

ЕКОЛОГІЧНА ФІЗІОЛОГІЯ І БІОХІМІЯ ВОДНИХ ТВАРИН

УДК 594.1(591.044:581.036)

О.В. РОМАНЕНКО, акад. НАН України, д. б. н., проф., зав. каф.,
Національний медичний університет імені О.О. Богомольця,
просп. Перемоги, 34, Київ, 03057, Україна
e-mail: alexrom@i.com.ua
ORCID 0000-0002-8622-1757

Ю.Г. КРОТ, к. б. н., ст. наук. співроб., в. о. зав. відділу,
Інститут гідробіології НАН України,
просп. Героїв Сталінграда, 12, Київ, 04210, Україна,
e-mail: yuriikrot@ukr.net
ORCID 0000-0001-8732-1322

Ю.М. КРАСЮК, к. б. н., наук. співроб.,
Інститут гідробіології НАН України,
просп. Героїв Сталінграда, 12, Київ, 04210, Україна,
e-mail: j-krasyuk@ukr.net
ORCID 0000-0002-8148-3168

І.М. КОНОВЕЦЬ, к. б. н., ст. наук. співроб., зав. лаб.,
Інститут гідробіології НАН України,
просп. Героїв Сталінграда, 12, Київ, 04210, Україна,
e-mail: i.m.konovets@gmail.com
ORCID 0000-0003-4234-5026

ОСОБЛИВОСТІ АДАПТИВНИХ РЕАКЦІЙ *UNIO TUMIDUS* ТА *UNIO PICTORUM* (UNIONIDAE) ПРИ ПІДВИЩЕННІ ТЕМПЕРАТУРИ ВОДИ В УМОВАХ МІКРОКОСМУ¹

Вивчали адаптивні реакції прісноводних двостулкових молюсків род. *Unionidae* при підвищенні температури води до критичних величин в умовах модельної екосистеми — мікрокосму. Встановлено, що підвищення температури води супроводжується зміною метаболічних процесів, що призводять до зниження у зябровій тка-

¹ Стаття є другою в циклі публікацій, присвячених вивченню особливостей пристосування угруповань водних безхребетних прибережної мілководної зони Київського водосховища при підвищенні температури води до критичних величин шляхом застосування модельної екосистеми — мікрокосму. У першій статті розглянуто особливості адаптації до підвищеної температури представника род. *Gammaridae* — *Pontogammarus robustoides* (Romanenko V., Romanenko O., Krot Y., Podruhina A. Peculiarities of the *Pontogammarus robustoides* (Amphipoda, Gammaridae) adaptive reactions to the water temperature increasing in the model ecosystem — microcosm. *Turk. J. Fish. Aquat. Sci.* 2021. Vol. 21. P. 365—374.

Ц и т у в а н н я: Романенко О.В., Крот Ю.Г., Красюк Ю.М., Коновець І.М. Особливості адаптивних реакцій *Unio tumidus* та *Unio pictorum* (Unionidae) при підвищенні температури води в умовах мікрокосму. *Гідробіол. журн.* 2023. Т. 59. № 1. С. 39—53.

нині молюсків *Unio tumidus* і *U. pictoruit* вмісту загального білка і глікогену. За дії кричних температур ($30 \pm 0,5$ °C) спостерігається висока активність ферменту ЛДГ та зниження активності K^+ , Na^+ -АТФ-ази. Встановлено зростання фільтраційної активності та збільшення використання кисню досліджуваними двостулковими молюсками. Значна потреба в кисні пов'язана з окисненням енергетичних субстратів для швидкого отримання енергії, що витрачається на адаптивні процеси. Проте тривале підвищення температури водного середовища і відповідна підтримка високої швидкості обмінних процесів у досліджених молюсків може призводити до зменшення кількості енергетичних ресурсів, доступних для ключових біологічних процесів, таких як ріст і розмноження. Отримані дані підтверджують думку про те, що з підвищенням температури води внаслідок глобальних змін клімату багато популяцій прісноводних двостулкових молюсків можуть опинитися у небезпечній близькості до їхніх температурних максимумів.

Ключові слова: двостулкові молюски, температура води, зябра, глікоген, загальний білок, мікрокосм.

Двостулкові молюски є важливою біотичною складовою прісноводних екосистем і відіграють помітну роль у їхньому функціонуванні. Вона обумовлена, перш за все, участю цих тварин у ланцюгах живлення, оскільки вони не тільки являють собою джерело їжі для хижаків, але також створюють умови для розкладання детриту та беруть участь у контролі чисельності бактеріального населення і фітопланктону [34, 41]. Перенос речовини та енергії з водної товщі в донні відклади завдяки їхній життєдіяльності має суттєвий вплив на величину первинної та вторинної продукції, біогеохімічні цикли, швидкість осадження завислих речовин та прозорість води [44].

За умов глобальних кліматичних змін та екстремальних погодних явищ спостерігається аномальне підвищення температури у водних екосистемах [8, 9, 12]. Такі зміни температури водного середовища можуть порушувати їхню стабільність, оскільки відповідь водних організмів на дію цього чинника є видоспецифічною, основою на відмінностях у діапазоні фізіологічної толерантності, адаптаційному потенціалі та особливостях життєвого циклу [43].

Найінтенсивніше прогрівання води спостерігається у прибережних мілководних зонах водосховищ [3, 18]. Це чинить суттєвий вплив на життєдіяльність малорухомих організмів, у тому числі двостулкових молюсків родини *Unionidae* — типових мешканців цих біотопів. Адаптація представників малакофауни до підвищення температури води відбувається за рахунок певних метаболічних процесів і характеризується активацією ферментативних систем та використанням енергетичних субстратів організму [2, 4, 21]. Особливий інтерес в цьому аспекті полягає у розкритті механізмів, які визначають статус «переможця» і «переможеного» серед двох екологічно близьких видів з подібним ареалом за глобальних кліматичних змін. Крім того, подібні дослідження можуть надати важливі дані, необхідні для успішного збереження видового різноманіття прісноводних молюсків в умовах загрози глобальних змін клімату, оскільки популяції цієї групи водних організмів у останні десятиріччя зазнають негативних змін [39].

Дана робота присвячена вивченню адаптаційних реакцій двостулкових молюсків *Unio tumidus* (Philipsson in Retzius, 1788) і *Unio pictorum* (Linnaeus, 1758) при підвищенні температури води до критичних величин із застосуванням модельної екосистеми — мікрокосму.

Матеріал і методика досліджень

Об'єктами досліджень були двостулкові молюски перлівниці *U. tumidus* і *U. pictorum*, перевезені з мілководної зони Київського водосховища (урочище Толокунь). Відбір проб та визначення виду молюсків здійснювали згідно загальноприйнятих методів [5, 15, 22].

Модельні екосистеми, що використовувалися у цьому дослідженні, відповідали всім необхідним вимогам: були фізично обмежені, самодостатні, вміщали більше одного трофічного рівня, а їхні розміри дозволяли відбирати проби без значного порушення структури та динамічного режиму. Експерименти проводили одночасно у двох тотожних ємностях, кожна з яких була розділена перегородкою на два сполучених між собою відсіки з довжиною перебігу води 6,7 м. Потік води в ємностях створювався обертанням за допомогою електроприводу лопатей, насаджених на спільну вісь. Площа поверхні дна складала 1,27 м², об'єм води — 0,44 м³ [42]. Субстратом слугували донні відклади піщано-мулового типу, відібрані в місці мешкання молюсків.

Основу угруповань в дослідному і контрольному мікрокосмах серед безхребетних, крім молюсків, складали водні ракоподібні род. Gammariidae. Після проходження аклімації, на початку експерименту в обох мікрокосмах тварини перебували у близькому структурно-функціональному стані.

Динаміка температурного режиму в експериментальному мікрокосмі була наближена до умов перебування безхребетних на ділянках прибережної зони мілководь Київського водосховища в періоди їхнього значного прогрівання і включала етапи зростання температури зі швидкістю 1 °/добу (1—2-га, 6—8-ма доба), стабілізації на рівні докритичних (27±0,5 °C, 2—5-та доба) і критичних величин (30±0,5 °C, 8—13-та доба), зниження (14-та доба) та стабілізації на рівні вихідних величин (25,0±0,5 °C, 16—24-та доба). У контрольному мікрокосмі температура була 25±0,5 °C.

При проведенні дослідів використовували молюсків *U. tumidus* та *U. pictorum* з довжиною черепашки відповідно 73±5 і 75±6 мм, висотою 35±3 і 35±3 мм та товщиною 25±1 і 26±2 мм.

Дослідження адаптивних процесів на метаболічному рівні проводили на зябровій тканині молюсків, яка є основним органом дихання і через яку здійснюється відповідний обмін з навколишнім середовищем. У зябрах молюсків *U. tumidus* і *U. pictorum* визначали активність Na, K-активуючої Mg-залежної АТФ-ази за приростом вмісту неорганічного фосфору в середовищі інкубації [1, 10], лактатдегідрогенази (ЛДГ) [14] та вміст енергетичних субстратів: загального білка за методом Лоурі і глікогену [17].

Визначення швидкості фільтрації проводили за різницею концентрації клітин хлорели. Для цього двох попередньо зважених моллюсків поміщали на 30 хв у ємності 400 см³ з середовищем, в якому початкова концентрація клітин становила 500 тис./см³. Для визначення швидкості споживання кисню одну особину поміщали на 30 хв в закриті ємності об'ємом 400 см³ з водою, насиченою киснем шляхом аерації атмосферним повітрям. Вміст розчиненого кисню визначали за методом Вінклера [13]. Поглинений кисень розраховували як різницю між його вмістом у дослідних і контрольних (без внесення тварин) ємностях. Споживання кисню та швидкість фільтрації у двостулкових моллюсків у більшості випадків визначається у розрахунку на суху масу м'яких тканин, що призводить до втрати піддослідних організмів. Однак у наших дослідженнях ми хотіли цього уникнути, тому показники швидкості фільтрації і споживання кисню представлені у розрахунку на грам сирової загальної маси.

Отриманий цифровий матеріал оброблено загальноприйнятими методами варіаційної статистики з використанням програми Microsoft Office Excel 2016. На рисунках і у таблицях експериментальні дані представлені як середня величина і її стандартна похибка ($M \pm m$), при кількості повторів $n = 6$ — при визначенні біохімічних показників та $n = 3$ і 6 — при визначенні показників швидкості фільтрації і дихання відповідно. Порівняння статистичної значущості різниці середніх величин виконувалось за t -критерієм Стьюдента.

Результати досліджень та їх обговорення

Глікоген є основним метаболічним резервом у двостулкових моллюсків, і його вміст може використовуватися для оцінки їхнього фізіологічного стану. Встановлено, що при підвищенні температури води з $25 \pm 0,5$ до $27 \pm 0,5$ °C (5-та доба експерименту) вміст глікогену і загального білка у зябровій тканині обох видів моллюсків залишався на рівні контрольних показників (рис. 1).

Активність ЛДГ у зябрах досліджуваних моллюсків також відповідала контрольним величинам. При цьому активність K^+ , Na^+ -АТФ-ази в тканинах зябер *U. tumidus* і *U. pictorum* була на 12,0 ($p > 0,05$) та 13,7 % ($p > 0,05$) вище контрольних показників. Це може свідчити про зростання інтенсивності транспортних процесів крізь мембрани клітин зябрового апарату і підвищення активності обміну речовин в організмі моллюсків при підвищенні температури води до $27 \pm 0,5$ °C.

Слід зазначити, що подальше зростання температури води до $30 \pm 0,5$ °C на 9-ту добу спостережень призвело до зниження рівня глікогену у зябрах *U. tumidus* та *U. pictorum* відповідно на 16,8 та 18,4 % ($p < 0,05$ та $p < 0,01$). При цьому вміст загального білка у особин обох видів з експериментального мікрокосму статистично не відрізнявся від його вмісту у тварин з контрольного мікрокосму (рис. 2).

Вплив підвищеної температури води викликає у зябрах моллюсків активацію енергоємних процесів, на забезпечення яких використовується глікоген. Вважається, що глікоген є одним із «швидких» енергетичних

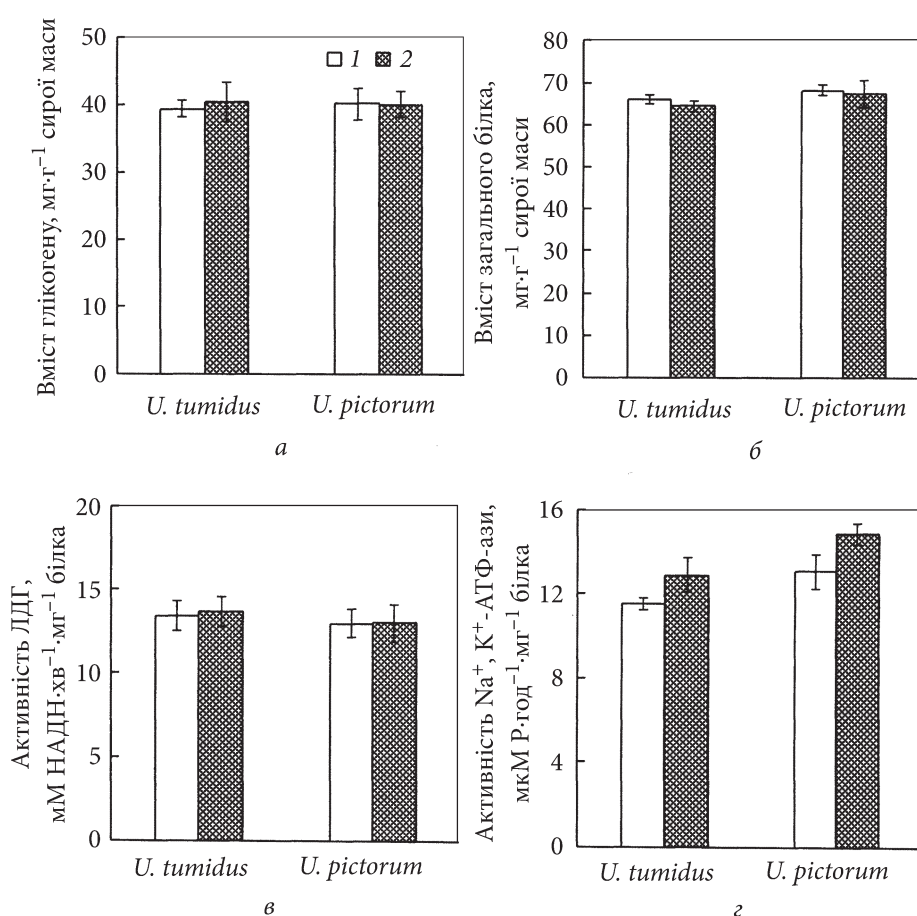


Рис. 1. Вміст глікогену (а), загального білка (б), активності ЛДГ (в) і K^+ , Na^+ -АТФ-ази (г) у зябровій тканині *U. tumidus* і *U. pictorum* при підвищенні температури до $27 \pm 0,5$ °C (5-та доба спостережень). Тут і на рис. 2—4: 1 — контрольний мікрокосм; 2 — дослідний мікрокосм

субстратів, який в першу чергу використовується організмом при дії несприятливих чинників середовища [6, 7, 30].

Активність ЛДГ у зябрах *U. tumidus* і *U. pictorum* при температурі води $30 \pm 0,5$ °C зростає відповідно на 21,6 і 25,3 % ($p < 0,05$) порівняно з контрольними молюсками. Ймовірно, зростання активності ЛДГ може свідчити про активацію анаеробних процесів в організмі молюсків, що спрямовані на пристосування до цих умов існування. Зокрема, відомо, що більшість пойкилотермних тварин пристосована до певного діапазону впливу чинників, а відхилення параметрів середовища від оптимальних величин веде до розвитку стресової реакції і активації низки захисних механізмів [27, 29, 33]. При цьому у багатьох водних тварин розвинені такі поведінкові реакції, які дозволяють особинам одного виду переміщатися і вибирати оптимальну для них температурну зону. У разі неможливості

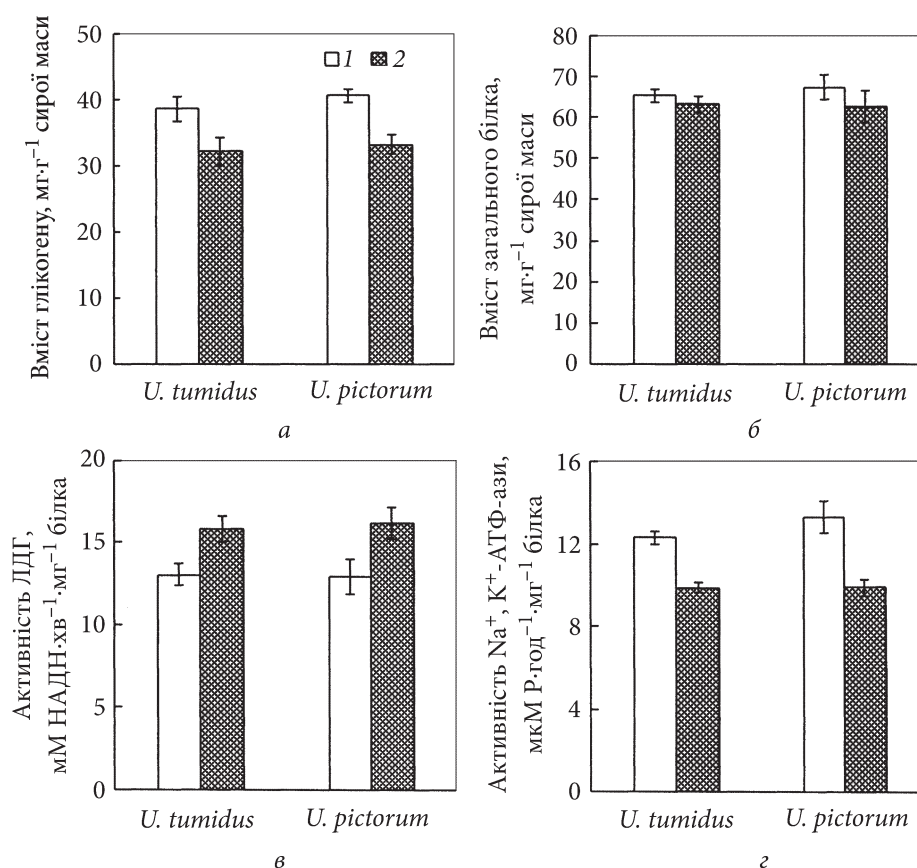


Рис. 2. Вміст глікогену (а), загального білка (б), активності ЛДГ (в) і K^+ , Na^+ -АТФ-ази (г) у зябровій тканині *U. tumidus* і *U. pictorum* при підвищенні температури до $30 \pm 0,5$ °C (9-та доба спостережень)

уникнення критичних температур здійснюється активізація метаболічних процесів, спрямованих на адаптацію організму до наслідків зміни температури оточуючого середовища [20, 49].

Зростання активності лактатдегідрогенази є свідченням використання організмом компенсаторних механізмів отримання енергії за несприятливих умов середовища [19, 26, 27].

Слід відмітити, що підтримка запасів енергетичних ресурсів організму при анаеробному способі життя супроводжується зниженням швидкості загального метаболізму [11, 16]. Певним підтвердженням цього є зниження активності K^+ , Na^+ -АТФ-ази в зябрах молюсків *U. tumidus* на 19,8 % ($p < 0,01$), а у *U. pictorum* — на 25,6 % ($p < 0,01$) порівняно з контрольною групою.

За подальшої підтримки температури води у експериментальному мікрокосмі на рівні $30 \pm 0,5$ °C з 9-ї по 13-ту добу дослідження вміст глікогену у зябрах *U. tumidus* знизився ще на 3,6, а у *U. pictorum* — на 6,4 мг/г сирової

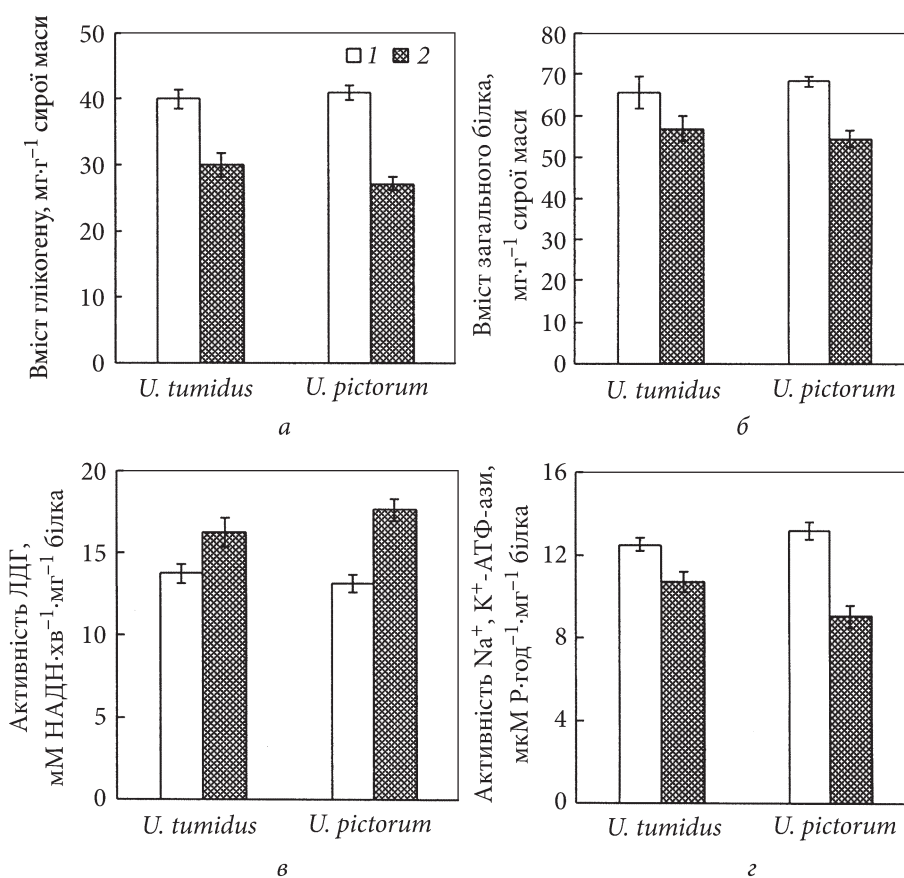


Рис. 3. Вміст глікогену (а), загального білка (б), активності ЛДГ (в) і K^+ , Na^+ -АТФ-ази (г) у зябровій тканині *U. tumidus* і *U. pictorum* при подальшому впливі температури $30 \pm 0,5$ °C (13-та доба спостережень)

маси, що склало відповідно 74,8 і 66,3 % ($p < 0,01$) величини цих показників у контрольних особин (рис. 3).

При цьому зниження вмісту загального білка у зябровій тканині *U. tumidus* і *U. pictorum* складало відповідно 13,3 і 20,4 % ($p > 0,05$ і $p < 0,01$) порівняно з групою молюсків з контрольного мікрокосму. Це явище можна пояснити подовженою дією несприятливого температурного режиму, що включає використання організмом білкових субстратів [23]. Очевидно, тривалий вплив підвищеної температури води викликав у зябрах молюсків активацію енергоємних процесів, на забезпечення яких було використано як глікоген, так і білок.

За подовженої дії температури $30 \pm 0,5$ °C у зябрах *U. tumidus* і *U. pictorum* виявлено високу активність ферменту ЛДГ, яка була відповідно на 18,2 % та 33,9 % ($p < 0,05$ та $p < 0,01$) вищою від контрольних величин. За даних умов активність K^+ , Na^+ -АТФ-ази у зябровій тканині молюсків знижувалась відповідно на 14,5 та 31,5 % ($p < 0,05$ та $p < 0,01$). Слід відмітити,

що активність K^+ , Na^+ -АТФ-ази в тканинах молюсків залежить від впливу величини і терміну дії температурного чинника, що в певній мірі пояснюється важливою участю цього ферменту в регулюванні іонного обміну в організмі, в першу чергу у зябровій тканині молюсків. Очевидно, тривала дія підвищеної температури $30 \pm 0,5$ °С викликає глибокі зміни регуляторних процесів в організмі молюсків, що супроводжується зниженням активності K^+ , Na^+ -АТФ-ази в зябровій тканині.

За умов відновлення температурного режиму до рівня вихідних величин, а саме зниженні температури води у експериментальному мікрокосмі до $25 \pm 0,5$ °С на 20-ту добу спостережень, у зябровій тканині *U. tumidus* і *U. pictorum* не спостерігалось суттєвого відхилення вмісту глікогену, порівняно з молюсками контрольного мікрокосму (рис. 4). При цьому вміст загального білка залишався нижче контрольних величин відповідно на 16,1 і 14,4 % ($p < 0,05$), а активність ферментів ЛДГ і K^+ , Na^+ -АТФ-ази у зябрах обох видів молюсків була в межах контрольних величин.

При цьому вміст загального білка залишався нижче контрольних величин відповідно на 16,1 і 14,4 % ($p < 0,05$), а активність ферментів ЛДГ і K^+ , Na^+ -АТФ-ази у зябрах обох видів молюсків була в межах контрольних величин.

Таким чином, отримані результати показали, що молюски *U. tumidus* і *U. pictorum* проявляють високу пластичність до впливу підвищених температур, оскільки за повернення температури з $30 \pm 0,5$ °С до оптимальних умов існування досить швидко відновлюють тканинний гомеостаз.

Здатність пристосовуватись до змін навколишнього середовища того чи іншого виду базується на особливостях пластичного та енергетичного обміну, які обмежені притаманними фізіологічними властивостями та нормою реакції, що виникли при формуванні виду. Фільтраційна активність є одним з основних показників фізіологічного стану двостулкових молюсків, оскільки забезпечує їхнє дихання та живлення. Крім цього, цей показник визначає адаптивний потенціал за зміни різноманітних абіотичних чинників і визначає запас фізіологічної стійкості при їхніх критичних змінах [40]. Споживання кисню є показником метаболічної активності, яка у водних безхребетних визначається внутрішніми та зовнішніми чинниками, серед останніх — температура навколишнього середовища, наявність їжі тощо [38].

Наші дослідження показали, що швидкість фільтрації та поглинання кисню в обох досліджуваних видів молюсків носить загалом позитивний температурно-залежний характер, проте обидва види демонструють можливість активної регуляції обміну речовин, що проявляється у відсутності прямого диктату правила Вант-Гоффа та різних часових максимумах інтенсивності цих процесів (рис. 5).

Існує думка про те, що у порівнянні з багатьма іншими представниками родини *Unionidae*, види *U. tumidus* і *U. pictorum* характеризуються значною екологічною пластичністю, яка обумовлює адаптацію до змін рН та окиснюваності водного середовища, замулення донних відкладів і

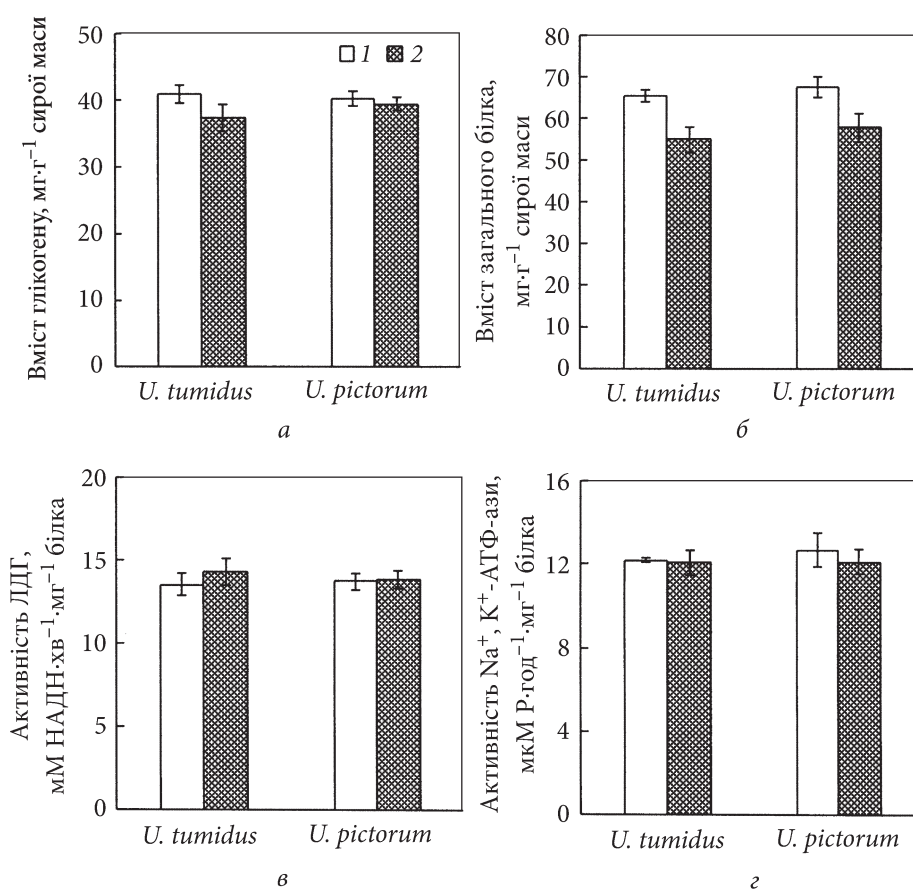


Рис. 4. Вміст глікогену (а), загального білка (б), активності ЛДГ (в) і K^+ , Na^+ -АТФ-ази (г) у зябровій тканині *U. tumidus* і *U. pictorum* при зниженні температури до $25 \pm 0,5$ °C (18-та доба спостережень)

швидкості течії [48]. Проте аналіз отриманих даних свідчить про те, що *U. tumidus* виявляє властивості кращого «метаболічного регулятора», що дозволяє йому підтримувати високу інтенсивність енергетичного обміну за несприятливої дії чинників. Вважається, що здатність до регуляції процесів поглинання кисню у прісноводних двостулкових молюсків пов'язана зі здатністю витримувати його низьку концентрацію в умовах, у яких мешкає вид [25, 37]. Важливо зазначити, що в екології двох досліджуваних видів існує досить тонка, але помітна різниця, яка полягає у наданні видом *U. pictorum* переваги біотопам з меншою глибиною і кращим насиченням середовища киснем порівняно з *U. tumidus* [32, 48].

На Євразійському континенті вид *U. pictorum* вважається одним з найпоширеніших серед інших видів роду *Unio*, проте вид *U. tumidus* має подібний ареал [36]. За результатами досліджень української частини басейну Дніпра у 2008—2009 рр., частота трапляння *U. pictorum* була також

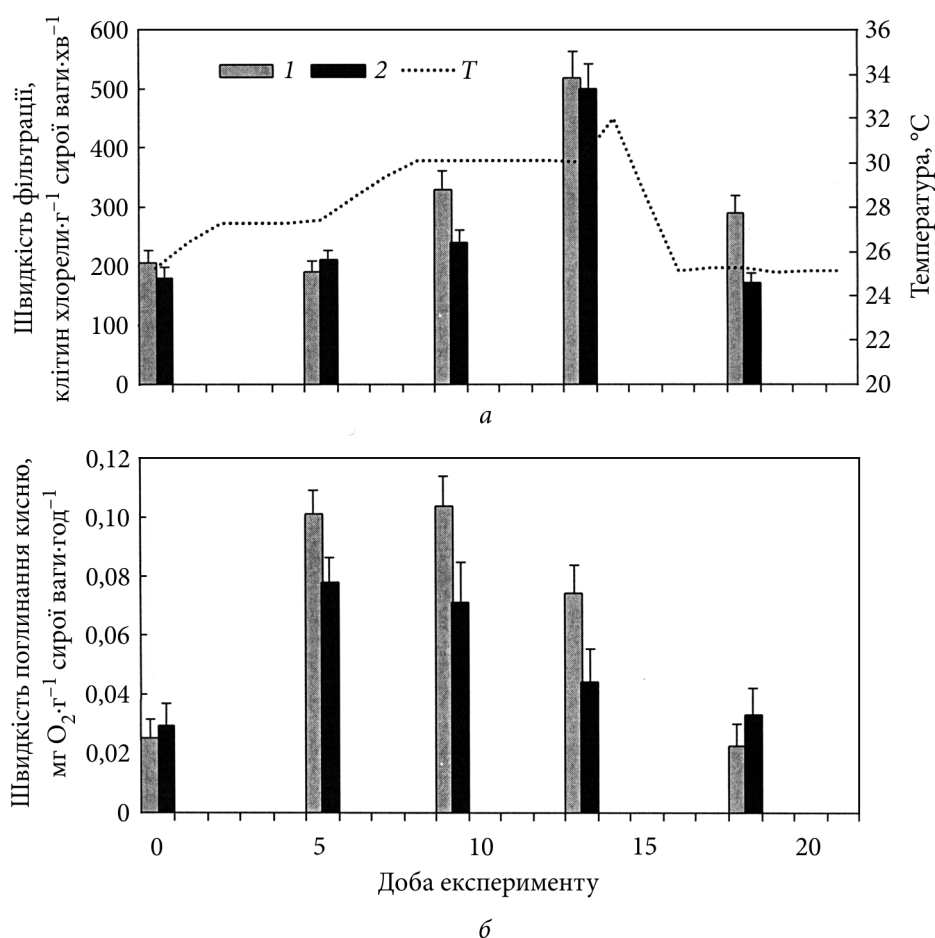


Рис. 5. Вплив температури на швидкість фільтрації (а) та поглинання кисню (б) *U. tumidus* (1) і *U. pictorum* (2) в умовах експериментального мікрокосму; T — динаміка зміни температурного режиму протягом експерименту

найбільшою (67,9 %) серед інших видів роду *Unio*, цей показник у *U. tumidus* складав близьку величину (63,0 %) [48].

Проте, беручи до уваги динаміку чисельності *U. pictorum* у водоймах Європи протягом останніх десятиліть, цей вид визнається як близький до загрозового стану (near threatened), на відміну від *U. tumidus*, який зазнає найменшого ризику (least concern) [45, 46]. Деякі автори вважають *U. tumidus* найбільш еврибіонтним видом серед представників роду *Unio* і найрезистентнішим до забруднення середовища [47]. Цікаво, що на основі даних молекулярного філогенетичного аналізу вид *U. pictorum* виявився подібнішим до *U. crassus* [24], ніж до *U. tumidus*. Зазначимо, що вид *U. crassus* у свій час вважався найпоширенішим, але його чисельність у водоймах західної і центральної Європи суттєво зменшилась протягом

другої половини минулого сторіччя [35], аналогічна тенденція відмічена і для української частини басейну Дніпра [48].

Висновки

Адаптація двостулкових молюсків *U. tumidus* і *U. pictorum* до підвищення температури водного середовища відбувається за рахунок зміни активності ферментативних систем, направлених на мобілізацію енергетичних субстратів організму. На етапі зростання температури до $27 \pm 0,5$ °C на 5-ту добу спостережень інтенсивність транспортних процесів у мембранах клітин зябрового апарату обох досліджуваних видів підвищується, про що свідчить зростання активності K^+ , Na^+ -АТФ-ази.

Відповіддю обох досліджених видів на зростання температури до порогових величин $30 \pm 0,5$ °C на 9-ту добу спостережень є підвищення активності ЛДГ у зябровій тканині. Збільшення часу експозиції експериментального мікрокосму до цієї температури призводить до зниження вмісту глікогену у зябровій тканині обох видів, що свідчить про його використання для енергозабезпечення організму за температурного стресу. Це підтверджується активним використанням глікогену та білкових субстратів у зябровій тканині молюсків за дії температури $30 \pm 0,5$ °C до 13-ї доби спостережень.

Слід відмітити, що підвищення температури води до порогових величин у обох видів молюсків супроводжувалось зростанням активності ферменту ЛДГ, а також впливало на активність K^+ , Na^+ -АТФ-ази в тканинах, від якої залежить регуляція та підтримка іонного обміну в організмі двостулкових молюсків. Проте тривала дія критичної температури ($30 \pm 0,5$ °C) викликала зміни регуляторних процесів в організмі молюсків, що супроводжувалось зниженням активності K^+ , Na^+ -АТФ-ази в їхніх зябрах.

За умов стабілізації температурного режиму ($25 \pm 0,5$ °C) ферментативна активність ЛДГ і K^+ , Na^+ -АТФ-ази у зябрах обох видів молюсків відповідала контрольним величинам. При цьому рівень глікогену у зябрах *U. tumidus* і *U. pictorum* достовірно не відрізнявся від контрольних показників, проте вміст загального білка був достовірно нижчим.

В цілому, молюски обох видів виявилися здатними ефективно регулювати енергетичний баланс у процесі адаптації до підвищення температури у модельній екосистемі. За пролонгованої дії критичної температури $30 \pm 0,5$ °C активація гліколітичних процесів і перебудова білкового обміну сприяє підтримці адаптаційних процесів і збереженню тканинного гомеостазу, а при зниженні температури води до $25 \pm 0,5$ °C спостерігається тенденція до швидкого відновлення енергетичних ресурсів тканини зябер.

Виявлено зростання фільтраційної активності та збільшення використання кисню досліджуваними двостулковими молюсками за даних умов. Значна потреба в кисні пов'язана з окисненням енергетичних субстратів для швидкого отримання енергії за несприятливої дії чинників.

Отримані дані підтверджують думку про те, що з підвищенням температури води внаслідок глобальних змін клімату багато популяцій прісноводних двостулкових молюсків можуть опинитися у небезпечній близькості до їхніх температурних максимумів, оскільки зміни у швидкості метаболізму через підвищення температури до критичних рівнів можуть зменшити кількість енергії, доступної для ключових біологічних процесів, таких як ріст і розмноження [31].

Підсумовуючи динаміку отриманих біохімічних і фізіологічних показників, можна зробити висновок про те, що популяції *U. pictorum* в більшій мірі будуть потерпати від підвищення температури середовища порівняно з *U. tumidus*. Відмінності у реакції на температурний стрес, що проявляються у різних метаболічних потребах та особливостях використання енергетичних ресурсів, можуть впливати на сучасні ареали цих двох близьких видів та їхню здатність справлятися зі зростанням температури у середовищі їхнього мешкання.

Список використаної літератури

1. Асатиани В.С. Ферментативные методы анализа. Москва : Наука, 1969. 740 с.
2. Балаева-Тихомирова О.М., Кацнельсон Е.И. Особенности обмена веществ *Planorbarius corneus* в зависимости от сезона года местообитания. *Біологія. Веснік ВДУ*. 2017. Т. 98, № 1. С. 66—74.
3. Водный фонд Украины: Искусственные водоёмы — водохранилища и пруды: Справочник / под ред. В.К. Хильчевского, В.В. Гребня. Киев : Интерпрес, 2014. 164 с.
4. Горіла М.В. Біохімічні основи адаптації. Навчальний посібник. Дніпро : РВВ ДНУ, 2016. 98 с.
5. Жадин В.И. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР. Москва ; Ленинград : Изд-во АН СССР, 1952. 346 с.
6. Иванович Г.В. Влияние содержания кислорода в воде на содержание гликогена у мидий Одесского порта. Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. Сб. научн. тр. Вып. 25. Севастополь, 2011. С. 383—391.
7. Иванович Г.В., Холодковская Е.В. Содержание гликогена и липидов у мидий Одесского залива на разных стадиях полового цикла. *Доп. НАН України*. 2004. № 9. С.158—161.
8. Изменение климата и водные ресурсы / под ред. Б.К. Бэйтс, З.В. Кундцевич, Саохон У., Ж.П. Палютикоф. Технический документ Межправительственной группы экспертов по изменению климата. Женева, 2008. 228 с.
9. Кондратьев К.Я. Глобальный климат. Санкт-Петербург : Наука, 1992. 358 с.
10. Кондрашова М.Н., Лесогорова М.Н., Шноль С.Э. Метод определения неорганического фосфора по спектрам поглощения в ультрафиолете. *Биохимия*. 1965. Т. 30, вып. 3. С. 567—572.
11. Кяйвярайнен Е.И., Борвинская Е.В., Серпунин Г.Г. и др. Роль Na^+/K^+ АТФазы в биохимических механизмах адаптации к абиотическим и биотическим факторам среды. Современные проблемы физиологии и биохимии водных организмов. Экологическая физиология и биохимия водных организмов. Сб. науч. статей. Петрозаводск : КарНЦ РАН. 2010. Т. 1. С. 115—120.
12. Матвеева Е.В. Проблема изменения климата и мировое сообщество. Санкт-Петербург : ПОЛИТЭКС. 2010. Т. 6, № 3. С. 178—195.
13. Методи гідроекологічних досліджень поверхневих вод / за ред. В.Д. Романенка. Київ : ЛОГОС, 2006. 408 с.

14. Методы биохимических исследований (липидный и энергетический обмен): учебное пособие / под ред. М.И. Прохорова. Ленинград : Ленинград. гос. ун-т, 1982. 272 с.
15. Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Зообентос / под ред. В.Р. Алексеева, С.Я. Цалолыхина. Москва : Тов-во науч. изданий КМК, 2016. Т. 2. 457 с.
16. Оскольская О.И., Нестерова Р.А., Тимофеев В.А. Влияние хозяйственной деятельности на морфо-физиологические характеристики *Unio stevenianus* на разных участках реки Черной (Западный Крым). *Вісн. Житомир. держ. пед. ун-ту ім. Івана Франка. Сер. біол.* 2002. Вип. 10. С. 179—182.
17. Практикум по биохимии / под ред. С.Е. Северина, Г.А. Соловьевой. Москва : Изд-во Моск. гос. ун-та, 1989. 510 с.
18. Природа Украинской ССР. Моря и внутренние воды / под ред. В.Н. Грезе, Г.Г. Поликарпова, В.Д. Романенко и др. Киев : Наук. думка, 1987.
19. Солдатов А.А. Андреев Т.И., Головина И.В. Особенности организации тканевого метаболизма у двустворчатого моллюска-вселенца *Anadara inaequivalvis* Bruguiere. *Доп. НАН України.* 2008. № 4. С. 161—165.
20. Тимофеев М.А. Экологические и физиологические аспекты адаптации к абиотическим факторам среды эндемичных байкальских и палеарктических амфипод : автореф. дис. ... докт. биол. наук. Томск, 2010. 44 с.
21. Фокина Н.Н., Руоколайнен Т.Р., Бахмет И.Н., Немова Н.Н. Роль липидов в адаптации мидий *Mytilus edulis* L. Белого моря к быстрому изменению температуры. *Докл. Акад. наук.* 2014. Т. 457, № 5. С. 615—617.
22. Шкорбатов Г.Л., Старобогатов Я.И. Методы изучения двустворчатых моллюсков. Ленинград : Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1990. Т. 219. 208 с.
23. Шульман Г.Е. Аболмасова Г.И., Столбов А.Я. Использование белка в энергетическом обмене гидробионтов. *Успехи совр. биологии.* 1993. Т. 113, вып. 5. С. 576—586.
24. Bolotov I.N., Kondakov A.V., Konopleva E.S. et al. Integrative taxonomy, biogeography and conservation of freshwater mussels (Unionidae) in Russia. *Sci. Rep.* 2020. Vol. 10, N 1. Art. 3072.
25. Chen LY., Heath A.G., Neves, R.J. Comparison of oxygen consumption in freshwater mussels (Unionidae) from different habitats during declining dissolved oxygen concentration. *Hydrobiologia.* 2001. Vol. 450. P. 209—214.
26. De Zwaan A. Anaerobic energy metabolism in bivalve mollusks. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.* 1977. Vol. 15. P. 103—187.
27. De Zwaan A., Putzer V. Metabolic adaptations of intertidal invertebrates to environmental hypoxia (a comparison of environmental anoxia to exercise anoxia). *Symp. Soc. Exp. Biol.* 1985. Vol. 39. P. 33—62.
28. De Zwaan A., Kluytmans J.H., Zandee D.I. Facultative anaerobiosis in molluscs. *Biochem. Soc. Symp.* 1976. Vol. 41. P. 133—168.
29. Demers A. Guderley H. Acclimatization to intertidal conditions modifies the physiological response to prolonged air exposure in *Mytilus edulis*. *Marine biology.* 1994. Vol. 118. P. 115—122.
30. Falfushynska H.I., Gnatyshyna L.L., Ivanina A.V. et al. Bioenergetic responses of freshwater mussels *Unio tumidus* to the combined effects of nano-ZnO and temperature regime. *Science of The Total Environment.* 2019. Vol. 650, Part 1. P. 1440—1450.
31. Ganser A.M., Newton T.J., Haro R.J. Effects of elevated water temperature on physiological responses in adult freshwater mussels. *Freshwater Biology.* 2015. Vol. 60. P. 1705—1716.
32. Haukioja E., Hakala T. Vertical distribution of freshwater mussels (Pelecypoda, Unionidae) in southwestern Finland. *Annales Zoologici Fennici.* 1974. Vol. 11, N 2. P. 127—130.

33. Hochachka P.W., Somero G.N. Biochemical adaptation: mechanism and process in physiological evolution. Oxford University Press. 2002 p. 480 p.
34. Jorgensen C. Bivalve filter feeding: hydrodynamics, bioenergetics, physiology, and ecology. Denmark : Olsen and Olsen, 1990. 140 p.
35. Lopes-Lima M., Kebapci U., Van Damme D. *Unio crassus*. IUCN red list of threatened species. Version 2015.2. 2014. Електронний ресурс <http://www.iucnredlist.org/>.
36. Lopes-Lima M., Sousa R., Geist J. *et al.* Conservation status of freshwater mussels in Europe: state of the art and future challenges. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* 2017. Vol. 92, N 1. P. 572—607.
37. McMahon R.F. Mollusca: Bivalvia. In: Ecology and classification of North American freshwater invertebrates / ed. by J.H. Thorp, A.P. Covich. Orlando, Florida : Acad. Press, 1991. P. 315—399.
38. Newell R.C., Roy A., Armitage K.B. An analysis of factors affecting the consumption of the isopod *Ligia oceanica*. *Physiol. Zoology*. 1976. Vol. 49. P. 109—147.
39. Payton S.L., Johnson P.D., Jenny M.J. Comparative physiological, biochemical and molecular thermal stress response profiles for two unionid freshwater mussel species. *J. Exp. Biol.* 2016. Vol. 219. P. 3562—3574.
40. Potet M., Devin S., Pain-Devin S. *et al.* Integrated multi-biomarker responses in two dreissenid species following metal and thermal cross-stress. *Environ. Pollut.* 2016. Vol. 218. P. 39—49.
41. Pusch M., Siefert J., Walz N. Filtration and respiration rates of two unionid species and their impact on the water quality of a Lowland River / ed. by G. Bauer, K. Wachtler, Ecological studies: ecology and evolution of the freshwater mussels Unionoida. Berlin : Springer-Verlag, 2001. Vol. 145. P. 317—326.
42. Romanenko V., Romanenko O., Krot Y., Podruhina A. Peculiarities of the *Pontogammarus robustoides* (Amphipoda, Gammaridae) adaptive reactions to the water temperature increasing in the model ecosystem — microcosm. *Turkish J. Fish. Aquat. Sci.* 2021. Vol. 21. P. 365—374.
43. Somero G.N. The physiology of global change: linking patterns to mechanisms. *Ann. Rev. Mar. Sci.* 2012. Vol. 4. P. 39—61.
44. Strayer D.L., Caraco N.F., Cole J.J. *et al.* Transformation of freshwater ecosystems by bivalves. *BioScience*. 1999. Vol. 49. P. 19—27.
45. Van Damme D. *Unio tumidus*. The IUCN Red List of threatened species 2011: e.T156111A4898810. 2011. Електронний ресурс <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2011-2.RLTS.T156111A4898810.en>.
46. Van Damme, D. *Unio pictorum*. The IUCN Red List of threatened species 2011: e.T155543A4795613. 2011. Електронний ресурс <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2011-2.RLTS.T155543A4795613.en>.
47. Wolff W.J. The Mollusca of the estuarine region of the rivers Rhine, Meuse and Scheldt in relation to the hydrography of the area. I. The Unionidae. *Basteria*. 1968. Vol. 32, N 1/3. P. 13—47.
48. Yanovich L.N., Pampura M.M. Fauna, distribution, and ecology of mollusks of the genus *Unio* (Mollusca: Bivalvia: Unionidae) in the basin of the Dnieper river within the territory of Ukraine. *Hydrobiol. J.* 2011. Vol. 47, N 4. P. 41—48.
49. Zbikowska E. Do larvae of *Trichobilharzia szidati* and *Echinostoma revolutum* generate behavioral fever in *Lymnaea stagnalis* individuals? *Parasitol. Res.* 2005. Vol. 97. P. 68—72.

Надійшла 25.10. 2022

O.V. Romanenko, Dr. Sc. (Biol.), Prof., NAS Full member, Head at Department,
Bogomolets National Medical University,
Peremogy avenue, 34, Kyiv, 03057, Ukraine
e-mail: alexrom@i.com.ua

Yu. G. Krot, PhD (Biol), Senior Researcher, Head at Department,
Institute of Hydrobiology of the NAS of Ukraine
Geroyiv Stalingrada prosp., 12, Kyiv, 04210, Ukraine
e-mail: yuriikrot@ukr.net
ORCID 0000-0001-8732-1322

Yu. M. Krasiuk, PhD (Biol), Researcher,
Institute of Hydrobiology of the NAS of Ukraine,
Geroyiv Stalingrada prosp., 12, Kyiv, 04210, Ukraine
e-mail: j-krazyuk@ukr.net
ORCID 0000-0002-8148-3168

I.M. Konovets, PhD (Biol), Senior Researcher, Head at Laboratory,
Institute of Hydrobiology of the NAS of Ukraine,
Geroyiv Stalingrada prosp., 12, Kyiv, 04210, Ukraine
e-mail: i.m.konovets@gmail.com
ORCID 0000-0003-4234-5026

PECULIARITIES OF THE *UNIO TUMIDUS* AND *UNIO PICTORUM* (UNIONIDAE)
ADAPTIVE REACTIONS TO THE WATER TEMPERATURE INCREASING IN THE
MICROCOSM

The freshwater bivalve family Unionidae populations' adaptive reactions with a water temperature increasing to the critical values were studied in the model ecosystem — the microcosm. It was found that an increase in water temperature is accompanied by a changes in metabolic processes, namely: a decrease in the content of total protein and glycogen in the gill tissue of mollusks *Unio tumidus* and *U. pictorum*. Under the influence of critical temperatures (30 ± 0.5 °C), a high activity of the enzyme LDG and a decrease in the activity of K^+/Na^+ -ATPase are observed. In this conditions the bivalve mollusks species studied increased filtration rate and respiration rate. A considerable requirement for oxygen is associated with the oxidation of energy substrates for the rapid production of energy spent on adaptive processes. However, a prolonged impact of increased temperature of the aquatic environment and the corresponding maintenance of a high rate of metabolic processes in the studied mollusks can lead to a decrease in the amount of energy resources available for key biological processes, such as growth and reproduction. These findings support the notion that as water temperatures rise due to global climate change, many populations of freshwater bivalves may be dangerously close to their high temperature tolerance limit.

Keywords: freshwater bivalves, water temperature, gills, glycogen, total protein, model ecosystem.