материалы и методы

Экземпляры мидий *Mytilus galloprovincialis* и устриц *Magallana gigas* были собраны на морской ферме, расположенной в б. Ласпи (Черное море, Южный берег Крыма), помещены в термобоксы и доставлены в лабораторию ФИЦ ИнБЮМ (Севастополь). Далее в течение 7 сут моллюски находились в проточной морской воде при температуре 20–21 °С, рН 8.2 и солености 18.1 ЕПС. Моллюсков кормили ежедневно *Isochrysis galbana*. Эксперименты

проводили в замкнутых респирометрах объемом 950 мл с использованием фильтрованной морской воды. Продолжительность опытов составляла от 2 до 2.5 ч. Моллюсков предварительно очищали от эпибионтов, взвешивали и измеряли. В каждый респирометр помещали один экземпляр и обеспечивали непрерывную циркуляцию фильтрованной морской воды по замкнутому циклу при помощи перистальтического насоса. Начальную и конечную концентрацию кислорода определяли при помощи анализатора растворенного кислорода «МАРК-404».

Морскую воду с разными значениями рН подготавливали с применением препарата фирмы *Tetra minus* рН. Данный сертифицированный препарат используется в морской аквариумистике для снижения рН и карбонатной жесткости и является безопасным для гидробионтов. Путем применения различных дозировок препарата создавали условия со значениями рН от 8.1 до 7.0, что несколько шире прогнозируемого диапазона рН в Черном море. В каждом респирометре показатель рН определяли до и после проведения эксперимента при помощи лабораторного рН-метра *Ohaus ST2100*.

После завершения каждого из экспериментов воду в респирометрах с моллюсками полностью заменяли новой с заданными значениями рН. Температура составляла 20–21 °С, соленость – 18.1 ЕПС. Эксперименты проводили в четырех повторностях. Общее количество исследованных моллюсков – 24.

Потребление кислорода RR , мкг O_2 /(г сух. тк. · ч), моллюсками рассчитывали по формуле

$$RR = (C_{\text{нач.}} - C_{\text{кон.}}) \cdot V / T \cdot M_{\text{сух тк.}}$$

где $C_{\text{нач.}}$ и $C_{\text{кон.}}$ – содержание O_2 в респирометрах с моллюсками в начале и конце опыта; V – объем респирометра, мл; T – время, ч; $M_{\text{сух тк.}}$ – масса сухих тканей, г. Сухую массу получали путем сушки мягких тканей в термостате при 98 °С до постоянного веса.

Статистическую и графическую обработку данных проводили с помощью программы *Excel, one-way ANOVA*.

Результаты

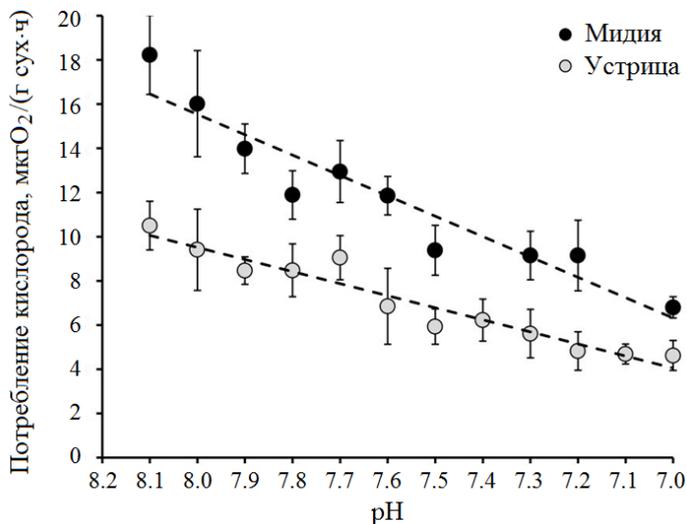
Основные характеристики объектов исследования – мидий *M. galloprovincialis* и устриц *M. gigas* представлены в таблице.

В ходе исследования установлено, что в норме уровень энергетического метаболизма у мидий (18.23 ± 1.2 мкг O_2 /(г сух. тк. · ч) был выше, чем у устриц

Размерно-весовые характеристики двустворчатых моллюсков (среднее \pm СКО)

Size and weight characteristics of bivalves (mean \pm SD)

Вид / Species	n, экз. / n, ind.	L, мм / L, mm	$W_{\text{общий}}$, Г / W_{total} , g	$W_{\text{раковины}}$, Г / W_{shell} , g	$W_{\text{сух. мягких тканей}}$, Г / $W_{\text{dry soft tiss.}}$, g
Мидия / Mussel	12	55.71 \pm 4.82	19.96 \pm 4.80	13.73 \pm 4.22	0.224 \pm 0.088
Устрица / Oyster	12	64.88 \pm 6.17	27.56 \pm 8.88	10.19 \pm 0.80	0.306 \pm 0.217



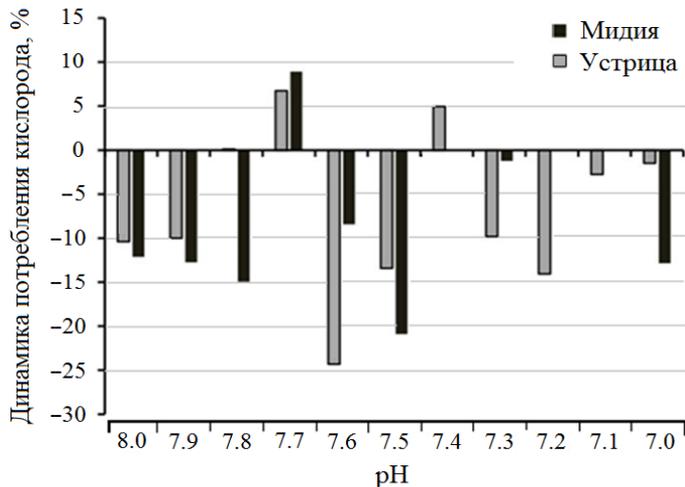
Р и с. 1. Зависимость потребления кислорода мидиями *M. galloprovincialis* и устрицами *M. gigas* от рН морской воды, среднее \pm СКО

Fig. 1. Dependence of oxygen consumption by mussels *M. galloprovincialis* and oysters *M. gigas* on seawater pH, mean \pm SD

(10.50 ± 1.1 мкг O₂/(г сух. тк. · ч)). Снижение рН морской воды приводило к сокращению уровня дыхания у обоих видов моллюсков (рис. 1). Установлена линейная отрицательная зависимость потребления кислорода от значений рН у мидий *M. galloprovincialis* ($R^2 = 0.90$) и устриц *M. gigas* ($R^2 = 0.93$).

Результаты показали, что в диапазоне рН 7.5–8.2 при понижении рН на 0.1 ед. потребление кислорода мидиями снижалось на 10–20 % от предыдущего значения. Далее при рН 7.2–7.5 дыхание моллюсков оставалось на уровне 9.15–9.38 мкг O₂/(г сух. тк. · ч), затем фиксировалось падение этого показателя до 6.8 мкг O₂/(г сух. тк. · ч) при рН 7.0 (рис. 2). У *M. gigas* наблюдаемое сокращение потребления кислорода происходило более равномерно, на 10–15 % на каждые 0.1 ед. рН, до значений рН 7.2. Далее этот показатель не менялся и фиксировался минимальном уровне (4.6–4.8 мкг O₂/(г сух. тк. · ч)).

Таким образом, закисление морской воды приводило к сокращению интенсивности дыхания мидий *M. galloprovincialis* и устриц *M. gigas*. При рН 7.5–7.7 у исследованных моллюсков происходили наиболее заметные изменения уровня энергетического обмена (рис. 2). После равномерного снижения потребления кислорода у обоих видов при рН 7.7 был зафиксирован неожиданный рост этого показателя (на 8.9 % у мидий, на 6.7 % у устриц) с последующим резким падением на 20–30 % от предыдущих показателей (при рН 7.5–7.6). При этом у двух видов наблюдалась разная физиологическая реакция: мидии устойчиво поддерживали уровень аэробного метаболизма при понижении рН с 7.4 до 7.1 (нулевые изменения интенсивности дыхания), устрицы же демонстрировали равномерное сокращение аэробных процессов до минимальных значений.



Р и с. 2. Динамика потребления кислорода мидиями *M. galloprovincialis* и устрицами *M. gigas* при снижении рН морской воды на 0.1 ед.

Fig. 2. Dynamics of oxygen consumption by mussels *M. galloprovincialis* and oysters *M. gigas* with a decrease in pH of seawater by 0.1 unit

Обсуждение

Способность двустворчатых моллюсков компенсировать уровень энергетического метаболизма на фоне изменений окружающей среды подтверждена рядом научных исследований [31, 40, 43, 44]. Это обусловлено образом жизни моллюсков, которые образуют плотные поселения в прибрежной зоне и периодически подвергаются влиянию изменяющихся внешних факторов, таких как температура, соленость, кислородный режим. В нашем исследовании впервые изучалось влияние низких значений рН окружающей среды на уровень энергетического метаболизма двустворчатых моллюсков, культивируемых в Черном море. На прибрежных фермах моллюски выращиваются в пластиковых садках и сетных рукавах на глубинах до 10 м от поверхности. Таким образом, мидии и устрицы потенциально попадают в зоны смены рН, обусловленной естественной суточной и сезонной динамикой этого показателя [5, 45] и апвеллингами [6].

Изучение нескольких видов мидий *M. edulis*, *M. galloprovincialis* и *M. trossulus* показало, что порог физиологической толерантности находится в точке рН ~7.8, что приблизительно соответствует нижним значениям локального естественного фона рН морских вод [39, 40, 46]. В работе [28] приводятся результаты содержания молодежи и взрослых особей *M. galloprovincialis* при рН ~7.3 (18 °С). В таких закисленных условиях скорость потребления кислорода значительно больше снижалась у молодежи мидий: через 5 ч эксперимента потребление кислорода падало на 25 %, через 10 ч – более чем на 45 %, через 20 ч – на 60–65 %. У взрослых моллюсков максимальное сокращение интенсивности дыхания составило 35 % от контроля. Некоторые авторы считают, что рН морской воды < 7.5 наносит вред раковинным моллюскам, а значения рН ~7.3 могут быть фатальными для них [28, 46].

Известно, что широта диапазона толерантности вида часто тесно связана с диапазоном изменчивости параметров окружающей среды. Это позволяет нам сделать вывод о том, что исследованные моллюски сталкиваются со значениями $\text{pH} > 7.6$ в естественной среде, то есть от 8.2 (норма) до 7.5–7.6 pH (закисление), и хорошо переносят такие изменения. Приведем несколько примеров подобных исследований на двустворчатых моллюсках.

К. Варгаз с коллегами [23, 25] на основании собственных и литературных данных утверждают, что организмы одного вида по-разному реагируют на закисление среды: реакция была от отрицательной до положительной. Например, мидии *M. chilensis* из эстуариев с высоким естественным фоном CO_2 воды показали большую устойчивость к высоким уровням pCO_2 , чем особи из открытых районов. Моллюски *M. trossulus* в течение 2.5 месяцев при значениях pH в диапазоне от 7.29 до 7.95 сохраняли способность восстанавливать поврежденные раковины и минерализацию оболочки [47]. В литературе сообщается о *Bathymodiolus brevior*, способных жить в естественных условиях как при значениях pH 7.8, так и при pH 5.36 на северо-западном склоне подводного вулкана Эйфуку Марианской дуги, в гидротермальной среде которого присутствуют жидкая двуокись углерода и сероводород [48]. Сравнение двух популяций показало, что среднесуточный прирост и толщина раковины особей из района вулкана оказались в два раза меньше, чем у моллюсков, живущих в воде с pH более 7.8.

Недавние исследования естественных популяций *M. galloprovincialis* из мелководных лагун и открытых прибрежных зон указывают на то, что у моллюсков существует генетическое разнообразие адаптации к фактору закисления океана [49]. Анализ паттернов экспрессии генов выявил тот факт, что различия в динамике колебаний pH , наблюдаемые между береговыми и лагунными местообитаниями, потенциально формируют паттерны пластичности и молекулярно-фенотипической дифференциации между популяциями одного вида. Пластичность экспрессии в ответ на влияние низкого pH была значительно выше у прибрежной популяции, которая обитает в более постоянных условиях больших масс Средиземного моря, в отличие от условий мелководных лагун, для которых характерны резкие колебания природных факторов [49]. Делается предположение, что устойчивость двустворчатых моллюсков к изменениям pH может закрепляться на молекулярно-генетическом уровне.

Результаты исследований метаболического отклика устриц на закисление моря также не однозначны. Например, сообщается о снижении скорости дыхания *C. virginica*, подвергающихся воздействию высокого парциального давления CO_2 (0.8–1 кПа pCO_2) и низкого pH (≤ 7) по сравнению с контролем (< 0.1 кПа pCO_2 , $\text{pH} = 8.2$) [50]. В другой работе высокое содержание CO_2 на протяжении 30 сут приводило к угнетению процессов потребления и усвоения пищи, снижению эффективности адсорбции у *C. gigas*, но одновременно увеличивало потребление кислорода и скорость экскреции аммонийного азота [51]. Интересны результаты 55-суточного эксперимента на *C. gigas*, где при 15 °C у контрольной (pH 7.9) и опытной (pH 7.09) групп моллюсков интенсивность обменных процессов сохранялась на одном стабильном уровне [29]. Однако с повышением температуры до 20–25 °C ситуация менялась:

у устриц, находящихся в закисленных условиях, уровень метаболизма достоверно увеличивался. Высказывается предположение о том, что температура является более значимым фактором для физиологии устриц, чем низкие значения рН.

В условиях постоянного и флуктуирующего закисления тихоокеанские устрицы проявляли адаптивность таких жизненно важных процессов, как кальцификация, дыхание, питание и выживаемость [52, 53]. В условиях низких значений рН (7.5–7.7) отмечалось ускорение репродуктивного развития как у самцов, так и у самок восточных устриц (*C. virginica*) [54]. Наблюдения за гаметами во время нереста, оплодотворения и инкубации эмбрионов показали более высокую выживаемость личинок (на 6–8 % по сравнению с контролем).

В ходе нашего исследования при рН 7.7 было зафиксировано усиление потребления кислорода моллюсками обоих видов (на 8.9 % у мидий и на 6.7 % у устриц). Похожая реакция наблюдалась у черноморских мидий при отравлении ДДТ [55]. Так, влияние токсиканта первоначально приводило к сокращению дыхания, затем отмечалось кратковременное его возбуждение (к концу первой недели эксперимента потребление кислорода у мидии почти восстановилось до исходного уровня), а после этого наступало дальнейшее угнетение процесса. Авторы объясняют это явление тем, что для восстановления исходного физиологического состояния организма после начала действия негативного фактора (токсиканта) потребность в кислороде повышается, усиливаются окислительные процессы. Однако продолжающаяся постепенная аккумуляция ДДТ в органах и тканях моллюсков в конечном счете вызывала у последних нарушение обменных процессов, и интенсивность потребления кислорода мидиями начинала вновь снижаться. Анализируя наши результаты, можем предположить, что закисление воды может оказывать аналогичное действие на уровень обменных процессов в организме исследуемых моллюсков.

В ходе эволюции у моллюсков выработались определенные механизмы адаптации к неблагоприятным факторам среды, например прекращается фильтрация, плотно закрываются створки и резко уменьшается скорость потребления кислорода, дыхание становится анаэробным. Скорость энергетических процессов, проходящих у моллюсков, снижается до минимума, и животные переходят в состояние анаэробноза. Адаптация бентосных организмов к неблагоприятным факторам происходит на разных уровнях: молекулярном, клеточном, физиологическом, поведенческом.

Заключение

Последние исследования показывают, что границей толерантности для большинства морских кальцифицирующих организмов является уровень рН 7.5. Наши результаты свидетельствуют о том, что мидии *M. galloprovincialis* и устрицы *M. gigas*, обитающие в Черном море, приспособлены к закислению морской среды, могут поддерживать жизнеспособность и уровень энергетического метаболизма в широком диапазоне водородного показателя – от 7.0 до 8.1. Во время умеренного стресса организм может компенсировать повышенную потребность в энергии за счет увеличения потребления и усвоения энергии. Однако при экстремальном воздействии внешних факторов такая физиологическая компенсация для гидробионтов может быть неполной или невозможной.

Так, моллюски могут входить в метаболически депрессивное состояние, чтобы снизить энергозатраты и увеличить время выживания до тех пор, пока условия не вернуться к оптимальным. В данной работе показано, что при крайне низких значениях pH наблюдается нарушение энергетического гомеостаза, что приводит к ограничению аэробных возможностей организма.

Наряду с постепенным глобальным закислением океана, вызванным высокими концентрациями атмосферного CO₂, ожидается увеличение суточной и сезонной динамики CO₂ и pH в морской воде. Влияние этих системных переменных на физиологические процессы гидробионтов в коротких временных масштабах только начинает оцениваться. Наше понимание последствий продолжающегося закисления Черного моря на состояние экологически и экономически важных гидробионтов пока ограничено. В лабораторных условиях трудно воспроизвести неоднородность окружающей среды, которая возникает в естественных условиях. Флуктуирующие понижения и повышения pH могут смягчать некоторое негативное влияние закисления на ракообразные организмы, предоставляя им периоды «передышки», во время которой запускаются процессы, связанные с кальцификацией структурных элементов. Подавляющее большинство работ посвящено изучению влияния постоянных уровней pH на разные виды гидробионтов. Вместе с тем становится очевидным, что экологическая значимость таких исследований ограничена. Это можно объяснить тем, что прогнозируемые значения pH океана будут отличаться от сегодняшних, а также тем, что физиологические адаптации организмов и в конечном итоге естественный отбор проявляются сильнее при экстремальных условиях.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. A time-series view of changing ocean chemistry due to ocean uptake of anthropogenic CO₂ and ocean acidification / N. R. Bates [et al.] // *Oceanography*. 2014. Vol. 27, iss. 1. P. 126–141. doi:10.5670/oceanog.2014.16
2. Climate Change 2021 – The Physical Science Basis: Working Group I Contribution to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change / N. Masson-Delmotte [et al.] ; ed. B. Zhou. Cambridge : Cambridge University Press, 2022. 2391 p. doi:10.1017/9781009157896
3. Fowler S. W. Ocean acidification issues in the Mediterranean and Black Seas: present status and future perspectives // *Impacts of acidification on biological, chemical and physical systems in the Mediterranean and Black Seas* / F. Briand (ed.). Monaco : CIESM, 2008. P. 23–30. (CIESM Workshop Monographs ; no. 36).
4. Полонский А. Б., Гребнева Е. А. Пространственно-временная изменчивость водородного показателя вод Черного моря // *Доклады Академии наук*. 2019. Т. 486, № 4. С. 494–499. EDN СВJPHS. <https://doi.org/10.31857/S0869-56524864494-499>
5. Хоружий Д. С., Коновалов С. К. Суточный ход и межсуточные изменения содержания углекислого газа и растворенного неорганического углерода в прибрежных водах Черного моря // *Морской гидрофизический журнал*. 2014. № 1. С. 28–43. EDN TDXUTZ.
6. Elge M. Analysis of Black Sea Ocean acidification // *International Journal of Environment and Geoinformatics*. 2021. Vol. 8, iss. 4. P. 467–474. doi:10.30897/ijgeo.857893

7. Савенко А. В., Покровский О. С. Трансформация макро- и микроэлементного состава стока растворенных веществ в устьях средних и малых рек черноморского побережья России // *Океанология*. 2022. Т. 62, № 3. С. 380–402. EDN MJPAOV. doi:10.31857/S003015742203011X
8. Гребнева Е. А., Полонский А. Б. Декомпозиция временного ряда величины pH поверхностных вод глубоководной части Черного моря по архивным данным второй половины XX века // *Системы контроля окружающей среды*. 2021. Т. 44, № 2. С. 29–38. EDN HTMANT. doi:10.33075/2220-5861-2021-2-29-38
9. Хоружий Д. С. Изменчивость равновесного парциального давления углекислого газа ($p\text{CO}_2$) и концентрации растворенного неорганического углерода (TCO_2) в прибрежных водах Черного моря в 2010–2014 годах // *Морской гидрофизический журнал*. 2016. № 4. С. 38–52. doi:10.22449/0233-7584-2016-4-38-52
10. Metabolically-induced pH fluctuations by some coastal calcifiers exceed projected 22nd century ocean acidification: a mechanism for differential susceptibility? / C. L. Hurd [et al.] // *Global Change Biology*. 2011. Vol. 17, iss. 10. P. 3254–3262. doi:10.1111/j.1365-2486.2011.02473.x
11. Characterizing mean and extreme diurnal variability of ocean CO_2 system variables across marine environments / O. Torres [et al.] // *Geophysical Research Letters*. 2021. Vol. 48, iss. 5. P. 1–12. doi:10.1029/2020GL090228
12. Impacts of ocean acidification on marine shelled molluscs / F. Gazeau [et al.] // *Marine Biology*. 2013. Vol. 160, iss. 8. P. 2207–2245. doi:10.1007/s00227-013-2219-3
13. Impacts of ocean acidification on marine organisms: quantifying sensitivities and interaction with warming / K. J. Kroeker [et al.] // *Global Change Biology*. 2013. Vol. 19, iss. 6. P. 1884–1896. doi:10.1111/gcb.12179
14. The impacts of ocean acidification on marine ecosystems and reliant human communities / S. C. Doney [et al.] // *Annual Review of Environment and Resources*. 2020. Vol. 45. P. 83–112. doi:10.1146/annurev-enviro-012320-083019
15. Influence of ocean warming and acidification on habitat-forming coralline algae and their associated molluscan assemblages / B. P. Kelaher [et al.] // *Global Ecology and Conservation*. 2022. Vol. 35. e02081. doi:10.1016/j.gecco.2022.e02081
16. Leung J. Y. S., Zhang S., Connell S. D. Ocean acidification really a threat to marine calcifiers? A systematic review and meta-analysis of 980+ studies spanning two decades // *Small*. 2022. Vol. 18, iss. 35. 2107407. doi:10.1002/sml.202107407
17. Exposure of commercially exploited shellfish to changing pH levels: how to scale-up experimental evidence to regional impacts / B. L. Townhill [et al.] // *ICES Journal of Marine Science*. 2022. Vol. 79, iss. 9. P. 2362–2372. doi:10.1093/icesjms/fsac177
18. The impact of ocean acidification on reproduction, early development and settlement of marine organisms / P. M. Ross [et al.] // *Water*. 2011. Vol. 3, iss. 4. P. 1005–1030. doi:10.3390/w3041005
19. Effects of ocean acidification on early life stages of shrimp (*Pandalus borealis*) and mussel (*Mytilus edulis*) / R. K. Bechmann [et al.] // *Journal of Toxicology and Environmental Health*. 2011. Vol. 74, iss. 7–9. P. 424–438. doi:10.1080/15287394.2011.550460
20. Food availability outweighs ocean acidification effects in juvenile *Mytilus edulis*: laboratory and field experiments / J. Thomsen [et al.] // *Global Change Biology*. 2013. Vol. 19, iss. 4. P. 1017–1027. doi:10.1111/gcb.12109
21. Predicting the response of molluscs to the impact of ocean acidification / L. M. Parker [et al.] // *Biology*. 2013. Vol. 2, iss. 2. P. 651–692. doi:10.3390/biology2020651

22. Combined effects of temperature and ocean acidification on the juvenile individuals of the mussel *Mytilus chilensis* / C. Duarte [et al.] // Journal of Sea Research. 2014. Vol. 85. P. 308–314. doi:10.1016/j.seares.2013.06.002
23. Species-specific responses to ocean acidification should account for local adaptation and adaptive plasticity / C. A. Vargas [et al.] // Nature Ecology and Evolution. 2017. Vol. 1. 0084. P. 1–7. doi:10.1038/s41559-017-0084
24. Combined effects of ocean acidification and hypoxia on the early development of the thick shell mussel *Mytilus coruscus* / X. Wang [et al.] // Helgoland Marine Research. 2020. Vol. 74, iss. 3. P. 1–9. doi:10.1186/s10152-020-0535-9
25. Upper environmental pCO₂ drives sensitivity to ocean acidification in marine invertebrates / C. A. Vargas [et al.] // Nature Climate Change. 2022. Vol. 12. P. 200–207. doi:10.1038/s41558-021-01269-2
26. Ocean acidification decreases mussel byssal attachment strength and induces molecular byssal responses / X. Zhao [et al.] // Marine Ecology Progress Series. 2017. Vol. 565. P. 67–77. doi:10.3354/meps11992
27. Ocean acidification and temperature increase impact mussel shell shape and thickness: problematic for protection? / S. C. Fitzter [et al.] // Ecology and Evolution. 2015. Vol. 5, iss. 21. P. 4875–4884. doi:10.1002/ece3.1756
28. Effects of long-term moderate hypercapnia on acid-base balance and growth rate in marine mussels *Mytilus galloprovincialis* / B. Michaelidis [et al.] // Marine Ecology Progress Series. 2005. Vol. 293. P. 109–118. doi:10.3354/meps293109
29. Impact of ocean acidification on energy metabolism of oyster, *Crassostrea gigas* – changes in metabolic pathways and thermal response / G. Lannig [et al.] // Marine Drugs. 2010. Vol. 8. P. 2318–2339. doi:10.3390/md8082318
30. Ocean acidification increases copper toxicity differentially in two key marine invertebrates with distinct acid-base responses / C. Lewis [et al.] // Scientific Reports. 2016. Vol. 6. 21554. P. 1–10. doi:10.1038/srep21554
31. Thomsen J., Melzner F. Moderate seawater acidification does not elicit long-term metabolic depression in the blue mussel *Mytilus edulis* // Marine Biology. 2010. Vol. 157. P. 2667–2676. doi:10.1007/s00227-010-1527-0
32. Physiological energetics of juvenile clams *Ruditapes decussatus* in a high CO₂ coastal ocean / M. J. Fernández-Reiriz [et al.] // Marine Ecology Progress Series. 2011. Vol. 433. P. 97–105. doi:10.3354/meps09062
33. Liu W., He M. Effects of ocean acidification on the metabolic rates of three species of bivalve from southern coast of China // Chinese Journal of Oceanology and Limnology. 2012. Vol. 30, iss. 2. P. 206–211. doi:10.1007/s00343-012-1067-1
34. Clements J. C., George M. N. Ocean acidification and bivalve byssus: explaining variable responses using meta-analysis // Marine Ecology Progress Series. 2022. Vol. 694. P. 89–103. doi:10.3354/meps14101
35. Ocean acidification mitigates the negative effects of increased sea temperatures on the biomineralization and crystalline ultrastructure of *Mytilus* / A. M. Knights [et al.] // Frontiers in Marine Science. 2020. Vol. 7. 567228. doi:10.3389/fmars.2020.567228
36. Effects of temperature and ocean acidification on shell characteristics of *Argopecten purpuratus*: implications for scallop aquaculture in an upwelling-influenced area / N. A. Lagos [et al.] // Aquaculture environment interactions. 2016. Vol. 8. P. 357–370. doi:10.3354/aei00183

37. Physiological and histopathological impacts of increased carbon dioxide and temperature on the scallops *Argopecten purpuratus* cultured under upwelling influences in northern Chile / M. A. Lardies [et al.] // Aquaculture. 2017. Vol. 479. P. 455–466. doi:10.1016/j.aquaculture.2017.06.008
38. Elevated seawater temperature, not pCO₂, negatively affects post-spawning adult mussels (*Mytilus edulis*) under food limitation / J. C. Clements [et al.] // Conservation Physiology. 2018. Vol. 6, iss. 1. cox078. doi:10.1093/conphys/cox078
39. Gene expression correlated with delay in shell formation in larval Pacific oysters (*Crassostrea gigas*) exposed to experimental ocean acidification provides insights into shell formation mechanisms / P. De Wit [et al.] // BMC Genomics. 2018. Vol. 19, iss. 1. P. 160–175. doi:10.1186/s12864-018-4519-y
40. Tolerance of juvenile *Mytilus galloprovincialis* to experimental seawater acidification / M. J. Fernández-Reiriz [et al.] // Marine Ecology Progress Series. 2012. Vol. 454. P. 65–74. doi:10.3354/meps09660
41. Impact of ocean acidification and warming on the Mediterranean mussel (*Mytilus galloprovincialis*) / F. Gazeau [et al.] // Frontiers in Marine Science. 2014. Vol. 1. 62. doi:10.3389/fmars.2014.00062
42. CO₂-induced pH reduction increases physiological toxicity of nano-TiO₂ in the mussel *Mytilus coruscus* / M. Hu [et al.] // Scientific Reports. 2017. Vol. 7, 40015. doi:10.1038/srep40015
43. High pCO₂ levels affect metabolic rate, but not feeding behavior and fitness, of farmed giant mussel *Choromytilus chorus* / S. Benítez [et al.] // Aquaculture Environment Interactions. 2018. Vol. 10. P. 267–278. doi:10.3354/aei00271
44. The energetic physiology of juvenile mussels, *Mytilus chilensis* (Hupe): The prevalent role of salinity under current and predicted pCO₂ scenarios / C. Duarte [et al.] // Environmental Pollution. 2018. Vol. 242, Part A. P. 156–163. doi:10.1016/j.envpol.2018.06.053
45. Хоружий Д. С. Изменчивость потока CO₂ на границе раздела вода – атмосфера в прибрежных водах Черного моря на разных масштабах времени в 2010–2014 гг. // Морской гидрофизический журнал. 2018. Т. 34, № 5. С. 434–445. EDN YMQLZJ. doi:10.22449/0233-7584-2018-5-434-445
46. EAT BREATHE EXCRETE REPEAT: Physiological responses of the mussel *Mytilus galloprovincialis* to diclofenac and ocean acidification / M. Munari [et al.] // Journal of Marine Science and Engineering. 2020. Vol. 8, iss. 11. 907. doi:10.3390/jmse8110907
47. Mussels repair shell damage despite limitations imposed by ocean acidification / M. N. George [et al.] // Journal of Marine Science and Engineering. 2022. Vol. 10, iss. 3. P. 359. doi:10.3390/jmse10030359
48. Survival of mussels in extremely acidic waters on a submarine volcano / V. Tunnicliffe [et al.] // Nature Geoscience. 2009. Vol. 2. P. 344–348. doi:10.1038/NGEO500
49. Magnitude and predictability of pH fluctuations shape plastic responses to ocean acidification / M. C. Bitter [et al.] // The American Naturalist. 2021. Vol. 197, iss. 4. P. 486–501. doi:10.1086/712930
50. Willson L. L., Burnett L. E. Whole animal and gill tissue oxygen uptake in the Eastern oyster, *Crassostrea virginica*: effect of hypoxia, hypercapnia, air exposure, and infection with the protozoan parasite *Perkinsus marinus* // Journal Experimental Marine Biology and Ecology. 2000. Vol. 246. P. 223–240. doi:10.1016/S0022-0981(99)00183-5
51. Effects of elevated pCO₂ on the physiological energetics of Pacific oyster, *Crassostrea gigas* / W. Jiang [et al.] // ICES Journal of Marine Science. 2021. Vol. 78, iss. 7. P. 2579–2590. doi:10.1093/icesjms/fsab139

52. Natural analogues in pH variability and predictability across the coastal Pacific estuaries: extrapolation of the increased oyster dissolution under increased pH amplitude and low predictability related to ocean acidification / N. Bednarsek [et al.] // *Environmental Science and Technology*. 2022. Vol. 56. P. 9015–9028. doi:10.1021/acs.est.2c00010
53. Secretory and transcriptomic responses of mantle cells to low pH in the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) / N. Zuñiga-Soto [et al.] // *Frontiers in Marine Science*. 2023. Vol. 10. doi:10.3389/fmars.2023.1156831
54. CO₂-induced low pH in an eastern oyster (*Crassostrea virginica*) hatchery positively affects reproductive development and larval survival but negatively affects larval shape and size, with no intergenerational linkages / J. C. Clements [et al.] // *ICES Journal of Marine Science*. 2021. Vol. 78, iss. 1. P. 349–359. doi:10.1093/icesjms/fsaa089
55. Козлова Г. В., Гордиенко Н. А. Влияние хлорорганических соединений на интенсивность дыхания и содержание гликогена в мидиях Керченского пролива // *Вестник Керченского государственного морского технологического университета*. 2021. № 4. С. 46–58. EDN KНTEZN. doi:10.47404/2619-0605_2021_4_46

Поступила 15.06.2023 г.; одобрена после рецензирования 5.07.2023 г.; принята к публикации 11.10.2023 г.; опубликована 20.12.2023 г.

Об авторе:

Вялова Оксана Юрьевна, старший научный сотрудник, ФИЦ Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского РАН (299011, Россия, Севастополь, пр. Нахимова, 2); кандидат биологических наук, **ORCID ID: 0000-0002-8304-0029**, **Scopus Author ID: 6503936925**, **AuthorID: 979304**, vyalova07@gmail.com

Автор прочитал и одобрил окончательный вариант рукописи.