

**Водные биоресурсы и среда обитания**  
2023, том 6, номер 3, с. 40–51  
<http://journal.azniirkh.ru>, [www.azniirkh.ru](http://www.azniirkh.ru)  
ISSN 2618-8147 print, ISSN 2619-1024 online



**Aquatic Bioresources & Environment**  
2023, vol. 6, no. 3, pp. 40–51  
<http://journal.azniirkh.ru>, [www.azniirkh.ru](http://www.azniirkh.ru)  
ISSN 2618-8147 print, ISSN 2619-1024 online

УДК 574.24

[https://doi.org/10.47921/2619-1024\\_2023\\_6\\_3\\_40](https://doi.org/10.47921/2619-1024_2023_6_3_40)

EDN: GOQPEJ



## ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЙ МЕТАБОЛИЗМ *MYTILUS GALLOPROVINCIALIS* В УСЛОВИЯХ НИЗКИХ PH МОРСКОЙ ВОДЫ

**О. Ю. Вялова**

ФГБУН Федеральный исследовательский центр «Институт биологии южных морей  
имени А.О. Ковалевского РАН» (ФИЦ ИнБИОМ), Севастополь 299011, Россия  
E-mail: [vialova07@mail.ru](mailto:vialova07@mail.ru)

**Аннотация.** Проблема закисления Мирового океана и прогнозирования последствий для его обитателей с каждым годом становится все более актуальной. Остается малоизученным влияние краткосрочных колебаний pH в прибрежных экосистемах на физиологию кальцифицирующих организмов — двусторчатых моллюсков. Исследовали уровень энергетического метаболизма черноморской мидии *Mytilus galloprovincialis* в широком диапазоне pH морской среды, от 8,2 до 6,65. Понижение pH до 7,0–7,5 единиц привело к сокращению потребления кислорода моллюсками на 20–25 %. При более низких pH (6,54–6,7 ед.) аэробное дыхание резко уменьшалось на 85–90 % вплоть до минимальных значений (2,12–2,62 мкгO<sub>2</sub>/г сух/ч), и организмы переходили на анаэробный тип обмена. Исследовали метаболический отклик мидий в условиях краткосрочно меняющегося pH (8,2→6,65→7,2). Потребление кислорода моллюсками при одном и том же pH 7,2 зависело от направленности изменения pH морской среды. Так, при смене pH 6,65→7,2 интенсивность дыхания была на 30 % больше по сравнению со значениями, полученными при закислении pH 8,2→7,2. Показан потенциал выживаемости черноморских мидий *M. galloprovincialis* при быстрых колебаниях pH морской среды, возникающих при явлениях апвеллинга в прибрежных районах Черного моря.

**Ключевые слова:** мидии, *Mytilus galloprovincialis*, дыхание, pH, закисление, Черное море

## ENERGY METABOLISM OF *MYTILUS GALLOPROVINCIALIS* UNDER LOW SEAWATER PH

**O. Yu. Vyalova**

FSBIS Federal Research Center “A.O. Kovalevsky Institute of Biology  
of the Southern Seas of RAS” (FRC IBSS), Sevastopol 299011, Russia  
E-mail: [vialova07@mail.ru](mailto:vialova07@mail.ru)

**Abstract.** The problem of acidification of the World Ocean and predicting the consequences for its inhabitants is becoming more and more relevant every year. The effect of short-term pH fluctuations in coastal ecosystems on the physiology of calcifying organisms—bivalves—remains poorly understood. The energy metabolism of the Black Sea mussel *Mytilus galloprovincialis* was investigated for the marine environment in a wide pH range, from 8.2 to 6.65. Lowering the pH to 7.0–7.5 led to a 20–25 % reduction in oxygen consumption by molluscs. At lower pH (6.54–6.7), aerobic respiration sharply decreased by 85–90 %, down to the minimum values (2.12–2.62  $\mu\text{gO}_2/\text{g dry/h}$ ), and the organisms transitioned to anaerobic metabolism. The metabolic response of the mussels subjected to short-term pH changes (8.2→6.65→7.2) has been investigated. The oxygen consumption of molluscs exposed at the same pH of 7.2 depended on the direction of the change in pH. Thus, in the case of pH 6.65→7.2, the respiration intensity was 30 % higher compared to the values obtained under the acidification pH 8.2→7.2. The Black Sea mussel *M. galloprovincialis* is shown to have the capacity for survival in the marine environment characterized by the rapid fluctuations in pH that occur during the upwelling events in the coastal areas of the Black Sea.

**Keywords:** mussels, *Mytilus galloprovincialis*, respiration, pH, acidification, the Black Sea

## ВВЕДЕНИЕ

В результате антропогенной деятельности уровень углекислого газа ( $\text{CO}_2$ ) в атмосфере повышается. Около 30 % этого атмосферного  $\text{CO}_2$  в конечном итоге оказывается в океане, и океаническая вода действует в качестве основного поглотителя углерода, помогая компенсировать последствия глобального потепления [1, 2]. Когда углекислый газ растворяется в морской воде, он образует угольную кислоту ( $\text{H}_2\text{CO}_3$ ). Некоторые молекулы угольной кислоты диссоциируют на ион бикарбоната и ион водорода, что увеличивает кислотность океана. По крайней мере в течение трех десятилетий наблюдается снижение pH во всех бассейнах Мирового океана, которое по прогнозам может дойти до <7,1 к 2100 г. [2]. Отдельные морские системы будут затронуты больше, чем другие, в зависимости от их океанографических характеристик. В шельфовых морях последствия закисления океана могут усугубляться сезонным увеличением речного стока, деградацией органического вещества, усилением апвеллингов [3–5]. Специалисты предполагают, что в дальнейшем падение pH должно распространиться и на глубинные слои океана. Даже при сокращении количества выбросов парниковых газов в атмосферу кислотность морской воды будет продолжать расти еще долгое время, поскольку  $\text{CO}_2$  является долгоживущим атмосферным газом.

Средний глобальный показатель pH открытых районов океанов уменьшился на 0,017–0,027 за последние 15–30 лет [1, 3]. Ситуация в Черном море выглядит еще более негативно: только за последнее десятилетие зафиксировано значительное (более чем на 0,2) уменьшение величины pH

в поверхностном слое, вызванное, главным образом, предшествующим усилением циклонических круговоротов, формируемых Основным черноморским течением, и усилением подъема глубинных вод с пониженными значениями pH [3–5]. При сравнении изменения pH на поверхности и на горизонте 10 м отмечается, что уменьшение pH на поверхности существенно больше, чем в подповерхностном слое. При этом средние значения величины pH в летний период выше и составляют 8,45 против 8,36 зимой. Эти различия объясняются общими климатическими закономерностями, речным стоком, апвеллингами и интенсивной сезонной изменчивостью биологических процессов в Черном море [6]. В то же время в прибрежных районах наблюдаются суточные колебания pH, которые могут превышать 1 единицу [4, 7]. Эти изменения часто вызываются тем, что первичные продуценты повышают pH окружающей морской воды днем за счет фотосинтеза и снижают этот показатель ночью за счет дыхания [8, 9].

Специалисты отмечают, что скорость изменения pH такова, что начинает представлять угрозу для многих кальцифицирующих морских видов. В настоящее время опубликован ряд широко цитируемых мета-анализов и систематических обзоров [10–14], в которых делается попытка оценить степень воздействия закисления океана на разные виды гидробионтов. Однако до сих пор не удается сделать однозначные выводы из-за сложности определения прямого и/или косвенного влияния данного негативного фактора и противоречивости результатов, полученных разными авторами.

При изучении последствий закисления океана моллюски представляют особый интерес, поскольку

ку являются массовыми видами морских биотопов, элементом «экосистемных услуг» и объектом питания человека. Морские организмы, использующие карбонат кальция ( $\text{CaCO}_3$ ) для создания панцирей, раковин или других структурных образований тела, так называемые морские «кальцификаторы», находятся под прямой угрозой на всех стадиях жизни: личиночной, ювенильной и взрослой [10, 15–22]. Уменьшение количества доступных карбонат-ионов может не только затруднять формирование биогенных кальциевых структур организма, но и делать их уязвимыми к растворению в подкисленных условиях [22–24]. Так, команда ученых из Австралии смоделировала условия прогнозируемого к 2081–2100 гг. повышения  $\text{pCO}_2$  (с  $426,6 \pm 5,8 \mu\text{atm}$  до  $886,9 \pm 20,7 \mu\text{atm}$ ) и температуры (с  $23,0 \text{ }^\circ\text{C} \pm 1,5 \text{ }^\circ\text{C}$  до  $25,9 \pm 1,1 \text{ }^\circ\text{C}$ ) океана [12]. В результате 4-недельного эксперимента произошли катастрофические изменения в структуре донных сообществ: биомасса и численность кораллов сократились на 56 и 59 %, соответственно, а видовое разнообразие и численность моллюсков уменьшились на 43 и 61 %.

В свете разных сценариев, касающихся процессов повышения  $\text{pCO}_2$  и закисления вод Мирового океана, выявилось много пробелов в изучении физиологических и поведенческих реакций двустворчатых моллюсков. Результаты научных работ не дают однозначных ответов и даже противоречат друг другу [10, 11, 18]. Исследования показывают, что снижение pH в морской воде отрицательно влияет на физиологию двустворчатых моллюсков, изменяя внеклеточный кислотно-щелочной баланс [25, 26] и метаболическую активность [27], на физиологические процессы, такие как дыхание, экскреция, потребление пищи [10, 28], на процессы кальцификации и развития организмов на ранних этапах [15, 24], а в некоторых случаях приводит к их смерти [10]. Также низкий pH морской воды приводит к ухудшению механических свойств биссусных нитей и уменьшению их количества [23, 29]. Эмбриональное и личиночное развитие мидий оказалось чувствительным к величине pH, в результате чего отмечается снижение размеров личинок и их выживаемости, рост числа особей с аномалиями и более длительным периодом развития [30]. Вместе с тем существуют данные о некотором положительном влиянии закисления воды на рост раковины [31]. Так, пониженный pH может смягчать негативное воз-

действие высокой температуры на биоминерализацию и кристаллическую ультраструктуру *Mytilus*. Устойчивость двустворчатых моллюсков к закислению среды описана у других видов из эстуарных и апвеллинговых зон, например, *M. chilensis* [19], *Argopecten purpuratus* [32, 33], *M. edulis* [17, 34, 35], *M. galloprovincialis* [35–37], *M. coruscus* [38]. В некоторых работах указывается, что обеспеченность пищей играет важную роль в устойчивости мидий к закислению морской среды [17].

Проблема закисления Черного моря и прогнозирования последствий для его обитателей недостаточно изучена. Также неизвестно, как ежедневные сдвиги pH в прибрежных экосистемах влияют на физиологию или экологию таких кальцифицирующих организмов, как двустворчатые моллюски. В лаборатории трудно воспроизвести неоднородность окружающей среды, которая возникает в естественных условиях. Обычно в экспериментах с морскими моллюсками используют строго контролируемые непрерывные уровни pH и температуры, хотя эти факторы гораздо более изменчивы в море. Понижения и повышения pH потенциально могут смягчать некоторые негативные эффекты закисления на кальцифицирующие виды, представляя им периоды «передышки», когда они могут кальцифицироваться с гораздо большей скоростью [8]. Влияние суточных колебаний pH на организмы рассматривается в единичных научных работах [11, 39, 40].

Цель данного исследования заключалась в том, чтобы определить влияние широкого диапазона низких pH морской воды на энергетический метаболизм мидий *Mytilus galloprovincialis* в условиях невысокой солености Черного моря.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Экземпляры мидий *Mytilus galloprovincialis* ( $41,53 \pm 0,41$  мм,  $17,50 \pm 1,60$  г,  $m \pm \text{SD}$ ) были собраны на морской ферме, расположенной в бухте Ласпи (Черное море), помещены в термобоксы и доставлены в лабораторию. Далее в течение 10 суток моллюски содержались в проточной морской воде при температуре 20–21 °C, pH 8,2 и солености 18,1 ‰ — в условиях, аналогичных таковым в бухте Ласпи. Мидий кормили ежедневно *Isochrysis galbana* ( $6,5 \cdot 10^6$  кл/мл) в количестве, равном 5 % сухой массы. Определение сухой массы тела проводили путем высушивания мягких тканей при 98 °C до постоянного веса.

*Влияние pH морской воды на уровень потребления кислорода мидиями*

Эксперименты проводили в замкнутых респирометрах объемом 950 мл с использованием фильтрованной морской воды (0,40 μm). Продолжительность опытов в среднем составляла от 1,5 до 2,5 часов. Мидии предварительно взвешивались и измерялись, затем в каждом респирометре размещался 1 экземпляр и обеспечивалась непрерывная циркуляция фильтрованной морской воды по замкнутому циклу при помощи перистальтического насоса. Начальная и конечная концентрации кислорода определялись при помощи анализатора растворенного кислорода МАРК-404.

Морская вода с разными значениями pH подготавливалась с применением препарата фирмы Tetra Minus pH. Данный сертифицированный препарат используется в морской аквариумистике для снижения pH и карбонатной жесткости и является безопасным для гидробионтов. Путем применения различных дозировок препарата создавали условия с pH от 8,1 до 6,54. Значения pH измеряли

до и после проведения эксперимента при помощи лабораторного pH-метра. Интенсивность дыхания определяли индивидуально при всех pH в обозначенном выше диапазоне; общее количество исследованных *M. galloprovincialis* составило от 10 до 15 экземпляров.

*Энергетический метаболизм M. galloprovincialis в условиях краткосрочных колебаний pH*

В серии экспериментов с колебаниями pH морской воды моллюски на протяжении 6 часов последовательно помещались индивидуально в респирометры с разными pH: 8,2→6,65→7,2 (рис. 1). После завершения каждого из этапов эксперимента (pH 8,2; pH 6,65; pH 7,2) вода в респирометрах полностью заменялась новой с заданными значениями pH. Определение содержания кислорода, pH и температуры проводилось в начале и в конце экспериментов. Температура составляла 20–21 °C, соленость — 18,1 ‰. Интенсивность дыхания определяли индивидуально у 4 экземпляров мидий массой от 17,91 до 21,7 г. Одни и те же моллюски использовались в повторных экспериментах на протяжении нескольких суток.

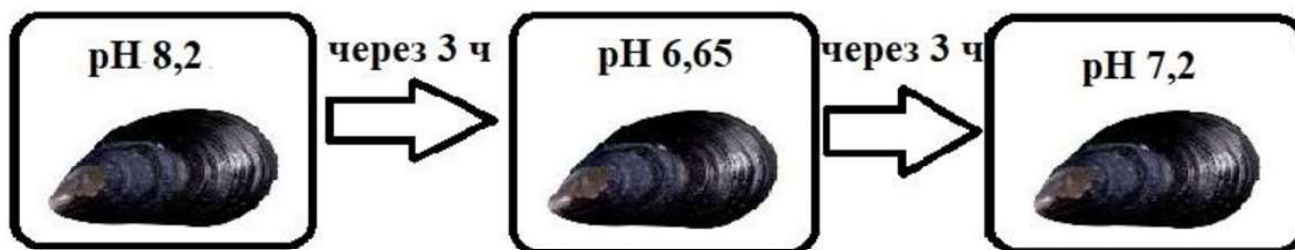


Рис. 1. Схема эксперимента с колебаниями pH морской воды

Fig. 1. Schematic chart of the experimental procedure with seawater pH fluctuations

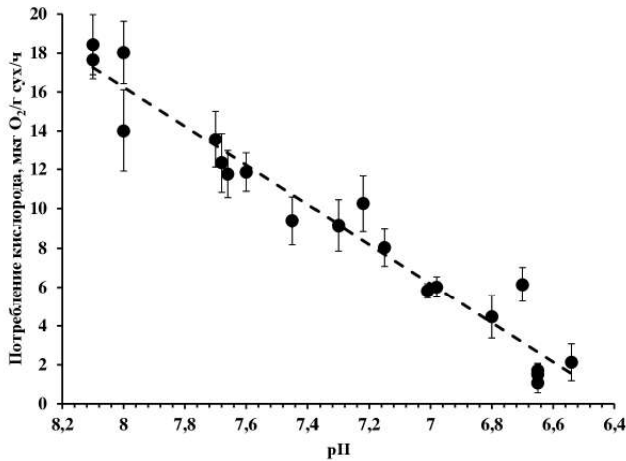
Потребление кислорода (RR) моллюсками рассчитывали по формуле:

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

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. Значение ПК выражали в  $\text{мкг}O_2/\text{г сух}/\text{ч}$ , результаты представлены в виде  $m \pm SD$ , где  $m$  — среднее значение выборки,  $SD$  — стандартное отклонение. Статистическую и графическую обработку данных проводили с помощью программы Excel, One-way ANOVA.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

На основе полученных данных выявлена тесная зависимость интенсивности дыхания мидий *M. galloprovincialis* от величины pH морской воды  $R^2=0,95$  (рис. 2). При постепенном уменьшении pH на 0,1 единицу (с 8,1 до 7,5) потребление кислорода снижалось неравномерно, составляя в среднем от 5,5 до 11 %. Однако при достижении pH, равного 7,5, наблюдалось 20–25%-ное сокращение дыхания моллюсков. Дальнейшее закисление морской воды с 7,5 до 7,0, т. е. снижение pH более чем на 0,5 единиц, не отразилось на интен-



**Рис. 2.** Зависимость потребления кислорода мидиями *M. galloprovincialis* от pH морской воды

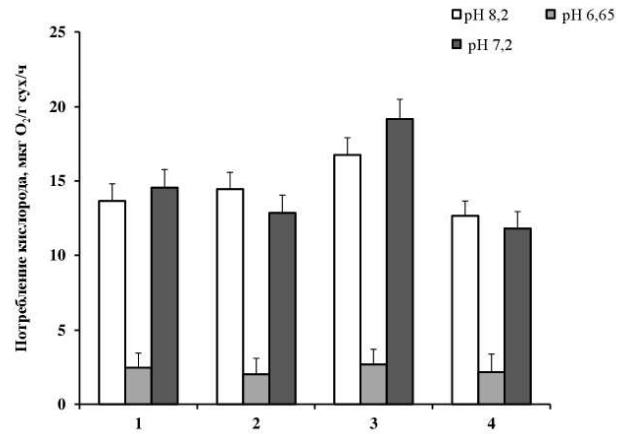
**Fig. 2.** Relationship between the oxygen consumption of the mussel *M. galloprovincialis* and seawater pH

сивности потребления кислорода ( $P < 0,05$ ) — этот показатель оставался стабильным на уровне 9,15–9,38  $\text{мкгO}_2/\text{г сух/ч}$ . При pH ниже 7 уровень дыхания моллюсков начал падать вплоть до минимальных значений (2,62 и 2,12  $\text{мкгO}_2/\text{г сух/ч}$ ) при pH 6,54–6,7. Средняя сырая масса мягких тканей мидий равнялась  $2,262 \pm 0,801$  г, сухая масса —  $0,224 \pm 0,0878$  г ( $m \pm SD$ ).

В экспериментах по изучению влияния колебаний pH при переходе от pH 8,2 к pH 6,65 было зафиксировано значительное угнетение энергетического метаболизма мидий: интенсивность потребления кислорода снизилась на 85–90 % ( $P > 0,05$ ) (рис. 3). Последующее повышение pH морской воды до 7,2 привело к восстановлению потребления кислорода мидиями до нормального уровня, в одном случае даже превысив его ( $P > 0,05$ ).

Результаты показали, что дыхание мидий восстановилось до нормы даже в условиях продолжающегося закисления воды. Одинаковый отклик всех исследуемых моллюсков свидетельствует об универсальности физиологической реакции *M. galloprovincialis* и способности не только выживать в условиях критического закисления среды, но и быстро восстанавливать уровень энергетического метаболизма в более благоприятных условиях, т. е. при  $\text{pH} > 7,0$ .

Способность моллюсков рода *Mytilus* компенсировать уровень энергетического метаболизма на



**Рис. 3.** Потребление кислорода мидиями *M. galloprovincialis* в условиях меняющегося pH морской воды (1–4 — экземпляры с массой 17,91 г, 19,04 г, 19,47 г и 21,7 г, соответственно)

**Fig. 3.** Oxygen consumption in the mussel *M. galloprovincialis* subjected to the changes in seawater pH (1–4 — specimens weighing 17.91 g, 19.04 g, 19.47 g, and 21.7 g, respectively)

фоне изменений окружающей среды подтверждена рядом научных исследований [27, 30, 36, 41]. 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 данном исследовании были впервые получены данные о влиянии низких значений pH окружающей среды на уровень энергетического метаболизма мидий *M. galloprovincialis*, обитающих в Черном море. Наши результаты показали четкий негативный метаболический отклик мидий при низких значениях водородного показателя морской воды. Закисление до pH 7,0–7,5 привело к 20–25%-ному падению потребления кислорода у всех исследованных особей. Так, при снижении pH на 0,7–1,2 единиц моллюски сохраняли аэробное дыхание. Однако при более низких pH (6,54–6,7) мидии практически прекращали потреблять кислород и, вероятно, переходили на анаэробный тип энергетического обмена.

Ранее группа ученых [36] установила, что *M. galloprovincialis* выдерживают понижение pH до 7,7–7,8 без негативных последствий для организма. Изучение нескольких видов мидий — *M. edulis*,

*M. galloprovincialis* и *M. trossulus*, — обитающих у западного побережья Швеции, показало, что порог физиологической толерантности соответствовал рН ~7,8, что приблизительно соответствует нижним значениям локального естественного фона рН морской воды [35]. В работе [25] приводятся результаты 30-дневного содержания молодежи и взрослых особей *M. galloprovincialis* при рН ~7,3. На протяжении всего периода моллюски поддерживали аэробный метаболизм. Однако длительная гиперкапния вызывала снижение рН гемолимфы и уровня потребления кислорода. В течение первых 20 часов экспозиции интенсивность дыхания взрослых мидий падала на 35 % от контроля, а молодежи — на 65 %. Авторы работы предположили, что снижение рН морской воды до 7,3 может быть фатальным для данного вида. Некоторые ученые предлагают рассматривать уровень рН 7,5 как критический для адаптационного потенциала *M. edulis* и *M. galloprovincialis* к закислению воды [25, 35].

В работе [41] описан положительный эффект закисления на интенсивность метаболизма молодежи мидии *Choromytilus chorus*. На протяжении 30 суток эксперимента низкие значения рН не влияли на эффективность питания, экскреции аммония, на скорость накопления биомассы и кальцификации раковины. В экспериментах на двух видах мидий, *M. edulis* при рН 7,6 [16] и *M. coruscus* при рН 7,7 [22], не было обнаружено угнетения процессов оплодотворения, формирования раковины и питания личинок. Однако через 2 месяца эксперимента особи, выращенные при рН 7,6, были на 28 % мельче, чем в контрольной группе [16]. Содержание моллюсков при рН 7,3 приводило к снижению численности оплодотворенных гамет у *M. coruscus* [22].

Результаты анализа литературных данных свидетельствуют о том, что основные исследования на двустворчатых моллюсках проводились в диапазоне рН от 8,2 до 7,3–7,5 и при фиксированных значениях водородного показателя на период от нескольких суток до нескольких месяцев. В результате наших экспериментов было показано, что мидии *M. galloprovincialis* продолжали поддерживать аэробное дыхание при рН морской среды, равном 7,0 и ниже, при 20–21 °С и солёности 18,1 ‰. Закисление морской воды негативно влияет на энергетический метаболизм: при значениях рН 6,5–6,7 моллюски вынуждены переходить на анаэробный тип обмена.

В Черном море наблюдаются суточные колебания содержания рН, которые связаны с биотическими (интенсивностью продукционных процессов в верхних слоях) и абиотическими (апвеллинг) явлениями [4, 7]. В период развития апвеллинга обеспечивается перенос неорганического углерода из глубинных вод в поверхностный слой, где происходит его ассимиляция. Температура является основным фактором, определяющим суточный ход этого параметра. В условиях относительно низкой интенсивности первично-продукционных процессов, которые поддерживаются в летнее время в значительной степени процессами регенерации и рециркуляции биогенных элементов и углерода в фотическом слое вод, суточный ход температуры становится основным фактором, определяющим увеличение рСО<sub>2</sub> при дневном прогреве вод и уменьшение этой величины в ночное время. Амплитуда внутрисуточных изменений парциального давления углекислого газа, определяемая по разности между максимальным и минимальным значениями, может составлять до 10 µатм [4]. Следует также учитывать, что колебания рН и СО<sub>2</sub> в течение 24 часов могут быть более значительными, чем наблюдаемые между сезонами [9]. Дневные вариации этих химических переменных особенно велики в прибрежных водах, по сравнению с открытой частью моря.

Для летнего периода характерны высокие значения рСО<sub>2</sub> в поверхностном слое морской воды, превышающие соответствующие значения в атмосфере, т. е. наблюдается эвазия углекислого газа из черноморской среды в атмосферу [4, 7]. Весной, в период интенсивных первично-продукционных процессов и на заключительном этапе ослабления апвеллингов биологические процессы преобладают над физическими, что приводит к инвазии углекислого газа из атмосферы в морскую среду.

Метаболический отклик мидий на меняющийся рН (8,2→6,65→7,2) свидетельствует о том, что мидии не только способны переносить краткосрочные значительные понижения рН (до 6,65), но и в дальнейшем быстро восстанавливать уровень энергетического обмена до нормальных значений даже в условиях продолжающегося закисления (рН 7,2). Усиление дыхания моллюсками при переходе рН с 6,65 до 7,2 выглядит как компенсаторный механизм, направленный на восстановление физиолого-биохимических изменений в организме

*M. galloprovincialis*. Интересно отметить тот факт, что потребление кислорода мидиями при одном и том же рН 7,2 зависело от направленности изменения рН морской среды. Так, при смене рН 6,65→7,2 интенсивность дыхания была на 30 % больше по сравнению со значениями, полученными при закислении рН 8,2→7,2 (рис. 2 и 3).

Подавляющее большинство работ по закислению океана посвящено изучению длительного влияния фиксированных уровней рН в лабораторных условиях. Очевидно, что экологическая значимость таких исследований ограничена, потому что прогнозируемые значения рН океана будут отличаться от сегодняшних и физиологические адаптации организмов проявляются сильнее при экстремальных условиях, а не при усредненных.

Динамика показателей химического состава морской воды в последние годы вызывает пристальный интерес специалистов. Наряду с постепенным глобальным закислением океана от атмосферного углекислого газа, ожидается увеличение суточной и сезонной динамики CO<sub>2</sub> и рН [9]. Влияние этих системных переменных на физиологические процессы гидробионтов в коротких временных масштабах только начинает оцениваться.

Научные публикации о воздействии закисления океана показывают, что нижней границей толерантности для большинства морских кальцифицирующих организмов является уровень рН 7,5. Согласно нашему исследованию, мидии *M. galloprovincialis*, обитающие в Черном море, хорошо приспособлены к более широкому диапазону колебаний рН морской воды, т. к. могут поддерживать жизнеспособность и стабильный уровень энергетического метаболизма в широких границах величин водородного показателя — от 7,0 до 8,1. Значительное понижение рН до 6,65 вызывает угнетение аэробного обмена моллюсков на 85–90 % (P>0,05). Нами показана способность данного вида быстро восстанавливать уровень метаболических процессов до нормальных значений при перемещении их в рН >7,0, т. е. в указанный ранее диапазон, даже в условиях сохраняющегося закисления. Таким образом, можно говорить о высокой выживаемости черноморских мидий *M. galloprovincialis* при возникновении суточных колебаний рН морской среды даже большей амплитуды, чем указано ранее для данного вида.

## ВЫВОДЫ

1. Установлено негативное влияние низких значений рН морской воды на уровень энергетического метаболизма черноморской мидии *Mytilus galloprovincialis* (R<sup>2</sup>=0,95) в широком диапазоне рН 6,65–8,1.
2. Значение рН 7,0–7,5 приводит к сокращению потребления кислорода моллюсками на 20–25 %. При рН 6,54–6,7 аэробное дыхание уменьшается на 85–90 %, мидии переходят на анаэробный тип обмена.
3. Потребление кислорода мидиями при одном и том же рН 7,2 зависит от направленности изменения рН морской среды. При смене рН 6,65→7,2 интенсивность дыхания была на 30 % больше по сравнению со значениями, полученными при закислении рН 8,2→7,2.
4. Метаболический отклик мидий в условиях краткосрочных колебаний рН (8,2→6,65→7,2) показал потенциал выживаемости черноморских мидий *M. galloprovincialis* при явлениях апвеллинга в прибрежных районах Черного моря.

*Работа выполнена в рамках госбюджетной темы № 121041400077-1.*

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Bates N.R., Astor Y.M., Church M.J., Currie K., Dore J.E., González-Dávila M., Lorenzoni L., Muller-Karger F., Olafsson J., Santana-Casiano J.M. A time-series view of changing ocean chemistry due to ocean uptake of anthropogenic CO<sub>2</sub> and ocean acidification // *Oceanography*. 2014. Vol. 27, issue 1. Pp. 126–141. doi: 10.5670/oceanog.2014.16.
2. Climate change 2021: The physical science basis. Contribution of Working Group I to the sixth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change / N. Masson-Delmotte, V.P. Zhai, A. Pirani, S.L. Connors, C. Péan, S. Berger, N. Caud, Y. Chen, L. Goldfarb, M.I. Gomis, M. Huang, K. Leitzell, E. Lonnoy, J.B.R. Matthews, T.K. Maycock, T. Waterfield, O. Yelekçi, R. Yu, B. Zhou (Eds.). Cambridge–New York: Cambridge University Press, 2022. 2391 p. doi: 10.1017/9781009157896.
3. Полонский А.Б., Гребнева Е.А. Пространственно-временная изменчивость водородного показателя вод Черного моря // Доклады Академии наук. 2019. Т. 486, № 4. С. 494–499. doi: 10.31857/S0869-56524864494-499.
4. 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.
5. Elge M. Analysis of Black Sea ocean acidification // International Journal of Environment and Geoinformatics. 2021. Vol. 8, issue 4. Pp. 467–474. doi: 10.30897/ijgeo.857893.
  6. Гребнева Е.А., Полонский А.Б. Декомпозиция временного ряда величины рН поверхностных вод глубоководной части Черного моря по архивным данным второй половины XX века // Системы контроля окружающей среды. 2021. Т. 44, № 2. С. 29–38. doi: 10.33075/2220-5861-2021-2-29-38.
  7. Khoruzhii D.S. Variability of equilibrium partial pressure of carbon dioxide ( $p\text{CO}_2$ ) and concentration of dissolved inorganic carbon ( $\text{TCO}_2$ ) in the Black Sea coastal waters in 2010–2014 // Physical Oceanography. 2016. No. 4. Pp. 34–46. doi: 10.22449/1573-160X-2016-4-34-46.
  8. Hurd C.L., Cornwall C.E., Currie K.I., Hepburn C.D., McGraw C.M., Hunter K.A., Boyd P.W. Metabolically-induced pH fluctuations by some coastal calcifiers exceed projected 22<sup>nd</sup> century ocean acidification: A mechanism for differential susceptibility? // Global Change Biology. 2011. Vol. 17, issue 10. Pp. 3254–3262. doi: 10.1111/j.1365-2486.2011.02473.x.
  9. Torres O., Kwiatkowski L., Sutton A.J., Dorey N., Orr J.C. Characterizing mean and extreme diurnal variability of ocean  $\text{CO}_2$  system variables across marine environments // Geophysical Research Letters. 2021. Vol. 48, issue 5. Pp. 1–12. doi: 10.1029/2020GL090228.
  10. Gazeau F., Parker L.M., Comeau S., Gattuso J.-P., O'Connor W.A., Martin S., Pörtner H.-O., Ross P.M. Impacts of ocean acidification on marine shelled molluscs // Marine Biology. 2013. Vol. 160, issue 8. Pp. 2207–2245. doi: 10.1007/s00227-013-2219-3.
  11. Kroeker K.J., Kordas R.L., Crim R., Hendriks I.E., Ramajo L., Singh G.S., Duarte C.M., Gattuso J.-P. Impacts of ocean acidification on marine organisms: Quantifying sensitivities and interaction with warming // Global Change Biology. 2013. Vol. 19, issue 6. Pp. 1884–1896. doi: 10.1111/gcb.12179.
  12. Kelaher B.P., Mamo L.T., Provost E., Litchfield S.G., Giles A., Butcherine P. Influence of ocean warming and acidification on habitat-forming coralline algae and their associated molluscan assemblages // Global Ecology and Conservation. 2022. Vol. 35. e02081. doi: 10.1016/j.gecco.2022.e02081.
  13. Leung J.Y.S., Zhang S., Connell S.D. Is ocean acidification really a threat to marine calcifiers? A systematic review and meta-analysis of 980+ studies spanning two decades // Small. 2022. Vol. 18, issue 35. e2107407. doi: 10.1002/smll.202107407.
  14. Townhill B.L., Artioli Y., Pinnegar J.K., Birchenough S.N.R. Exposure of commercially exploited shellfish to changing pH levels: How to scale-up experimental evidence to regional impacts // ICES Journal of Marine Science. 2022. Vol. 79, issue 9. Pp. 2362–2372. doi: 10.1093/icesjms/fsac177.
  15. Ross P.M., Parker L., O'Connor W.A., Bailey E.A. The impact of ocean acidification on reproduction, early development and settlement of marine organism // Water. 2011. Vol. 3, issue 4. Pp. 1005–1030. doi: 10.3390/w3041005.
  16. Bechmann R.K., Taban I.C., Westerlund S., Godal B.F., Arnberg M., Vingen S., Ingvarsdottir A., Baussant T. Effects of ocean acidification on early life stages of shrimp (*Pandalus borealis*) and mussel (*Mytilus edulis*) // Journal of Toxicology and Environmental Health. 2011. Vol. 74, issue 7–9. Pp. 424–438. doi: 10.1080/15287394.2011.550460.
  17. Thomsen J., Casties I., Pansch C., Körtzinger A., Melzner F. Food availability outweighs ocean acidification effects in juvenile *Mytilus edulis*: Laboratory and field experiments // Global Change Biology. 2013. Vol. 19, issue 4. Pp. 1017–1027. doi: 10.1111/gcb.12109.
  18. Parker L.M., Ross P.M., O'Connor W.A., Pörtner H.-O., Scanes E., Wright J.M. Predicting the response of molluscs to the impact of ocean acidification // Biology. 2013. Vol. 2, issue 2. Pp. 651–692. doi: 10.3390/biology2020651.
  19. Duarte C., Navarro J.M., Acuña K., Torres R., Manríquez P.H., Lardies M.A., Vargas C.A., Lagos N.A., Aguilera V. Combined effects of temperature and ocean acidification on the juvenile individuals of the mussel *Mytilus chilensis* // Journal of Sea Research. 2014. Vol. 85. Pp. 308–314. doi: 10.1016/j.seares.2013.06.002.
  20. Vargas C.A., Lagos N.A., Lardies M.A., Duarte C., Manríquez P.H., Aguilera V.M., Broitman B., Widdicombe S., Dupont S. Species-specific responses to ocean acidification should account for local adaptation and adaptive plasticity // Nature Ecology & Evolution. 2017. Vol. 1. e0084. Pp. 1–7. doi: 10.1038/s41559-017-0084.
  21. Vargas C.A., Cuevas L.A., Broitman B.R., San Martín V.A., Lagos N.A., Gaitán-Espitia J.D., Dupont S. Upper environmental  $p\text{CO}_2$  drives sensitivity to ocean acidification in marine invertebrates // Nature Climate Change. 2022. Vol. 12. Pp. 200–207. doi: 10.1038/s41558-021-01269-2.
  22. Wang X., Shang Y., Kong H., Hu M., Yang J., Deng Y., Wang Y. Combined effects of ocean acidification and hypoxia on the early development of the thick shell mussel *Mytilus coruscus* // Helgoland Marine Research. 2020. Vol. 74, issue 3. Pp. 1–9. doi: 10.1186/s10152-020-0535-9.
  23. Zhao X., Guo C., Han Y., Che Z., Wang Y., Wang X., Chai X., Wu H., Liu G. Ocean acidification decreases



- mussel byssal attachment strength and induces molecular byssal responses // *Marine Ecology Progress Series*. 2017. Vol. 565. Pp. 67–77. doi: 10.3354/meps11992.
24. Fitzer S.C., Vittert L., Bowman A., Kamenos N.A., Phoenix V.R., Cusack M. Ocean acidification and temperature increase impact mussel shell shape and thickness: Problematic for protection? // *Ecology and Evolution*. 2015. Vol. 5, issue 21. Pp. 4875–4884. doi: 10.1002/ece3.1756.
  25. Michaelidis B., Ouzounis C., Palaras A., Pörtner H.O. Effects of long-term moderate hypercapnia on acid–base balance and growth rate in marine mussels *Mytilus galloprovincialis* // *Marine Ecology Progress Series*. 2005. Vol. 293. Pp. 109–118. doi: 10.3354/meps293109.
  26. Lewis C., Ellis R.P., Vernon E., Elliot K., Newbatt S., Wilson R.W. Ocean acidification increases copper toxicity differentially in two key marine invertebrates with distinct acid–base responses // *Scientific Reports*. 2016. Vol. 6. e21554. Pp. 1–10. doi: 10.1038/srep21554.
  27. 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. Pp. 2667–2676. doi: 10.1007/s00227-010-1527-0.
  28. Fernández-Reiriz M.J., Range P., Álvarez-Salgado X.A., Labarta U. Physiological energetics of juvenile clams *Ruditapes decussatus* in a high CO<sub>2</sub> coastal ocean // *Marine Ecology Progress Series*. 2011. Vol. 433. Pp. 97–105. doi: 10.3354/meps09062.
  29. Clements J.C., George M.N. Ocean acidification and bivalve byssus: Explaining variable responses using meta-analysis // *Marine Ecology Progress Series*. 2022. Vol. 694. Pp. 89–103. doi: 10.3354/meps14101.
  30. Duarte C., Navarro J.M., Quijón P.A., Loncon D., Torres R., Manríquez P.H., Lardies M.A., Vargas C.A., Lagos N.A. The energetic physiology of juvenile mussels, *Mytilus chilensis* (Hupe): The prevalent role of salinity under current and predicted pCO<sub>2</sub> scenarios // *Environmental Pollution*. 2018. Vol. 242, part A. Pp. 156–163. doi: 10.1016/j.envpol.2018.06.053.
  31. Knights A.M., Norton M.J., Lemasson A.J., Stephen N. Ocean acidification mitigates the negative effects of increased sea temperatures on the biomineralization and crystalline ultrastructure of *Mytilus* // *Frontiers in Marine Science*. 2020. Vol. 7. e567228. doi: 10.3389/fmars.2020.567228.
  32. Lagos N.A., Benítez S., Duarte C., Lardies M.A., Broitman B.R., Tapia C., Tapia P., Widdicombe S., Vargas C.A. Effects of temperature and ocean acidification on shell characteristics of *Argopecten purpuratus*: Implications for scallop aquaculture in an upwelling-influenced area // *Aquaculture Environment Interactions*. 2016. Vol. 8. Pp. 357–370. doi: 10.3354/aei00183.
  33. Lardies M.A., Benítez S., Osoreo S., Vargas C.A., Duarte C., Lohrmann K.B., Lagos N.A. Physiological and histopathological impacts of increased carbon dioxide and temperature on the scallops *Argopecten purpuratus* cultured under upwelling influences in northern Chile // *Aquaculture*. 2017. Vol. 479. Pp. 455–466. doi: 10.1016/j.aquaculture.2017.06.008.
  34. Clements J.C., Hicks C., Tremblay R., Comeau L.A. Elevated seawater temperature, not pCO<sub>2</sub>, negatively affects post-spawning adult mussels (*Mytilus edulis*) under food limitation // *Conservation Physiology*. 2018. Vol. 6, issue 1. cox078. doi: 10.1093/conphys/cox078.
  35. Ventura A. Bivalves in the face of ocean acidification : Doctor’s (Biology) Thesis. Gothenburg: University of Gothenburg Publ., 2018. 49 p.
  36. Fernández-Reiriz M.J., Range P., Álvarez-Salgado X.A., Espinosa J., Labarta U. Tolerance of juvenile *Mytilus galloprovincialis* to experimental seawater acidification // *Marine Ecology Progress Series*. 2012. Vol. 454. Pp. 65–74. doi: 10.3354/meps09660.
  37. Gazeau F., Alliouane S., Bock C., Bramanti L., Correa M.L., Gentile M., Hirse T., Pörtner H.-O., Ziveri P. Impact of ocean acidification and warming on the Mediterranean mussel (*Mytilus galloprovincialis*) // *Frontiers in Marine Science*. 2014. Vol. 1. e62. doi: 10.3389/fmars.2014.00062.
  38. Hu M., Lin D., Shang Y., Hu Y., Lu W., Huang X., Ning K., Chen Y., Wang Y. CO<sub>2</sub>-induced pH reduction increases physiological toxicity of nano-TiO<sub>2</sub> in the mussel *Mytilus coruscus* // *Scientific Reports*. 2017. Vol. 7. e40015. doi: 10.1038/srep40015.
  39. Cornwall C.E., Hepburn C.D., McGraw C.M., Currie K.I., Pilditch C.A., Hunter K.A., Boyd P.W., Hurd C.L. Diurnal fluctuations in seawater pH influence the response of a calcifying macroalga to ocean acidification // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2013. Vol. 280, issue 1772. e20132201. doi: 10.1098/rspb.2013.2201.
  40. Eriander L., Wrangé A.-L., Havenhand J.N. Simulated diurnal pH fluctuations radically increase variance in—but not the mean of—growth in the barnacle *Balanus improvisus* // *ICES Journal of Marine Science*. 2016. Vol. 73, issue 3. Pp. 596–603. doi: 10.1093/icesjms/fsv214.
  41. Benítez S., Lagos N.A., Osoreo S., Opitz T., Duarte C., Navarro J.M., Lardies M.A. High pCO<sub>2</sub> levels affect metabolic rate, but not feeding behavior and fitness, of farmed giant mussel *Choromytilus chorus* // *Aquaculture Environment Interactions*. 2018. Vol. 10. Pp. 267–278. doi: 10.3354/aei00271.

## REFERENCES

1. Bates N.R., Astor Y.M., Church M.J., Currie K., Dore J.E., González-Dávila M., Lorenzoni L., Muller-

- Karger F., Olafsson J., Santana-Casiano J.M. A time-series view of changing ocean chemistry due to ocean uptake of anthropogenic CO<sub>2</sub> and ocean acidification. *Oceanography*, 2014, vol. 27, issue 1, pp. 126–141. doi: 10.5670/oceanog.2014.16.
2. Climate change 2021: The physical science basis. Contribution of Working Group I to the sixth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. N. Masson-Delmotte, V.P. Zhai, A. Pirani, S.L. Connors, C. Péan, S. Berger, N. Caud, Y. Chen, L. Goldfarb, M.I. Gomis, M. Huang, K. Leitzell, E. Lonnoy, J.B.R. Matthews, T.K. Maycock, T. Waterfield, O. Yelekçi, R. Yu, B. Zhou (Eds.). Cambridge–New York: Cambridge University Press, 2022, 2391 p. doi: 10.1017/9781009157896.
  3. Polonsky A.B., Grebneva E.A. The spatiotemporal variability of pH in waters of the Black Sea. *Doklady Earth Sciences*, 2019, vol. 486, issue 2, pp. 669–674. doi: 10.1134/S1028334X19060072.
  4. Khoruzhiy D.S., Konovalov S.K. Sutochnyy khod i mezhsutochnye izmeneniya sodержaniya uglekislogo gaza i rastvorennoego neorganicheskogo ugleroda v pribrezhnykh vodakh Chernogo morya [Diurnal and inter-diurnal variations of carbon dioxide and dissolved inorganic carbon content in the coastal Black Sea waters]. *Morskoy gidrofizicheskiy zhurnal [Marine Hydrophysical Journal]*, 2014, no. 1, pp. 28–43. (In Russian).
  5. Elge M. Analysis of Black Sea ocean acidification. *International Journal of Environment and Geoinformatics*, 2021, vol. 8, issue 4, pp. 467–474. doi: 10.30897/ijgeo.857893.
  6. Grebneva E.A., Polonskiy A.B. Dekompozitsiya vremennogo ryada velichiny pH poverkhnostnykh vod glubokovodnoy chasti Chernogo morya po arkhivnym dannym vtoroy poloviny XX veka [Decomposition of the time series of the pH values of the surface water of the deep Black Sea according to archival data of the second half of the XXth century]. *Sistemy kontrolya okruzhayushchey sredy [Monitoring Systems of Environment]*, 2021, vol. 44, no. 2, pp. 29–38. doi: 10.33075/2220-5861-2021-2-29-38.
  7. Khoruzhii D.S. Variability of equilibrium partial pressure of carbon dioxide (pCO<sub>2</sub>) and concentration of dissolved inorganic carbon (TCO<sub>2</sub>) in the Black Sea coastal waters in 2010–2014. *Physical Oceanography*, 2016, no. 4, pp. 34–46. doi: 10.22449/1573-160X-2016-4-34-46.
  8. Hurd C.L., Cornwall C.E., Currie K.I., Hepburn C.D., McGraw C.M., Hunter K.A., Boyd P.W. Metabolically-induced pH fluctuations by some coastal calcifiers exceed projected 22<sup>nd</sup> century ocean acidification: A mechanism for differential susceptibility? *Global Change Biology*, 2011, vol. 17, issue 10, pp. 3254–3262. doi: 10.1111/j.1365-2486.2011.02473.x.
  9. Torres O., Kwiatkowski L., Sutton A.J., Dorey N., Orr J.C. Characterizing mean and extreme diurnal variability of ocean CO<sub>2</sub> system variables across marine environments. *Geophysical Research Letters*, 2021, vol. 48, issue 5, pp. 1–12. doi: 10.1029/2020GL090228.
  10. Gazeau F., Parker L.M., Comeau S., Gattuso J.-P., O'Connor W.A., Martin S., Pörtner H.-O., Ross P.M. Impacts of ocean acidification on marine shelled molluscs. *Marine Biology*, 2013, vol. 160, issue 8, pp. 2207–2245. doi: 10.1007/s00227-013-2219-3.
  11. Kroeker K.J., Kordas R.L., Crim R., Hendriks I.E., Ramajo L., Singh G.S., Duarte C.M., Gattuso J.-P. Impacts of ocean acidification on marine organisms: Quantifying sensitivities and interaction with warming. *Global Change Biology*, 2013, vol. 19, issue 6, pp. 1884–1896. doi: 10.1111/gcb.12179.
  12. Kelaher B.P., Mamo L.T., Provost E., Litchfield S.G., Giles A., Butcherine P. Influence of ocean warming and acidification on habitat-forming coralline algae and their associated molluscan assemblages. *Global Ecology and Conservation*, 2022, vol. 35, e02081. doi: 10.1016/j.gecco.2022.e02081.
  13. Leung J.Y.S., Zhang S., Connell S.D. Is ocean acidification really a threat to marine calcifiers? A systematic review and meta-analysis of 980+ studies spanning two decades. *Small*, 2022, vol. 18, issue 35, e2107407. doi: 10.1002/sml.202107407.
  14. Townhill B.L., Artioli Y., Pinnegar J.K., Birchenough S.N.R. Exposure of commercially exploited shellfish to changing pH levels: How to scale-up experimental evidence to regional impacts. *ICES Journal of Marine Science*, 2022, vol. 79, issue 9, pp. 2362–2372. doi: 10.1093/icesjms/fsac177.
  15. Ross P.M., Parker L., O'Connor W.A., Bailey E.A. The impact of ocean acidification on reproduction, early development and settlement of marine organisms. *Water*, 2011, vol. 3, issue 4, pp. 1005–1030. doi: 10.3390/w3041005.
  16. Bechmann R.K., Taban I.C., Westerlund S., Godal B.F., Arnberg M., Vingen S., Ingvarsdottir A., Baussant T. Effects of ocean acidification on early life stages of shrimp (*Pandalus borealis*) and mussel (*Mytilus edulis*). *Journal of Toxicology and Environmental Health*, 2011, vol. 74, issue 7–9, pp. 424–438. doi: 10.1080/15287394.2011.550460.
  17. Thomsen J., Casties I., Pansch C., Körtzinger A., Melzner F. Food availability outweighs ocean acidification effects in juvenile *Mytilus edulis*: Laboratory and field experiments. *Global Change Biology*, 2013, vol. 19, issue 4, pp. 1017–1027. doi: 10.1111/gcb.12109.
  18. Parker L.M., Ross P.M., O'Connor W.A., Pörtner H.-O., Scanes E., Wright J.M. Predicting the response of molluscs to the impact of ocean acidification. *Biology*, 2013, vol. 2, issue 2, pp. 651–692. doi: 10.3390/biology2020651.

19. Duarte C., Navarro J.M., Acuña K., Torres R., Manríquez P.H., Lardies M.A., Vargas C.A., Lagos N.A., Aguilera V. Combined effects of temperature and ocean acidification on the juvenile individuals of the mussel *Mytilus chilensis*. *Journal of Sea Research*, 2014, vol. 85, pp. 308–314. doi: 10.1016/j.seares.2013.06.002.
20. Vargas C.A., Lagos N.A., Lardies M.A., Duarte C., Manríquez P.H., Aguilera V.M., Broitman B., Widdicombe S., Dupont S. Species-specific responses to ocean acidification should account for local adaptation and adaptive plasticity. *Nature Ecology & Evolution*, 2017, vol. 1, e0084, pp. 1–7. doi: 10.1038/s41559-017-0084.
21. Vargas C.A., Cuevas L.A., Broitman B.R., San Martín V.A., Lagos N.A., Gaitán-Espitia J.D., Dupont S. Upper environmental  $p\text{CO}_2$  drives sensitivity to ocean acidification in marine invertebrates. *Nature Climate Change*, 2022, vol. 12, pp. 200–207. doi: 10.1038/s41558-021-01269-2.
22. Wang X., Shang Y., Kong H., Hu M., Yang J., Deng Y., Wang Y. Combined effects of ocean acidification and hypoxia on the early development of the thick shell mussel *Mytilus coruscus*. *Helgoland Marine Research*, 2020, vol. 74, issue 3, pp. 1–9. doi: 10.1186/s10152-020-0535-9.
23. Zhao X., Guo C., Han Y., Che Z., Wang Y., Wang X., Chai X., Wu H., Liu G. Ocean acidification decreases mussel byssal attachment strength and induces molecular byssal responses. *Marine Ecology Progress Series*, 2017, vol. 565, pp. 67–77. doi: 10.3354/meps11992.
24. Fitzer S.C., Vittert L., Bowman A., Kamenos N.A., Phoenix V.R., Cusack M. Ocean acidification and temperature increase impact mussel shell shape and thickness: Problematic for protection? *Ecology and Evolution*, 2015, vol. 5, issue 21, pp. 4875–4884. doi: 10.1002/ece3.1756.
25. Michaelidis B., Ouzounis C., Palaras A., Pörtner H.O. Effects of long-term moderate hypercapnia on acid–base balance and growth rate in marine mussels *Mytilus galloprovincialis*. *Marine Ecology Progress Series*, 2005, vol. 293, pp. 109–118. doi: 10.3354/meps293109.
26. Lewis C., Ellis R.P., Vernon E., Elliot K., Newbatt S., Wilson R.W. Ocean acidification increases copper toxicity differentially in two key marine invertebrates with distinct acid–base responses. *Scientific Reports*, 2016, vol. 6, e21554, pp. 1–10. doi: 10.1038/srep21554.
27. 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, pp. 2667–2676. doi: 10.1007/s00227-010-1527-0.
28. Fernández-Reiriz M.J., Range P., Álvarez-Salgado X.A., Labarta U. Physiological energetics of juvenile clams *Ruditapes decussatus* in a high  $\text{CO}_2$  coastal ocean. *Marine Ecology Progress Series*, 2011, vol. 433, pp. 97–105. doi: 10.3354/meps09062.
29. Clements J.C., George M.N. Ocean acidification and bivalve byssus: Explaining variable responses using meta-analysis. *Marine Ecology Progress Series*, 2022, vol. 694, pp. 89–103. doi: 10.3354/meps14101.
30. Duarte C., Navarro J.M., Quijón P.A., Loncon D., Torres R., Manríquez P.H., Lardies M.A., Vargas C.A., Lagos N.A. The energetic physiology of juvenile mussels, *Mytilus chilensis* (Hupe): The prevalent role of salinity under current and predicted  $p\text{CO}_2$  scenarios. *Environmental Pollution*, 2018, vol. 242, part A, pp. 156–163. doi: 10.1016/j.envpol.2018.06.053.
31. Knights A.M., Norton M.J., Lemasson A.J., Stephen N. Ocean acidification mitigates the negative effects of increased sea temperatures on the biomineralization and crystalline ultrastructure of *Mytilus*. *Frontiers in Marine Science*, 2020, vol. 7, e567228. doi: 10.3389/fmars.2020.567228.
32. Lagos N.A., Benítez S., Duarte C., Lardies M.A., Broitman B.R., Tapia C., Tapia P., Widdicombe S., Vargas C.A. Effects of temperature and ocean acidification on shell characteristics of *Argopecten purpuratus*: Implications for scallop aquaculture in an upwelling-influenced area. *Aquaculture Environment Interactions*, 2016, vol. 8, pp. 357–370. doi: 10.3354/aei00183.
33. Lardies M.A., Benítez S., Osoreo S., Vargas C.A., Duarte C., Lohrmann K.B., Lagos N.A. Physiological and histopathological impacts of increased carbon dioxide and temperature on the scallops *Argopecten purpuratus* cultured under upwelling influences in northern Chile. *Aquaculture*, 2017, vol. 479, pp. 455–466. doi: 10.1016/j.aquaculture.2017.06.008.
34. Clements J.C., Hicks C., Tremblay R., Comeau L.A. Elevated seawater temperature, not  $p\text{CO}_2$ , negatively affects post-spawning adult mussels (*Mytilus edulis*) under food limitation. *Conservation Physiology*, 2018, vol. 6, issue 1, cox078. doi: 10.1093/conphys/cox078.
35. Ventura A. Bivalves in the face of ocean acidification. Doctor's (Biology) Thesis. Gothenburg: University of Gothenburg Publ., 2018, 49 p.
36. Fernández-Reiriz M.J., Range P., Álvarez-Salgado X.A., Espinosa J., Labarta U. Tolerance of juvenile *Mytilus galloprovincialis* to experimental seawater acidification. *Marine Ecology Progress Series*, 2012, vol. 454, pp. 65–74. doi: 10.3354/meps09660.
37. Gazeau F., Alliouane S., Bock C., Bramanti L., Correa M.L., Gentile M., Hirse T., Pörtner H.-O., Ziveri P. Impact of ocean acidification and warming on the Mediterranean mussel (*Mytilus galloprovincialis*). *Frontiers in Marine Science*, 2014, vol. 1, e62. doi: 10.3389/fmars.2014.00062.
38. Hu M., Lin D., Shang Y., Hu Y., Lu W., Huang X., Ning K., Chen Y., Wang Y.  $\text{CO}_2$ -induced pH reduction increases physiological toxicity of nano-TiO<sub>2</sub> in the

- mussel *Mytilus coruscus*. *Scientific Reports*, 2017, vol. 7, e40015. doi: 10.1038/srep40015.
39. Cornwall C.E., Hepburn C.D., McGraw C.M., Currie K.I., Pilditch C.A., Hunter K.A., Boyd P.W., Hurd C.L. Diurnal fluctuations in seawater pH influence the response of a calcifying macroalga to ocean acidification. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2013, vol. 280, issue 1772, e20132201. doi: 10.1098/rspb.2013.2201.
40. Eriander L., Wrangé A.-L., Havenhand J.N. Simulated diurnal pH fluctuations radically increase variance in—but not the mean of—growth in the barnacle *Balanus improvisus*. *ICES Journal of Marine Science*, 2016, vol. 73, issue 3, pp. 596–603. doi: 10.1093/icesjms/fsv214.
41. Benítez S., Lagos N.A., Osoreo S., Opitz T., Duarte C., Navarro J.M., Lardies M.A. High  $p\text{CO}_2$  levels affect metabolic rate, but not feeding behavior and fitness, of farmed giant mussel *Choromytilus chorus*. *Aquaculture Environment Interactions*, 2018, vol. 10, pp. 267–278. doi: 10.3354/aei00271.

Поступила 05.04.2023

Принята к печати 11.06.2023