

НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ
ІНСТИТУТ ГІДРОБІОЛОГІЇ

Кваліфікаційна наукова
праця на правах рукопису

ПОДРУГІНА АННА БОРИСІВНА

УДК [595.371:591.044:57.047:591.613] (043.5)

ДИСЕРТАЦІЯ

**ТОЛЕРАНТНІСТЬ ТА ПОТЕНЦІЙНІ МОЖЛИВОСТІ
GAMMARIDAE ДО ДІЇ АБІОТИЧНИХ ТА БІОТИЧНИХ ЧИННИКІВ
ПРИ КУЛЬТИВУВАННІ В РЕГУЛЬОВАНИХ СИСТЕМАХ**

03.00.17 – гідробіологія

Подається на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук

Дисертація містить результати власних досліджень. Використання ідей, результатів і текстів інших авторів мають посилання на відповідне джерело

_____ А.Б. Подругіна

(підпис, ініціали та прізвище здобувача)

Науковий керівник: Крот Юрій Григорович, к.б.н., с.н.с.

(прізвище, ім'я, по батькові, науковий ступінь, вчене звання)

Київ-2019

АНОТАЦІЯ

Подругіна А.Б. Толерантність та потенційні можливості Gammaridae до дії абіотичних та біотичних чинників при культивуванні в регульованих системах. – На правах рукопису.

Дисертація на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук (доктора філософії) за спеціальністю 03.00.17 – гідробіологія. – Інститут гідробіології НАН України, Київ, 2019.

Дисертаційна робота присвячена встановленню фізіологічного діапазону толерантності та адаптивного потенціалу бентосних видів ракоподібних (родина Gammaridae) за дії абіотичних і біотичних чинників, визначенню оптимальних умов для їх росту і розвитку з метою керованого відтворення в регульованих системах. В основу роботи покладено результати натурних та експериментальних досліджень, що проведені в зоні прибережних мілководь Київського водосховища та в біотехнологічному комплексі Інституту гідробіології НАН України.

До числа найважливіших чинників, що визначають особливості адаптивних реакцій гамарид як в природних, так і в штучних умовах є температура води, яка регулює прояв основних життєвих функцій у водяних тварин. У зв'язку з цим на першому етапі роботи дано оцінку адаптивного потенціалу природних популяцій гамарид до змін температурного режиму.

Встановлено, що в зоні прибережних мілководь Київського водосховища основу угруповань водяних ракоподібних родини Gammaridae становили: *Chaetogammarus ischnus* (Stebling, 1898), *Pontogammarus robustoides* (Sars, 1894), *Dikerogammarus haemobaphes* (Eichwald, 1841) та *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894). Поступове підвищення температури води в діапазоні 21–26 °C стимулює процес відтворення гамарид. Її підвищення до 27–30 °C характеризується уповільненням інтенсивності розмноження *D. haemobaphes*, *Ch. ischnus* і

P. robustoides та припиненням у *D. villosus*. Температуру води 28 °C можна вважати критичною для їх відтворення.

За умов значного підвищення температури води пристосувальною реакцією гамарид до її критичних величин є їх просторовий перерозподіл завдяки горизонтальним та вертикальним міграціям в зони з більш сприятливими температурними умовами. Показано, що рухова активність тварин збільшується при наближенні температури води до крайніх величин толерантного діапазону виду, що в природних умовах надає їм можливість залишити несприятливу зону.

Враховуючи те, що в природних умовах на водяні організми впливає комплекс абіотичних чинників, подальші дослідження були направлені на з'ясування рівня теплостійкості природних та лабораторних популяцій гамарид, остання з яких протягом багатьох поколінь утримувалася при постійному (24 ± 1 °C) температурному режимі.

Показано, що формування терморезистентності гамарид носить різноспрямований характер і залежить від біологічних особливостей виду та характеру дії чинника: статичного, динамічного, коливального режимів.

З'ясовано, що за умов стресової дії чинника гамаридам *P. robustoides* і *Ch. ischnus* притаманна значна толерантність до впливу високих температур. Для представників як природних, так і лабораторних популяцій верхні межі толерантного діапазону становили відповідно 32 і 29 °C, абсолютно летальна температура – 35 і 32 °C.

В умовах динамічного режиму – підвищення температури води зі швидкістю 6 і 12 °C/год виявлено більшу терморезистентність *P. robustoides* порівняно з *Ch. ischnus*. При цьому, для обох видів гамарид при меншій швидкості нагріву відмічено скорочення та/або зміщення інтервалу летальних температур у бік більш низьких величин, що пов'язано зі збільшенням часу перебування тварин під дією пошкоджуючих температур.

Величини критичного температурного максимуму для природних популяцій *P. robustoides* і *Ch. ischnus* знаходилися в межах 38,3–39,7 і 35,7–

37,1 °C відповідно. Тривале утримання гамарид у відносно стабільних умовах з невеликою амплітудою коливань температури (24±1 °C) сприяло зниженню резистентності до стресового впливу екстремально високих температур у *P. robustoides* і її підвищенню в *Ch. ischnus* порівняно з природними популяціями.

За умов коливального режиму в інтервалі 25–28 та 25–30 °C за добу виживання природної популяції *D. villosus* було вище, ніж при стабільному температурному режимі (25±0,5 °C). Найбільш сприятливим виявився коливальний режим в інтервалі 25–28 °C, при якому перевищення контрольних показників (25±0,5 °C) за швидкістю приросту маси тіла рачків дорівнювало 167 % ($p < 0,001$). Можна припустити, що процеси відтворення гамарид можуть контролюватися не середньою, а верхньою або нижньою температурою діючого термоциклу.

Враховуючи те, що серед усіх Malacostraca гамариди є найбільш евригалінною групою, при їх культивуванні в штучних умовах особливе значення набуває загальний вміст солей розчинених у воді. Визначення рівня солоностікості проведено для гамарид *P. robustoides* і *Ch. ischnus* природної та лабораторної популяцій, остання з яких була адаптована до підвищеного рівня мінералізації води (1500 мг/дм³).

За статичної дії чинника для особин *P. robustoides* природної популяції відсутність загибелі відмічено при 5 ‰, а стовідсоткова загибель – при 12 ‰. Для представників адаптованої популяції – 8 і 15 ‰, відповідно. Представники природної популяції *Ch. ischnus* молодших вікових груп виявилися більш чутливими. Відсутність їх загибелі відмічено при 5 ‰, а старших – при 8 ‰. Стовідсоткову загибель обох розмірно-вікових груп відмічено при 18 ‰. Адаптована лабораторна популяція цього виду відрізнялася від природної більш високим рівнем солоностікості. Відсутність загибелі як для молодших, так і для старших особин спостерігали при 12 ‰, а стовідсоткову загибель – відповідно при 21 ‰ і 24 ‰.

В умовах динамічного режиму (збільшення солоності зі швидкістю 5‰/год) популяції обох видів гамарид характеризувалися більшою резистентністю порівняно зі статичним. Величини критичного сольового максимуму для представників природних популяцій молодших розмірно-вікових груп *P. robustoides* і *Ch. ischnus* становили $28,6 \pm 0,7$ і $30,6 \pm 1,3$ ‰ ($p < 0,05$), старших – $32,5 \pm 0,8$ і $33,1 \pm 0,5$ ‰ ($p > 0,05$) відповідно. Адаптація гамарид до підвищеної мінералізації збільшує загальний рівень солоностійкості у *Ch. ischnus*, не змінюючи його у *P. robustoides*.

Встановлено, що гамариди *Ch. ischnus* і *P. robustoides*, виявляють високу резистентність до вмісту амонійного азоту у водному середовищі, який є одним із лімітуючих чинників при культивуванні в регульованих системах.

Критичним рівнем для природних популяцій гамарид обох видів та вікових груп можна вважати вміст $\text{NH}_4^+ > 12,5$ мг N/дм³, для лабораторної популяції *Ch. ischnus*, а також *P. robustoides* старших розмірно-вікових груп – $> 25,0$ мг N/дм³. Утримання *Ch. ischnus* і *P. robustoides* протягом багатьох поколінь за умов підвищеного рівня амонійного азоту у водному середовищі призводить до підвищення резистентності у *Ch. ischnus*, не змінюючи її у *P. robustoides*.

На підставі отриманих результатів вперше розроблено технологічну схему культивування гамарид в регульованих системах. Встановлено, що більш придатним видом є *Ch. ischnus*. Забезпечення максимальної продуктивності при штучному вирощуванні гамарид досягається за рахунок створення оптимальних умов (температурного та газового режимів, освітленості та фотоперіоду, кормових раціонів, якості водного середовища).

Одержані у дисертаційній роботі результати щодо діапазону толерантності та потенційної здатності ракоподібних родини Gammaridae до дії абіотичних і біотичних чинників можуть бути використані для розробки біотехніки утримання маточних культур гамарид та біотехнології їх

цілорічного, поліциклічного культивування в регульованих системах для отримання харчової, кормової та технічної сировини; створення спеціалізованих ліній гамарид із заданими характеристиками з метою отримання біологічно-активних сполук, таких як хітин і хітозан; вирощування тест-об'єктів з підвищеною чутливістю для оцінки токсичності природних і стічних вод, донних відкладів за фізіологічними та цитогенетичними показниками, тощо.

Ключові слова: толерантність, потенційні можливості, ракоподібні, Gammaridae, культивування, регульовані системи.

ABSTRACT

Podrugina A. B. Tolerance and potential of Gammaridae to the effect of abiotic and biotic factors under cultivation in regulated systems. - Manuscript copyright.

Thesis for obtaining the Doctor of Philosophy degree (PhD) in Biological Sciences, specialty 03.00.17 – hydrobiology. – Institute of Hydrobiology, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv, 2019.

The dissertation is focused on the determination of the physiological tolerance ranges and adaptive potential of crustaceans Gammaridae to the effect of abiotic and biotic factors, determination of optimal conditions for their growth and development, with the purpose of controlled reproduction in operated systems. The work is based on the results of field and experimental research conducted in the coastal shallow water zone of the Kyiv's reservoir of the Dnipro and at the biotechnological complex of the Institute of Hydrobiology of the National Academy of Sciences of Ukraine.

One of the most important factors that specify the peculiarities of adaptive reactions of gammarides both in natural and artificial conditions is the water temperature, since it regulates the expression of essential living functions of

aquatic animals. In this regard, at the first stage of investigation the adaptive potential of natural populations of gammarides to changes in the water temperature were studied.

The core of the community of water crustaceans of the Gammaridae family in the coastal shallow water zone of the Kyiv's reservoir were: *Chaetogammarus ischnus* (Stebbing, 1898), *Pontogammarus robustoides* (Sars, 1894), *Dikerogammarus haemobaphes* (Eichwald, 1841) and *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894). It is demonstrated that the gradual increase of water temperature in the range 21–26 °C in the coastal shallow water zone of the Kiev reservoir stimulates the reproduction of gammarides. Further increasing of water temperature to 27–30 °C decreases the reproduction rate of *Dikerogammarus haemobaphes* (Eichwald, 1841), *Chaetogammarus ischnus* (Stebbing, 1898) and *Pontogammarus robustoides* (Sars, 1894), and terminate reproduction of *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894). Temperatures over 28 °C can be considered as critical for these species reproduction.

Under increasing of water temperature to critical values, the adaptive response of gammarides consists in their spatial redistribution due to horizontal and vertical migrations in zones with more favorable temperature conditions. It is found that with increasing of the depth and consequent lowering of water temperature, the gammarid number rises from 51 ± 6 per m^2 to 1000 ± 127 per m^2 . The physical activity of animals increases in response to approaching of water temperature the extreme values of species tolerance range, that allow them to leave an unfavorable zones of natural habitat.

Taking into account the fact that in a natural environment the aquatic organisms are influenced by a complex of abiotic factors, further researches were directed on determination the level of temperature resistance of natural and laboratory populations of gammarides, the latter of which maintained for many generations at constant (24 ± 1 °C) temperature.

It is shown that the formation of the thermoresistance of gammarides is multidirectional process and depends on the biological features of the species and

mode of factor action: static, dynamic, cyclic modes.

It is demonstrated that under stress level of the factor gammarides *P. robustoides* and *Ch. ischnus* are characterized by considerable tolerance to the effects of high temperatures. For representatives of both natural and laboratory populations, the upper limits of the tolerance range were 32 and 29 °C, respectively, and the lethal temperature was 35 and 32 °C respectively.

Under of dynamic mode of action (increasing of water temperature on 6 and 12 °C per hour), *P. robustoides* had a greater thermal resistance compared to *Ch. ischnus*. At slower heating rate, constriction and/or moving of the lethal temperatures range towards lower values is registered for both species of gammarides, which is manifested by an increase in the survival time of animals under the influence of damaging temperatures.

The value of the critical temperature maximum for natural populations of *P. robustoides* and *Ch. ischnus* were within 38.3–39.7 and 35.7–37.1 °C, respectively. Prolonged maintenance of gammarides in relatively stable conditions with a small amplitude of temperature fluctuations (24 ± 1 °C) led to the decreasing of resistance to the stressful effects of extreme high temperatures in *P. robustoides* and its increase in *Ch. ischnus* in comparison with natural populations.

Under the cyclic temperature mode in the range of 25–28 and 25–30 °C, the survival of the natural population of *D. villosus* was higher than under static temperature mode (25 ± 0.5 °C). The cyclic mode in the range of temperatures 25–28 °C was the most favorable and resulted in exceeding of control values of crustaceans biomass growth rate by 167 % ($p < 0.001$). It can be assumed that the reproduction of gammarides is controlled not by the average, but by the upper or lower temperature of the influenced thermocycle.

Taking into account that, among all Malacostraca, gammarides are the most euryhaline group, during their cultivation under controlled conditions the total content of salts dissolved is of particular importance. Determination of the salinity resistance was carried out for representatives of natural and laboratory

populations of two species of gammarides – *P. robustoides* and *Ch. ischnus*, the latter species was adapted to the increased level of water mineralization (1500 mg/dm³).

Under effect of the factor in static mode on individuals of the natural population of *P. robustoides*, 5 ‰ was found to be vital and 12 ‰ – lethal salinity value. For representatives of the adapted population these indexes were 8 and 15 ‰ respectively. Younger age group of the natural population *Ch. ischnus* was more sensitive, vital salinity was 5 ‰ in comparison to 8 ‰ for senior age group. Lethal salinity level for both age groups comprised 18 ‰. Adapted laboratory population of this species distinguished from the natural with higher level of salinity resistance. Vital salinity level for both younger and older individuals was 12 ‰, and lethal level – 21 ‰ and 24 ‰ respectively.

Under of dynamic mode (increase of salinity at a rate 5 ‰/h), the populations of both species of gammarides were characterized by a greater resistance compared to static mode of exposure. The values of the critical salt maximum for representatives of natural populations of *P. robustoides* and *Ch. ischnus* comprised 28.6 ± 0.7 and 30.6 ± 1.3 ‰ ($p < 0.05$) for younger groups and 32.5 ± 0.8 i 33.1 ± 0.5 ‰ ($p > 0.05$) for senior groups respectively. Adaptation of gammarides to elevated mineralization level increases the overall level of salinity resistance in *Ch. ischnus* without changing it in *P. robustoides*.

It is found that *Ch. ischnus* and *P. robustoides* demonstrate high resistance to ammonia nitrogen in an aqueous medium, which is one of the limiting factors during cultivation in regulated systems. Critical level of NH₄⁺ for natural populations of both species and both age groups is >12.5 mg N/dm³, and for laboratory population of these species – >25.0 mg N/dm³. Maintenance of *Ch. ischnus* and *P. robustoides* during several generations in a media with elevated level of ammonia nitrogen leads to increasing of resistance of *Ch. ischnus* without changing it in *P. robustoides*.

On the basis of experimental research, pioneering technological scheme of gammarides cultivation in regulated systems was developed. *Ch. ischnus* is found

to be more promising species. Maximal productivity during artificial cultivation of gammarides can be obtained by supporting optimal parameters (temperature, dissolved gases regimes, illumination and photoperiod, feeds, water quality).

The obtained results on the range of tolerance and potential of crustaceans Gammaridae to effect of abiotic and biotic factors can be used for development of biotechnology of maintenance of stock cultures of gammarides and biotechnology for their year-round, polycyclic cultivation in regulated systems for obtaining food, feed and technical raw materials; creation of specialized lines of gammarides with the required characteristics for obtaining of biologically active compounds, such as chitin and chitosan; maintenance of high sensitive test-objects for assessment of the toxicity of natural and sewage waters, bottom sediments by physiological and cytogenetic parameters, etc.

Key words: tolerance, potential, crustaceans, Gammaridae, cultivation, regulated systems.

СПИСОК НАУКОВИХ ПРАЦЬ, ОПУБЛІКОВАНИХ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

Статті у фахових виданнях

1. **Подругіна А.Б.**, Леконцева Т.І. Особливості розвитку зоопланктонних угруповань рибоводних ставків при їх різному навантаженні мінеральним азотом. Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту ім. В. Гнатюка. Сер. Біологія. 2008. № 3 (37). С. 124–129. *(Відбір проб, обробка та узагальнення результатів, участь у написанні статті)*

2. Романенко В.Д., Крот Ю.Г., Леконцева Т.І., **Подругіна А.Б.** Резистентність гамарид *Chaetogammarus ischnus* Stebbing (Crustacea: Amphipoda) до змін температури водного середовища. Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту ім. В. Гнатюка. Сер. Біологія. 2013. № 1 (54). С. 79–84. *(Проведення експериментальних досліджень, обробка результатів, участь у написанні статті).*

3. Коновець І.М. Кіпніс Л.С., Гончарова М.Т., **Подругіна А.Б.**, Ситник Ю.М. Еколого-токсикологічне дослідження рівнів забруднення води та донних відкладів р. Нивка в районі аеропорту «Київ». Рибогосподарська наука України. 2013. № 2 (24). С. 32–44. *(Відбір проб, проведення експериментальних досліджень, участь у написанні статті).*

4. Romanenko V.D., Krot Yu.G., Lekontseva T.I., **Podrugina A.B.** Resistance of gammarids *Pontogammarus robustoides* and *Chaetogammarus ischnus* (Crustacea: Amphipoda) to elevation of temperature of the aquatic medium. Hydrobiological Journal. 2014. Vol. 50, Iss. 3. P. 55–63. *(Проведення експериментальних досліджень, участь в аналізі даних та написанні статті).*

5. Romanenko V.D., Kipnis L.S., Goncharova M.T., Konovets I.M., **Podrugina A.B.** Toxicoresistance of Invasive Gammaridae (Crustacea: Amphipoda) of the Littoral Zone of the Dnieper Reservoirs to the Heavy Metal

Ions. Hydrobiological Journal. 2014. Vol.50, Iss. 2. P. 51–57. (*Проведення експериментальних досліджень, обробка та узагальнення результатів, участь у написанні статті*).

6. Романенко В.Д., Крот Ю.Г., Леконцева Т.І., Фриновська Т.В., **Подругіна А.Б.** Резистентність гамарид *Pontogammarus robustoides* (Sars) (Crustacea: Amphipoda) до змін температури водного середовища. Морской экологический журнал. 2014. № 2 (13). С. 63–69. (*Проведення експериментальних досліджень, обробка та узагальнення результатів, участь у написанні статті*).

7. Романенко В.Д., Крот Ю.Г., Леконцева Т.І., Фриновська Т.В., **Подругіна А.Б.** Структурно-функціональний стан угруповань гамарид мілководної зони Київського водосховища під впливом високих температур. Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту ім. В. Гнатюка. Сер. Біологія. 2015. № 3–4 (64). С. 575–579. (*Відбір проб, обробка та узагальнення результатів, участь у написанні статті*).

8. Крот Ю.Г., Леконцева Т.І., **Подругіна А.Б.**, Гончарова М.Т., Бабич Г.Б., Мирошниченко М.В. Резистентность *Pontogammarus robustoides* (Sars) (Crustacea: Amphipoda) к изменению солености воды. Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту ім. В. Гнатюка. Сер. Біологія. 2017. № 3 (70). С. 88–94 (*Проведення експериментальних досліджень, обробка та узагальнення результатів, участь у написанні статті*).

9. Romanenko V.D., Krot Yu.G., Lekontseva T.I., **Podrugina A.B.** Peculiarities of phyto- and zooplankton structural organization at an extremely high content of inorganic compounds of nitrogen in the water. Hydrobiological Journal. 2017. Vol. 53, Iss. 5. P. 3–14. (*Відбір проб, обробка та узагальнення результатів, участь у написанні статті*).

Патенти

10. Спосіб прогнозування змін у водних екосистемах за дії природних та антропогенних чинників шляхом використання мікрокосмів з реєстраційними камерами: пат. на корисну модель 87011 Україна: МПК G01N 33/18 (2006.01). В.Д. Романенко, Ю.Г. Крот, С.М. Малина, Т.І. Леконцева, **А.Б. Подругіна**; заявник Інститут гідробіології НАН України. – № заяв. а 2012 01058; опубл. 27.01.2014, Бюл. № 2. (*Участь у проведенні досліджень, проведення патентного пошуку, написання патенту*).

Тези та матеріали конференцій

11. Крот Ю.Г., Леконцева Т.І., **Подругіна А.Б.**, Якуненко О.К. Структурні особливості зоопланктонних угруповань у водоймі з екстремальним вмістом мінеральних сполук азоту. «Современные проблемы гидробиологии. Перспективы, пути и методы решений-2»: материалы международной научной конференции. Херсон, 2008. С. 212–216. (*Відбір проб, обробка та узагальнення результатів*).

12. Крот Ю.Г., Коновец И.Н., Кипнис Л.С., Киризий Т.Я., Гончарова М.Т., **Подругина А.Б.**, Зорина-Сахарова Е.Е., Ляшенко А.В. Комплексная оценка состояния донных отложений р. Днепр в районе г. Киева. «Антропогенное влияние на водные организмы и экосистемы»: материалы III всероссийской конференции по водной токсикологии. Борок, 2008. С. 205–209. (*Відбір проб, проведення експериментальних досліджень, участь у написанні тез*).

13. Романенко В.Д., Крот Ю.Г., Коновец И.Н., Кипнис Л.С., Киризий Т.Я., Леконцева Т.І., Старосила Е.В., Гончарова М.Т., **Подругина А.Б.** Особенности функционирования водных экосистем под влиянием высоких концентраций минерального азота. «Озерные

экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды»: тезисы докладов IV Международной научной конференции, Минск-Нарочь 12–17 сентября 2011 г. Минск, 2011. С. 42. (*Відбір проб, обробка та узагальнення результатів*).

14. **Подругина А.Б.,** Леконцева Т.И. Использование активного ила очистных сооружений в качестве корма при культивировании *Daphnia magna* S T R A U S в регулируемых системах. “Pontus Euxinus – 2013” сборник материалов VIII Международной научно-практической конференции молодых учёных по проблемам водных экосистем. Севастополь, 2013. С. 109–110. (*Проведення експериментальних досліджень, обробка та узагальнення результатів, участь у написанні тез*).

15. **Подругіна А.Б.** Визначення меж потенційної толерантності *Pontogammarus robustoides* S A R S (Crustacea: Amphipoda) до змін температури водного середовища. Актуальні проблеми сучасної гідроекології: зб. мат. наук.-практ. конф., присвяченої 95-річчю заснування Національної академії наук України. Київ, 2013. С. 70–71.

16. **Подругіна А.Б.,** Фриновська Т.В., Бабич Г.Б., Мірошніченко М.В. Розподіл природних популяцій гамарид на субстратах різного типу. «Біологічні дослідження – 2014»: мат. наук.-практ. конф. для молодих учених та студентів зб. наук. праць. Житомир, 2014. С. 189–190. (*Обробка та узагальнення результатів, участь у написанні тез*).

17. **Подругіна А.Б.,** Гончарова М.Т. Резистентність гамарид *Pontogammarus robustoides* (Sars), *Dikkerogammarus villosus* (Sowinsky) та *Dikkerogammarus haemobaphes* (Eichwald) до дії амонійного азоту. Сучасна гідроекологія: місце наукових досліджень у вирішенні актуальних проблем: зб. мат. наук.-практ. конф., присвяченої 75-річчю заснування Інституту гідробіології Національної академії наук України. Київ, 2015. С. 53–55. (*Проведення експериментальних досліджень, аналіз результатів, участь у написанні тез*).

18. Гончарова М.Т., **Подругіна А.Б.** Вибірковість субстратів з

різним гранулометричним складом личинками *Chironomus riparius*. Сучасна гідроекологія: місце наукових досліджень у вирішенні актуальних проблем: зб. мат. III наук.-практ. конф. для молодих вчених. Київ, 2016. С. 16–17. (Проведення експериментальних досліджень, обробка результатів).

19. Гончарова М.Т., **Подругіна А.Б.**, Юришинець І.В. Вплив екстремальних температур на структурно-функціональні характеристики геному гамарид *Pontogammarus robustoides* в умовах мікрокосму. Сучасна гідроекологія: Місце наукових досліджень у вирішенні актуальних проблем: зб. мат. IV наук.-практ. конф. для молодих вчених, присвяченої 100-річчю Національної академії наук України. Київ, 2017. С. 19–21. (Проведення експериментальних досліджень, обробка та аналіз результатів досліджень).

20. **Подругіна А.Б.**, Гончарова М.Т. Стійкість природної та лабораторної популяції гамарид *Chaetogammarus ischnus* (STEBBING) та *Pontogammarus robustoides* (SARS) до дії амонійного азоту. Сучасна гідроекологія: Місце наукових досліджень у вирішенні актуальних проблем: зб. мат. V наук.-практ. конф. для молодих вчених. Київ, 2018. С. 44–46. (Проведення експериментальних досліджень, аналіз результатів, участь у написанні тез).

21. Романенко В.Д., Крот Ю.Г., Леконцева Т.І., **Подругіна А.Б.** Особенности адаптации инвазивных видов гаммарид (Crustacea: Amphipoda) в мелководной зоне киевского водохранилища к действию высоких температур. «Біологічні дослідження – 2019»: Збірник наукових праць. – Житомир: «Полісся», 2019. С. 182–184. (Обробка та узагальнення результатів, участь у написанні тез).

ЗМІСТ

ВСТУП	19
РОЗДІЛ I РАКОПОДІБНІ ПРИСНОВОДНОГО ФАУНІСТИЧНОГО КОМПЛЕКСУ ЯК ОБ'ЄКТ ВИРОЩУВАННЯ В ШТУЧНИХ УМОВАХ.....	25
1.1 Характеристика водяних ракоподібних.....	26
1.1.1 Походження та райони існування	27
1.1.2 Будова тіла гамарид	29
1.1.3 Розмноження і розвиток гамарид	30
1.1.4 Живлення гамарид	32
1.2 Вплив екологічних чинників на життєдіяльність водяних ракоподібних.....	34
1.2.1 Вплив гідродинамічного режиму на життєдіяльність ракоподібних.....	34
1.2.2 Температура води як провідний чинник в процесах росту, розвитку і відтворення ракоподібних	35
1.2.3 Вплив розчиненого у воді кисню на життєдіяльність гамарид.....	37
1.2.4 Вплив концентрації йонів водню на гамарид	37
1.2.5 Неорганічні сполуки азоту та їхній вплив на розвиток ракоподібних	38
1.2.6 Мінералізація води та її роль в життєдіяльності гамарид	40
1.2.7 Вплив речовин токсичної дії на гамарид.....	41
1.3 Еколого-фізіологічні особливості адаптації ракоподібних до змін умов оточуючого середовища	42
1.3.1 Особливості адаптації гамарид до змін температури води	43
1.3.2 Адаптація ракоподібних до змін солоності води.....	46
1.3.3 Вплив величини рН на процеси адаптації ракоподібних.....	49
1.4 Ракоподібні – перспективні об'єкти культивування	50
1.5 Існуючі методи та системи культивування гамарид в штучних умовах.....	52
РОЗДІЛ 2 МАТЕРІАЛИ І МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ.....	56
2.1 Методи оцінки структурно-функціонального стану та просторового розподілу ценозів ракоподібних (родини Gammaridae) зони прибережних	

мілководь Київського водосховища.....	56
2.2 Дослідження адаптивних реакцій та екологічного потенціалу ракоподібних родини Gammaridae	57
2.2.1 Методи досліджень резистентності гамарид до підвищених температури та солоності води за статичної та динамічної дії чинників.....	58
2.2.2 Методи досліджень впливу коливального температурного режиму на гамарид.....	60
2.2.3 Методи оцінки резистентності природної та лабораторної популяцій гамарид <i>Ch. ischnus</i> та <i>P. robustoides</i> до дії амонійного азоту.....	62
2.3 Методи оцінки вибіркості гамаридами штучних субстратів та кормів різного типу	63
РОЗДІЛ 3 ОСОБЛИВОСТІ АДАПТИВНИХ РЕАКЦІЙ ПРИРОДНИХ І ЛАБОРАТОРНИХ ПОПУЛЯЦІЙ ГАМАРИД ДО ЗМІН ТЕМПЕРАТУРНОГО РЕЖИМУ	65
3.1 Структурно-функціональний стан угруповань гамарид мілководної зони Київського водосховища під впливом високих температур.....	66
3.2. Стійкість гамарид <i>P. robustoides</i> та <i>Ch. ischnus</i> в умовах статичного підвищення температури води.....	72
3.3 Теплостійкість гамарид <i>P. robustoides</i> та <i>Ch. ischnus</i> в умовах динамічного підвищення температури води	75
3.4 Стійкість гамарид <i>D. villosus</i> та <i>P. robustoides</i> в умовах коливального температурного режиму води	81
РОЗДІЛ 4 ОСОБЛИВОСТІ АДАПТИВНИХ РЕАКЦІЙ ПРИРОДНИХ І ЛАБОРАТОРНИХ ПОПУЛЯЦІЙ ГАМАРИД ДО ЗМІНИ СОЛОНОСТІ ВОДИ.....	92
4.1 Резистентність природних і лабораторних популяцій гамарид <i>P. robustoides</i> та <i>Ch. ischnus</i> в умовах статичного підвищення солоності води.....	94
4.2 Стійкість гамарид <i>P. robustoides</i> та <i>Ch. ischnus</i> в умовах динамічного підвищення солоності води.....	100

РОЗДІЛ 5 ОСОБЛИВОСТІ АДАПТАЦІЇ ГАМАРИД ДО РІЗНИХ РІВНІВ НАВАНТАЖЕННЯ НЕОРГАНІЧНИМИ СПОЛУКАМИ АЗОТУ	108
5.1 Резистентність природної та лабораторної популяції гамарид <i>Ch. ischnus</i> та <i>P. robustoides</i> до дії амонійного азоту	108
РОЗДІЛ 6 ОСОБЛИВОСТІ КУЛЬТИВУВАННЯ РАКОПОДІБНИХ В РЕГУЛЬОВАНИХ СИСТЕМАХ	115
6.1 Біологічна характеристика гамарид та біотехніка їх культивування ..	115
6.2 Вибірковість гамарид по відношенню до природних та штучних субстратів	118
6.3 Особливості харчування гамарид в природних і штучних умовах.....	123
6.4 Технологічна схема культивування гамарид в регульованих системах	126
6.5 Якість водного середовища при культивуванні гамарид в регульованих системах	131
ВИСНОВКИ	132
СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ	134

ВСТУП

Актуальність теми. Зменшення біоресурсів Світового океану та континентальних водойм через неконтрольований вилов гідробіонтів, а також зростання забруднення поверхневих вод промисловими, сільськогосподарськими та побутовими стічними водами потребує розробки і впровадження нових підходів до сучасної аквакультури [75, 200]. Поряд з тим, глобальне потепління та суттєвий антропогенний вплив збільшують кількість екстремальних погодних явищ [53, 172]. Нерівномірна зміна температури земної поверхні призводить до порушення режиму функціонування гідросфери, що, в свою чергу, впливає на життєдіяльність водяних організмів [6, 155].

З'ясовано, що в ході онтогенетичного та філогенетичного розвитку у водяних тварин, як і у інших організмів, сформувався унікальний фізіологічний діапазон толерантності, в межах якого будь-який чинник істотно не впливає на їх життєдіяльність [55]. У зв'язку з тим, що в природних умовах ріст, розвиток і відтворення водяних організмів здійснюються під комплексним впливом різноманітних комбінацій чинників біотичної і абіотичної природи, та, зазвичай, знаходяться у зоні песимуму чи пригнічення, фізіологічний потенціал гідробіонтів реалізується лише частково. При цьому діапазон дії екологічних чинників різний як в межах популяції, так і в процесі розвитку організму [12, 121].

Методологія культивування гідробіонтів в керованих умовах повинна базуватись на вивченні їх фізіологічного потенціалу, метаболічних взаємовідносин, ролі у відновленні біологічної повноцінності середовища існування тощо. Подальшого дослідження потребують приховані притаманні виду властивості, які б за відповідних умов змінювали стратегію і тактику їх росту, розвитку і відтворення [6, 16].

У зв'язку з цим, при розробці методів культивування водяних ракоподібних, актуальним є з'ясування їх фізіологічного діапазону

толерантності та адаптивного потенціалу, з урахуванням біології виду, до дії абіотичних і біотичних чинників. Вирішення цих питань потребує застосування комплексних підходів для дослідження взаємодії основних структурних компонентів штучних систем – об'єктів вирощування, водного середовища та кормів.

Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами. Дисертаційна робота виконувалася в рамках науково-дослідних тем Інституту гідробіології НАН України: «Трансформація алохтонного й автохтонного азоту у системах аквакультури та його вплив на репродуктивні процеси риб і безхребетних» (державний реєстраційний № 0103U003925), «Особливості еколого-фізіологічної адаптації інвазійних та зникаючих аборигенних видів риб та безхребетних до дії природних і антропогенних чинників» (державний реєстраційний № 0108U000504); «Фізіолого-біохімічні та цитогенетичні механізми пристосування риб та безхребетних до несприятливих змін екологічних чинників» (державний реєстраційний № 0113U001581); «Особливості фізіологічної адаптації та екологічного потенціалу гідробіонтів різних трофічних рівнів при їх культивуванні в штучних умовах» (державний реєстраційний № 0118U003541).

Мета роботи та завдання дослідження. Мета роботи – на підставі вивчення фізіологічного діапазону толерантності, адаптивного потенціалу ракоподібних родини Gammaridae за дії абіотичних і біотичних чинників встановити оптимальні умови для їх росту, розвитку і відтворення в регульованих системах.

Для досягнення поставленої мети вирішували наступні завдання:

- з'ясувати провідні абіотичні і біотичні чинники, що впливають на розвиток популяцій водяних ракоподібних в природних та штучних умовах;
- встановити особливості адаптивних реакцій водяних ракоподібних до змін температурного режиму води (статичний, динамічний, коливальний режими);
- дослідити резистентність гамарид, особливості адаптивних реакцій

за статичного і динамічного режимів зміни солоності води;

- визначити резистентність гамарид до вмісту амонійного азоту, як лімітуючого чинника середовища культивування;

- розробити технологічну схему культивування гамарид в регульованих системах.

Об'єкт дослідження: популяції ракоподібних при взаємодії з абіотичними і біотичними чинниками в природних та штучних умовах.

Предмет дослідження: адаптивні реакції природних і лабораторних популяцій гамарид до змін абіотичних і біотичних чинників, їх діапазон толерантності та адаптивний потенціал.

Методи дослідження: гідробіологічні, фізіологічні, морфологічні, гідрохімічні, токсикологічні та статистичні.

Наукова новизна отриманих результатів. З'ясовано особливості адаптивних реакцій природних популяцій гамарид в умовах критичних температур води в зоні прибережних мілководь Київського водосховища.

Вперше встановлено фізіологічний діапазон толерантності гамарид природних та лабораторних популяцій в різних умовах існування. З'ясовано, що в умовах статичної та динамічної дії підвищених температур рівень теплостійкості гамарид залежить від біології виду, швидкості зміни чинника і попередніх температурних умов їх існування. Встановлено, що гамариди *Chaetogammarus ischnus* (Stebbing, 1898) і *Pontogammarus robustoides* (Sars, 1894) виявляють високу резистентність до підвищеного вмісту амонійного азоту у водному середовищі, який є лімітуючим чинником при культивуванні в регульованих системах. Вперше розроблено технологічну схему культивування гамарид в регульованих системах.

Практичне значення отриманих результатів. Одержані результати щодо діапазону толерантності та адаптивної здатності гамарид можуть бути використані з метою вирощування в штучних умовах спеціалізованих ліній гамарид із заданими характеристиками для отримання харчової, кормової та технічної сировини; отримання біологічно-активних сполук, таких як хітин і

хітозан, унікальні особливості яких дають можливість використовувати їх в медицині, харчових технологіях, очищенні питних і стічних вод та ін.; створення маточних культур тест-об'єктів для оцінки токсичності природних і стічних вод та донних відкладів за фізіологічними й цитогенетичними показниками; розробки біотехніки утримання маточних культур гамарид та біотехнології їх цілорічного, поліциклічного культивування в регульованих системах.

Особистий внесок здобувача. Дисертанткою самостійно зібрано і проаналізовано фахову наукову літературу з питань обраної проблеми, проведено експериментальні дослідження та статистичну обробку отриманих даних, проаналізовано результати, сформульовано основні положення дисертації та висновки. Друковані роботи, у яких викладено основні положення дисертації, підготовлено особисто, а також у співавторстві з науковим керівником та колегами по роботі.

Апробація результатів дисертації. Результати досліджень, викладені в дисертаційній роботі, представлено та обговорено на: Міжнародній науковій конференції «Современные проблемы гидробиологии. Перспективы, пути и методы решений-2» (Херсон, 2008); молодіжній конференції «Оцінка екологічного стану водойм та адаптація гідробіонтів» (Тернопіль, 2008); III Всеросійській конференції з водної токсикології, присвяченій пам'яті Б.О. Флерова «Антропогенное влияние на водные организмы и экосистемы» (Російська федерація, Борок, 2008); IV Міжнародній науковій конференції «Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды» (Республіка Білорусь, Мінськ–Нароч, 2011); VIII Міжнародній науково-практичній конференції молодих вчених з проблем водних екосистем “Pontus Euxinus – 2013” (Севастополь, 2013); науково-практичній конференції, присвяченій 95-річчю заснування Національної академії наук України «Актуальні проблеми сучасної гідроекології» (Київ, 2013); науково-практичній конференції для молодих вчених «Сучасна гідроекологія: місце наукових

досліджень у вирішенні актуальних проблем» (Київ, 2015–2018); V та X Всеукраїнській науково-практичній конференції «Біологічні дослідження» (Житомир, 2014, 2019).

Публікації. За матеріалами дисертаційної роботи опубліковано 21 наукову роботу, у тому числі 9 статей у фахових виданнях, 1 патент на корисну модель.

Структура та обсяг дисертації. Дисертаційна робота складається з анотації, вступу, огляду фахової літератури, матеріалів та методів дослідження, чотирьох розділів власних досліджень, висновків та списку використаних літературних джерел (209 найменувань, з яких 46 – іншомовних). Загальний обсяг дисертації становить 156 сторінок. Текст ілюстровано 37 рисунками і 4 таблицями.

ПЕРЕЛІК УМОВНИХ СКОРОЧЕНЬ

BBP – вища водяна рослинність;

KTM – критичний температурний максимум;

KCM – критичний сольовий максимум;

LK₀ – концентрація, при якій починається відмирання організмів;

LK₅₀ – концентрація, при якій гине 50% піддослідних гідробіонтів;

LK₁₀₀ – концентрація, при якій гине 100% піддослідних гідробіонтів;

LC₅₀ – медіанний летальний час;

pH – водневий показник;

NH₄⁺ – йон амонію;

NH₃ – аміак;

NaCl – хлорид натрію;

M – середня величина;

m – відхилення від середньої величини;

n – кількість повторностей;

p – вірогідність.

РОЗДІЛ І РАКОПОДІБНІ ПРИСНОВОДНОГО ФАУНІСТИЧНОГО КОМПЛЕКСУ ЯК ОБ'ЄКТ ВИРОЩУВАННЯ В ШТУЧНИХ УМОВАХ

Зменшення біоресурсів Світового океану, континентальних водойм через неконтрольований вилов гідробіонтів, зростання рівня забруднення промисловими, сільськогосподарськими та побутовими стоками потребує розробки і впровадження нових підходів до сучасної аквакультури [99].

Необхідність гарантованого отримання харчової, кормової та технічної сировини незалежно від погодних і кліматичних умов змусила багато країн світу приділити особливу увагу розробці сучасних біотехнологій культивування гідробіонтів, зокрема ракоподібних в контрольованих умовах, подальшого їх застосування в технологічних циклах аквакультури. В провідних країнах світу сучасна аквакультура стала розвиненою галуззю науки і техніки. У Японії, США, Франції, Іспанії, Голландії, Китаї, Австралії, Італії та інших країнах вирощування цінних у господарському відношенні безхребетних проводиться у промислових масштабах, а у Японії, Іспанії, Франції, Голландії є одним з джерел національного прибутку [2, 75, 135, 207].

На всесвітній конференції з аквакультури ще у 1984 р. були сформульовані основні напрямки розвитку світової аквакультури, до яких відносяться також замкнені цикли відтворення і вирощування водяних безхребетних [98].

Проблема глобального потепління, яка виникла в останні десятиріччя [53, 83] та значне антропогенне навантаження [85] призводить до порушення режиму функціонування гідросфери, що в свою чергу, суттєво впливає на життєдіяльність гідробіонтів. Враховуючи це, проблема керованого розведення і вирощування водяних безхребетних в штучних умовах набуває вагомого значення, оскільки надає можливість цілорічного гарантованого отримання харчової, кормової та технічної сировини

незалежно від погодних і кліматичних умов [6].

Стримуючим чинником розвитку цього напрямку в Україні в певній мірі були фрагментарність, стихійність та емпіричний характер дослідів, які проводились останнім часом. Існуючі підходи до біотехніки культивування гідробіонтів, зокрема безхребетних, базуються на витратних технологіях, в яких підтримка необхідної якості води вирішується шляхом повної або часткової заміни культурального середовища [62]. До того ж, в таких технологіях використовується в основному монокультура гідробіонтів, де розкриття їх метаболічних взаємовідносин не вважається актуальним. Також, до останнього часу не розкритим залишається питання щодо розкриття екологічного потенціалу виду, його генотипічної і фенотипічної адаптації до змін екологічних чинників.

У зв'язку з цим, першочерговим завданням є дослідження фізіологічного діапазону толерантності та адаптивного потенціалу ракоподібних до дії абіотичних і біотичних чинників з урахуванням біології виду та їх взаємозв'язок з оточуючим середовищем.

1.1 Характеристика водяних ракоподібних

Найбільш значний інтерес як об'єкт культивування представляють водяні безхребетні типу Arthropoda, класу Crustacea – чисельна та різноманітна група, в якій переважають водяні членистоногі (тип Arthropoda). До них відноситься близько 40 тисяч сучасних видів [49]. Ракоподібні займають практично всі типи водойм: моря і океани, річки, озера, калюжі, що пересихають, підземні води. Ракоподібним притаманний активний спосіб життя (закопування, плавання, пересування по дну), фільтруючий (нижчі ракоподібні) та хижацький (вищі ракоподібні) способи харчування. Важлива роль ракоподібних і в біологічному очищенні вод. Вони являють собою одну з найчисельніших груп біофільтраторів та детритофагів.

1.1.1 Походження та райони існування

Вагомою складовою біоресурсів водних екосистем є безхребетні ряду Amphipoda, родини Gammaridae – велика група прісноводних і морських водних ракоподібних.

Історично гамариди у водоймах Понто-Каспія є іммігрантами, які проникли з Понтічного моря після таяння останнього льодовика. В сучасний час здійснюється бурне розселення цих ракоподібних у водоймах Азово-Чорноморського басейну, що в значній мірі можна пояснити пластичністю цих груп безхребетних тварин.

Еволюційний розвиток і адаптивні зміни обміну речовин в процесі філогенезу визначають різноманіття пристосувань гамарид до середовища існування, їх здатності до масового розвитку у водоймах різного типу [161]. Вони є екологічно пластичними організмами, що населяють різноманітні біотопи – від підземних та інших материкових прісних вод до морів і океанів.

У морських і прісних водах зареєстровано понад 4000 видів амфіпод [169]. Інтенсивне вивчення фауни амфіпод в останнє десятиріччя в усьому світі [149] свідчить про велику увагу до них як в науковому, так і в практичному плані.

В Чорному та Азовському морях представлена багаточисельна понто-каспійська фауна бокоплавів, яка населяє солонуватоводні ділянки цих морів та гирлові області річок із солонувато-прісноводним сольовим режимом, що змінюється. В Азовському морі зареєстровано 23 види бокоплавів, а в гирлових областях чорноморських річок існує 41 вид, але їх популяції менш чисельні [46]. У Чорному морі з Каспійських видів живуть *Chaetogammarus ischnusi*, *Cardiophilus baeri*, *Pontogammarus maeoticus* [81]. Однак останній вид віднесено до мезогалинних видів [80, 171], який біля відкритих морських берегів малочисельний і зустрічався рідко.

Прісні води населяє відносно невелика кількість бокоплавів. В

північній півкулі широко розповсюджений озерний бокоплав *Gammarus lacustris*, який може існувати як у прісних, так і в багато мінералізованих водах. Він здатний переносити різноманітні несприятливі умови середовища – зниження температури у зимовий період, зменшення розчинного у воді кисню, тощо. У текучих водах існують інші види того ж роду *G. pulex*, *G. balcanicus*. У річках, що впадають у Каспійське, Чорне і Азовське моря, є бокоплави морського походження, які також мешкають в Каспійському морі та в опріснених ділянках Азово-Чорноморського басейну. Амфіподи каспійського комплексу (за виключенням 2–3 видів) розповсюджені у лиманах та естуаріях річок Дністра, Дунаю, Дніпра і Південного Бугу. Як правило, це ділянки зі слабо солоною водою, концентрація солей у яких інколи перевищує верхню смугу олігогалінності (3 ‰).

В літоралі р. Дніпро та його водосховищах більшість видів бокоплавів є вселенцями, що попали у водойми завдяки інтродукції чи природному розселенню. Здебільшого це бокоплави, які є представниками древньо-прісноводної і понто-каспійської фауни при домінуванні представників останньої [41]. До основних видів бокоплавів понто-каспійського походження можна віднести: *Dikerogammarus haemobaphes* (Eichwald, 1841); *D. villosus* (Sowinsky, 1894); *Pontogammarus obesus* (Sars, 1896); *P. maeoticus* (Sowinsky, 1894); *P. crassus* (G.O. Sars, 1894); *P. robustoides* (Sars, 1894); *Chaetogammarus ischnus* (Stebbing, 1898); *Ch. warpachowskyi* (Sars, 1894).

Їх найбільш високе видове різноманіття спостерігається у Каховському, Кам'янському, Кременчуцькому і Запорізькому водосховищах. Київське водосховище має найбіднішу фауну, яка включає 9 видів, один з яких *Gammarus pulex*, значно скоротив свій ареал, поступившись місцем каспійським видам (*D. villosus*, *D. haemobaphes*, *P. robustoides*), не змішуючись з ними.

Видовий склад бокоплавів всіх дніпровських водосховищ не залишається постійним, і, з року в рік, піддається річним флуктуаціям зі зміною домінанта. Так, у Київському водосховищі *P. crassus* який домінував

у 1978–1980 рр., з 1982 р. став значно поступатись *P. robustoides*. Необхідно відзначити, що симпатричним видам гамарид, які існують у літоралі дніпровських водосховищ, властива циклічна зміна домінування, яка знаходиться у тісному зв'язку з абіотичними і біотичними чинниками середовища. Такі види, як *P. crassus*, *P. robustoides*, *P. obesus*, *D. villosus*, *D. haemobaphes*, *Ch. ischnus* і *Ch. warpachowskyi* утворюють групи із декількох видів і ділять між собою градієнт ресурсу. Одночасно, у межах угруповання, вони пов'язані своїми нішами, утворюючи гільдії.

Серед гамарид до літофітів можна віднести *Ch. ischnus* і *D. villosus*, до форм, які зустрічаються не тільки на твердих ґрунтах, але і в прибережних заростях – *P. obesus* і *D. haemobafes*. До фітофілів *P. robustoides* і *P. crassus*, а до псамофілів, що віддають перевагу чистому піску з кварца або ракушняка: *P. maeoticus* і *P. sarsi* [35, 59].

Відомо, що бокоплави каспійського походження при розповсюдженні у водоймах Дніпровського басейну витісняють древньопрісноводні види і практично не зустрічаються поряд з ними. Крім того, вони можуть бути проміжними або транзитними носіями різноманітних паразитичних організмів: грегарин [162, 168], копепод [167], остракод [208], нематод [67], трематод [68], скребнів [162] і цестід [145], сприяючи їх розповсюдженню.

1.1.2 Будова тіла гамарид

Бокоплави досить рухливі рачки, вони швидко пересуваються не тільки по дну, але й по стеблям водяних рослин, можуть стрибати. Їх тіло має довжину в середньому – 1–2 см, але і зустрічаються значно більші екземпляри [36, 121].

Тіло амфіпод здебільшого стиснуте з боків. Голова суцільна, до неї прикріплені 1–2 грудних сегменти. Очі фасеточні. Амфіподи не мають суцільного панцира (карапакса), що покриває грудні сегменти. Ніжки всіх грудних сегментів влаштовані по-різному, деякі озброєні хватальними

гачками і майже всі мають листоподібні зяброві кінцівки. Черевні кінцівки добре розвинені, три передні пари двогіллясті, забезпечені плавальними щетинками і служать для плавання, задні пари спрямовані назад і разом з тельсоном служать для стрибання [37].

Тіло амфіпод, кінцівки, ротові частини і різні придатки (крім зябер) покриті хітиновим панциром – екзоскелетом. Часто панцир потовщується за рахунок відкладень вапна, яке іноді просочує не лише хітин, але і гіподерму, що лежить під ним.

1.1.3 Розмноження і розвиток гамарид

Усі бокоплави різностатеві. У багатьох представників роду *Gammarus* самці більші за самиць, тому в однорозмірних групах вони можуть бути різного віку, при цьому самці молодші за самиць. Самиці стають статевозрілими при мінімальних розмірах тіла 3,9-4,1 мм, самці – 4,9-5,1 мм [36, 41]. Статевозрілі самці можуть паруватися з статевозрілими самицями будь-якого віку, а один самець може запліднити багато самиць. Можливо, що ця обставина частково компенсує менше число самців в популяції амфіпод.

Поведінка в період розмноження найкраще вивчена у роду *Gammarus*. В період дозрівання овоцитів у самиць поступово формується виводкова сумка (марзупіум). До моменту дозрівання овоцитів самець хапає самицю, утримуючи її кігтями гнатоподів і плаває з нею в позиції «наїзника» декілька днів. Перед виметом яєць в марзупіум самиця линяє (скидає старий панцир), потім відкладає яйця і в цей момент самець вбрикує сперму у виводкову камеру, спрямовуючи її рухами плеоподів, після чого рачки розходяться.

Теплолюбні види розмножуються впродовж усього року, але з різною інтенсивністю, яка утворює два піки – навесні та восени, при цьому весняне розмноження завжди більш інтенсивне. Середня кількість яєць, відкладених

однією самицею в цей період, в 1,5–4,0 рази більша, а швидкість розмноження, розрахована за середнім числом яєць на одну самицю, що ділиться на число днів інкубації, щонайменше в 2 рази вища, ніж восени.

Впродовж періоду розмноження кожна самиця дає від 2 до 6 виметів. Оскільки деякі з молодих рачків в той же сезон встигають досягти статевої зрілості і в свою чергу дати потомство, чисельність бокоплавів може дуже швидко зростати. Зазвичай тривалість їхнього життя від 1 до 2 років.

Кількість яєць, що відкладають самиці бокоплавів, різна у різних видів і в межах кожного виду визначається величиною самиці. При цьому плодючість видів, що розмножуються кілька разів упродовж року, до кінця літа і до осені зменшується. Дуже плідні деякі каспійські види (*P. robustoides* – до 239). Що стосується Дніпровських гамарид, то різні види характеризуються своїми величинами плодючості – від 3-6 яєць у *Ch. ischnus* до 123 яєць у *P. crassus* [35, 41]. Найплодючішими видами дніпровських гамарид є *D. villosus*; *P. maeoticus*; *P. crassus*; *P. robustoibes*.

Зародки бокоплавів, які знаходяться ще в яєчних оболонках, зігнуті на черевну сторону. Наявність у молодих рачків, що вийшли з яєць, усіх грудних кінцівок є важливими відмінностями бокоплавів більшості близьких до них рядів [45].

Розвиток у амфіпод прямий: з яйця до кінця інкубаційного періоду розвивається молода особина, схожа в цілому на батьківську. Тривалість інкубаційного періоду залежить від температури води. При високій температурі влітку (22-25°C) ембріогенез проходить за 4-8 діб, при температурі (7-9°C) його тривалість збільшується до 45 днів. Молоді рачки зазвичай через 20-30 днів залишають виводкову сумку матері. Після цього ростуть досить швидко і рівномірно, періодично линяючи. До досягнення статевої зрілості молодь *Gammarus* повинна злиняти 13 разів, але у різних видів і за різної температури на це знадобиться різний час.

Ріст амфіпод відбувається головним чином в період линьки, тому для його вивчення дуже важливо знати періодичність линьок і тривалість

періоду між линьками в різні пори року. У чорноморських амфіпод інтервал між линьками в теплу пору року не перевищує 8-9 діб, в холодний час він збільшується до 12-24 днів. Залежно від періодичності линьок загальне їхнє число впродовж життєвого циклу різне у різних видів і може коливатися від 10 до 50. Швидкість лінійного росту амфіпод неоднакова у різних видів і в теплий період року більша, ніж в холодний. Середньомісячні абсолютні прирости довжини тіла у чорноморських амфіпод коливаються від 0,9 (*P. gammaroides*) до 3,3 мм (*Gammarus*) в теплий час і від 0,2 (*P. gammaroides*) до 2,5 мм (*Gammarus*) в холодну пору року. Довжина рачків і маса їхнього тіла пов'язані залежністю, з якої виходить, що маса амфіпод приблизно дорівнює їх довжині в ступені, близькій до 3.

Загальні для амфіпод закономірності росту і розмноження визначають і однакову загалом динамку розмірного і статевого складів їх популяцій в річному циклі. Навесні в усіх популяціях амфіпод переважають статевозрілі, великі особини генерацій минулого року; у квітні–травні вони інтенсивно розмножуються і на початку літа гинуть; до червня в популяціях з'являються особини першої генерації поточного року і відбувається більш менш повна зміна складу. Влітку і восени популяції відрізняються великою різноманітністю розмірного і вікового складу в результаті вступу особин подальших поколінь.

1.1.4 Живлення гамарид

Згідно з літературними даними гамариди всеїдні тварини [149]. Залежно від характеру біотопу в їх їжі може переважати той чи інший компонент. Перевагу вони віддають рослинній їжі, хоча важливу роль в харчуванні деяких видів відіграє і тваринна. Для окремих видів гамарид характерний фільтраційний тип харчування, у більшості своїй вони детритофаги [32, 56].

Більшості бокоплавів властива висока харчова пластичність і, отже,

знижена вибірковість до їжі. У зв'язку з цим для амфіпод має значення не стільки склад, скільки агрегатність і велика кількість їжі. Їжею бокоплавам служать одноклітинні водорості: з *Diatomea* – види роду *Nitzshia*, *Naviajla*, *Synedra*, *Cymbella*; з *Clorophita* – види родів *Cladophora*, *Stigecdonium*, *Oedogonium*, *Ulotrix*, бактерії, інфузорії, ракоподібні, трупи тварин, що розкладаються, гниюча вища водяна рослинність (ВВР).

За характером харчування бокоплави поділяються на три групи [41, 149].

Рослиноїдні: 4 амфібійні види роду *Orchestia*, *Talorchestia deshaiesii*, *Hyale dollfusi*, *H. pontica* і, крім того, постійні компоненти біоценозу цистозіри – *Dexamine spinosa*, *Ampithoe vailianti*, *Pleonexes gammaroides*, *Cymadusa crassicornis*, *Biancolina aigicok*.

Рослинно-детритоїдні: представники родини Gammaridae, особливо роду Gammarus. Види родів *Akerogammarus*, *Chaetogammarus*, *Dikerogammarus*, *Pontogammarus*, *Stenogammarus*, *Turkogammarus*. У складі їх їжі рослинні компоненти і детрит з мінеральними частками знаходяться в різних співвідношеннях, причому перші можуть складати 1/3-1/2 об'єму їжі.

Крім того, для видів роду Gammarus характерна всеїдність, канібалізм і хижацтво: вони поїдають трупи різних безхребетних, можуть нападати на слабкі і навіть здорові особини свого виду.

Детритоїдні: *Apherusa*, *Stenothoe*, *Microdeutopus*, *Erichthonius*, *Nototropis*, *Coremapus*, *Megamphopus*, *Monoculodes*, *Phtisica*, *Corophium*, *Ampelisca*, *Cardiophilus* та ін. В їжі цих рачків детрит разом з мінеральними частками займає до 95% об'єму харчової грудки. Більшість детритоїдних форм відносяться до тих, що збирають детрит з поверхні ґрунту, але деякі (наприклад, *Corophiidae*) фільтрують частки детриту з придонної суспензії.

Тваринна і рослинна їжа перетравлюється амфіподами неоднаково; швидкість проходження її через кишковий тракт бокоплавів неоднакова при одній і тій самій температурі води. Амфіподи, як і інші безхребетні, мають певні добові і сезонні ритми харчування. Загальною рисою добового ритму

харчування є його підвищення в темний час доби, коли інтенсивність харчування в 2-10 разів більша, ніж у світлий. У сезонному аспекті інтенсивність харчування зменшується в холодний час.

Кількість їжі, що споживається різними видами амфіпод, сильно варіює і залежить від цілої низки чинників: температури води, виду їжі, віку і маси особин, їх фізіологічного стану.

На величину добових раціонів впливають властиві амфіподам періодичні линьки. Зменшення інтенсивності харчування починається за декілька (до 4) днів до линьки; харчування повністю припиняється під час линьки, що приблизно відбувається впродовж 12 годин. У наступну добу інтенсивність харчування знову підвищується і досягає максимуму в середині міжлиночного періоду.

У харчових взаємовідносинах амфіпод відсутня помітна конкуренція за їжу, особливо серед детритоїдних видів, їжа яких завжди у надлишку.

При однаковому складі їжі у різних видів амфіпод істотним моментом є їх спосіб життя і спосіб добування їжі: порівняно малорухомі форми, що населяють будиночки прикріплені до талому водоростей, не лише збирають, а ще й фільтрують детрит з тонкої суспензії; бродячі види, що вільно живуть, частіше збирають наліт детриту з талому макрофітів, а рухливі види можуть харчуватися іншими організмами – вести хижацький спосіб життя.

1.2 Вплив екологічних чинників на життєдіяльність водяних ракоподібних

1.2.1 Вплив гідродинамічного режиму на життєдіяльність ракоподібних

Значний вплив на життєдіяльність водяних ракоподібних чинить гідродинамічний режим водойм і водотоків. В основному це виражається у безпосередній механічній дії, що чинить течія, перешкоджаючи їх

активному пересуванню.

Гамариди, у ході еволюції, шляхом виникнення як морфологічних, так і екологічних реакцій пристосувалися до різної швидкості течії. Оптимальною для їх існування вважається течія зі швидкістю 0,1–2,0 м/с, більш висока – чинить негативний вплив [35, 149].

Існування амфіпод також залежить від глибини водойми і тісно пов'язане з характером і розподілом ґрунтів, наявності прибережних заростей.

В залежності від глибини мешкання бокоплавів розподіляють на 3 групи:

- види, які мешкають на досить великій глибині (*D. haemobaphes*);
- види, які віддають перевагу прибережній мілководній зоні (*P. robustoibes*, *P. crassus*; *D. villosus*; *Ch. ischnus*);
- види, які зустрічаються на великих і малих глибинах у районі прибережної зони (*P. obesus*).

Більшість бокоплавів концентрується у смузі від 0,5 до 4,0 м від берега на глибинах від 0,2 до 1,2 м [35, 59].

1.2.2 Температура води як провідний чинник в процесах росту, розвитку і відтворення ракоподібних

Вивчення впливу температури на життєдіяльність ракоподібних має велике наукове і практичне значення.

Умови існування гамарид понто-каспійського фауністичного комплексу змушують їх переносити дуже великі перепади температури водного середовища. Водяні тварини, які мешкають у мілководній зоні, переносять не тільки значні коливання температури води протягом року, а також її швидкі зміни. Вважаючи нижньою межею температурного режиму – замерзання солонуватих вод, а верхньою – температуру понад 30 °С, яка спостерігається у мілководних лиманах, абсолютна амплітуда коливань

температури води дорівнює біля 30 °С. Враховуючи те, що низькі і високі температури води понто-каспійські види переносять досить тривалий час, в цілому їх можна вважати тваринами з високим рівнем евритермності, що сприяє їх широкому розповсюдженню у різних кліматичних зонах і свідчить про високу екологічну валентність [80].

Гамариди, як і інші пойкилотермні тварини, в повній мірі залежать від температури води. Являючись в основному представниками епіфауни, вони свого масового розвитку досягають у літоральній зоні і витримують коливання температури води від 7 до 28 °С [9, 31, 35].

Каспійські види бокоплавів зустрічаються в діапазоні температур від 0 до 30°С. Температура 1–7 °С є пороговою для їх відтворення.

Подібний діапазон температур також характерний для древньопрісноводних видів. Середземноморські вселенці більш чутливі до перепаду температур – вони мешкають у діапазоні температур від 0 до 18–20 °С і припиняють відтворюватися при 4 – 5 °С.

Так, температурний режим протягом року істотно не впливає на інтенсивність розмноження древньопрісноводних видів *Gammarus (Rivulogammarus) lacustris*, визрівання яєць у них відбувається протягом всього року з відповідною ритмікою [9].

Однак підвищення температури води до 21 °С – для древньопрісноводних видів і до 26 °С – для понто-каспійських видів скорочує періоди між линьками і інтенсифікує процес розмноження [31, 44, 58].

Температура 25–30 °С негативно впливає на багатьох аборигенних видів ракоподібних, а для деяких з них є пороговою, за якої проходження обмінних процесів уповільнюється. Тривалий вплив таких температур може викликати загибель тварин [41, 82].

При температурі води, яка протягом року не знижується нижче 5–10 °С (водойми-охолоджувачі) відтворення гамарид здійснюється ациклічно (безперервно) тобто незалежно від пори року [27, 35].

Так, при підвищенні температури води до 28–29 °С дікєрогамаруси зустрічалися рідко. Більш стійкими до температурного чинника були *P. crassus* і *P. robustoides*. Хоча рачки були в'ялими, їхня біомаса при температурі 32 °С складала 1,3 г/кг сирої маси рослин, чисельність – 154 екземпляри. Біомаса рачків: в зоні безпосереднього надходження теплих вод в червні–липні дорівнювала 23,8–28,3 г/кг рослинного субстрату, в 500 м – 12,9–20,9 г/кг, а в 5 км – 5,8–6,67 г/кг. На контрольній ділянці – 4,84–5,8 г/кг. Таким чином, теплі води ГРЕС чинили позитивний вплив на продукцію бокоплавів, підвищуючи їхню біомасу в 5 разів.

1.2.3 Вплив розчиненого у воді кисню на життєдіяльність гамарид

По відношенню до розчиненого у воді кисню більшість видів бокоплавів належать до оксифільних видів. Гамариди *Dikerogammarus villosus* гинуть при вмісті у воді кисню 0,46–1,05 мг/л, а особини малого розміру – при 1,44 мг/л. Летальна концентрація O₂ для *Pontogammarus crassus* дорівнює 0,31–0,38 мг/л [74]. За даними А.Ф. Карпевич [54] *P. maeoticus* гинув при вмісті кисню у воді 1,0–1,5 см³/л.

Представники роду *Pontogammarus* менш вимогливі до концентрації розчиненого кисню – їх летальний поріг на 60% нижче, ніж у представників родів *Chaetogammarus*, *Dikerogammarus* і *Corophium* [34, 35]. При цьому *Ch. ischnus* більш стійкий до нестачі кисню, ніж дікєрогамаруси. Відносно дніпровських гамарид, що мешкають у літоральних біоценозах до найменш чутливих до нестачі кисню можна віднести *P. robustoides* [40], а найбільш чутливим – типовий псамофіл – *P. maeoticus*.

1.2.4 Вплив концентрації йонів водню на гамарид

Активна реакція середовища відноситься до провідних абіотичних чинників, що безпосередньо впливає на розвиток водяних ракоподібних.

Так, оптимальний рівень рН для бокоплавів знаходиться у межах 7,2–7,8, що характеризує середовище як слаболужне. Кисле середовище (рН 5,6–6,5) чинить негативну дію в першу чергу на молодь і рачків після линьки [41]. Крім того, каспійські гамариди зустрічаються значно рідше в гуміфікованих водах, які мають підвищену кольоровість [102]. Значна кількість робіт присвячена дослідженням впливу йонів водню на *Gammarus lacustris*. За повідомленням [132] *Gammarus lacustris* Sars у байкальському регіоні зустрічався в діапазоні рН від 6,2 до 9,2. Експериментальні дослідження впливу активної реакції середовища на розподіл *Gammarus lacustris* Sars [138] показали, що найбільш прийнятними умовами для досліджуваного виду є діапазон величин рН 7,4–8,0. Вплив незначних змін рН на організм компенсується за рахунок збільшення частоти дихальних рухів.

1.2.5 Неорганічні сполуки азоту та їхній вплив на розвиток ракоподібних

В природних водоймах концентрація різних форм неорганічних сполук азоту (амонійної, нітритної, нітратної) зазвичай невисока, оскільки безпосередньо засвоюються бактеріями, фітопланктоном, водяними макрофітами та ін. Як фізіологічна, так і токсична дія азоту на організм безхребетних залежить не тільки від його концентрації у воді, але й від цілої низки абіотичних чинників [97, 164].

Відомо [71], що аміак присутній у воді в двох формах – йонізованій (NH_4^+) і нейонізованій (NH_3). Співвідношення між аміаком та йоном амонію визначається перш за все величиною рН і температурою середовища, причому рН належить вирішальна роль.

Експерименти стосовно оцінки впливу сполук NH_4^+ на водяних ракоподібних показали, що його токсичність збільшується з підвищенням концентрації токсиканта в середовищі і часу експозиції та знижується зі збільшенням розмірів і маси тіла тварин. Так, для солоноводної креветки

Penaeus chinensis величини LC_{50} при експозиції від 24 до 120 год змінювалися в межах 3,29–1,44 мг N/дм³ для нейонізованого аміаку і 79,97–35,09 мг N/дм³ – йонізованого [188]. Не менш стійкою виявилася молодь креветки *P. vannamei*: для особин вагою 0,99 і 3,8 г величини 48, 72 і 96-год LC_{50} NH_4^+ складали відповідно 92,5; 71,2; 65,2 та 110,6; 85,3; 70,9 мг/дм³. [165].

Вивчення токсичності сполук NH_4^+ виявило значну толерантність гіллястовусих ракоподібних *Moina macroscopa* і *Ceriodaphnia dubia*: величини 24-год LC_{50} NH_4^+ становили 232 і 112 мг/дм³ [190].

Негативний вплив підвищених концентрацій амонію в середовищі на ріст і відтворення гідробіонтів підтверджують також дані в дослідях із прісноводними креветками *Macrobrachium rosenbergii*. Так, відмічено зниження темпів росту ракоподібних на 60–70% по відношенню до контролю при вмісті йонізованого амонію в середовищі вище 0,1 мг/дм³ [209]. Для представників гіллястовусих ракоподібних *D. magna* встановлено, що вміст амонію в середовищі більше 5 мг/дм³ пригнічує відтворення й ріст тварин. При вищих концентраціях амонію в середовищі відмічено порушення тривалості періодів постембріонального (понад 10 мг/дм³) і ембріонального розвитку (50 мг/дм³). Концентрація NH_4^+ 1 мг/дм³, навпаки, надавала стимулюючої дії на три послідовні покоління [38]. Вивчення зростання популяції *C. dubia* і *M. macroscopa* в середовищі з підвищеним рівнем NH_4^+ виявило зниження максимальної щільності ракоподібних під дією концентрації більше 20 і 40 мг/дм³ відповідно [190].

При оцінці резистентності гамарид *Gammarus roeselii* та *Dikerogammarus villosus* до нейонізованої форми аміаку авторами [198] встановлено, що показники смертності цих двох видів бокоплавів істотно не відрізнялись, тим не менш зміна прекопуляторної активності та порушення ембріонального розвитку у *D. villosus* свідчить про більшу стійкість до аміаку *G. roeselii*.

Проведені дослідження щодо впливу аміаку на прісноводних бокоплавів *Gammarus duebeni celticus*, *G. pulex* та *Crangonyx pseudogracilis* свідчать про їх значну толерантність. Величини медіанної летальної концентрації для *G. duebeni celticus* становили $LC_{50}^{96}=1,155$, для *G. pulex* – $1,544 \text{ мг/дм}^3$, при цьому у *Gammarus duebeni celticus* порушення прекопуляторної активності було більш вираженим, найменшою стійкістю до впливу аміаку характеризувався *Crangonyx pseudogracilis* $LC_{50}^{96} - 0,36 \text{ мг/дм}^3$ [187].

1.2.6 Мінералізація води та її роль в життєдіяльності гамарид

Основним чинником природного розповсюдження представників понто-каспійської фауни у прісних водах є їхня здатність успішно долати бар'єр критичної солоності (5–8‰).

Гамариди є найбільш евригалінною групою серед усіх *Malacostraca* [127, 149] по відношенню до мінералізації води їх поділяють на 4 групи: евригалінні – *Pontogammarus maeoticus*, *Cardiophilus baeri*, *Orchestia botta*; олігогалінні-прісноводні – всі останні каспійські види; плейомезогалінні – основна маса середземноморських вселенців і прісноводні – древньопрісноводні види.

Здатності гамарид переносити широкий діапазон солоності недостатньо для освоєння нових водойм і водотоків. Особливе значення має якісний склад солей розчинених у воді. Хоча більшість каспійських видів часто зустрічається при солоності води 5–7‰, аналіз їх чисельності і біомаси свідчить, що максимального розвитку вони досягають у діапазоні солоності 0,5–3,0‰. При цьому один і той же вид може проявляти в різних частинах свого ареалу різну ступінь галопатії. Кількість середземноморських видів різко падає при солоності – 3,4–4,0‰. Виняток складає *Orchestia botta*, яка багаточисельна при солоності 2,0‰ і нижче. Древньопрісноводні амфіподи мешкають при мінералізації, яка коливається

в межах від 30 мг/л до 2,5 г/л. При більш високій мінералізації представники цієї групи не виявлені [35].

1.2.7 Вплив речовин токсичної дії на гамарид

Зміни структурно-функціональної організації водних екосистем, обумовлених антропогенним впливом, відобразилися на якісних і кількісних характеристиках ракоподібних у складі їх біотичної складової [103–105, 124, 160].

Незважаючи на свою екологічну пластичність, бокоплави чітко реагують на наявність в оточуючому середовищі токсичних речовин [32, 173, 176].

У популяції гамарид Каховського водосховища відмічено істотну деградацію їхньої структурно-функціональної організації. На полігонах з високим рівнем забруднення зменшується видова і внутрішньовидова різноманітність, в зообентосі домінують популяції одного-двох видів з низькими показниками чисельності та біомаси [159].

Навіть невеликі концентрації у воді низку токсичних речовин (солі важких металів, феноли, пестициди) викликають у гамарид незворотні реакції [77]. Результати досліджень токсикорезистентості інвазивних видів гамарид (Crustacea : Amphipoda) літоральної зони Дніпровських водосховищ свідчать про їх високу чутливість до йонів важких металів [206]. Серед досліджуваних важких металів (Cd^{2+} , Cr^{6+} , Zn^{2+}) найбільшою токсичністю для гамарид відрізнявся кадмій (II), медіанна летальна концентрація якого становила 0,01–0,19 мг/дм³. Гамариди гостро реагують і на наявність у воді сірководню. При його концентрації понад 0,5–0,7 мг/л *P. maeoticus* гине. При цьому високий вміст кисню у воді послаблює отруйну дію сірководню [54].

Найбільш токсичними речовинами для амфіпод є: солі цинку (летальна доза для *Dikerogammarus villosus* – 0,10 мг/л, *Chaetogammarus*

ischnus – 0,14 мг/л, *Pontogammarus robustoides* – 0,16 мг/л, для *Corophium curvispinum* – 0,10 мг/л, *Ampelisca diadema* – 0,09 мг/л); сечовина (летальна доза для *D. villosus* – 0,3 мг/л, для *Ch. ischnus* – 0,4 г/д для *P. robustoides* – 0,5 мг/л, *C. curvispinum* – 0,4 мг/л, *A. diadema* – 0,18 мг/л), а також нафтопродукти (летальна доза для *D. villosus* – 0,10 мг/л, для *Ch. ischnus* – 0,08 мг/л, для *P. robustoides* – 0,12 мг/л *C. curvispinum* – 0,11 мг/л, *A. diadema* – 0,09 мг/л). Повністю відсутні амфіподи у водоймах з високим рівнем забруднення пестицидами і гербіцидами.

1.3 Еколого-фізіологічні особливості адаптації ракоподібних до змін умов оточуючого середовища

Адаптація розглядається як здатність живих організмів пристосовуватися до мінливих умов навколишнього середовища з одночасним підвищенням ймовірності виживання і самовідтворення [86, 90, 134, 154].

Фізіологічна адаптація на першому етапі проявляється в мобілізації захисних функцій організму при зміні тих, чи інших чинників. Наступний відбувається на рівні метаболічних змін, для того щоб частково або повністю відновити постійність внутрішнього середовища – гомеостазу. Кінцевий етап відбувається на популяційному рівні, коли водяні організми за певних умов середовища здатні до відтворення [122, 197].

Початкова та дуже швидка реакція організму у відповідь на зміну екологічних чинників має відношення до поведінкових реакцій. Зазвичай тварина швидко переміщується в сторону оптимальних умов або ізолюється від дії негативного чинника. Якщо поведінка виявляється недостатньою для збереження сприятливих екологічних обставин, опір негативному впливу досягається за допомогою фізіологічної регуляції резистентності, діапазону толерантності, активності функцій дихання, харчування, відтворення, рівня метаболізму та ін.

Резистентність оцінюється за виживанням особин, тоді як толерантність – діапазоном чинника, у якому зберігаються або можуть бути відновлені основні показники фізіологічної активності організму. Загальні межі толерантності обумовлені ступенем мінливості чинника у середовищі існування водяних тварин [50].

Необхідно зазначити, що межа толерантності організму змінюється при переході з однієї стадії розвитку в іншу. Часто молоді організми виявляються більш вразливими і більш вимогливими до умов середовища, ніж дорослі особини. Найбільш критичним з точки зору впливу різних чинників є період розмноження: в цей період багато із них стають лімітуючими. Екологічна валентність для особин, що розмножуються, ембріонів, личинок, яєць зазвичай вужча, ніж для дорослих тварин того ж виду, не задіяних у відтворенні [5].

1.3.1 Особливості адаптації гамарид до змін температури води

Температура є найбільш мінливим чинником, здатним досягати екстремальних величин. Вона впливає на швидкість біохімічних реакцій в організмі тварин, регулюючи їхній обмін речовин [11, 121]. Значне зниження температури викликає небезпеку – уповільнення обміну речовин, при якому виявляється неможливим здійснення основних життєвих функцій організму.

Одним з проявів адаптації пойкилотермних організмів в тому числі і водяних ракоподібних до температури навколишнього середовища є зміна теплостійкості їхніх тканин і клітин. Показано, що теплостійкість ектотермних організмів дуже лабільна і швидко реагує на зміни зовнішньої температури, що забезпечує їхнє існування в умовах постійних коливань температури середовища.

Низка пойкилотермних видів, що мешкають в умовах змінних температур, мають можливість підтримувати відносно постійний рівень

обміну речовин в досить широких межах зміни температури тіла. Для багатьох водяних безхребетних виявлена зона температурної компенсації метаболізму, ширина якої пропорційна амплітуді природних коливань температури [14, 16, 50, 130, 131].

Температурна компенсація відбувається в основному за рахунок біохімічних адаптацій. Це забезпечується зміною активності діючих ферментів. Інші способи температурної компенсації пов'язані із заміною діючих ферментів подібними за функцією, але активними при іншій температурі (ізоферментами). Такі адаптації вимагають часу, оскільки відбувається інактивація одних генів і включення інших з подальшими процесами збірки білків. Подібна адаптація (зрушення температурного оптимуму) лежить в основі сезонних перебудов, а також виявляється у представників широко поширених видів в різних за кліматом частинах ареалу.

Стосовно адаптації водяних ракоподібних до різноспрямованих змін температури актуальними залишаються проблеми вивчення температурної норми, наслідків температурного стресу, термотолерантності, стратегії терморегуляції. Важливе місце серед зазначених питань займає визначення температурних оптимумів та меж толерантності окремих видів [180, 186].

Аналіз фізіологічних реакцій гамарид до змін температури води показав, що компенсаторні механізми підтримки гомеостазу можуть мати наступні шляхи: збільшення надходження енергії (наприклад, з їжею); використання енергетичних резервів; обмеження втрат енергії на життєво неважливі функції. При цьому толерантність гамарид до окремих абіотичних чинників середовища характеризується швидкістю смертності, кількістю та розміром яєць у кладці, тривалістю репродуктивного сезону, кількістю генерацій протягом року, кількістю прекопулюючих пар [26, 57, 114] та індивідуальними особливостями плавання, харчування і споживання кисню [174, 179], яке корелює з вентиляторною активністю плеопод, сприяючих насиченню води киснем [184, 195].

Авторами [177, 203] при дослідженні дії комплексу абіотичних і біотичних чинників на ракоподібних підтверджено припущення, що температура є основним структуруючим чинником для угруповань, який впливає на розподіл та сезонну послідовність зміни видів Cladocera [177, 203]. При цьому, якщо ефектам циклічних змін температури на життєдіяльність ектотермів було присвячено багато робіт [175], то ефекти аритмічних змін температури досліджувалися рідко [181, 183, 205].

Особливо це важливо для організмів літоралі, які зазнають значних добових коливань температури [14, 15, 182, 193].

Івлєвою І. В. у своїй докторській дисертації [50] зроблено огляд отриманих експериментальних даних щодо впливу температурних умов середовища на швидкість енергетичного обміну у водяних тварин. Показана велика варіабельність їхніх адаптивних реакцій у відповідь на зміну температури в умовах експерименту. Так, в досліджах, де зміни температури відбувалися поступово і, відповідно, до меж існування тварин, спостерігалася загальна тенденція закономірного підвищення швидкості обміну зі збільшенням температури згідно теоретичної кривої Арреніуса. В той же час відмічено, що відхилення від цієї залежності були тим сильнішими, чим більше експериментальна температура відрізнялася від природної чи акліматичної. Роль різких перепадів температур ставала особливо помітною, коли тварини неодноразово піддавалися дії температурних коливань.

В роботах багатьох авторів [12, 26, 69, 100] показано позитивний вплив коливань екологічних чинників на життєдіяльність пойкилотермних організмів.

Так, при коливаннях температури в межах екологічної норми виду підвищується плодючість, прискорюється ембріональний розвиток, ріст, оптимізується енергообмін, знижується варіабельність лінійно-масових характеристик, поліпшується фізіологічний стан (збільшення кисневої ємності крові, накопичення пластичних речовин в організмі), зростає їх

стійкість до екстремальної дії чинників оточуючого середовища.

Виявлено, що найбільш оптимальним діапазоном змін чинників середовища для росту і розвитку більшості досліджених видів водяних тварин є коливання, відповідні до їх природного фону.

Незначні зміни параметрів середовища створюють в природних умовах необхідний фон фізіологічних навантажень, які стимулюють всі життєві процеси в організмі [3, 4]. Значні перепади чинника або збільшення періоду його коливань понад добу зменшують оптимізаційний ефект, а в деяких випадках чинять інгібуючу дію на функціонування ракоподібних.

В експериментах на *Daphnia magna* Straus [26] виявлено, що в амплітудних терморежимах 20 ± 3 , 20 ± 5 і 23 ± 3 °C прискорення росту супроводжується збільшенням абсолютного приросту. При цьому максимальні показники спостерігалися в режимі 23 ± 3 °C, тобто в межах оптимальної температурної зони росту 20–26 °C. Амплітуда 20 ± 10 °C призводила до порушень метаболічного саморегулювання, виявлених за даними газообміну та іншими показниками.

Наявні в літературі дані про вплив коливань абіотичних чинників на водяних тварин не дають повного уявлення про закономірності дії астатичних умов на їхню життєдіяльність. Актуальним залишається питання вивчення різких змін екологічних чинників, їх екстремальних величин, встановлення компенсаторних механізмів, спрямованих на відновлення нормальної життєдіяльності в нових умовах існування.

1.3.2 Адаптація ракоподібних до змін солоності води

Зміна солоності води завдає потужного впливу на життєдіяльність та розподіл водяних тварин, особливо зі збільшенням частоти коливань [13, 19, 150, 152].

Водяні безхребетні прісноводних водойм належать до гіперосмотичного типу регуляції солоності внутрішнього середовища, що

становить 5–8 % [151]. Осморегуляція здійснюється насамперед механізмами йонорегуляції і є високоенергоємною функцією [191].

Так, у гамарид *Gammarus pulex* більше 11 % загального енергетичного бюджету витрачається на осморегуляцію [202]. При цьому налаштування осморегуляторних механізмів потребує багато часу та поступового зниження рівня солоності.

Вживання будь-якого виду здійснюється в певних діапазонах концентрації йонів Ca^{2+} , Mg^{2+} , Na^+ , K^+ . Показники водно-сольового обміну водяних тварин (осмолярність гемолімфи та вміст електролітів) є надійними індикаторами фізіологічного стану, що дозволяють визначати ступінь стійкості і здатності адаптуватися до змін умов середовища. Ракоподібні, які зазнали стресового впливу чинника, демонструють порушення йонної та осмотичної регуляції, включаючи зміни структури та ультраструктури бронхіальних і екскреторних органів, зміну активності Na^+ , K^+ – АТФази, йонних потоків та проникності поверхні. В результаті стресу порушується транспорт йонів Na^+ і Cl^- , які забезпечують понад 90 % осмотичного тиску гемолімфи у більшості ракоподібних [189].

З усіх солей, що транспортуються з водного середовища, у ракоподібних з найбільшою інтенсивністю надходять в організм йони Ca^{2+} , при цьому величина їх чистого поглинання значно перевищує таку K^+ і Na^+ .

Очевидно, відмічені особливості йонного обміну є функціональною основою різниці у концентраціях цих йонів у ракоподібних, загальний вміст Ca^{2+} , в тілі яких у 10 разів більший, ніж Na^+ .

Відмінна особливість типово прісноводних ракоподібних – високий ступінь розвитку натрій транспортуючих систем, що характеризуються практично однаковою величиною K_m . Ця константа у прісноводних видів знаходиться в межах концентрації натрію в воді 5–150 мкмоль/дм³ і принципово відрізняється від такої у солонуватоводних тварин [17, 201]. Вивчення обміну Ca^{2+} і K^+ у водяних безхребетних виявило високий ступінь розвитку у всіх досліджених видів систем поглинання цих йонів з води [19].

Важливою особливістю йонного обміну ракоподібних є здатність регулювати рівень загальної втрати солей. При аклімації тварин до води низької мінералізації величина втрати солей значно знижується, що дозволяє підтримати осмотичний гомеостаз, незважаючи на низькі величини рівня транспорту йонів з води. Показано, що у воді при мінімальному ($0\text{--}20\text{ мг/дм}^3$) і високому вмісті солей (8 г/дм^3) стійкість більшості прісноводних ракоподібних різко знижується [5].

Наявність Ca^{2+} у зовнішньому середовищі зменшує вихід з організму Na^+ і K^+ . Обмеження проникності спостерігається при надзвичайно низьких концентраціях Ca^{2+} у воді (12 мкмоль/дм^3). Низькі величини рН збільшують вихід кальцію в зовнішнє середовище у річкового рака, що може бути однією з причин обмеження існування багатьох видів ракоподібних в кислих водоймах з низькою мінералізацією [20, 21]. Низька концентрація K^+ у воді також може істотно обмежувати розповсюдження цієї групи ракоподібних в прісних водоймах [19].

Отже, в біологічному аспекті для функціонування водяних тварин поряд з підвищеною мінералізацією ($> 200\text{ мг/дм}^3$) важливим є співвідношення головних йонів у водному середовищі.

Також, в процесі збереження виду велике значення має його вихідна чисельність – підтримка такої кількості особин, котра перевищує критичну величину. Для довготривалого існування популяції необхідне існування субпопуляцій в середині даної популяції, що знаходиться у тісному зв'язку з репродуктивною здатністю виду. Чисельність самок і самців, їхня здатність до розмноження визначають відтворювальну здатність популяції.

На основі проведеного аналізу літературних даних можна припустити, що для життєдіяльності гідробіонтів понто-каспійської фауни в прісній воді сприятливим є збільшення мінералізації за рахунок йонів Ca^{2+} , Mg^{2+} , Cl^- та SO_4^{2-} . Тоді як підвищення концентрації йонів Na^+ та K^+ , HCO_3^- за умов недостатньої кількості Ca^{2+} та Mg^{2+} може негативно впливати на розвиток інвазійних видів в водоймах з прісною водою.

1.3.3 Вплив величини рН на процеси адаптації ракоподібних

Значну роль в процесах адаптації ракоподібних відіграють фізіологічні механізми кислотно-лужного гомеостазу. У абсолютної більшості різних в таксономічному відношенні груп солонуватоводних і прісноводних тварин величина рН внутрішнього середовища знаходиться в межах 7,4–8,0 і в толерантному діапазоні фактично не залежить від концентрації йонів H^+ в зовнішньому середовищі.

Порівняльне вивчення ракоподібних, що характеризуються різною стійкістю до низьких величин рН, дозволило з'ясувати деякі основні морфофункціональні адаптації, що дозволяють тваринам переносити значні коливання величини рН у зовнішньому середовищі:

- 1) низька проникність покривних тканин, в першу чергу епітелію зябер, для йонів H^+ і солей; висока стійкість міжклітинних сполук цих тканин до дезагрегуючої дії низьких величин рН води або наявності їх захисту від безпосереднього контакту з кислим середовищем;
- 2) ефективне видалення кислот з організму проти градієнта концентрацій;
- 3) стійкість Na^+ , Ca^{2+} , Cl^- , K^+ транспортуючих систем ефекторних органів до низьких величин рН зовнішнього середовища;
- 4) здатність знижувати в кислому середовищі проникність зябер для йонів [19].

Враховуючи вищенаведене, з'ясування комплексу фенотипічних адаптацій, поведінкових, фізіологічних та біохімічних реакцій, спрямованих на регуляцію гомеостазу та підтримку динамічної рівноваги в природних умовах, сприятиме розумінню адаптивних процесів, які відбуваються при культивуванні водяних ракоподібних в регульованих системах, підвищення їх продуктивності і самоочисної здатності.

1.4 Ракоподібні – перспективні об'єкти культивування

Інтенсивність розвитку аквакультури, штучне відтворення цінних у промисловому відношенні видів водяних безхребетних, таких як, молюски, краби, креветки, гамариди, гіллястовусі ракоподібні тощо, має велике науково-практичне значення. Ще у 1939 р. О.М. Сєверцов підкреслював, що в основі підбору окремих видів гідробіонтів для штучного вирощування повинно бути покладене теоретичне положення про біологічний прогрес виду і його екологічне процвітання [133]. У зв'язку з цим при підборі об'єкта та умов його культивування, зокрема встановлення трофічних, метаболічних, хімічних та інших зв'язків, можуть бути широко використані дані про природні популяції.

В результаті проведених багаторічних досліджень [6, 62, 136, 137] поширеними об'єктами аквакультури серед водяних безхребетних є зяброногі ракоподібні підкласу Branchiopoda – гіллястовусі ракоподібні, артемії, копеподи та ін.

Багато наукових робіт [60, 140, 153, 204] присвячено розведенню в штучних умовах вищих ракоподібних підкласу Malacostraca – креветок, річкових раків, омарів, крабів, які представляють собою цінну харчову, кормову та технічну сировину. Однак, ракоподібним ряду Amphipoda приділено значно менше уваги.

При цьому, ще в 50-х роках минулого сторіччя встановлено, що в харчовому спектрі багатьох видів риб водойм басейну р. Дніпро (лящ, окунь, судак, жерех, сазан та ін.) представники прісноводного понто-каспійського фауністичного комплексу родини Gammaridae (*Chaetogammarus ischnus*, *Pontogammarus robustoides*, *Dikerogammarus villosus* і *Dikerogammarus haemobaphes*) займають одне із перших місць [35]. В харчових спектрах наведених вище видів риб їх питома вага становить від 14 до 42 %.

Результати дослідження хімічного складу тіла гамарид свідчать про їх

високу харчову цінність. Вже перші роботи, проведені в цьому напрямку [72], показали, що в тілі амфіпод (*G. pulex*, *G. lacustris*) міститься велика кількість протеїнів, жирів, вуглеводів, вітамінів (А, А₁, В₂), незамінних амінокислот.

Висока цінність гамарид відмічена в роботах багатьох дослідників [1, 8, 141, 143]. Показано, що калорійність 1 г сухої речовини тіла рачків може досягати значних величин (5,5 ккал) при високому вмісті жиру і малій зольності [28]. Калорійність гамарид схильна до сезонної динаміки з найвищими показниками навесні і найменшими на початку літа, наприклад як у *P. maeoticus* з Каховського водосховища [42]. Причому сезонні коливання калорійності амфіпод корелюють здебільшого з сезонними змінами зольності та жиру [163], вміст якого в тілі цих ракоподібних складає близько 11 %. Крім того, в тілі тварин відмічено до 53 % білків, 25 % вуглеводів, 470 мг % вільних амінокислот та 47–49 % незамінних амінокислот [36].

Встановлено, що амфіподи з Дубосарського водосховища, характеризуються високим вмістом сухої речовини при значній кількості мінеральних речовин і вуглеводів [163], а з р. Дніпро максимальний вміст сухої речовини в тілі гамарид *P. crassus* становив 19,7 % [158], в р. Дністер – 30,6 % [163], з якого 80–90 % приходить на органічну речовину [7].

Про безперечну кормову цінність гамарид свідчать високі показники вмісту в їхньому тілі не лише макроелементів, але й фізіологічно цінних мікроелементів. Так, у золі амфіпод *Ch. ischnus*, *P. robustoides*, *D. haemobaphes* з Дубосарського водосховища і Кучурганського лиману виявлено широкий спектр мікроелементів: Sr, Cu, Mn, Fe, Al, Zn, Ba, V, Ti, Ni, Li, Cr, Cd, Mo, Ag, Pb [35, 101]. Виноградовим А. П. [18] встановлено, що в крові ракоподібних знаходиться 0,01 % міді.

Окрім важливої кормової цінності, гамариди також є джерелом отримання біологічно-активних сполук на природній основі. Такою речовиною є хітин і хітозан [125]. Основними сферами застосування цих

сполук є медицина, харчова і парфумерна промисловість, сільське господарство. Ці природні біополімери можуть використовуватися в очищенні питних і стічних вод, а також в багатьох інших сферах діяльності людини [79, 87–89]. Необхідний світовий потенціал виробництва хітину становить 150 – 200 тис. т. на рік [125].

Відомо, що на дні Чорного моря внаслідок регулярної линьки (40–50 разів на рік) Amphipod та інших ракоподібних накопичуються величезні запаси хітину. Однак, внаслідок діяльності бактерій як в сірководневих, так і в забезпечених розчинним киснем зонах моря відбувається його руйнування і він стає недоступним для практичного використання [33, 66].

Окрім високої цінності хімічного складу, гамариди проявляють досить високу чутливість до забруднюючих речовин і, тому є надійними біоіндикаторами екологічного стану водних екосистем [176]. У зв'язку з цим велике значення набуває розробка біотехніки створення високочутливих ліній різних видів гамарид, їх маточних культур та технологій вирощування в регульованих системах з метою використання як тест-об'єктів для оцінки токсичності води і донних відкладів водойм і водотоків.

Враховуючи вищенаведене, можна стверджувати, що амфіподи є перспективним об'єктом аквакультури, а гамариди *Chaetogammarus ischnus*, *Pontogammarus robustoides*, *Dikerogammarus villosus* і *Dikerogammarus haemobaphes* цілком відповідають основним вимогам, що пред'являються до об'єктів масового розведення і технології їх культивування в регульованих системах заслуговують на увагу і є актуальними.

1.5 Існуючі методи та системи культивування гамарид в штучних умовах

Історично основним об'єктом розведення в природних умовах є понто-каспійські види гамарид, переселення яких в нові водойми здійснювалося з метою акліматизації, де були досягнуті значні успіхи в

галузі інтродукції гамарид в різнотипні водойми [48, 155]. У більшості випадків інтродуковані гамариди міцно увійшли до складу кормового раціону багатьох видів риб, що підвищило рибопродуктивність водойм.

В основному продукція бокоплавів отримується за рахунок вилову природніх популяцій [61, 91]. Промисел гамарид здійснюється двома способами: активним і пасивним ловом [128].

Активний промисел здійснюється траловим способом. Використання даного способу лову можливо тільки за досить високої щільності популяцій гамарид при переході їх від бентосного до нектонного способу життя. Крім того, активний промисел доцільний на водоймах, в планктоні яких домінують види (або група видів) однієї систематичної групи. Це дозволяє контролювати якість продукції без додаткових витрат на сортування. Лов ракоподібних за допомогою трала можливий як на великих, так і на малих водоймах, однак в кожному з них він має свої особливості [61].

Пасивний промисел проводиться в весняно-літній сезон і оснований на екологічних і біологічних особливостях поведінки гамарид в природних водоймах. Оскільки їх життєдіяльність переважно пов'язана з поверхнею субстрату (зануренні частини макрофітів, дно водойми). Рибальські сітки є аналогічною поверхнею: особини бокоплава чіпляються за них і тримаються в такому положенні досить довго. Промисел починається після того, як маса рачків, що причепилися, збільшується настільки, що поплавки сіток занурюються в воду.

Останнім часом у зв'язку з антропогенним забрудненням водойм, кліматичними змінами, негативними погодними явищами актуальним стає питання розведення гамарид в штучних, контрольованих умовах. Однією з основних вимог при виборі об'єкта культивуванні є досягнення ним високої продуктивності, що пов'язано із швидким дозріванням, високою інтенсивністю росту, здатністю жити в широкому діапазоні чинників зовнішнього середовища [6, 23, 24, 113, 196].

Аналіз доступних інформаційних джерел виявив наступні методи:

розведення гамарид в басейнах, ставках, канавах та садках [10, 23, 113].

Одним з таких методів є вирощування гамарид в ставках [24], в яких для підтримання сприятливих умов відтворення гамарид створюються окремі ділянки, на яких як субстрат використовується суміш піску з ракушняком або чистий пісок. При цьому покриття окремих ділянок чи всієї площі ставка піском та/або ракушняком є економічно витратним, крім того в процесі експлуатації ставка його може замулюється. Накопичення мулу та осаду чинить негативний вплив на гамарид – спостерігається відставання у розвитку, погіршення відтворювальної здатності, що в кінцевому рахунку знижує продуктивність системи. Вирощування гамарид в ставках також залежить від погодних умов і повністю унеможлиблює управління процесами росту, розвитку і відтворення рачків.

Іншим відомим методом культивування гамарид є вирощування їх в садках та басейнах [23]. Дана технологія культивування ракоподібних сприяє підвищенню природної кормової бази нагульних ставків під час вирощування коропа та рослиноїдних риб шляхом інтродукції в них продуктивних донних ракоподібних. Суть даного методу полягає у вселенні рачків у плавучі сітчасті понтони (оптимальна щільність посадки 1500 екз./м²), які розміщуються у водоймі. Необхідно відмітити, що в процесі вирощування гамарид при підвищенні їхньої біомаси виникає нестача природних кормів і необхідність використання штучних. Поступове замулення садків чинить погіршення обміну внутрішнього водного середовища садка з водоймою, що призводить до погіршення кисневого режиму, якості води та ін. Сповільнюється зростання, розвиток та репродуктивна здатність гамарид, виникають захворювання. Даний спосіб також практично унеможлиблює управління складом і властивостями водного середовища, температурним і газовим режимами.

Також, відомий метод вирощування гамарид в регульованій проточній системі з використанням морської води [113]. Зазначений спосіб полягає у культивуванні морських гамарид в спеціальних установках, які являють

собою багаторівневу систему горизонтальних лотків, розташованих один над одним. Кожний лоток має вхідний та вихідний отвори відповідно для подачі та відводу води та переливне вікно для контролю рівня води у лотку. Для запобігання винесення рачків з лотків зі стічною водою передбачені сітчасті перегородки. Даний метод унеможливорює мінімізацію наслідків канібалізму, що є природним для гамарид та підвищує вартість отриманої продукції, оскільки використовується велика кількість води в процесі вирощування гамарид, значні витрати йдуть на коригування умов необхідних для інтенсифікації процесів розвитку рачків на різних етапах онтогенезу.

Необхідно зазначити, що важливим при отриманні високої продукції гамарид в штучних умовах є оптимізація процесу їх культивування шляхом використання регульованих систем з можливістю управління абіотичними чинниками, зокрема, створення оптимальних умов росту, розвитку і відтворення гамарид, зменшення витрат за рахунок регенерації та вторинного використання середовища існування рачків.

Таким чином, аналіз наведених літературних даних виявив низку актуальних питань, що потребують подальших досліджень, а саме необхідність з'ясування фізіологічного діапазону толерантності гамарид та адаптивного потенціалу з урахуванням біології виду до дії абіотичних і біотичних чинників при їх культивуванні в штучних умовах. Вирішення цих питань потребує застосування комплексних підходів з урахуванням взаємодії основних структурних компонентів штучних систем – об'єктів вирощування, водного середовища, кормів.

РОЗДІЛ 2 МАТЕРІАЛИ І МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

В основу роботи покладено результати натурних та експериментальних досліджень, які проведено в зоні прибережних мілководь Київського водосховища та на базі біотехнологічного комплексу Інституту гідробіології НАН України.

Об'єктами досліджень слугували ракоподібні родини Gammaridae – представники літоральних біоценозів, які характеризуються широкою екологічною валентністю [46], є цінним кормовим об'єктом для риби [8], сировиною для отримання біологічно активних речовин [125], тест-об'єктами для оцінки токсичності води і донних відкладів, завдяки чому можуть бути перспективними об'єктами масового культивування в регульованих системах.

2.1 Методи оцінки структурно-функціонального стану та просторового розподілу ценозів ракоподібних (родини Gammaridae) зони прибережних мілководь Київського водосховища

Оцінку структурно-функціонального стану популяцій гамарид проводили з урахуванням біотопічної приналежності за різних температурних умов (вегетаційний період 2012–2016 рр.) в зоні прибережних мілководь Київського водосховища.

Зона мілководь досліджуваних ділянок розгалужена на 25–30 м від піщаного берега, характерна слабкою проточністю та незначним заростанням ВВР: куртинами рогозу (3–5 м від прибережної смуги), куширу, рдесту та нитчастих водоростей на відстані 5–10 м від берега. Донні відклади утворені піском та замуленим піском [144].

В період досліджень (2013–2015 рр.) температура води на ділянках з глибинами до 1,5 м становила 21–24 °С, в придонному шарі її величини були на 0,5–1,0 °С нижчими. У 2012 і 2016 рр. внаслідок аномально

спекотної погоди спостерігалось тривале підвищення температури води до 26–30 °C, при цьому різниця між придонною і поверхневою температурою становила від 0,5 до 2,5 °C.

Відбір та обробку проб здійснювали згідно із загальноприйнятими методами [43]. Видовий склад встановлювали за визначниками [93, 94]. Оцінювали кількісну структуру популяцій гамарид (чисельність, масо-розмірні характеристики, статеву структуру, репродуктивний стан (кількість самиць з яйцями, плодючість)).

Обробку одержаних даних виконано з використанням стандартних статистичних програм Statistica 6.0.

2.2 Дослідження адаптивних реакцій та екологічного потенціалу ракоподібних родини Gammaridae

Вивчення особливостей еколого-фізіологічної адаптації ракоподібних родини Gammaridae проводилося на *Pontogammarus robustoides* (Sars, 1894), *Chaetogammarus ischnus* (Stebbing, 1898), *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894).

До початку експериментів представники природних популяцій проходили аклімацію протягом двох тижнів в ємностях об'ємом 100 дм³. Як середовище використовували суміш річкової та відстояної водопровідної води 1:1, температура – 24±1 °C, рН – 7,8–8,2, концентрація розчиненого кисню – 7–8 мг/дм³, мінералізація – 244±21 мг/дм³, фотоперіод – 12С:12Т. Як корм використовували личинок *Chironomus sp.*, нитчасті водорості, листя верби. Ці умови розглядали як контрольні при аналізі експериментальних результатів.

Лабораторні популяції гамарид були створені у 2008 р. в біотехнологічному комплексі інституту і утримували в системах з регульованими параметрами водного середовища об'ємом 100 і 300 дм³. Вихідне середовище – відстояна водопровідна вода з баків водопідготовки.

2.2.1 Методи досліджень резистентності гамарид до підвищених температури та солоності води за статичної та динамічної дії чинників

Дослідження резистентності до підвищеної температури та солоності води проводили на природних та лабораторних популяціях *P. robustoides* і *Ch. ischnus* за умов статичної та динамічної дії чинників [14, 147].

Для проведення експериментів застосовувались спеціально створені пристрої (рис. 2).

А



Б

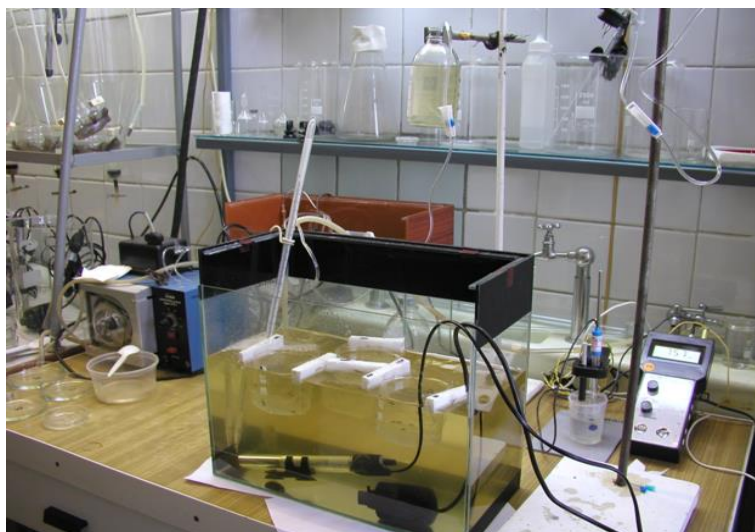


Рис. 2 Пристрої для вивчення резистентності водяних ракоподібних до температури та солоності води за статичної (А) та динамічної (Б) дії чинників

Експерименти проводили на особинах двох розмірних груп: у *P. robustoides* – довжиною 2–8 і 10–17 мм, у *Ch. ischnus* – 2–7 і 9–15 мм. Тварин розміщували у плаваючі садки з сітчастим дном (планктонний газ № 72) об'ємом 250 см³, які знаходились у скляних ємностях об'ємом 5 дм³ (статичний режим) (див. рис. 2 А) або скляних акваріумах об'ємом 10 дм³ (динамічний режим) (див. рис 2 Б), обладнаних системами термостабілізації («Eheim Jager-50»), аерації (компресор «CR-40R») та перемішування води (помпа «Aquael, PFN-650»), термометром (ГОСТ 215-73 ТЛ-4).

За «статичного» режиму тварин витримували у середовищі з константною температурою (25, 29, 30, 31, 32, 33, 34, 35, 38±0,5 °С та солоністю 2, 4, 8, 12, 15, 18, 21 і 24 ‰, яку створювали додаванням відповідної кількості NaCl у вихідне середовище. У «динамічному» режимі температуру води підвищували зі швидкістю 6 і 12 °С/год, солоність – 5‰/год. Досліди проводили у трьох повторях, кількість тварин у повторі – 10.

Тест-критеріями оцінки функціонального стану тварин протягом експерименту слугували поведінкові реакції (локомоторна активність, порушення координації рухів). Локомоторну активність гамарид визначали, візуально реєструючи кількість вертикальних плавальних рухів, що робили тварини за період 2 хвилини. Показник представлено, як середня кількість рухів, яка приходить на одну особину в даний проміжок часу.

Рівень резистентності до дії підвищених температури і солоності води оцінювали за показниками смертності та критичного теплового/сольового максимуму (КТМ та КСМ, відповідно), за який приймали момент настання повного знерухомлення ракоподібних [16, 147]. Величини КТМ і КСМ представлені як середнє арифметичне ± стандартна похибка. У кожному експерименті визначали масо-розмірні характеристики піддослідних тварин. За допомогою біокуляру МБС–10 вимірювали довжину тіла (відрізок від переднього краю головної капсули до заднього краю тельсону). Сиру масу тіла бокоплавів визначали на торсійних вагах WT з точністю до 0,5 мг

після підсушування на фільтрувальному папері.

2.2.2 Методи досліджень впливу коливального температурного режиму на гамарид

Дослідження адаптивних реакцій в умовах добових коливань температури води вивчали на гамаридах *D. villosus* і *P. robustoides*.

Гамарид розсаджували у садки (10 ♂ + 10 ♀, маса особин *D. villosus* 24–41 мг, *P. robustoides* – 17–45 мг, 3 повтори), які розміщували у скляних акваріумах об'ємом 10 дм³, обладнаних системами примусової аерації, перемішування води та термостабілізації (див. рис. 2 Б).

Діапазон добових коливань температури води у досліді: контроль – 25,5±0,5 °С, режим I – 25 ↔ 28 (±0,5) °С, режим II – 25 ↔ 30 (±0,5) °С. Добовий температурний цикл: 10:00–14:00 год. – поступове підвищення температури від початкової (25,5±0,5 °С) до максимальної (28/30 (±0,5) °С); 14:00–18:00 – стабілізація температури на максимальному рівні (28/30 (±0,5) °С); 18:00 – поступове зниження температури до вихідного рівня; 20:00–10:00 – 25,5±0,5 °С. Тривалість експерименту з *P. robustoides* – 7 діб, з *D. villosus* – 38 діб.

Фізіологічний стан гамарид оцінювали за показниками інтенсивності споживання кисню, швидкості приросту маси тіла, репродуктивної активності та інтенсивності споживання корму [43]. Як корм застосовували листя верби.

Швидкість росту гамарид визначали у однорозмірних особин, яких розміщували у садках (об'єм 250 см³) по 10 екз. в залежності від розміру рачків (у 3 повторах). Садки знаходилися в експериментальних ємностях з відповідними контрольними (25,5±0,5 °С) та дослідними (25 ↔ 28 (±0,5) °С; 25 ↔ 30 (±0,5) °С) умовами.

Довжину тіла (мм) вимірювали від переднього краю головної капсули до заднього краю тельсону з використанням бінокулярного мікроскопу

МБС–10 з окуляр-мікрометром, масу (мг) тіла визначали на торсіонних вагах WT з точністю до 0,5 мг. Швидкість росту довжини та маси тіла гамарид за певний період дослідів визначали за різницею між кінцевими та початковими значеннями показника і виражали у мм (мг)/добу.

Інтенсивність споживання корму визначали [43] у особин *D. villosus* за період 14 діб. Листя верби, як кормовий об'єкт, вимочували у річковій воді протягом 1 доби, висушували до постійної ваги при температурі 105 °С (24 год.), зважували на торсіонних вагах типу WT. Після регідратації листя вносили до ємностей з тваринами та без тварин (контроль), в кінці періоду досліджень залишки рослинного корму та тварин висушували при 105 °С (24 год.) та зважували. Інтенсивність споживання корму гамаридами за певний період дослідів розраховували за різницею між масою внесеного та залишкового листя і виражали у мг листя / мг гамарид / добу.

Інтенсивність споживання кисню гамаридами *P. robustoides* та *D. villosus* визначали методом замкнених склянок [43].

В експерименті було задіяно по 10 особ. *D. villosus* масою $31,2 \pm 3,7$ мг (експозиція – 30–60 хв.) та *P. robustoides* масою $19,8 \pm 2,1$ мг (експозиція – 90–100 хв.). Дослідження проводили при мінімальних (9:00–10:00 год.) та максимальних температурах (15:00–16:00 год.) добового циклу у *D. villosus* на 0, 1, 14 і 15-у добу, у *P. robustoides* – на 0 і 7-у добу дослідів.

Як респірометри використовували калібровані скляні ємності з притертими пробками об'ємом 110–115 см³, в які розміщували рачків. Ємності без тварин служили контролем. За допомогою сифону їх заповнювали профільтрованою через шовковий газ № 72 водою. За 1 год. до початку експерименту у призначених для дослідів гамарид визначали масо-розмірні характеристики.

Кількість рачків у респірометрах та час експозиції залежали від розміру тварин і температури води та розраховувалися таким чином, щоб залишковий вміст кисню у воді становив не менше 2/3 його початкового об'єму. Концентрацію розчиненого кисню визначали методом Вінклера у

мікромодифікації для проб малого об'єму [43].

Інтенсивність споживання кисню (Q) розраховували за формулою:

$$Q = 60 (n_1 - n_2) / (m t), \text{ мг } O_2/\text{г/год}, \quad (2.1)$$

де n_1 – кількість кисню (мг) у даному об'ємі води у респирометрі за вирахуванням об'єму піддослідних тварин;

n_2 – кількість кисню у тому ж об'ємі води після досліду (мг),

m – сумарна маса тварин (г);

t – тривалість досліду, хв.

2.2.3 Методи оцінки резистентності природної та лабораторної популяції гамарид *Ch. ischnus* та *P. robustoides* до дії амонійного азоту

Оцінку резистентності гамарид до дії амонійного азоту проводили на природній та лабораторній популяціях *Ch. ischnus* та *P. robustoides* двох розмірно-вікових груп (4–9 та 10–17 мм).

Рівень резистентності гамарид до дії амонійного азоту досліджували при концентраціях 0,39, 1,56, 6,25, 12,50, 25,00, 37,50 та 50,00 мг N/дм³. Для приготування необхідних концентрацій амонійного азоту використовували вихідний розчин хлориду амонію (50 мг N/дм³), з якого методом розбавлень приготовлено серію розчинів від 0,39 до 50,00 мг N/дм³. Для розбавлень використовували вихідну воду, в якій утримувались ракоподібні. Вода була попередньо профільтрована крізь декілька шарів шовкового газу (№72).

У кожному з дослідних і контрольних ємностей (у трьох повторях) поміщали по 10 особин однієї розмірної групи, яких не годували. Експозиція становила 48 год при температурі 25±0,5 °С.

Для оцінки ступеню токсичного впливу амонійного азоту визначали величини вітальної (ЛК₀⁴⁸), медіанної (ЛК₅₀⁴⁸) та абсолютно летальної (ЛК₁₀₀⁴⁸) концентрації.

Вміст неіонізованої форми аміаку визначали розрахунковим шляхом

[166]. Контроль за рівнем рН та вмістом NH_4^+ здійснювали щодоби [78].

2.3 Методи оцінки вибіркості гамаридами штучних субстратів та кормів різного типу

Розробка біотехніки культивування гамарид в регульованих системах потребує дослідження вибіркості рачків до природних і штучних субстратів, кормів різного типу, стану і властивостей водного середовища тощо.

Дослідження вибіркості гамаридами *Ch. ischnus* проводили із застосуванням штучних субстратів площею $0,066 \text{ м}^2$: рамки з синтепоновими волокнами, планктонним газом (розмір вічок 0,15 мм, 0,33 мм, 1,37 мм) та поліуретанових матів з вічком від 2,0 до 10,0 мм (для молодших та старших розмірно-вікових груп рачків).

Дослідні варіанти субстратів розміщували вертикально по периметру ємності об'ємом 100 дм^3 (температура води $24 \pm 1^\circ\text{C}$, концентрація розчиненого кисню $8,2 \text{ мг/дм}^3$, фотоперіод 12 С:12 Т), в центр якої вносили 220 екз. гамарид різних розмірно вікових груп. Через 48 годин на кожному субстраті підраховували кількість тварин. Досліди виконували в двох повторях.

З метою визначення складу кормових раціонів при культивуванні гамарид в регульованих системах проведено оцінку живих та штучних кормів (найпростіші організми активного мулу, коловертки, гіллястовусі ракоподібні, нитчасті водорості, штучні гранульовані корми). Дослідження проводились на гамаридах *Ch. ischnus* різних розмірно-вікових груп.

Організми надлишкового активного мулу очисних споруд м'ясопереробного та кондитерського підприємств використовували як корм для молодших вікових груп (2–4 мм). За допомогою біокуляру МБС–10 встановлювали видовий склад організмів активного мулу [148] та його стан [119], визначали рівень розчиненого кисню та величину рН [78].

Протягом експерименту однорозмірні рачки утримували у ємностях (1 дм³) по 20 екз. (у трьох повторях) при температурі 24±1 °C та постійній аерації. Суспензію активного мулу вносили один раз на добу у кількості 100 мл/дм³. Споживання корму встановлювали за ступенем наповненості кишечника [70].

Як корм для гамарид використовували коловертки *Brachionus calyciflorus* та *Br. plicatilis*, гіллястовусі ракоподібні *Moina macroscopa* та *Daphnia magna*, личинки *Chironomus sp.*, яких встановлювали за визначниками [73, 92], а також нитчасті водорості *Cladophora glomerata* (Linnaeus) Kutz та *Vaucheria sessilis* (Vaucher) De Candolle. Видову належність визначали [146] за допомогою світлового мікроскопу AxioImager (Carl Zeiss) з фотокамерою з використанням програми обробки зображень Axioscan.

Для дорослих особин використовували штучні корми: високобілковий «Aller Aqua» (основний компонент рибна мука (білки – 55%, жири – 9%) та «Tetramin®» (білки – 40%, жири – 15%).

Основні показники якості водного середовища визначали загальноприйнятими методами [78]. Статистичну обробку отриманих даних здійснювали із застосуванням програм Microsoft Excel та Statistica 6.0. Відповідні величини смертності організмів визначали за допомогою програми EPA Probit Analysis Program Version 1.4.

В ході роботи біоетичні норми порушені не були.

РОЗДІЛ 3 ОСОБЛИВОСТІ АДАПТИВНИХ РЕАКЦІЙ ПРИРОДНИХ І ЛАБОРАТОРНИХ ПОПУЛЯЦІЙ ГАМАРИД ДО ЗМІН ТЕМПЕРАТУРНОГО РЕЖИМУ

Адаптивність – властивість живого організму пристосовуватися до змін навколишнього середовища. Вона базується на пластичності організмів, які обмежені притаманними властивостями, що виникли при формуванні виду.

За основні прийняті фенотипічна та генотипічна адаптації. Перша базується на пластичності фізіологічних процесів, які дозволяють організму переносити зміни умов середовища у відносно широких межах, зберігаючи при цьому репродуктивну здатність. Генотипічна адаптація базується на елімінації і відборі [55].

В процесі культивування водяних організмів в штучних умовах велике значення має їх екологічний потенціал – скриті притаманні виду властивості, що набуті в процесі генотипічної адаптації (прояв поліморфізму), які за відповідних умов, включаючи механізми програм і підпрограм геному, змінюють стратегію і тактику їх росту, розвитку і відтворення.

Враховуючи те, що температура є найважливішим екологічним чинником, регулюючим прояв основних життєвих функцій (ріст, розвиток, рівень метаболізму, харчування, розмноження, активність руху та ін.), а також просторовий розподіл гідробіонтів, значний науково-практичний інтерес полягає в оцінці адаптивних можливостей ракоподібних, представників понто-каспійського фауністичного комплексу, широко розповсюджених в водоймах і водотоках басейну Дніпра [41, 94].

Різні аспекти температурної адаптації безхребетних достатньо широко висвітлені в науковій літературі [14, 16, 57, 147], однак питання зміни толерантності в залежності від локальних умов існування, їх екологічний потенціал вивчені недостатньо. Дослідження в цьому напрямку набувають

особливої актуальності у зв'язку з проявом в останнє десятиріччя тенденції глобального потепління, що впливає на появу у водних екосистемах інвазивних видів, які також можуть бути претендентами для масового культивування.

3.1 Структурно-функціональний стан угруповань гамарид мілководної зони Київського водосховища під впливом високих температур

Вивчення адаптивних і потенційних можливостей безхребетних до дії абіотичних і біотичних чинників, механізмів формування пластичності виду, мобілізації захисних функцій, метаболічних змін і здатності до відтворення – фізіологічної адаптації на популяційному рівні надасть можливість розуміння та розробки біологічних основ і технічних принципів культивування водяних тварин в штучних умовах.

Як відомо, загальні межі толерантності виду визначаються градієнтом температур у природному середовищі їх існування [50, 65]. Однак при опануванні нових екологічних ніш і розширенні ареалу вирішальне значення набувають потенційні можливості організму, які можуть проявитися в нових екологічних умовах. Вивчення адаптивного потенціалу понто-каспійських видів гамарид прісноводного фауністичного комплексу представляє інтерес для вирішення як теоретичних, так і практичних завдань, пов'язаних, зокрема, з оцінкою можливого відгуку популяцій на швидку зміну умов середовища або з оптимізацією умов відтворення і вирощування при їх масовому культивуванні.

Найбільш продуктивними і вразливими ділянками існування водяних безхребетних у водосховищах Дніпра є зони мілководі, які піддаються доволі істотним коливанням температури води. Найбільші температурні зміни властиві літньому періоду (1,1–1,3 °C, екстремальні – 1,4–1,7 °C) [95]. В останнє десятиріччя спостерігається тенденція зростання максимальної

температури води з 24,7 до 28,2 °С.

Дослідження адаптивних реакцій гамарид, змін структурно-функціонального стану за цих умов, сприятиме розумінню потенційних можливостей їх угруповань, популяції, виду з метою управління процесами росту, розвитку і відтворення при культивуванні в штучних умовах.

Внаслідок значного й тривалого підвищення температури повітря в липні 2012 р. спостерігалось збільшення температури води на мілководді Київського водосховища до 27,5 °С (ур. Толокунь) і 30 °С (район с. Лютіж) в поверхневому шарі та 26,5 і 28 °С відповідно в придонному (на глибині більше 0,8 м).

За даних температурних умов було зареєстровано наступні види: *Pontogammarus robustoides* (Sars, 1894), *Chaetogammarus ischnus* (Stebbing, 1898), *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894), *D. haemobaphes* (Eichwald, 1841), які характеризувалися вибірковістю по відношенню до різних субстратів (рис. 3.1).

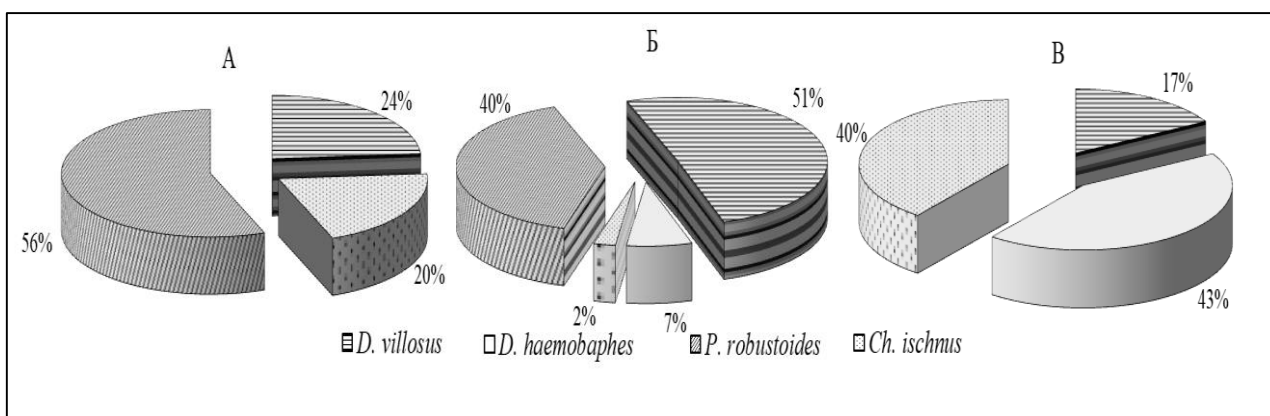


Рис. 3.1 Видовий склад угруповань гамарид (А – коренева система дерев, Б – нитчасті водорості, В – друзи дрейсен; дослідна ділянка – ур. Толокунь)

Так, в зоні урізу води, де субстратом слугувала мочкувата коренева система дерев (рис. 3.1), яка частково обросла мохом, розподіл гамарид характеризувався мозаїчністю з чергуванням на різних ділянках домінант

(*P. robustoides*, *D. villosus*, *Ch. ischnus*). Очевидними перевагами цієї екологічної групи на даному субстраті є сприятливий кисневий режим, за рахунок хвильового впливу, створення більш стабільних температурних умов внаслідок наявності поверхневого земляного покриву, а також можливість використання даних «резерватів» як укриття від хижаків.

В ур. Толокунь, на відміну від ділянки біля с. Лютіж гамариди зустрічались у скупченнях нитчастих водоростей в поверхневому шарі води ($h = 1,2-2$ м), де було зареєстровано *D. villosus* і *P. robustoides* при домінуванні першого, кількість *D. haemobaphes* і *Ch. ischnus* була незначною [139].

Незначний водообмін та суттєвий прогрів великої площі мілководді призвів до міграції гамарид на більші глибини. На обох ділянках бокоплави були виявлені переважно на глибинах більше 0,8 м у бентосних ценозах молюсків *Dreissena sp.* і *Anodonta sp.* Відмічено, що із збільшенням глибини щільність поселень анодонт зростала в районі с. Лютіж від 1–2 до 5–8 екз/м² ($h > 1$ м), гамарид відповідно від 15–27 екз/м² до 100–160 екз/м². В ур. Толокунь, де з боку затоки превалювали глибини більше 2 м, значне скупчення анодонт (15–20 екз/м²) було виявлено на межі мілководної і глибоководної зон. Чисельність гамарид на даній ділянці збільшувалась відповідно від 51 ± 6 екз./м² до 1000 ± 127 екз./м².

Основу угруповань рачків у друзах дрейсен становили *D. haemobaphes*, *D. villosus* і *Ch. ischnus* при домінуванні на ділянці ур. Толокунь *D. haemobaphes* і *Ch. ischnus*, біля с. Лютіж – представників роду *Dikerogammarus*.

Проведені дослідження виявили суттєві розбіжності у структурно-функціональних показниках популяцій гамарид. Так, на мілководді ур. Толокунь всі види знаходились на етапі активного розмноження, про що свідчить наявність яйценосних самиць (6–8 %) (рис. 3.2), тоді як біля с. Лютіж подібний стан відмічено лише у *Ch. ischnus* (5,6 %), чисельність якого була найменшою.

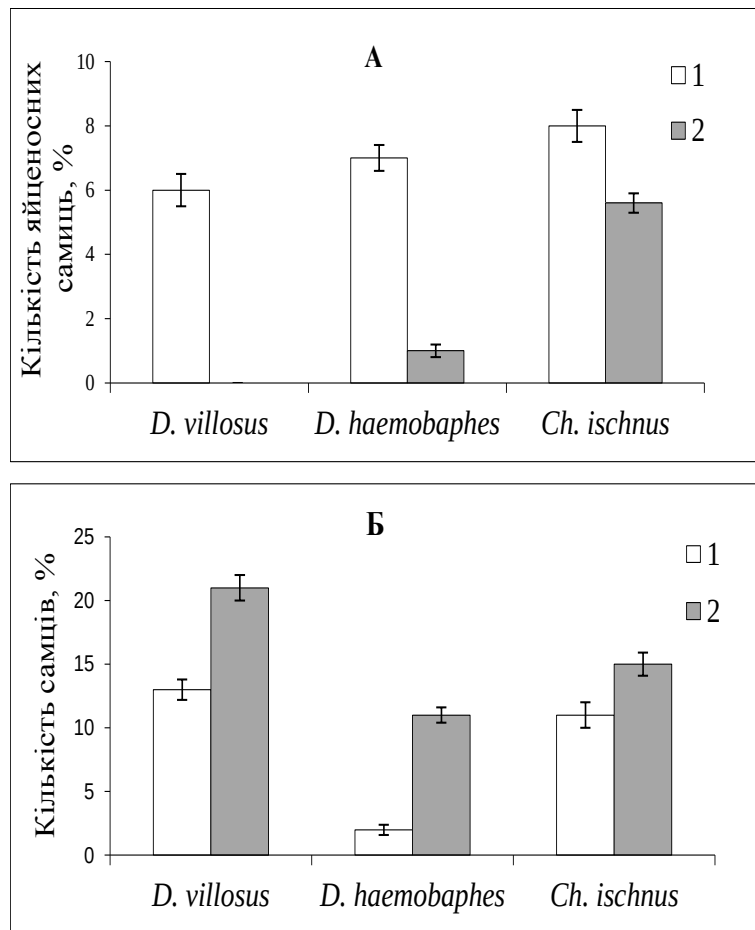


Рис. 3.2 Кількість яйценосних самиць (А) і самців (Б) в популяціях гамарид (1 – ур. Толокунь, 2 – с. Лютіж)

За показником плодючості самиці гамарид одного виду з досліджуваних ділянок не відрізнялися. Так, плодючість *D. villosus* становила у середньому 8 яєць (4–12), *D. haemobaphes* – 6 (2–12), *Ch. ischnus* – 3 (1–7) і залежала від розміру самиць. Характерною рисою всіх популяцій гамарид в районі с. Лютіж була більш висока відносна кількість самців (11–21 %) порівняно з угрупованнями ур. Толокунь (2–13 %) [139]. Слід відмітити, що у популяцій *Ch. ischnus* рівень даного показника був стабільнішим (див. рис. 3.2).

Аналіз розмірно-вікової структури популяцій гамарид вказує на зсув періоду розмноження особин в різних популяціях одного виду, що може бути пов'язано з локальними особливостями температурних умов існування тварин на досліджуваних ділянках (рис. 3.3). Так, на ділянці біля с. Лютіж

популяції *D. villosus* і *D. haemobaphes* за відсутності або незначній кількості яйценосних самиць характеризувалися більшою часткою молодших розмірних груп порівняно з популяціями в ур. Толокунь, тобто пік розмноження відбувся раніше. Щодо популяцій *Ch. ischnus*, то при близькому відсотковому рівні самиць, задіяних у розмноженні, молодшою є популяція з ур. Толокунь.

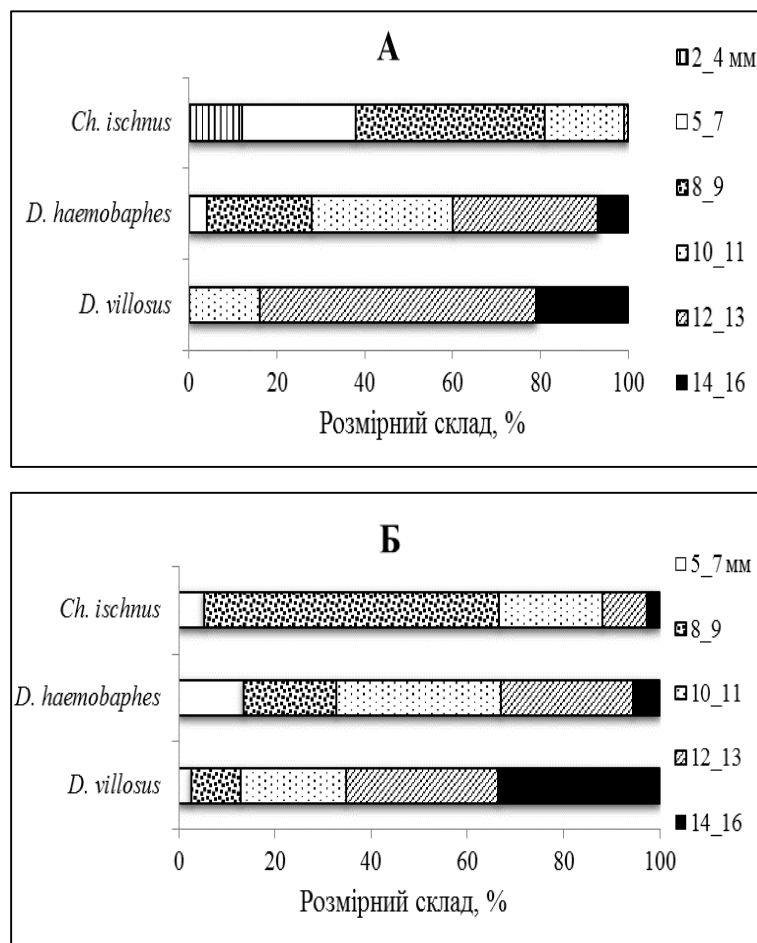


Рис. 3.3 Розмірний склад популяцій гамарид (А – ур. Толокунь, Б – с. Лютіж)

Зазначені відмінності структурно-функціонального стану популяцій гамарид пов'язані з еколого-фізіологічними особливостями видів та внутрішньопопуляційною диференціацією адаптивних можливостей особин. Дослідженнями І.І. Дедю [35] встановлено, що сприятливою для розмноження понто-каспійських видів гамарид є температура води в межах

7–27 °C. При температурах вище 27–30 °C продукування видів припиняється внаслідок різкого пригнічення основних життєвих функцій рачків. З огляду на це можна припустити, що більш швидкий прогрів мілководної зони на ділянці водосховища біля с. Лютіж порівняно з ур. Толокунь міг стимулювати процес відтворення видів *D. villosus* і *D. haemobaphes*, але при підвищенні температури води до 28–30 °C розмноження гамарид уповільнювалось (*D. haemobaphes*, *Ch. ischnus*) або припинилось (*D. villosus*).

Таким чином, в умовах значного підвищення температури води мілководної зони Київського водосховища (до 26–30 °C) основу угруповань гамарид на досліджуваних ділянках становили *D. haemobaphes*, *D. villosus*, *Ch. ischnus*, *P. robustoides*. За даних умов простежуються чіткі температурно-залежні зміни у просторовому розподілі та структурно-функціональному стані угруповань гамарид. Відмічено відсутність рачків в зонах з температурою води вище 28 °C. В період значного прогрівання води відбувається міграція бокоплавів на більш значні глибини та зосередження переважно у бентосних ценозах. Важливим функціональним відгуком популяцій гамарид на особливості формування температурного режиму середовища є зміна інтенсивності розмноження. Виявлено пригнічуючий вплив температури води 28 °C на відтворювальну функцію досліджуваних видів гамарид, що дає можливість вважати її критичною. При цьому зареєстровано домінування в угрупованнях представників роду *Dikerogammarus* з переважанням в популяціях особин середніх і старших розмірно-вікових груп, збільшення частки самців.

Отже, формування терморезистентності гамарид носить різноспрямований характер і залежить від біологічних особливостей виду, його екологічної потенції, а температурний чинник можна віднести до провідних, що постійно впливає на метаболічні процеси і потребує від безхребетних підтримки гомеостазу на певному рівні за рахунок відповідних адаптивних механізмів.

3.2. Стійкість гамарид *P. robustoides* та *Ch. ischnus* в умовах статичного підвищення температури води

Температура є найважливішим екологічним чинником, що регулює прояв основних життєвих функцій (ріст, харчування, розмноження, розвиток, рівень метаболізму, активність руху та ін.) та просторовий розподіл гідробіонтів. Здатність організмів існувати в певному діапазоні температур водного середовища визначається їх адаптивними властивостями і залежить від еколого-фізіологічних особливостей виду. Одним із фізіологічних критеріїв оцінки температурної адаптації та функціональної стійкості організму є рівень теплостійкості.

Діапазон температурної толерантності більшості еврибіонтних видів водяних безхребетних середніх широт становить 2–32 °С. При цьому верхні межі летальних температур для ракоподібних знаходяться в межах 32–42 °С [32]. Згідно з отриманими нами даними, в умовах статичної дії підвищених температур верхня межа толерантного діапазону для особин *P. robustoides* як природної (сезонні коливання температури 4–28 °С), так і лабораторної (невелика амплітуда коливань температури 24 ± 1 °С) популяцій становила 32 °С, абсолютно летальна температура – 35 °С (експозиція 24 год) [109], для представників *Ch. ischnus* – відповідно 29 і 32 °С [116] (рис 3.4).

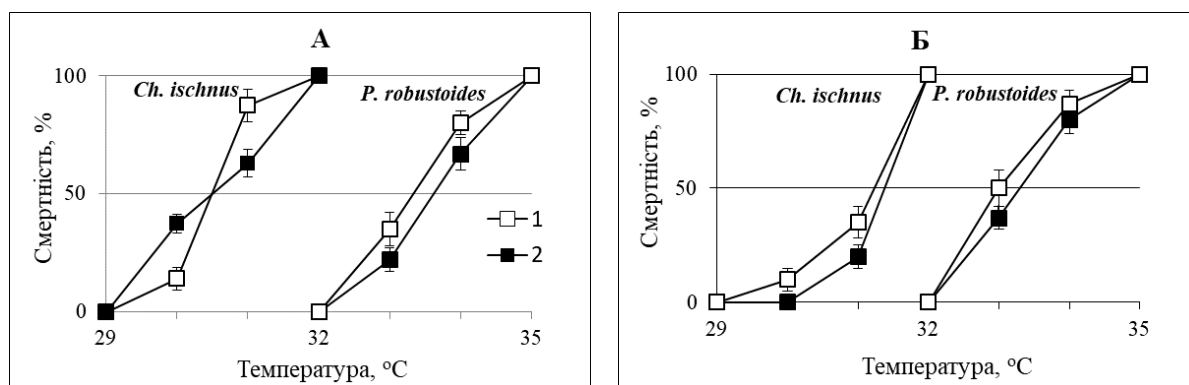


Рис. 3.4 Теплостійкість гамарид *P. robustoides* и *Ch. ischnus* (А – природні, Б – лабораторні популяції; 1 – молодші, 2 – старші розмірно-вікові групи) при статичній дії підвищених температур води

Таким чином, досліджувані види гамарид відрізняються значною толерантністю до підвищених температур води, що підтверджують також дані інших авторів. Л.А. Кітіцина [57] повідомляє, що у водоймі-охолоджувачі ТЕС пригнічення процесів життєдіяльності у *P. robustoides* спостерігалось при температурі води 33 °С, повне зникнення виду – при 35 °С. У роботі З.А. Пономарьової [114], яка вивчала поведінку гамарид в термоградієнтних умовах, показана велика евритермність *P. robustoides* порівняно з *Ch. ischnus*.

Порівняльна оцінка рівня теплостійкості *P. robustoides* і *Ch. ischnus* при статичній дії температур, що знаходяться за межами толерантної шкали, виявила суттєві відмінності рівня терморезистентності не тільки між видами, а й між представниками природних і лабораторних популяцій кожного виду. Встановлено, що особини з природної популяції *P. robustoides* характеризувалися значно більшою витривалістю порівняно з лабораторною (рис. 3.5). Так, при температурі води 35 °С максимальні показники медіанного летального часу для молодих і дорослих особин лабораторної популяції *P. robustoides* становили відповідно 151 і 162 хв ($p>0,05$), тоді як у природної популяції час переживання 50% рачків перевищував 172 і 206 хв відповідно. У середовищі з температурою 38 °С час переживання *P. robustoides* істотно зменшувався, при цьому летальний час у великорозмірних особин з лабораторної популяції залишався істотно нижчим показників природної (відповідно 20 ± 1 і 32 ± 3 хв, $p<0,01$), у малорозмірних – зменшувався незначно (відповідно 18 ± 2 і 22 ± 1 хв, $p>0,05$).

Порівняно з *P. robustoides*, *Ch. ischnus* виявився більш чутливим ($p<0,05$) до дії екстремальних температур, при цьому його природна популяція за рівнем резистентності істотно поступалася лабораторній (див. рис. 3.5). Так, при температурі води 35 °С середній летальний час особин з лабораторної популяції становив $62,7 \pm 4,7$ і $57,5 \pm 6,7$ хв ($p>0,05$) відповідно для молодших і старших розмірно-вікових груп, тоді як природна популяція

виявилася гіперчутливою ($p < 0,001$) до теплового стресу: $3,8 \pm 0,6$ і $5,2 \pm 0,6$ хв відповідно ($p > 0,05$). При температурі 38°C час виживання рачків з лабораторної популяції значно скорочувався (відповідно $6,8 \pm 1,5$ і $10,6 \pm 0,9$ хв, $p < 0,05$), але залишався в 6–9 разів вищим показників природної популяції ($1,1 \pm 0,1$ і $1,2 \pm 0,1$ хв, $p > 0,05$).

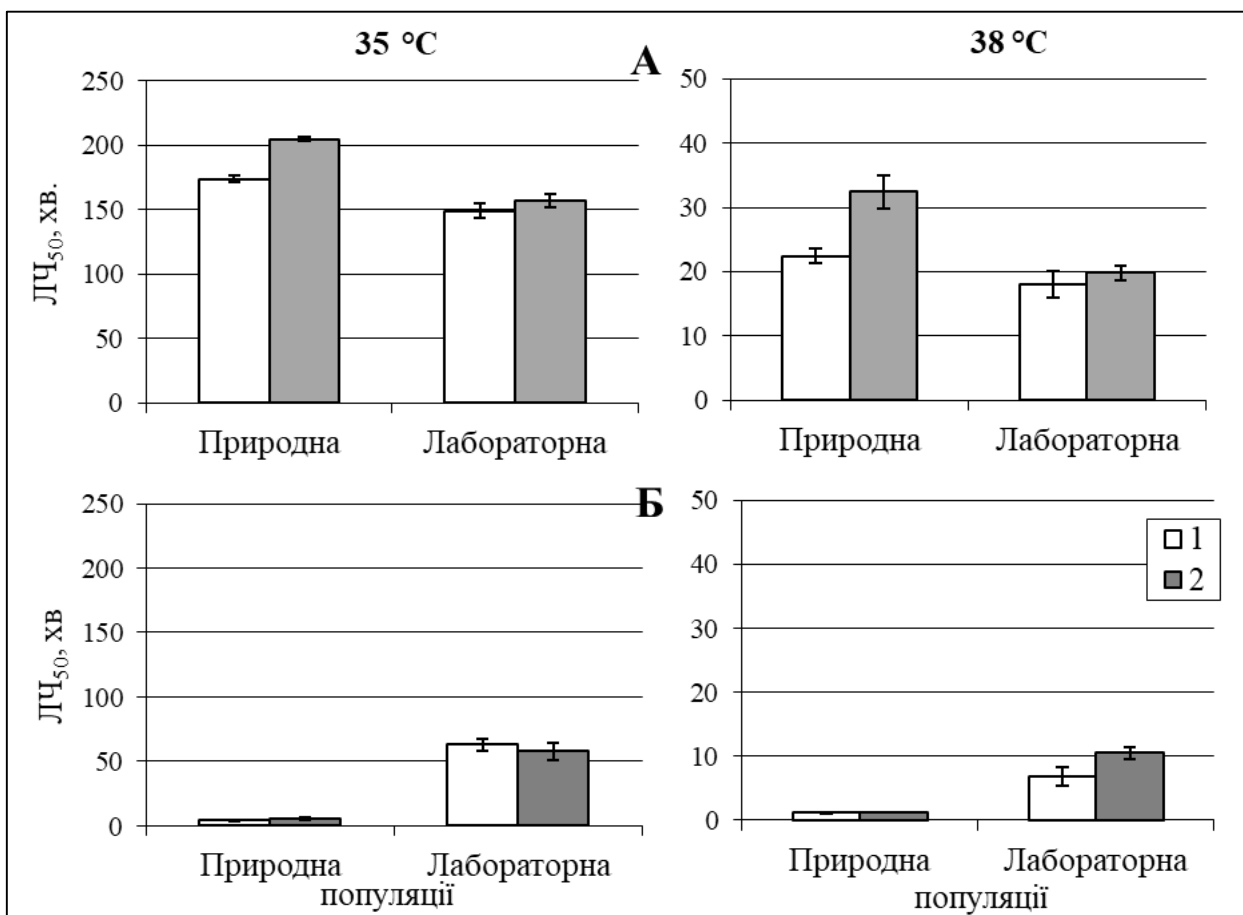


Рис. 3.5 Медіанний летальний час для гамарид *P. robustoides* (А) і *Ch. ischnus* (Б) при статичній дії екстремальних температур (1 – молодші, 2 – старші розмірно-вікові групи)

Таким чином, при впливі підвищених константних температур *P. robustoides* характеризується більшою температурною резистентністю, ніж *Ch. ischnus*. Тривале утримання гамарид у відносно стабільних умовах з невеликою амплітудою коливань температури ($24 \pm 1^\circ\text{C}$) сприяє зниженню резистентності до стресового впливу екстремально високих температур у

P. robustoides і її підвищенню в *Ch. ischnus* порівняно з природними популяціями [199].

3.3 Теплостійкість гамарид *P. robustoides* та *Ch. ischnus* в умовах динамічного підвищення температури води

Визначення рівня теплостійкості гамарид в умовах безперервного збільшення температури води зі швидкістю 6 і 12 °С/год виявило більшу терморезистентність *P. robustoides* порівняно з *Ch. ischnus* (рис. 3.6, 3.7).

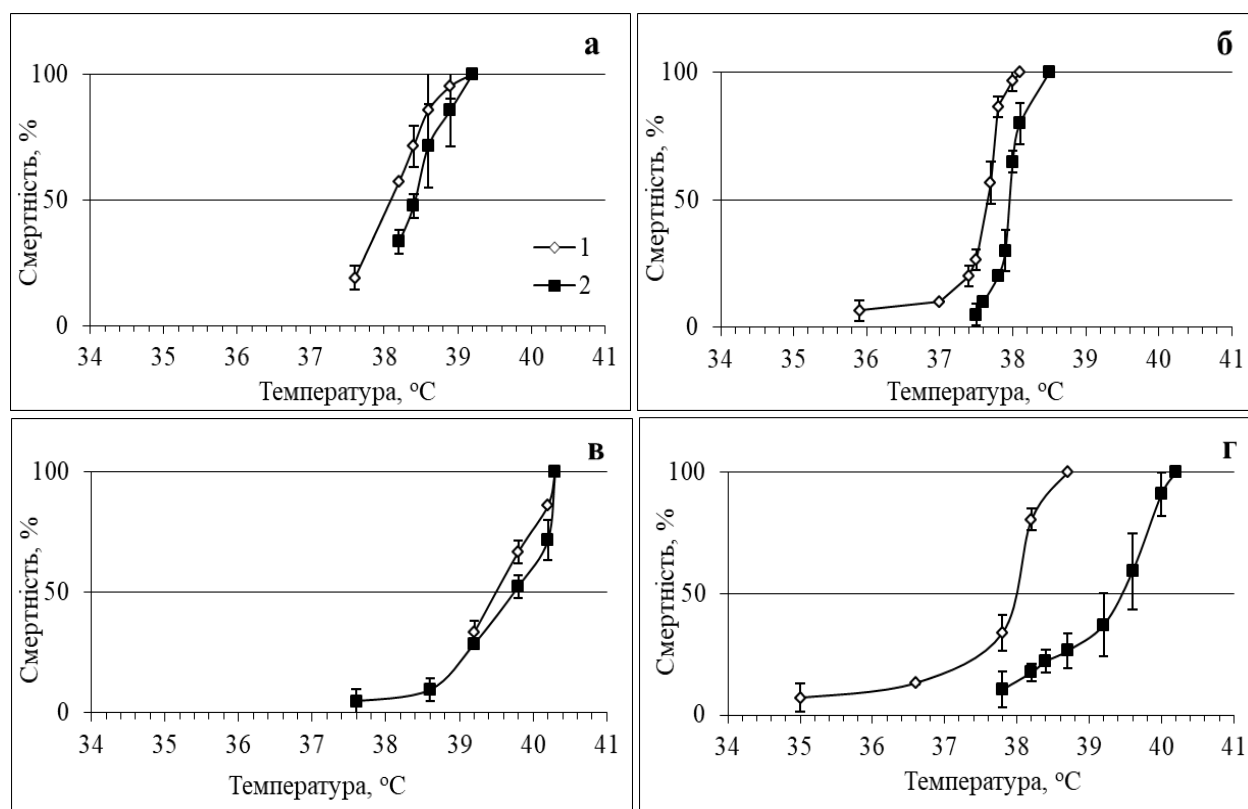


Рис. 3.6 Смертність *P. robustoides* при підвищенні температури води з постійною швидкістю (динамічний режим) (а, в – природна, б, г – лабораторні популяції; а, б – 6 °С / год, в, г – 12 °С / год; 1 – молодші, 2 – старші розмірно-вікові групи)

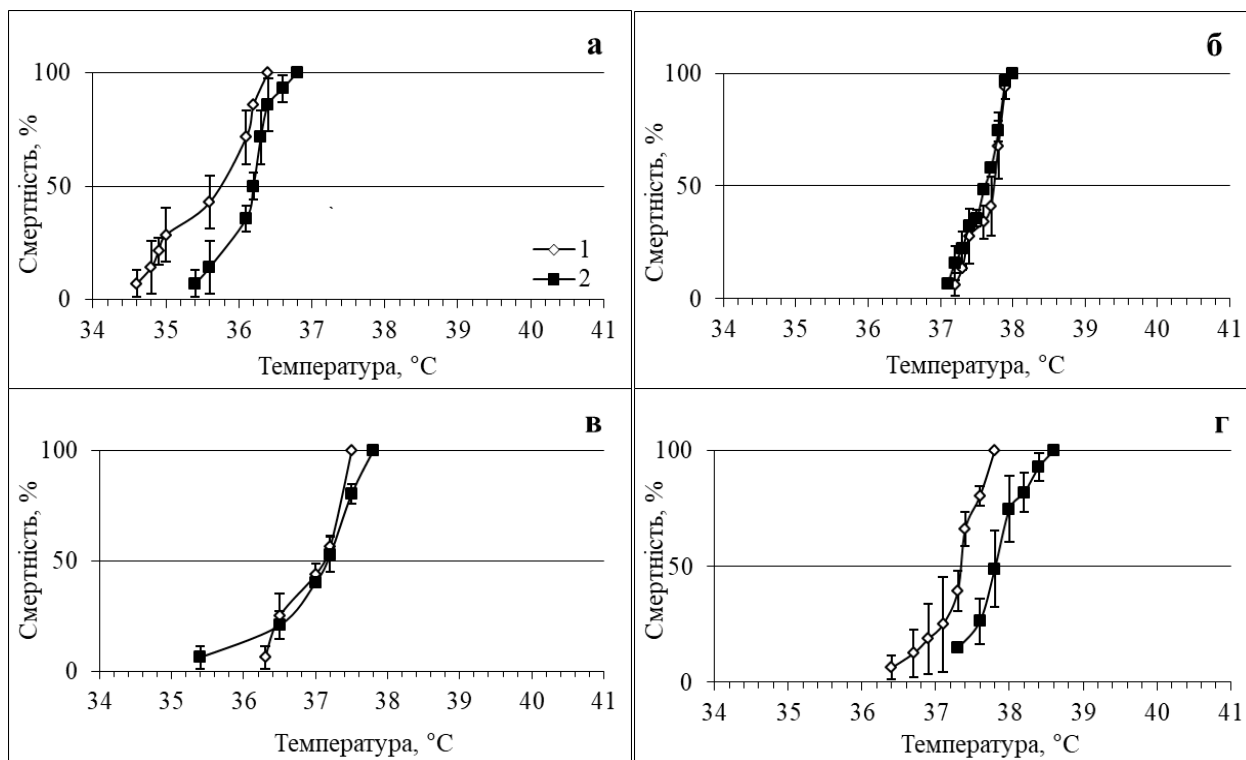


Рис. 3.7 Смертність *Ch. ischnus* при підвищенні температури води з постійною швидкістю (динамічний режим) (а, в – природна, б, г – лабораторні популяції; а, б – 6 °C / год, в, г – 12 °C / год; 1 – молодші, 2 – старші розмірно-вікові групи)

При цьому для обох видів гамарид при меншій швидкості нагріву води відмічено скорочення та/або зміщення інтервалу летальних температур у бік більш низьких величин, що пов'язано зі збільшенням часу перебування тварин під дією пошкоджуючих температур. Так, у представників природної популяції *P. robustoides* КТМ для молодших і старших розмірно-вікових груп при повільному нагріванні води становив відповідно $38,3 \pm 0,1$ і $38,6 \pm 0,1$ °C ($p < 0,05$), вірогідно збільшуючись ($p < 0,001$) при більш швидкому підвищенні температури (відповідно $39,7 \pm 0,1$ і $39,7 \pm 0,2$ °C, $p > 0,05$) [117].

Середні величини летальних температур для представників природної популяції *Ch. ischnus* порівняно з *P. robustoides* були значно нижчими ($p < 0,05$) і становили для молодшої та старшої розмірних груп при меншій швидкості нагріву води відповідно $35,7 \pm 0,2$ і $36,2 \pm 0,1$ ($p < 0,05$), при більшій – $37,1 \pm 0,1$ і $36,9 \pm 0,1$ °C ($p > 0,05$).

Характерно, що в природних популяціях обох видів гамарид максимальні рівні теплостійкості молодшої вікової групи мало поступаються показникам старшої. Нами відмічено, що молодь бокоплавів може відносно тривалий час перебувати в поверхневій плівці води в малоактивному стані, що істотно пом'якшує пошкоджуючу дію високої температури і збільшує тривалість життя молодих особин в несприятливих умовах. Однак, при більш повільному підвищенні температури води, коли доза теплового впливу збільшується, молодші особини стають більш чутливими, ніж дорослі. При швидкому нагріванні води, навпаки, спостерігається істотне підвищення і зближення рівнів теплостійкості обох розмірних груп, що свідчить про значний адаптаційний потенціал молоді. Слід зазначити підвищену чутливість великорозмірних особин при збільшенні швидкості нагріву води, що може бути обумовлено зростанням абсолютного рівня споживання кисню зі збільшенням біомаси організму [51].

Порівняльний аналіз лабораторних популяцій терморезистентності *P. robustoides* и *Ch. ischnus* підтвердив характерні міжвидові відмінності, зазначені вище. Для *P. robustoides* КТМ при швидкості зростання температури 6 °C/год становив $37,5 \pm 0,2$ і $38,1 \pm 0,1$ °C відповідно для мало- і великорозмірних особин ($p < 0,01$); при 12 °C/год – вірогідно підвищувався до $37,9 \pm 0,2$ і $39,6 \pm 0,2$ °C ($p < 0,01$). Для *Ch. ischnus* середні величини КТМ при меншій швидкості нагріву води в обох розмірно-вікових груп були близькими ($37,7 \pm 0,1$ і $37,5 \pm 0,1$ °C, $p < 0,05$), при цьому дрібні особини не поступалися аналогічним показниками у *P. robustoides* ($p > 0,05$), а великорозмірні були набагато чутливіші ($p < 0,001$). При більш швидкому збільшенні температури води рівень КТМ для молоді *Ch. ischnus* вірогідно знижувався ($37,3 \pm 0,1$ °C, $p < 0,01$), для дорослих особин – збільшувався ($37,9 \pm 0,1$ °C, $p < 0,01$).

Для лабораторних популяцій обох видів відмічено зближення рівнів теплостійкості старших і молодших розмірно-вікових груп гамарид і

зменшення варіювання показника при більш повільному зростанні температури води на відміну від природних популяцій, де подібне явище спостерігали при збільшенні швидкості підвищення температури. В цілому, діапазон летальних температур для представників лабораторних популяцій *P. robustoides* значно ширший, ніж у *Ch. ischnus*, що свідчить про більшу різноякісність індивідуальних рівнів теплостійкості особин. Серед характерних рис лабораторних популяцій обох видів необхідно відмітити велику чутливість молоді до дії підвищених температур, що особливо проявляється при швидкому збільшенні температури. При цьому, якщо у *P. robustoides* підвищення чутливості майже не впливає на середню величину КТМ порівняно з більш повільним нагріванням, то у *Ch. ischnus* спостерігається також вірогідне зменшення теплостійкості молодих особин.

Аналіз особливостей зміни терморезистентності організму у природних і лабораторних популяціях обох видів гамарид виявив відмінності адаптивних реакцій особин, обумовлені попередніми температурними умовами існування. Для лабораторної популяції *P. robustoides*, адаптованої до вузького діапазону підвищених температур, встановлено вірогідне зниження рівня теплостійкості молоді при обох швидкостях зростання температури і зменшення резистентності великорозмірних особин в умовах повільного підвищення температури води. Для *Ch. ischnus*, на відміну від *P. robustoides*, відмічено значне підвищення рівня теплостійкості особин лабораторної популяції порівняно з природною. При цьому основні особливості реакцій різних розмірних груп гамарид на підвищення температури води зберігаються: великорозмірні особини більш чутливі до повільного підвищення температури, малорозмірні – до швидкого.

Важливою сполучною ланкою між екологічними процесами і фізіологічним станом організму є поведінкові реакції тварин. Такі особливості поведінки, як зміни локомоторної і вентиляторної активності, швидкості харчування, копуляторної здатності гамарид є чутливим критерієм сублетальних ефектів дії фактору і добре корелюють з ефектами,

отриманими на біохімічному і клітинному рівнях [174, 179, 184, 195].

Однією з найбільш вагомих характеристик функціонального стану гамарид є локомоторна активність, що забезпечує пошук корму, дихання, відтворення і т. д. Дана фізіологічна відповідь організму служить важливим екологічним маркером, що дозволяє характеризувати потенційний ефект впливу чинника на популяційному рівні.

При близьких вихідних величинах плавальної активності гамарид обох видів *P. robustoides* відрізняється меншою залежністю даної функції від змін температури води. Більш виражене збільшення рухової активності (у два рази) спостерігається тільки при швидкому нагріванні води. Характерним є підвищення чутливості лабораторної популяції порівняно з природною ($p > 0,05$). Спостереження за поведінкою *Ch. ischnus* в умовах безперервного зростання температури води виявило значне збільшення локомоторної активності тварин (в 3–4 рази), найбільш виражене при повільному нагріванні. На відміну від *P. robustoides*, меншу стійкість в даних умовах демонструвала природна популяція *Ch. ischnus*, особливо при швидкій зміні температури води.

При аналізі особливостей поведінкових реакцій гамарид обох видів відмічено, що рухова активність тварин збільшується при наближенні температури до крайніх величин толерантного діапазону виду, що в природних умовах дозволило б їм залишити несприятливу зону. Перехід температури води в зону пошкоджуючих величин супроводжується появою ознак кисневої недостатності (зависання в поверхневій плівці води, стрімкі підйоми до поверхні води на фоні підвищеної активності тварин). У зоні летальних величин температури спостерігається зниження плавальної активності рачків, що пов'язано з економією і перерозподілом наявної енергії на компенсацію негативного впливу. Подальше перебування тварин під впливом екстремальних температур призводить до порушення координації рухів, судом і загибелі (рис. 3.8). Зазначені особливості поведінкових реакцій гамарид обох видів при прогресуючому збільшенні

температури води добре узгоджуються з даними гострих експериментів, де тварини піддавалися статичній дії високих температур.

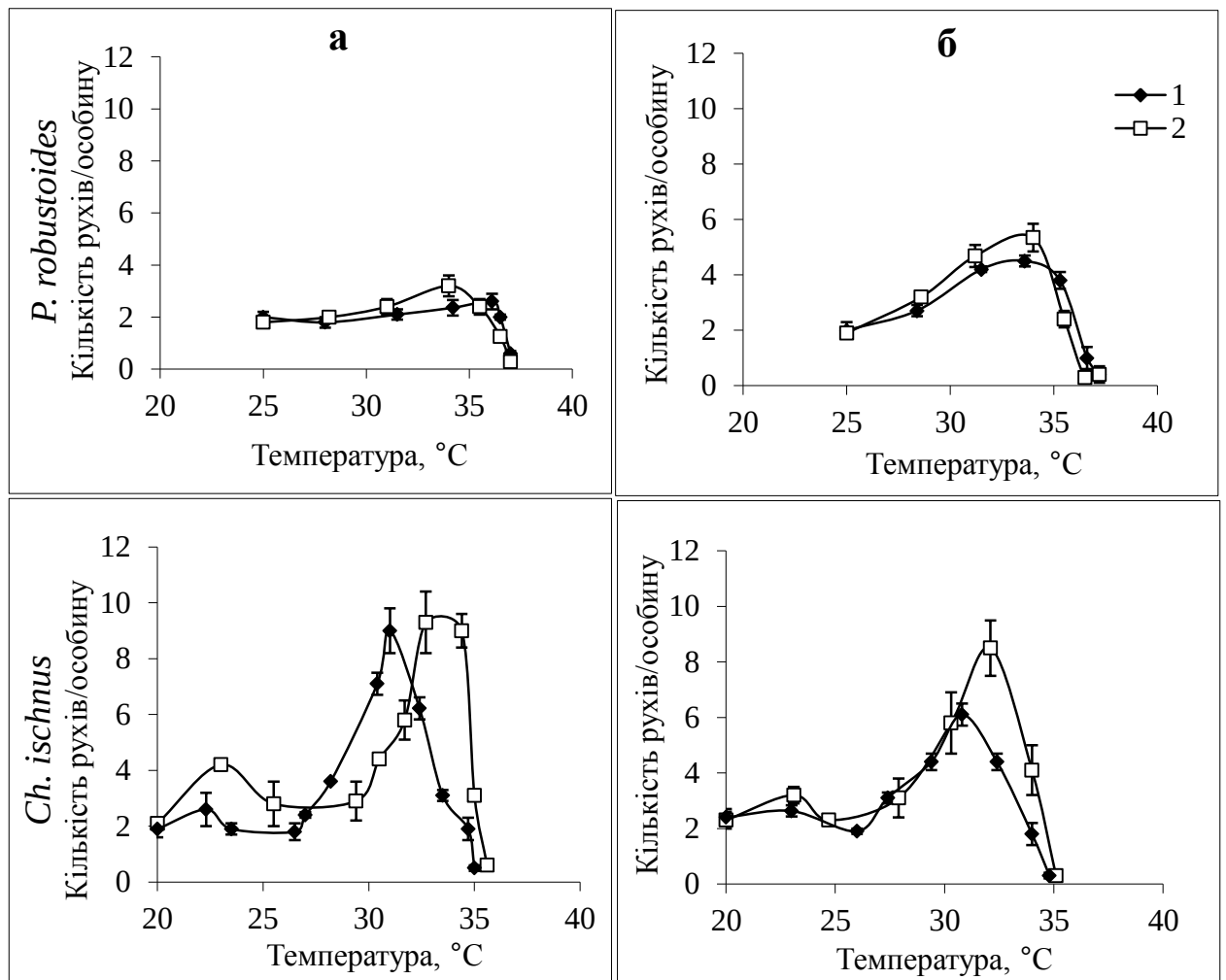


Рис. 3.8 Локомоторна активність гамарид *P. robustoides* и *Ch. ischnus* при підвищенні температури води з постійною швидкістю (динамічний режим) (а – 6 °C/ч, б – 12 °C/ч; 1 – природні, 2 – лабораторні популяції)

Таким чином, вивчення рівня теплостійкості гамарид *P. robustoides* і *Ch. ischnus* в умовах статичної і динамічної дії підвищених температур води показало значну залежність даного показника від швидкості зміни чинника і попередніх температурних умов середовища проживання. За обох режимів зміни температури виявлена висока терморезистентність *P. robustoides* в порівнянні з *Ch. ischnus*. За статичного впливу високих температур для представників як природних, так і лабораторних популяцій верхні межі

толерантного діапазону склали відповідно 32 і 29 °С, абсолютно летальна температура – 35 і 32 °С. В умовах безперервного збільшення температури води середні величини критичного температурного максимуму для природних популяцій *P. robustoides* і *Ch. ischnus* знаходилися в межах 38,3–39,7 і 35,7–37,1 °С відповідно, лабораторних – 37,5–39,6 і 37,5–37,9 °С. Таким чином, тривала адаптація тварин до вузького діапазону підвищених температур (24 ± 1 °С) призводить до різноспрямованих змін рівня теплостійкості особин порівняно з природними популяціями: зниження адаптаційних здібностей *P. robustoides* за статичної дії екстремальних температур і підвищення стійкості *Ch. ischnus*.

Виявлені відмінності в рівні терморезистентності гамарид, ймовірно, обумовлені еколого-фізіологічними особливостями видів. Обидва представники гамарид є мешканцями літоральних біоценозів і характеризуються значною евритермністю. При цьому *P. robustoides* як типовий фітофіл віддає перевагу мілководній ділянці та зоні заплеску, що відрізняється значною амплітудою коливань температури води. *Ch. ischnus*, хоча і вважається переважно літофілом [35], характеризується деякими авторами [41] як евритопний вид, здатний освоювати також більш глибоководні ділянки літоралі, де діапазон коливань температури менше.

3.4 Стійкість гамарид *D. villosus* та *P. robustoides* в умовах коливального температурного режиму води

Дослідження адаптивних реакцій природних популяцій гамарид у зоні прибережних мілководь Київського водосховища (ур. Толокунь, біля с. Лютіж) на зміну абіотичних чинників виявило провідну роль температурних умов у визначенні просторового розподілу та структурно-функціональних характеристик популяцій.

Відмічено відсутність гамарид у місцях з температурою води 28 °С і вище та міграцію бентосних угруповань на глибини більше 1 м при

значному прогріванні мілководних ділянок. Враховуючи це, представляло інтерес з'ясування особливостей адаптивних реакцій гамарид на добові коливання температури води у діапазонах 25–28 та 25–30 °С в умовах експерименту.

Вплив коливального температурного режиму на процеси життєдіяльності гамарид досліджували на представниках двох видів *D. villosus* і *P. robustoides*.

Як видно з рисунка 3.9, за умов тривалої дії добових коливань температури води (138 діб) загибель *D. villosus* була менше за контрольні показники на 46,0 ($p<0,01$) та 24,2 % ($p<0,05$) відповідно для інтервалів 25–28 і 25–30 °С. Необхідно відмітити, що найбільша швидкість загибелі рачків зареєстрована у перші 7–8 діб у термостабільних умовах (контроль) та термоциклі 25–30 °С, що може бути обумовлено проявами канібалізму внаслідок подразнюючої дії даних умов.

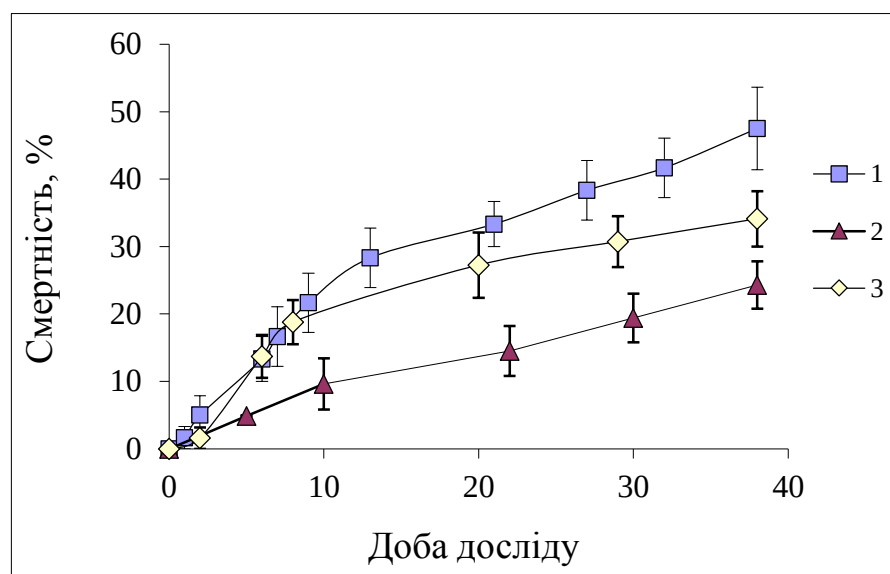


Рис. 3.9 Смертність *D. villosus* за дії коливального температурного режиму (1 – 25±0,5 (контроль), 2 – 25↔28, 3 – 25↔30 °С)

В умовах добових коливань температури відмічено прискорення швидкості збільшення біомаси рачків *D. villosus* (рис. 3.10) порівняно зі стабільними температурними умовами. При цьому найбільш сприятливим

виявився терморезим 25–28 °С. За меншої амплітуди коливань температури перевищення контрольних показників становило 167 % ($p<0,001$), більшої амплітуди – 50,3 % ($p<0,01$).

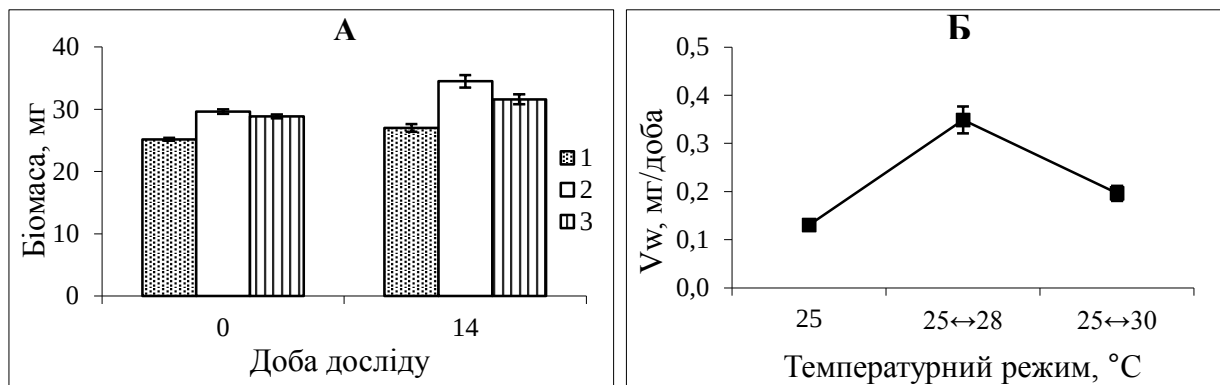


Рис. 3.10 Біомаса (А) та швидкість збільшення біомаси (Б) *D. villosus* за дії коливального температурного режиму (1 – 25±0,5 (контроль), 2 – 25↔28, 3 – 25↔30 °C)

Одержані дані щодо прискорення швидкості збільшення біомаси *D. villosus* при добових коливаннях температури у діапазоні 25–28 °С добре узгоджуються з результатами досліджень інтенсивності споживання корму тваринами (рис. 3.11).

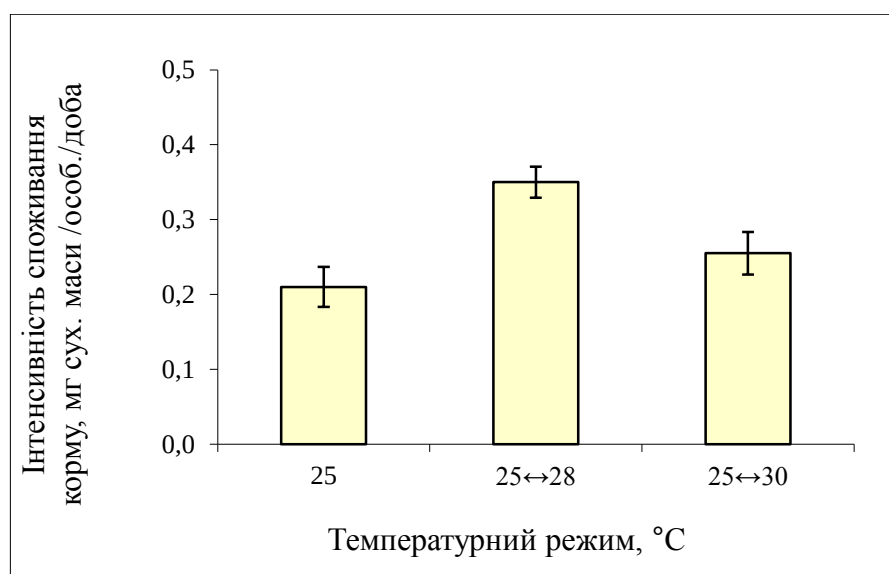


Рис. 3.11 – Інтенсивність споживання корму *D. villosus* за дії коливального температурного режиму води

Встановлено, що в умовах добових коливань температури води в обох досліджуваних режимах інтенсивність споживання корму була вищою, ніж у контролі. При меншій амплітуді коливань перевищення контрольних показників становило 66,7 % ($p < 0,01$), при збільшенні амплітуди – відповідно на 21,0 % ($p > 0,05$).

При добових коливаннях температури скорочувалися витрати корму на одиницю приросту біомаси на 36,5 ($p < 0,01$) та 17,9 % ($p > 0,05$) відповідно в інтервалах температури 25–28 і 25–30 °C. Той факт, що у добовому термоциклі 25–30 °C рівень інтенсивності споживання корму поступалися аналогічним показникам для діапазону 25–28 °C свідчить про менш сприятливі умови терморегіму 25–30 °C.

Чутливим показником функціонального стану організму гамарид є відтворювальна здатність. Проведені дослідження показали, що в умовах добових коливань температури репродуктивна активність *D. villosus* підвищувалась порівняно зі стабільним температурним режимом. Загальна кількість зареєстрованих за період досліджень прекопулюючих пар становила 44, 61 і 53 відповідно у контролі та амплітудних режимах 25–28 і 25–30 °C, запліднених самиць, що дали потомство – 34, 48 і 37 відповідно. Отже, найбільшим стимулюючим ефектом характеризувався коливальний режим 25–28 °C.

Оцінка відтворювальної здатності *D. villosus* у різних температурних умовах показала, що відносна кількість пар, у яких не відбулося запліднення самиці, у досліджуваних режимах не відрізнялася і становила 16,3–16,7 %. У коливальних терморегімах виявлено збільшення частки самиць з порушеннями розвитку ембріонів на 28,8 % ($p < 0,05$) і 190 % ($p < 0,001$) відповідно у діапазонах 25–28 і 25–30 °C порівняно з контролем. Більшу частку порушень реєстрували на початковому етапі (8–10 діб) адаптації гамарид до добових коливань температури (рис. 3.12).

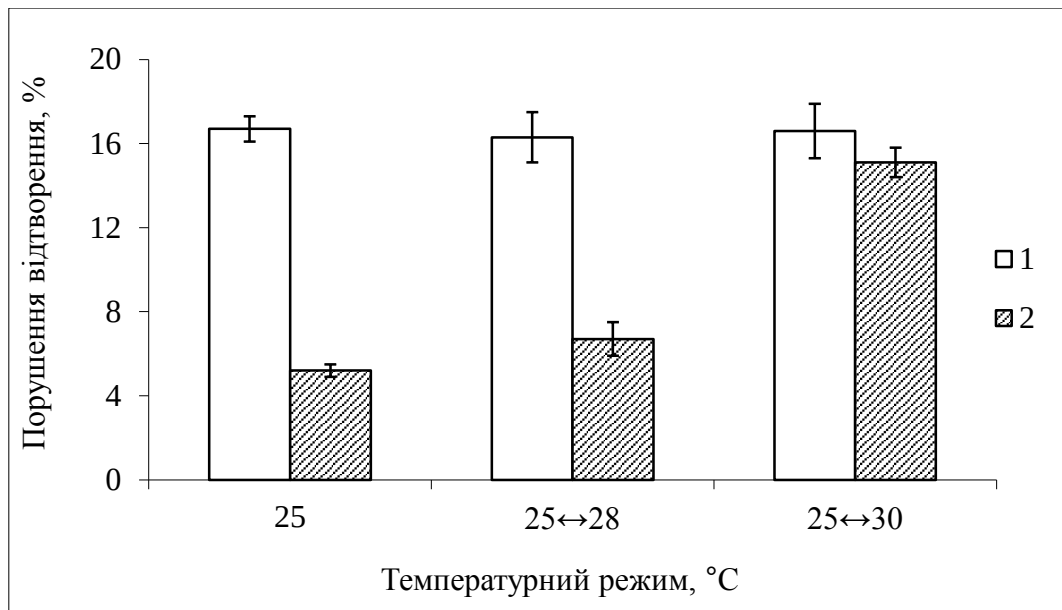


Рис. 3.12 – Порушення відтворювальної здатності *D. villosus* за дії коливального температурного режиму (1 – частка неефективних пар від загальної кількості прекопулюючих пар, 2 – відносна кількість запліднених самок з порушеннями розвитку ембріонів, період досліджень – 38 діб)

В умовах коливальних терморежимів відбувалося вірогідне ($p < 0,05$) скорочення періоду ембріонального розвитку *D. villosus* до $8,5 \pm 0,2$ та $8,0 \pm 0,3$ доби відповідно в інтервалах температур 25–28 і 25–30 °C порівняно з контрольним $9,5 \pm 0,2$ доби. При цьому різниця між амплітудними терморежимами була невірогідною

Співвідношення загальної кількості самок, що дали потомство, до самок, задіяних в експерименті, показало, що у коливальному інтервалі 25–28 °C кількість виводків у розрахунку на одну самку збільшилася у 1,5 рази, тоді як в інтервалі 25–30 °C вірогідно не змінилася порівняно з контролем (рис. 3.13).

Отже, підвищення прекопуляторної активності, кількості виводків на самку, скорочення інкубаційного періоду свідчать про стимуляцію процесу розмноження під впливом добових коливань температури в межах 25–28 °C.

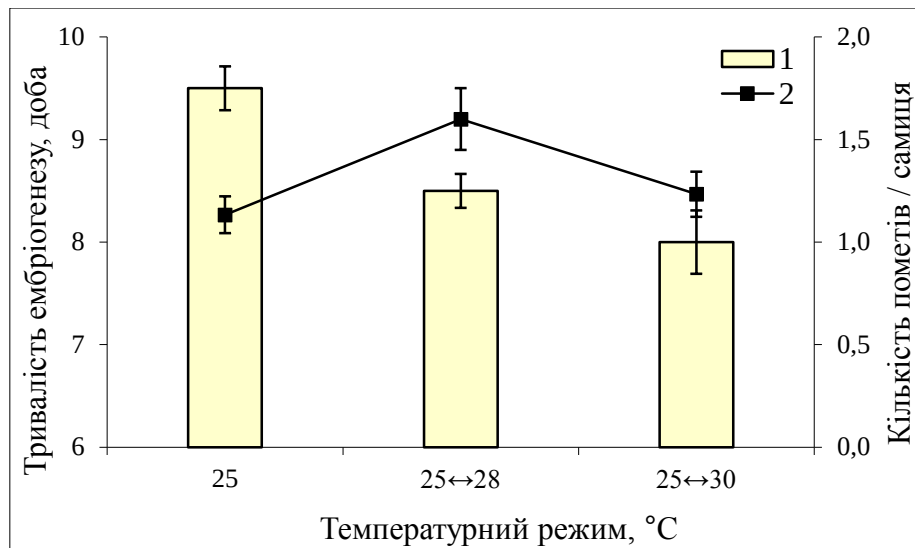


Рис. 3.13 – Тривалість ембріонального періоду (1) та кількість виводків на одну самицю (2) у *D. villosus* за дії коливального температурного режиму (період досліджень – 38 діб)

Менш виражений ефект стимуляції відтворення в інтервалі температур 25–30 °C та збільшення кількості порушень ембріонального розвитку можуть бути пов'язані як з більшою амплітудою коливань, так і з впливом критичних температур вище 28 °C. Припускається, що деякі процеси в організмі тварин можуть контролюватися не середньою, а верхньою або нижньою температурою діючого термоциклу [142].

Аналіз інтенсивності споживання кисню особинами *D. villosus* показав, що за дії добових коливань температури води інтенсивність обміну гамарид підвищувалась порівняно з контролем. У 1-у добу експерименту рівень дихання гамарид у найнижчій точці діапазону температур у контрольному і дослідних варіантах не відрізнявся і становив 0,54–0,56 мг O₂/г/год (рис.3.14).

При максимальних добових температурах інтенсивність споживання кисню відносно контролю збільшилася на 26,7 і 93,2 % відповідно при 28 та 30 °C. Оцінка рівня показника на 14-у і 15-у добу показала, що швидкість енергетичного обміну гамарид в обох коливальних терморежимах стабілізувалася на рівні, більшому за контрольні показники.

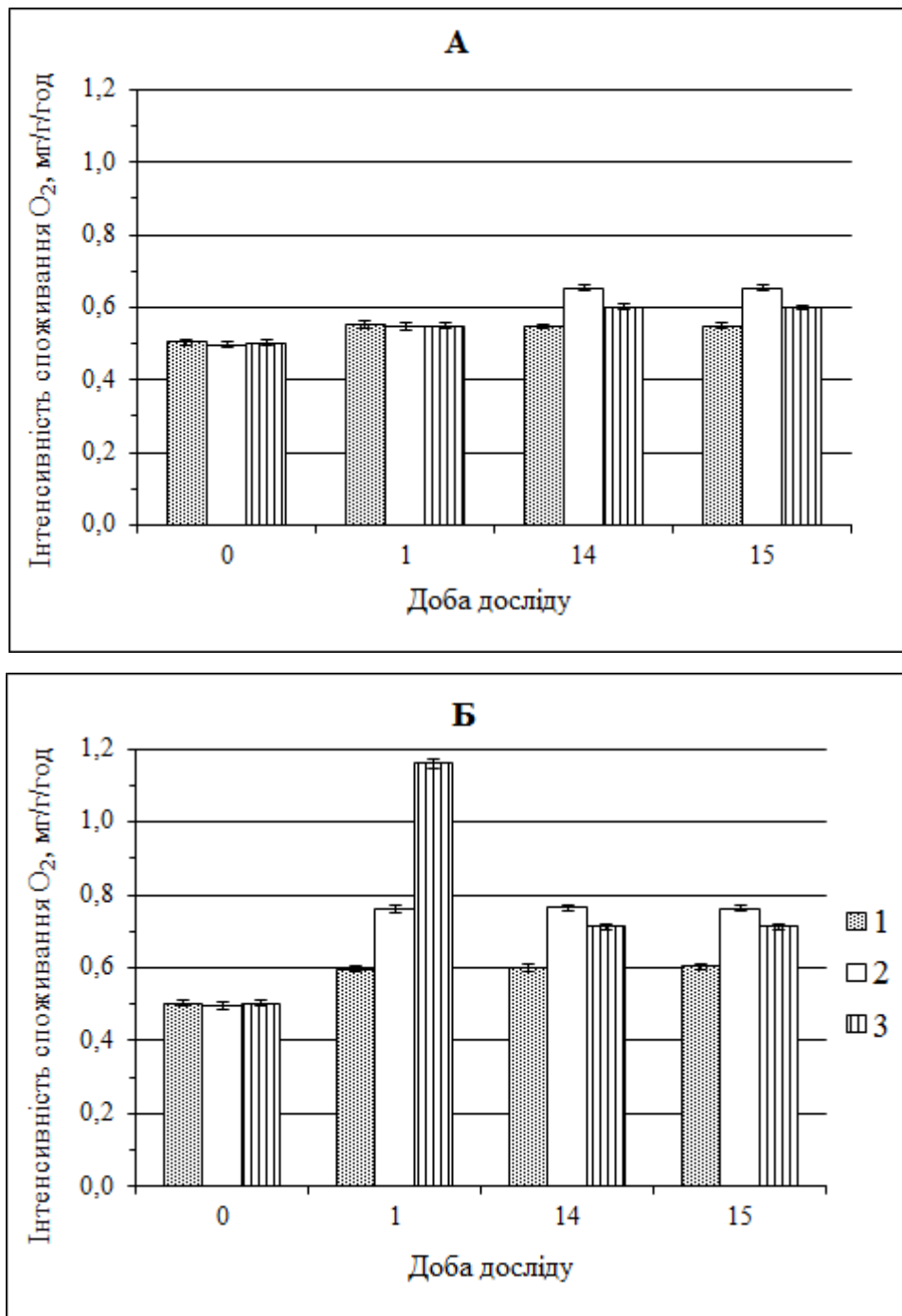


Рис. 3.14 – Інтенсивність споживання кисню гамаридами *D. villosus* за дії добових коливань температури води (1 – $25 \pm 0,5$ (контроль), 2 – $25 \leftrightarrow 28$, 3 – $25 \leftrightarrow 30$ °C; А і Б – відповідно нижня і верхня межа діапазону коливань)

В інтервалі температур $25\text{--}28$ °C інтенсивність дихання гамарид змінювалася в межах $0,65\text{--}0,76$ мг $\text{O}_2/\text{г}/\text{год}$, що на $20,0\text{--}26,7$ % перевищувало контрольний рівень показника відповідно при мінімальній та максимальній температурах діапазону коливань. Аналогічні показники в інтервалі

температур 25–30 °С становили 0,60–0,72 мг O₂/г/год та 11,1–22,4 %.

Слід відмітити, що в умовах меншої амплітуди коливань температури *D. villosus* демонстрував швидку адаптацію дихання до змін температури: максимальна інтенсивність споживання кисню особинами зареєстрована у 1-у добу, а в подальшому не змінювалася. В інтервалі температур 25–30 °С зміни інтенсивності дихання раків були виражені сильніше, адаптація до нових умов потребувала більшого часу, а стабілізація кисневого обміну відбулася на дещо нижчому рівні, що вказує на менш сприятливі умови даного терморежиму.

Оцінку фізіологічного стану особин *P. robustoides* в умовах добових коливань температури води проводили за показниками загибелі та інтенсивності дихання.

Відмічено підвищену загибель раків в обох коливальних терморежимах (рис. 3.15) на 50 і 90 % відповідно в інтервалах температури 25–28 °С та 25–30 °С порівняно з контролем.

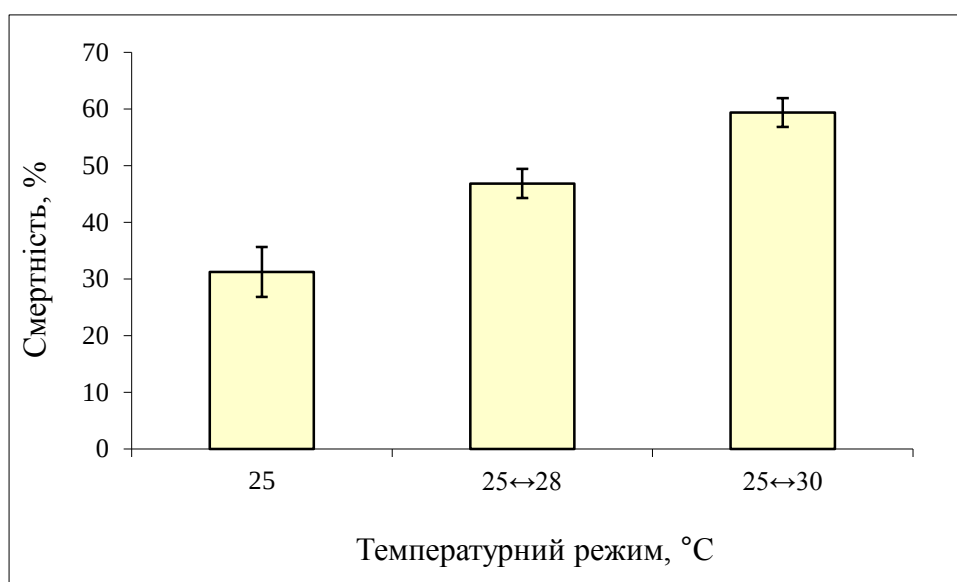


Рис. 3.15 – Смертність гамарид *P. robustoides* за дії коливального температурного режиму води (1 – 25±0,5 (контроль), 2 – 25↔28, 3 – 25↔30 °С, період досліджень – 7 діб)

В умовах добових коливань температури води у *P. robustoides*

виявлено збільшення інтенсивності споживання кисню порівняно з особинами, що перебували у стабільних температурних умовах (рис. 3.16). При цьому у нижній точці амплітуди коливань температури показники швидкості дихання в обох варіантах досліді на 7-у добу вірогідно не відрізнялися і були більшими за контрольні майже у 2 рази ($p < 0,01$). При максимальних добових температурах 28 і 30 °С інтенсивність споживання кисню особинами *P. robustoides* перевищувала контроль відповідно у 3,5 та 2,4 рази ($p < 0,01$). Менший рівень обміну у термоциклі 25–30 °С порівняно з діапазоном 25–28 °С може бути ознакою зниження стимулюючого ефекту в умовах збільшення амплітуди коливань та діючих температур.

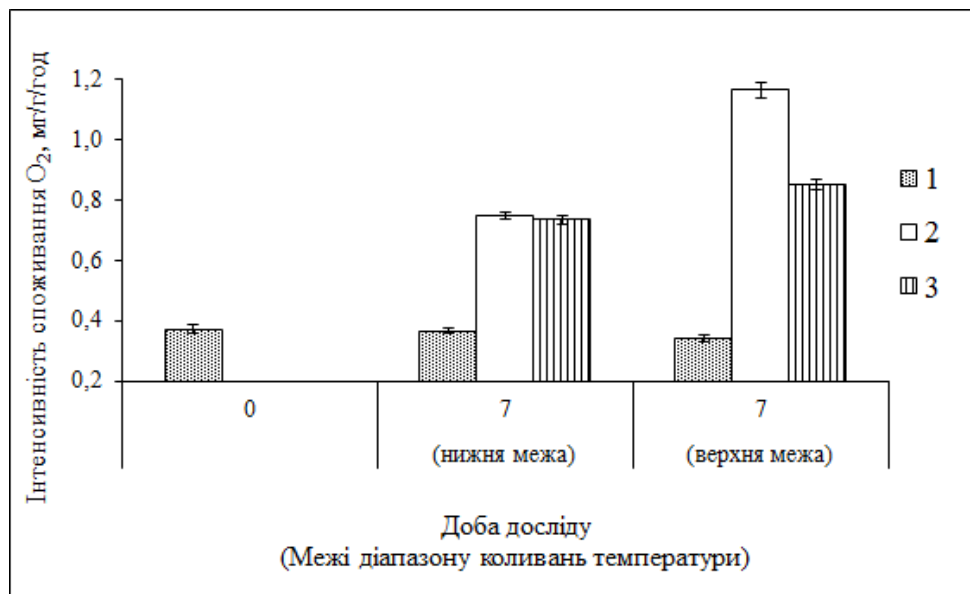


Рис. 3.16 – Інтенсивність споживання кисню гамаридами *P. robustoides* за дії добових коливань температури води (1 – $25 \pm 0,5$ (контроль), 2 – $25 \leftrightarrow 28$, 3 – $25 \leftrightarrow 30$ °С; період досліджень – 7 діб)

Порівнюючи зміни інтенсивності дихання *P. robustoides* під впливом досліджуваних коливальних терморежимів з реакціями *D. villosus*, можна узагальнити, що останній вид демонструє більшу стійкість до змін температури, у тому числі й екстремального характеру.

Таким чином, проведені дослідження впливу добових коливань

температури в межах 25–28 і 25–30 °С на функціональний стан гамарид *D. villosus* показали, що у коливальних режимах порівняно зі стабільними температурними умовами підвищується виживання, збільшуються швидкості процесів росту, харчування, дихання, відтворення. Найбільш сприятливим виявився діапазон коливань в межах 25–28 °С. За дії більшої амплітуди коливань 28–30 °С, що охоплює й зону критичних температур, період адаптації гамарид до нових умов подовжувався, ефект стимуляції процесів життєдіяльності *D. villosus* був менш вираженим, збільшувалась відносна кількість порушень репродуктивної функції.

Стимулюючий ефект коливань температури води на процеси росту, розвитку і розмноження водяних тварин показано багатьма дослідниками [26, 96, 50, 63–65, 69, 130, 142]. Автори акцентують увагу на тому, що наявність цих ефектів та ступінь їх виразності залежать від характеристик діючого температурного режиму та адаптивних можливостей виду. Реакції тварин на коливання температури залежать від особливостей змін чинника в місцях їх існування, сезону року, функціонального стану та ін.

Мешканці літоральної зони пристосовані до значних флуктуацій температури і дуже чутливі до її змін. Висока вимогливість до температурного режиму багатьох евритермних тварин проявляється, наприклад, у заселенні певних горизонтів літоральної зони та різних глибин. Відмічається, що навіть широко евритермні види уникають різких змін температури [50].

Дослідження Дж. Кобака зі співавторами показали, що *D. villosus* у градієнті температур обирав температури, близькі до акліматичних, тоді як *P. robustoides* демонстрував більшу вибірковість, уникаючи високих температур влітку та низьких восени, що може свідчити про більш вузький діапазон толерантних температур та надання переваги стабільнішим умовам [185].

Аналіз наявних літературних даних та власних спостережень за реакціями гамарид в природних та експериментальних умовах дозволяє

припустити, що частина популяції *D. villosus* здатна пристосуватися до добових коливань температури в діапазоні 25–30 °C, але для мінімізації втрат надає перевагу зонам з меншими амплітудами коливань та абсолютними величинами температури. *P. robustoides* виявляє більшу чутливість до добових коливань температури води та меншу стійкість до впливу екстремальних температур.

Таким чином, формування терморезистентності гамарид носить різноспрямований характер і залежить від біологічних особливостей виду, його екологічного потенціалу, а температурний чинник можна віднести до провідних, що постійно впливає на метаболічні процеси і потребує від ракоподібних підтримки гомеостазу на певному рівні за рахунок відповідних адаптивних механізмів.

РОЗДІЛ 4 ОСОБЛИВОСТІ АДАПТИВНИХ РЕАКЦІЙ ПРИРОДНИХ І ЛАБОРАТОРНИХ ПОПУЛЯЦІЙ ГАМАРИД ДО ЗМІНИ СОЛОНОСТІ ВОДИ

При культивуванні гамарид – представників понто-каспійської фауни на різних етапах онтогенезу до визначальних критеріїв, що сприяють їх росту, розвитку та відтворенню можна віднести сольовий склад водного середовища.

Структурно-функціональні особливості їх осморегуляторної системи підвищують адаптивний потенціал ракоподібних, резистентність організму в умовах зміни мінералізації води.

Враховуючи те, що серед усіх Malacostraca гамариди є найбільш евригалінною групою [127], то по відношенню до мінералізації води їх поділяють на 4 групи: евригалінні – *Pontogammarus maeoticus*, *Cardiophilus baeri*, *Orchestia botta*; олігогалінні-прісноводні – всі останні каспійські види; плейомезогалінні – основна маса середземноморських вселенців і прісноводні – древньопрісноводні види.

Однак, здатність гамарид переносити широкий діапазон солоності ще недостатньо для освоєння нових водойм і водотоків. Особливе значення має якісний склад солей розчинених у воді. Хоча більшість каспійських видів в природних умовах зустрічається при солоності води 5–7 ‰, аналіз їх чисельності і біомаси свідчить, що максимального розвитку вони досягають у діапазоні солоності 0,5–3,0 ‰. При цьому один і той же вид може проявляти в різних частинах свого ареалу різну ступінь галопатії. Показано [35], що кількість середземноморських видів різко падає при солоності – 3,4–4,0 ‰. Виняток складає *Orchestia botta*, яка багаточисельна при солоності 2,0 ‰ і нижче. Древньопрісноводні амфіподи мешкають при мінералізації, яка коливається в межах від 30 мг/л до 2,5 г/л. При більш високій мінералізації представники цієї групи не виявлені. Наведені літературні дані підтверджують необхідність враховувати цей показник як

провідний. Особливе значення він набуває при культивуванні гамарид в штучних регульованих системах.

Адаптація бокоплавів до середовища з різним рівнем солоності пов'язана з регуляцією концентрації йонів у внутрішньоклітинній рідині та її осмотичного тиску. Осмотичний тиск в розчині створюється розчиненими речовинами і визначається їх складом. Прісноводним та солонуватоводним організмам властива значно більша осмотична концентрація внутрішніх рідин тіла, ніж зовнішнього середовища [192]. Їх осморегуляторний механізм направлений на протидію гідратації, що досягається зниженням проникності покривів, активною сорбцією йонів зовні та реабсорбцією солей нирками.

За літературними даними сприятливим для життєдіяльності представників понто-каспійської фауни, до яких відносяться багато видів гамарид, є діапазон мінералізації води 200–4000 мг/дм³ [35]. Встановлено, що поповнення запасів основних йонів Ca^{2+} , Mg^{2+} , Na^+ , K^+ , Cl^- , SO_4^{2-} і HCO_3^- відбувається з водного середовища [123], які забезпечують осморегуляцію на 95 %, залишок 5 % належить осмотично активним речовинам (сечовині, амінокислотам, метиламінам та ін.). Забезпечення збалансованого осмотичного тиску в організмі водяних тварин формується шляхом концентрування неорганічних солей та синтезом в організмі органічних речовин. Можна припустити, що при збалансованому співвідношенні головних йонів потребується менше енерговитрат організму, який пристосовується до нових умов існування.

По всій ймовірності, у ракоподібних понто-каспійського комплексу здатність існувати як у солоних, так і в прісних водах, закріплено спадково, враховуючи генезис цього комплексу [47, 124, 126], тому враховуючи скриті притаманні виду властивості, що набуті в процесі генотипічної адаптації (прояв поліморфізму), які за відповідних умов, включаючи механізми програм і підпрограм геному, змінюють стратегію і тактику росту, розвитку і відтворення дозволять більш точніше визначити необхідні межі існування

гамарид на різних етапах розвитку.

Актуальним залишається питання розкриття можливостей найбільш повного прояву екологічної потенції виду і необхідних для цього регуляторних (провідних) чинників.

4.1 Резистентність природних і лабораторних популяцій гамарид *P. robustoides* та *Ch. ischnus* в умовах статичного підвищення солоності води

Визначення рівня солоностійкості проведено для двох видів гамарид *P. robustoides* і *Ch. ischnus* – представників природної та лабораторної популяцій, адаптованих до підвищеного рівня мінералізації води.

За умов статичного впливу солоності води для особин молодшої і старшої розмірно-вікової груп *P. robustoides* природної популяції відсутність загибелі (ЛК₀²⁴) відмічено при 5 ‰, а стовідсоткова загибель (ЛК₁₀₀²⁴) – при 12 ‰ (рис. 4.1, а).

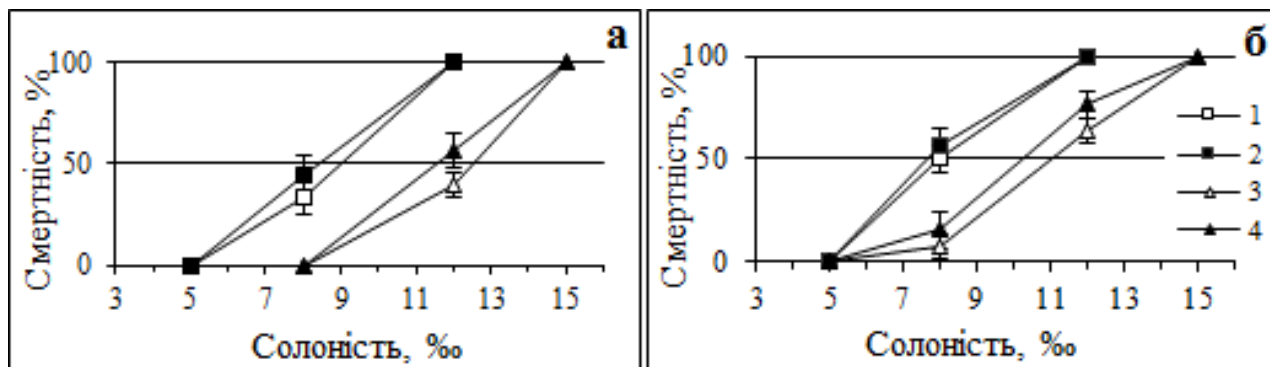


Рис. 4.1 Смертність *P. robustoides* за статичного режиму дії чинника (1, 2 – природна, 3, 4 – лабораторна популяції; 1, 3 – молодші, 2, 4 – старші розмірно-вікові групи) (час експозиції: а – 24, б – 48 год.)

Представники лабораторної популяції, порівняно з природною, характеризувались дещо підвищеним рівнем резистентності до стресової дії чинника, рівні солоності відповідно дорівнювали 8 і 15 ‰.

При збільшенні часу експозиції (LK_0^{48}) рівень солоності для рачків лабораторної популяції *P. robustoides*, який не викликав загибелі рачків, зменшувався і наближався до величин, встановлених для особин природної популяції – 5 ‰. Загибель 50 % особин природної популяції реєстрували при 8 ‰, лабораторної – 10 ‰ (див. рис. 4.1, б). Характерною рисою обох популяцій *P. robustoides* є підвищена солоностійкість молодших розмірно-вікових груп порівняно зі старшими.

Стосовно особин *Ch. ischnus* природної популяції, то при статичному режимі підвищення рівня солоності рачки виявилися більш чутливими. Особливо це проявлялось у молодших вікових груп, порівняно зі старшими, статевозрілими особинами (рис. 4.2, а, в).

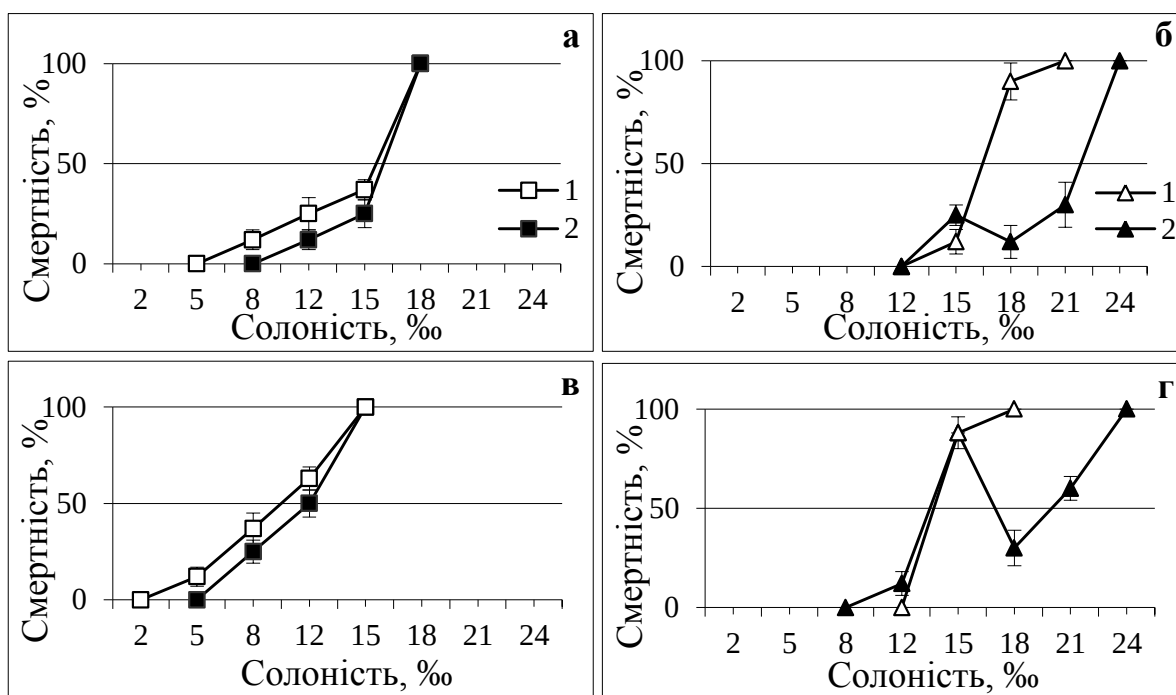


Рис. 4.2 Смертність *Ch. ischnus* за статичного режиму дії чинника (1 – молодші, 2 – старші розмірно-вікові групи; а, в – природна популяція, б, г – лабораторна популяція; а, б – час експозиції 24 год., в, г – час експозиції 48 год.)

Так, відсутність загибелі молодших особин *Ch. ischnus* відмічено при 5 і 2 ‰ відповідно часу експозиції (LK_0^{24} і LK_0^{48}), для старших – 8 і 5 ‰,

ЛК₁₀₀²⁴ і ЛК₁₀₀⁴⁸ для обох розмірно-вікових груп – становило 18 і 15 % відповідно. Загибель 50 % особин при 48-год. експозиції реєстрували при солоності 10 та 12 % відповідно для молодших та старших вікових груп.

Представники лабораторної популяції *Ch. ischnus* відрізнялися від природної більш високим рівнем солоностісткості (див. рис. 4.2, б, г). Важливо відмітити, що в інтервалі солоності 8–15 % молодші особини з лабораторної популяції не тільки не поступалися, але й перевищували стійкість старших розмірно-вікових груп. Відсутність загибелі (ЛК₀²⁴) як для молодших, так і для старших особин спостерігали при 12 ‰, а ЛК₁₀₀²⁴ – відповідно при 21 ‰ і 24 ‰. Зі збільшенням часу експозиції чутливість рачків молодших і старших вікових груп зростає – ЛК₀⁴⁸ – 8 ‰, ЛК₁₀₀⁴⁸ – 18 ‰. Загибель 50 % особин при 24-год. експозиції відмічено при солоності 16 і 22 ‰ відповідно для молоді та старших розмірно-вікових груп, при 48-год. – 13 і 14 ‰.

Порівняльний аналіз природних популяцій *P. robustoides* і *Ch. ischnus*, за рівнем солоностісткості добре узгоджується з даними І. І. Дедю [35], який характеризував обидва види гамарид, як солонуватоводні з крайньою межею існування 5–8 ‰. Автором відмічено, що найбільша чисельність рачків спостерігається при солоності води 0,5–3,5 ‰. За нашими даними, відмінності між видами в сольовому діапазоні 0,3–5 ‰ полягають у різних внутрішньопопуляційних рівнях солоностісткості особин різних розмірно-вікових груп. Відмінними рисами *Ch. ischnus* є більша чутливість та менша стійкість молоді порівняно з дорослими особинами, *P. robustoides* – підвищена солоностісткості молодших рачків. Дорослі рачки обох видів при солоності води до 5 ‰ достатньо близькі за рівнем резистентності, однак, при зменшенні тривалості дії чинника *Ch. ischnus* демонструє більш високий потенціал порівняно з *P. robustoides*.

В інтервалі солоності 8–18 ‰ різниця між видами за рівнем солоностісткості посилюється при значній перевазі *Ch. ischnus*. Однак, при

більших рівнях солоності (21 і 24 ‰), навпаки, *P. robustoides* характеризується більш високою витривалістю особин. Так, час переживання *P. robustoides* (природна популяція) при солоності 21 ‰ (рис. 4.3, а) був для молодших і старших розмірно-вікових груп відповідно в 2,5 і 1,5 рази вище, ніж у *Ch. ischnus* (рис. 4.3, в), і становив 84 ± 16 і 129 ± 28 хв.

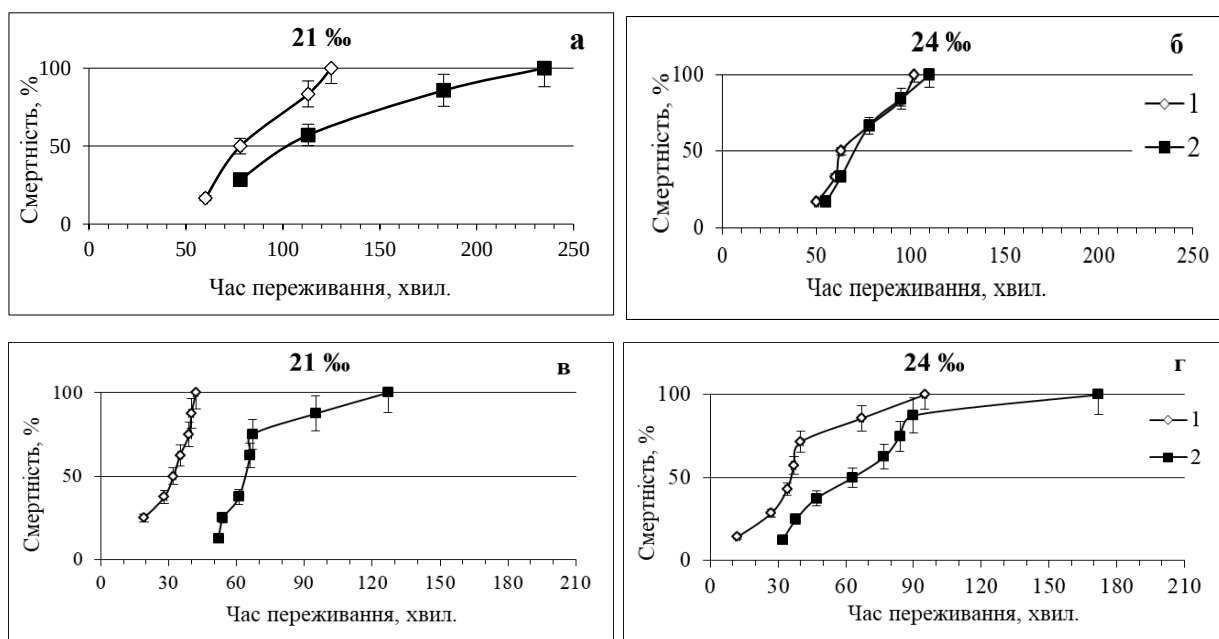


Рис. 4.3 Смертність природних популяцій *P. robustoides* (а, б) та *Ch. ischnus* (в, г) за умов підвищення солоності води (статичний режим) (1 – молодші, 2 – старші розмірно-вікові групи)

При солоності 24 ‰ різниця у резистентності між старшими розмірно-віковими групами обох видів згладжується (див. рис. 4.3, б, г), тоді як молодь *P. robustoides* залишається більш стійкою порівняно з *Ch. ischnus*. Важливим свідченням більшої витривалості *P. robustoides* є вірогідне зростання часу переживання рачків старших вікових груп при солоності 21 ‰ (129 ± 28 хв.), порівняно з 24 ‰ (відповідно 80 ± 8 хв.). Це вказує на здатність дорослих особин в межах зазначеного сольового інтервалу деякий час протистояти пошкоджуючому впливу чинника. Молоді особини за даних умов значно поступаються дорослим, майже не збільшуючи середній час переживання при меншій солоності (відповідно 84 ± 16 і 77 ± 7 хв.).

Характерним для обох розмірно-вікових груп *P. robustoides* є також зменшення індивідуальної мінливості особин за рівнем резистентності при солоності 24 ‰ порівняно з 21 ‰.

На відміну від *P. robustoides*, у *Ch. ischnus* (див. рис. 4.3, в, г) спостерігається значне збільшення амплітуди фенотипічної мінливості особин при солоності 24 ‰. Для обох розмірно-вікових груп рачків цього виду відмічено підвищення чутливості, але при цьому середній час переживання старших особин при рівнях солоності 21 і 24 ‰, майже не змінюється (відповідно 77 ± 10 і 74 ± 16 хв.), молодших – дещо збільшується (34 ± 3 і 44 ± 10 хв.). Таке зростання різноякісності особин *Ch. ischnus* за рівнем солоностійкості може свідчити про зниження адаптаційних здатностей виду за відповідних екстремальних умов.

Стосовно лабораторних популяцій, то у рачків *P. robustoides* в досліджуваному діапазоні солоності середній рівень солоностійкості був переважно вищим, ніж в природній популяції (рис. 4.4).

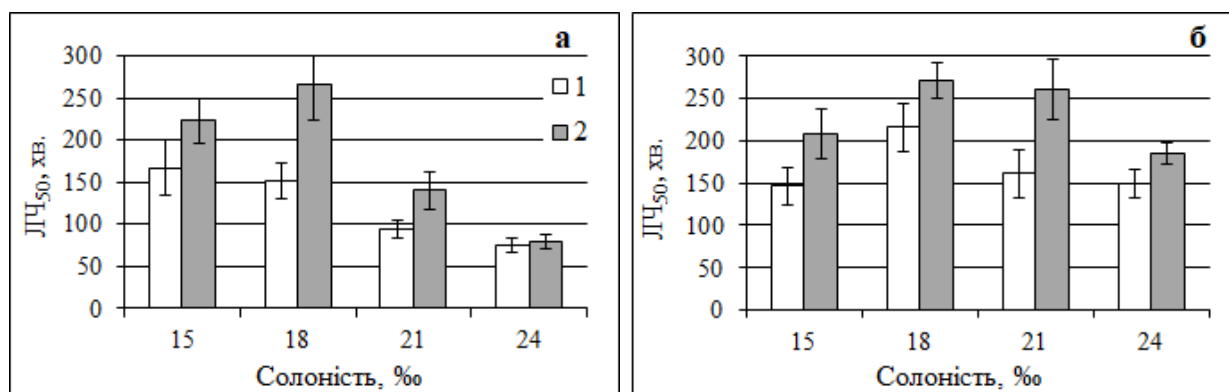


Рис. 4.4 Медіанний летальний час для гамарид *P. robustoides* за умов підвищення солоності води (статичний режим) (1 – молодші, 2 – старші розмірно-вікові групи; а – природна, б – лабораторна популяції)

Інтервал 15–18 ‰ в загальному градієнті солоності мав деякі відмінності за реакціями тварин. При 15 ‰ зареєстровано падіння рівня солоностійкості *P. robustoides* порівняно з 18 ‰. Відмічено, що в

лабораторній популяції зниження резистентності проявилось в обох розмірних групах, тоді як в природній – лише у дорослих тварин. При 18 ‰ відсутність вірогідної різниці між популяціями відмічено тільки для дорослих особин. При більш високих рівнях солоності води 21 і 24 ‰ відмінності між популяціями проявилися найбільш яскраво. В природній популяції відбулося різке зниження солоностійкості, при цьому час переживання особин був вдвічі меншим, ніж в лабораторній популяції. У останньої помітне зниження резистентності молодих особин відмічено при солоності 21 ‰, у старших – 24 ‰.

Отже, природна популяція *P. robustoides* порівняно з лабораторною характеризується високою чутливістю, меншою стійкістю та здатністю протистояти стресовим сольовим змінам у середовищі, граничною межею є солоність 18 ‰.

Лабораторна популяція *Ch. ischnus* (див. рис. 4.2) також характеризувалася значним збільшенням середнього рівня солоностійкості особин порівняно з представниками природної популяції. Однак, звертає на себе увагу суттєве підвищення смертності старшої розмірно-вікової групи гамарид з лабораторної популяції в середовищі з солоністю 15 ‰ порівняно з 18 ‰, що було відмічено також у *P. robustoides*. Ймовірно, інтервал солоності, близький до 15 ‰, є одним з критичних для солонуватоводних видів гамарид і потребує додаткових метаболічних перебудов.

Порівняння солоностійкості гамарид *P. robustoides* і *Ch. ischnus* природної та лабораторної популяцій за умов підвищення рівня солоності води (статичний режим) виявило помітне збільшення резистентності та зниження чутливості лабораторних популяцій порівняно з природними. При цьому у природних популяцій *P. robustoides* і *Ch. ischnus*, які характеризуються як солонуватоводні види гамарид, за умов статичної, стресової дії чинника відмінною рисою можна вважати підвищену солоностійкість молодших розмірно-вікових груп в толерантному діапазоні, яка переважає у *P. robustoides*, та їх різну адаптивну здатність в залежності

від сольового інтервалу за екстремальних умов, де *Ch. ischnus* демонструє більш високий потенціал.

Порівнюючи природну і лабораторну популяції *P. robustoides* і *Ch. ischnus* можна дійти висновку, що представники лабораторної популяції, які були адаптовані до підвищеного рівня мінералізації характеризуються підвищеною резистентністю до стресового впливу чинника, яка зменшується з часом дії, наближаючись до рівня природної популяції. Відмінності між природними та лабораторними популяціями досліджуваних видів гамарид, ймовірно, обумовлені різницею в умовах існування тварин. Якщо мінералізація води в місцях відлову тварин не перевищувала 270–350 мг/дм³, то лабораторні популяції *P. robustoides* і *Ch. ischnus* тривалий час утримувалися в середовищі з мінералізацією 1500 мг/дм³, що призвело до зниження чутливості, підвищення загального рівня солоностійкості гамарид та їх здатності протистояти стресовому впливу високої концентрації солоності води. Адаптація гамарид до підвищеної мінералізації води дозволяє обом видам, особливо успішно *Ch. ischnus*, долати мейомезогалінний інтервал 5–8 ‰.

4.2 Стійкість гамарид *P. robustoides* та *Ch. ischnus* в умовах динамічного підвищення солоності води

За умов динамічного підвищення солоності води зі швидкістю 5 ‰/год природна популяція *P. robustoides* характеризується вірогідно нижчою резистентністю молодших розмірно-вікових груп порівняно з природною популяцією *Ch. ischnus* ($28,6 \pm 0,7$ і $30,6 \pm 1,3$ ‰ відповідно, $p < 0,05$), тоді як різниця між старшими особинами є менш вираженою ($32,5 \pm 0,8$ і $33,1 \pm 0,5$ ‰, $p > 0,05$). Необхідно відмітити, що для обох видів гамарид природної популяції загальною рисою є більша чутливість та менша стійкість молодших розмірно-вікових груп порівняно зі старшими. Однак, якщо у рачків *P. robustoides* наведені відмінності проявляються досить суттєво, то у

Ch. ischnus розбіжності незначні, а в окремих випадках максимальні летальні величини солоності у особин молодшої розмірно-вікової групи навіть перевищують старшу.

Взагалі, слід відмітити, що молодь *Ch. ischnus*, маючи більш високий рівень солоностікості порівняно з *P. robustoides*, також характеризується більшою пластичністю за цією ознакою, що вказує на її значний адаптивний потенціал.

Порівняння діапазонів летальної солоності старшої розмірно-вікової групи *P. robustoides* і *Ch. ischnus* при незначних відмінностях середніх величин навпаки, виявило більшу пластичність особин *P. robustoides* при суттєвому звуженні амплітуди індивідуальної мінливості рівня солоностікості у *Ch. ischnus*. Інтенсивна загибель статевозрілих особин *Ch. ischnus* відбувається в інтервалі солоності 32–34 ‰ (рис. 4.5).

Для рачків старшої розмірно-вікової групи *P. robustoides* в цьому відношенні можна виділити два інтервали – 28,5–30,5 і 34–36 ‰, що підтверджує їх більш значну різноякісність за рівнем солоностікості, ніж у *Ch. ischnus*.

Слід відмітити, що більша частина рачків природної популяції *Ch. ischnus* витримує короткочасне підвищення рівня солоності до 30 ‰ при критичному рівні 30–32 ‰, який характеризується інтенсивною загибеллю як молодшої, так і старшої розмірно-вікових груп. У *P. robustoides* цей поріг є значно нижчим – 27–28 ‰ і супроводжується масовою загибеллю молодшої розмірно-вікової групи. Але наявність у складі популяції дорослих, статевозрілих особин з більш високим рівнем солоностікості (34–36 ‰) може за певних умов надати перевагу у відновленні чисельності популяції рачків, порівняно з *Ch. ischnus*.

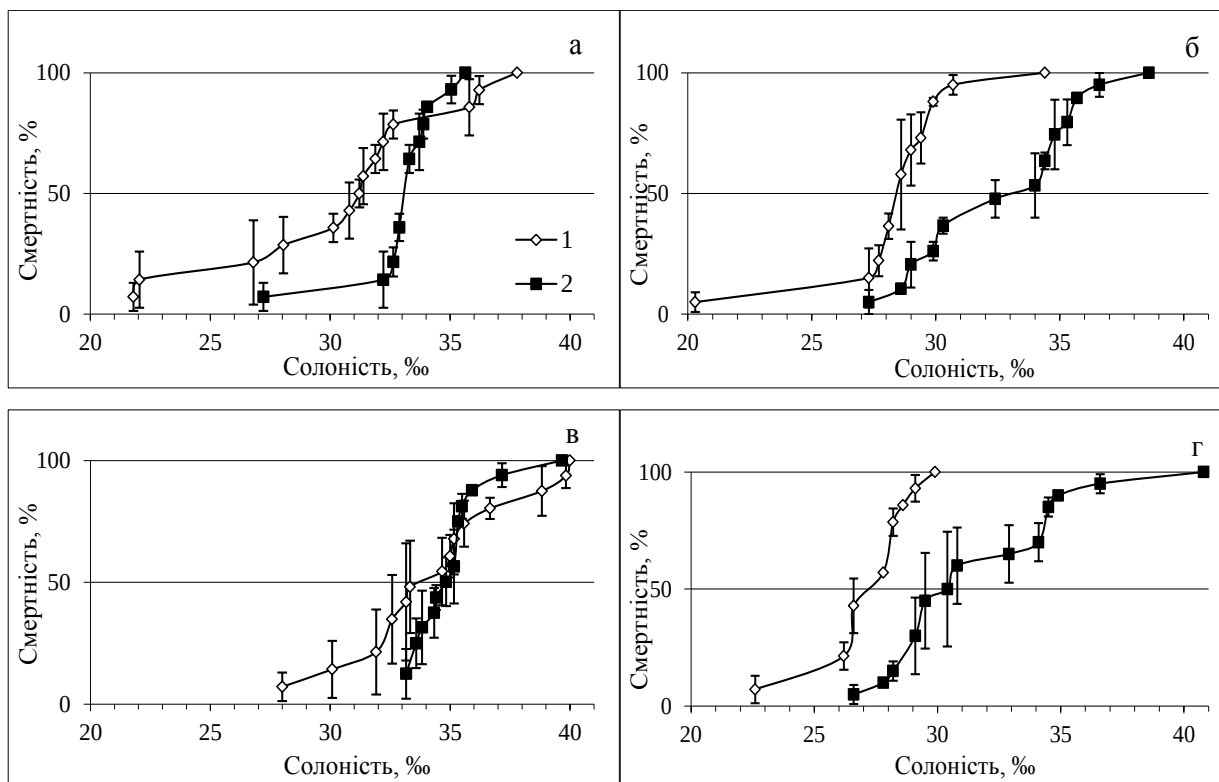


Рис. 4.5 Смертність *Ch. ischnus* (а, в) і *P. robustoides* (б, г) в умовах підвищення солоності води зі швидкістю 5 ‰/год. (а, б – природні, в, г – лабораторні популяції; 1 – молодші, 2 – старші розмірно-вікові групи)

Лабораторні популяції *P. robustoides* і *Ch. ischnus*, як відмічено вище, утримувалися за умов підвищеної мінералізації водного середовища. Отримані результати показали, що у *P. robustoides* відбувалося незначне зниження ($\sim 1\%$) рівня солоностійкості у обох розмірно-вікових груп, більш виражене у молодшій. Середні величини летальної солоності становили для особин молодшої та старшої розмірно-вікової групи відповідно $27,4 \pm 0,5$ і $31,7 \pm 0,8$ ‰ [118]. Також характерним для молодшої вікової групи рачків було зниження чутливості та індивідуальної мінливості летального рівня солоності. В цілому, в адаптованій до підвищеної мінералізації водного середовища популяції *P. robustoides*, порівняно з природною, значних змін солоностійкості не відбулося, популяція залишилась такою ж різноякісною при меншій резистентності молоді.

При динамічному зростанні солоності води лабораторна популяція

Ch. ischnus, яка була адаптована до підвищеного рівня мінералізації, характеризувалась значним збільшенням загального рівня солоностійкості та зниженням рівня чутливості як молодшої, так і старшої розмірно-вікових груп порівняно з природною популяцією. За цих умов середня летальна солоність молодшої групи рачків *Ch. ischnus* значно скорочується ($34,5 \pm 0,9 \text{ ‰}$) і наближується до такої у старших особин ($35,0 \pm 0,5 \text{ ‰}$), тобто різниця стає невірогідною ($p > 0.05$). Однак, молодші особини демонструють значно більший приріст солоностійкості ($\sim 4 \text{ ‰}$) порівняно з дорослими особинами ($\sim 2 \text{ ‰}$).

При цьому, тривале перебування гамарид в умовах підвищеної солоності води значно підсилило міжвидові відмінності у рівні солоностійкості. Так, середня летальна солоність для молоді *Ch. ischnus* з лабораторної популяції була на 6 ‰ , а для дорослих особин – на $4,7 \text{ ‰}$ вищою, ніж у *P. robustoides*, тоді як в природній популяції ця різниця становила відповідно 2 і $0,6 \text{ ‰}$.

Отже, одержані результати підтверджують високий адаптивний потенціал *Ch. ischnus* за умов динамічного зростання солоності води.

В процесі динамічного, поступового підвищення солоності води також виявлено суттєві відмінності у локомоторній поведінці гамарид як між видами, так і між природними та лабораторними популяціями кожного з видів (табл. 4.1).

**Поведінкові реакції *P. robustoides* і *Ch. ischnus* в умовах
підвищення солоності води з постійною швидкістю (5 ‰/год)**

Поведінкові реакції	<i>P. robustoides</i>		<i>Ch. ischnus</i>	
	Природна популяція	Лабораторна популяція	Природна популяція	Лабораторна популяція
Підвищення локомоторної активності	> 5	> 4	> 1,5	> 2
Зниження локомоторної активності	> 10	> 13	> 3	> 4
Порушення координації рухів; судоми	> 15	> 15	> 10	> 13
Зависання у поверхневій плівці води	> 20	> 20	> 2	> 4
Шок	> 20	> 20	> 22	> 25
Смерть	> 20	> 22	> 22	> 28

В цілому, *P. robustoides* характеризується більшою рухливістю та тривалішим періодом підвищеної активності особин порівняно з *Ch. ischnus*.

В обох популяціях *P. robustoides* підвищення рухової активності рачків спостерігали при збільшенні солоності води до 5 ‰. При цьому в лабораторній популяції ця реакція була більш яскраво вираженою і перевищувала показники активності рачків в природній популяції в 1,5–2,0 рази. Подальше збільшення солоності води до 10 ‰ в природній та 13 ‰ в лабораторній популяціях – призвело до зниження активності ракоподібних, однак рухливість тварин в лабораторній популяції залишалась більш високою порівняно з природною до рівня солоності 20 ‰. Найбільш чутливим ланцюгом на даному етапі (солоність 10–20 ‰) виявилися молоді особини *P. robustoides* природної популяції, які ставали малоактивними і трималися в основному біля дна при рівні солоності вище 10 ‰. Починаючи

з 15 ‰, у гамарид які мали більш дрібний розмір в обох популяціях спостерігалися порушення координації рухів, судоми, зависання у поверхневій плівці води. При рівні солоності більше 20 ‰ зазначені реакції в лабораторній популяції *P. robustoides* набули масового характеру, спостерігався сольовий шок, при 22 ‰ почалася загибель тварин. В природній популяції гамариди значно довше зберігали плавальну активність, фаза судом не мала масового характеру, інтенсивна загибель рачків відмічалася пізніше.

Отже, можна відмітити, що представники лабораторної популяції *P. robustoides* після фази бурхливої активності, яка активно виснажувала енергоресурси організму, досить швидко перейшли у малоактивний стан та довго знаходились у фазі судом і шоку, обмежуючи енерговитрати.

На відміну від них, особини з природної популяції демонстрували здатність тривалий час підтримувати плавальну активність, тоді, як фаза шокowego стану була дуже короткою. Зазначені особливості поведінкових реакцій гамарид *P. robustoides* є свідченням різних стратегій виживання в умовах динамічного зростання солоності води та свідчать про більш високу опірність представників природної популяції.

Представники обох популяцій *Ch. ischnus* порівняно з *P. robustoides* відрізняються більш ранніми реакціями на зростання рівня солоності води (див. табл. 4.1). Характерним для гамарид цього виду є швидке зниження рухової активності і використання таких поведінкових реакцій, як зависання у поверхневій плівці води, що може мати захисний характер.

Згідно з літературними даними [195], подібна поведінка рачків спрямована на економію енергоресурсів організму, що значно збільшувало в експерименті тривалість життя особин. Ефект сольового шоку у *Ch. ischnus* спостерігався пізніше, а діапазон летальних величин солоності був значно вищим, ніж у *P. robustoides*. При цьому лабораторна популяція *Ch. ischnus* характеризується меншою чутливістю та більшою солоностійкістю. Одержані дані підтверджують значні адаптаційні можливості *Ch. ischnus* в

умовах динамічного зростання солоності води.

Аналіз отриманих результатів показав, що процес загибелі гамарид як в умовах динамічного, так і статичного підвищення рівня солоності води носить переважно S-подібний характер. Це дозволяє виділити періоди найбільш інтенсивної загибелі основної маси тварин, яка зазвичай становить 70–80 % від загальної, та оцінити відносні частки найбільш чутливих і стійких особин, котрі, як правило, складали 5–10, а іноді досягали 20 %. Для молодших розмірно-вікових груп криві залежності загибелі від рівня мінералізації водного середовища та тривалості дії чинника мають класичний характер, тоді як для особин старшої вікової групи вони були більш складними – хвилястими або ступінчастими, що може бути пов'язано з наявністю у складі популяції декількох фізіологічних рас з різними адаптивними можливостями внаслідок їх пристосованості до більш вузьких діапазонів діючого чинника.

Отже, за умов динамічного підвищення солоності води характерною рисою для обох видів гамарид природних популяцій є більш висока чутливість та менша солоностійкість молодших розмірно-вікових груп при близькому рівні резистентності старших особин. Довготривала (протягом багатьох поколінь) адаптація популяції *P. robustoides* до умов підвищеної мінералізації середовища не викликає значних змін рівня солоностійкості особин, порівняно з природною популяцією, тоді як у *Ch. ischnus* відбувається збільшення загального рівня солоностійкості та зниження чутливості рачків. Зазначені міжвидові відмінності можуть бути обумовлені більшим адаптивним потенціалом *Ch. ischnus* порівняно з *P. robustoides*.

Таким чином, успішна адаптація гамарид як представників понто-каспійської фауни до різного рівня мінералізації середовища забезпечується за рахунок здійснення підтримки водно-сольового гомеостазу.

Порівняльний аналіз резистентності природних популяцій *P. robustoides* і *Ch. ischnus* за умов статичної, стресової дії чинника характеризується підвищеною солоностійкістю молодших розмірно-вікових

груп *P. robustoides* в толерантному діапазоні і більш високим потенціалом *Ch. ischnus* за екстремальних умов. Адаптація (протягом багатьох поколінь) лабораторної популяції гамарид до підвищеного рівня загальної солоності приводить до підвищення їх резистентності до статичного, стресового впливу чинника.

За умов динамічного зростання солоності води для обох видів гамарид природних популяцій характерною є більш висока чутливість і менша солоностійкість молодших розмірно-вікових груп при близькому рівні резистентності старших особин. Довготривалий вплив підвищеної мінералізації середовища на популяцію *P. robustoides* не викликає змін резистентності особин порівняно з природною популяцією, тоді як гамариди *Ch. ischnus* характеризуються значним адаптивним потенціалом, збільшуючи загальний рівень солоностійкості при зменшенні чутливості рачків.

На підставі отриманих результатів можна узагальнити, що толерантний діапазон як природних, так і лабораторних популяцій обох видів гамарид обмежується 5 ‰ – сольовим бар'єром для олігогалінних видів. Їх адаптація протягом багатьох поколінь до підвищеної мінералізації водного середовища значно підвищує резистентність рачків, що дозволяє обом видам, особливо *Ch. ischnus*, успішно долати бар'єр солоності 5–8 ‰.

Відбір з лабораторних популяцій найбільш чутливих і стійких особин, котрі як правило, складають 5–10 % дає можливість створення спеціалізованих ліній гамарид для культивування в регульованих системах.

РОЗДІЛ 5 ОСОБЛИВОСТІ АДАПТАЦІЇ ГАМАРИД ДО РІЗНИХ РІВНІВ НАВАНТАЖЕННЯ НЕОРГАНІЧНИМИ СПОЛУКАМИ АЗОТУ

При культивуванні водяних ракоподібних в регульованих системах якість водного середовища формується під впливом абіотичних та біотичних чинників, які відіграють важливу роль в процесах їх росту, розвитку і відтворення.

При вирощуванні водяних безхребетних значна частина складової природних і штучних кормів витрачається на приріст і енергетичний обмін об'єктів культивування, а решта у вигляді невикористаних залишків, екскрементів і рідких продуктів обміну складає основну компоненту забруднення водного середовища [76].

Серед неорганічних сполук азоту, що накопичується в регульованих системах є амонійний азот, особливо його нейонізована форма, яка характеризується найбільш значними токсичними властивостями [112, 170]. Багатократне збільшення концентрації при масовому культивуванні виводять вміст цих сполук в середовищі у число основних лімітуючих чинників в регульованих системах водопідготовки [6].

Враховуючи це, вивчення резистентності представників род. Gammaridae до дії амонійного азоту має вагоме наукове і практичне значення.

5.1 Резистентність природної та лабораторної популяції гамарид *Ch. ischnus* та *P. robustoides* до дії амонійного азоту

Аналіз результатів експериментальних досліджень показав, що гамариди *Ch. ischnus* та *P. robustoides* як природної, так і лабораторної популяції, адаптованої до умов підвищеного рівня амонійного азоту ($4,0 \pm 0,7$ мг N/дм³), виявляють досить високу резистентність до вмісту NH_4^+ у водному середовищі [111].

Так, при інтервалі концентрацій NH_4^+ від 0,39 до 12,5 мг N/дм³ природна популяція гамарид характеризується стабільно низьким рівнем загибелі, який не перевищує 10–30% (рис. 5.1).

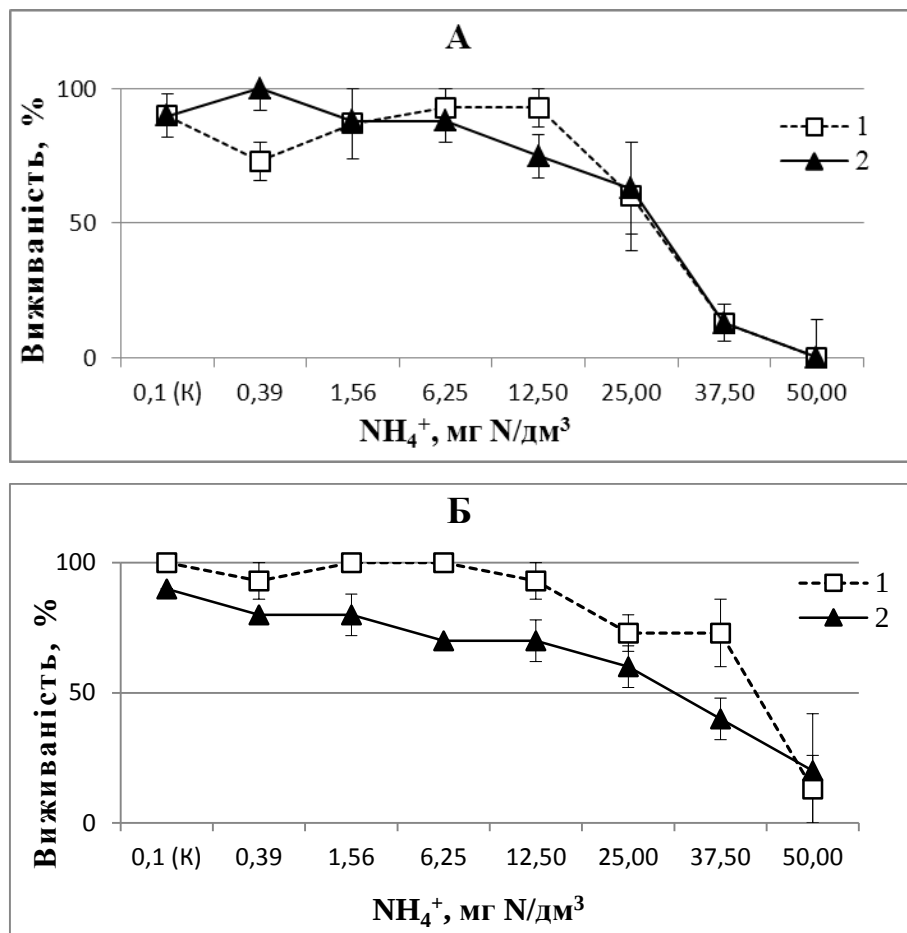


Рис. 5.1 Вживаність природних популяцій *Ch. ischnus* (1) та *P. robustoides* (2) при різних концентраціях амонійного азоту (А – молодші, Б – старші розмірно-вікові групи)

За дії більш високих концентрацій амонійного азоту, що перевищують 12,5 мг N/дм³, відмічено посилення внутрішньовидової диференціації особин за розмірно-віковою приналежністю. Характерною рисою досліджуваних видів гамарид є більш висока чутливість та менша стійкість до дії амонійного азоту представників молодших розмірно-вікових груп. Резистентність гамарид *Ch. ischnus* старшої вікової групи до дії NH_4^+ суттєво перевершує показники молодших особин, тоді як у *P. robustoides*

різниця у токсикорезистентності між досліджуваними розмірно-віковими групами є менш вираженою. При цьому гамариди *Ch. ischnus* природних популяцій проявляють більш високу резистентність порівняно з *P. robustoides*.

Лабораторна популяція обох видів гамарид, особливо старшої вікової групи, має стабільно низький рівень загибелі (<10%) в діапазоні концентрацій NH_4^+ від 0,39 до 25,0 мг N/дм³, (рис. 5.2).

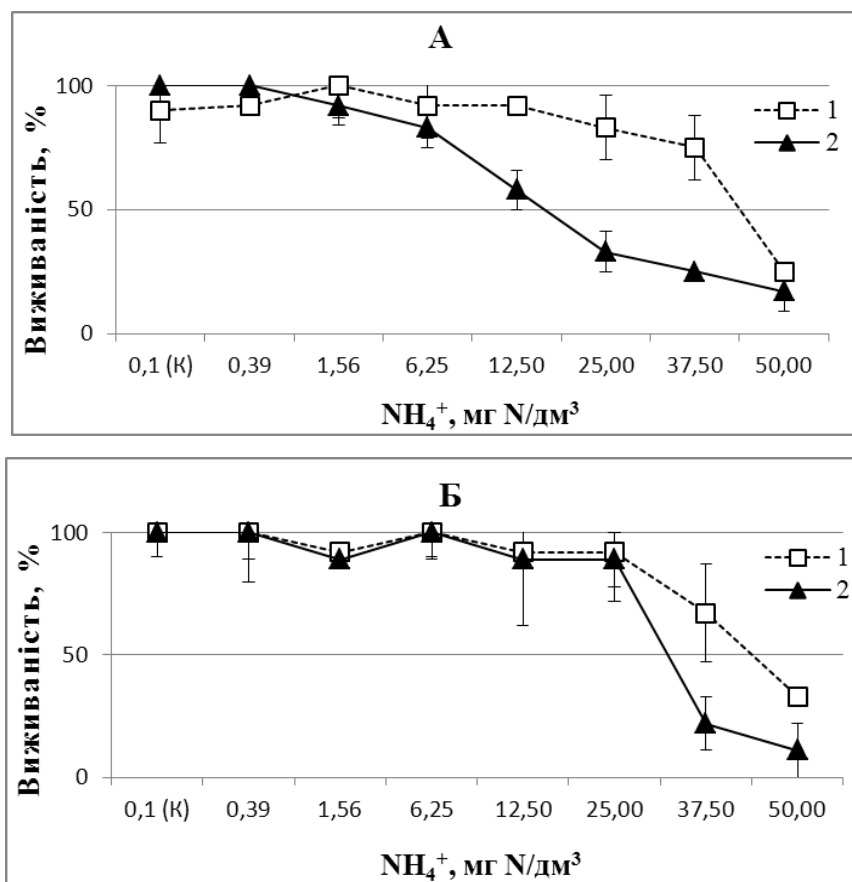


Рис. 5.2 Вживаність лабораторних популяцій *Ch. ischnus* (1) та *P. robustoides* (2) при різних концентраціях амонійного азоту (А – молодші, Б – старші розмірно-вікові групи)

Серед популяцій *Ch. ischnus* і *P. robustoides* за умов подальшого підвищення концентрації NH_4^+ більш високе виживання притаманне *Ch. ischnus*. Висока стійкість рачків цього виду проявляється також і у особин молодшої розмірно-вікової групи.

В лабораторних популяціях гамарид молодша розмірно-вікова група *P. robustoides* при вмісті у водному середовищі йонів NH_4^+ $>6,25 \text{ мг N/дм}^3$ характеризується більш низькою резистентністю рачків (див. рис. 5.2А) порівняно з *Ch. ischnus*. За період спостережень у діапазоні концентрацій NH_4^+ $0,39\text{--}6,25 \text{ мг N/дм}^3$ у цієї групи рачків виявлено прояви канібалізму, що може вказувати на подразнюючу дію цього чинника. На користь цього припущення вказує і той факт, що за цих умов найбільш агресивною поведінкою відрізняється більш чутливіший вид – *P. robustoides*. Дане явище може бути пов'язано з поведінковими реакціями рачків на цьому етапі розвитку.

Лабораторна популяція гамарид *Ch. ischnus* порівняно з природною в інтервалі концентрацій NH_4^+ від $0,39$ до $37,5 \text{ мг N/дм}^3$ для обох розмірно-вікових груп рачків проявляє більш низький рівень загибелі та характеризується більшою стійкістю (у 3 рази) до вмісту йонів амонію (див. рис. 5.2).

На підставі отриманих даних щодо виживання гамарид у заданому градієнті концентрацій амонійного азоту нами були розраховані величини ЛК_0^{48} , ЛК_{50}^{48} і ЛК_{100}^{48} . Як видно з рис. 5.3 А, величина ЛК_{50}^{48} природної популяції молодшої розмірно-вікової групи *Ch. ischnus* в 1,22 рази перевищує відповідні показники у *P. robustoides*, а старшої в 1,3 рази.

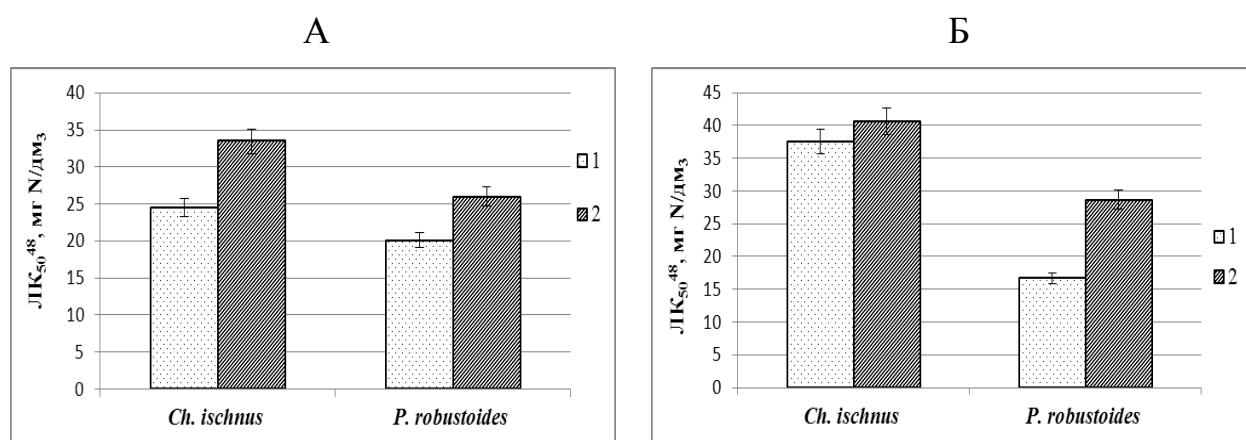


Рис. 5.3 Медіанна летальна концентрація NH_4^+ для природних (А) та лабораторних (Б) популяцій гамарид (1 – молодші, 2 – старші розмірно-вікові групи)

Лабораторна популяція гамарид *Ch. ischnus* характеризується більш високою резистентністю до підвищеного вмісту NH_4^+ у водному середовищі порівняно з *P. robustoides* (рис. 5.3 Б).

Величини LK_{50}^{48} для молодшої розмірно-вікової групи *Ch. ischnus* в 2,2 рази перевищують відповідний показник у *P. robustoides*, а за рівнем чутливості старших розмірно-вікових груп *P. robustoides* поступаються особинам *Ch. ischnus* відповідно в 1,4 рази. При цьому лабораторна популяція *P. robustoides* за виживанням наближається до природної популяції.

Важливою характеристикою резистентності водяних організмів є зона токсичної дії речовини, що виражається діапазоном концентрацій від LK_0^{48} до LK_{100}^{48} . Наведений в табл. 5.1 діапазон концентрацій NH_4^+ , в цілому, підтверджує виявлені особливості резистентності досліджуваних видів гамарид до дії амонійного азоту, а саме підвищену чутливість лабораторної популяції *P. robustoides* та значну стійкість *Ch. ischnus*.

Таблиця 5.1

Зона токсичної дії амонійного азоту (NH_4^+ , мг N /дм³) для гамарид

Показник	Природні популяції				Лабораторні популяції			
	<i>Ch. ischnus</i>		<i>P. robustoides</i>		<i>Ch. ischnus</i>		<i>P. robustoides</i>	
	Молодь	Дорослі	Молодь	Дорослі	Молодь	Дорослі	Молодь	Дорослі
LK_0	12,69	16,63	7,09	7,42	16,93	16,49	3,68	15,48
LK_{100}	47,21	67,37	56,8	90,8	83,08	99,87	75,92	53,02

Необхідно відмітити високу толерантність до впливу NH_4^+ старшої розмірно-вікової групи природної популяції *P. robustoides*, порівняно з *Ch. ischnus*, що може бути обумовлено екологічними особливостями виду. *P. robustoides*, як представник літоральних біоценозів мілководдя та зони заплеску, перебуває під більш значним впливом абіотичних чинників,

оптимум яких має більш широку амплітуду коливань порівняно з *Ch. ischnus*, який є мешканцем більш глибоководних ценозів і тому є менш стійким до впливу абіотичних чинників.

Як відомо, токсичний вплив амонійного азоту на водяних тварин обумовлений насамперед вмістом у водному середовищі аміаку. Кількість останнього залежить від концентрації йонів амонію, величини рН і температури води [110, 194].

Проведені дослідження показали, що при величині рН вихідної води 8,5, температурі $25 \pm 0,5$ °С у заданому градієнті концентрацій NH_4^+ спостерігали чітку тенденцію зниження величин рН зі збільшенням вмісту NH_4Cl (рис. 5.5).

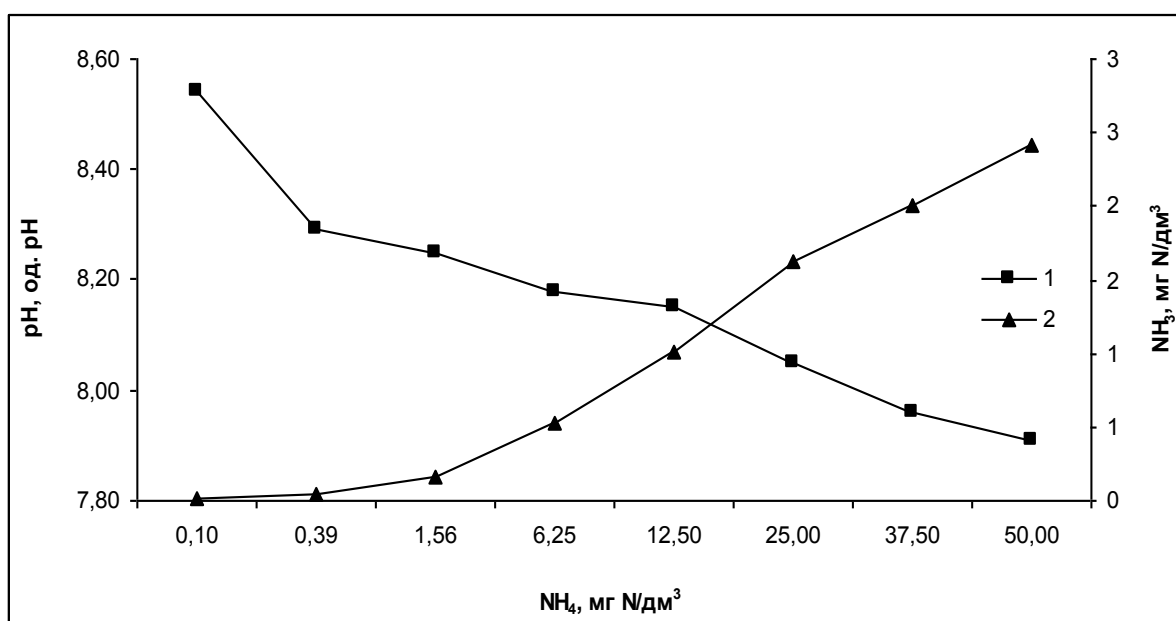


Рис. 5.4 Величина рН (1) і вміст аміаку (2) в залежності від концентрації NH_4^+

Різниця між величинами рН в контролі і досліді з максимальною тестовою концентрацією (50 мг N/дм³) становила 0,6 од. рН. Отже, кількість аміаку у варіантах досліді знаходилась в діапазоні 0,04–2,31 мг N/дм³.

Міжвидові відмінності у резистентності гамарид до дії амонійного азоту зберігаються й по відношенню до NH_3 . При цьому критичним рівнем

аміаку, що спричиняє значне підвищення загибелі, є його концентрація $>1,0$ мг N/дм³.

Отже, що для природних популяцій гамарид обох видів та вікових груп критичним рівнем можна вважати вміст $\text{NH}_4^+ >12,5$ мг N/дм³, для лабораторної популяції *Ch. ischnus*, а також *P. robustoides* старших розмірно-вікових груп – $>25,0$ мг N/дм³.

Утримання *Ch. ischnus* і *P. robustoides* протягом багатьох поколінь за умов підвищеного рівня амонійного азоту ($4,0 \pm 0,7$ мг N/дм³) у водному середовищі призводить до збільшення резистентності у *Ch. ischnus*, не змінюючи її у *P. robustoides*.

РОЗДІЛ 6 ОСОБЛИВОСТІ КУЛЬТИВУВАННЯ РАКОПОДІБНИХ В РЕГУЛЬОВАНИХ СИСТЕМАХ

Кліматичні зміни, негативні погодні явища, зменшення біоресурсів Світового океану за рахунок неконтрольованого вилову гідробіонтів, зростаюче забруднення водойм промисловими, сільськогосподарськими та побутовими стічними водами потребує розробки і впровадження нових підходів до сучасної аквакультури. Ця ситуація примусила науковців багатьох країн світу приділити особливу увагу розробці технологій керованого культивування водяних організмів.

6.1 Біологічна характеристика гамарид та біотехніка їх культивування

Безхребетні ряду Amphipoda, родини Gammaridae є важливою складовою біоресурсів гідросфери. В основному це представники понто-каспійського фауністичного комплексу. В р. Дніпро та його водосховищах більшість бокоплавів потрапили у водойми завдяки інтродукції чи природньому розселенню. [104]. До основних видів гамарид понто-каспійського походження, які населяють літоральну зону р. Дніпро, можна віднести види родів *Chaetogammarus*, *Dikerogammarus*, *Pontogammarus*, а саме *Chaetogammarus ischnus* (Stebbing, 1898), *Dikerogammarus haemobaphes* (Eichwald, 1841); *D. villosus* (Sowinsky, 1894) та *Pontogammarus robustoides* (Sars, 1894). Видовий склад бокоплавів всіх дніпровських водосховищ не лишається постійним і з року в рік підлягає річним флуктуаціям зі зміною домінантів [106].

Гамариди *P. robustoides*, *D. villosus* та *Ch. ischnus* віддають перевагу зоні прибережних мілководь, а *D. haemobaphes* – вид, який може зустрічатись і на досить великих глибинах. При цьому, *Ch. ischnus* і *D. villosus*, відносять до літофілів, а *P. robustoides* до фітофілів, такий вид як

D. haemobaphes зустрічається не тільки на жорстких ґрунтах, але і в прибережних заростях водойм [35].

Представників родини Gammaridae відносять до рослинно-детритоїдних тварин, хоча важливу роль в харчуванні деяких видів відіграє і тваринна їжа. Л. А. Кітіцина по відношенню до кормів відмічає всеїдний характер рачків, залежно від характеру біотопу в їх їжі може переважати той чи інший компонент [56].

Розмножуються гамариди впродовж всього року, але з різною інтенсивністю, яка утворює два піки – навесні, коли інтенсивність розмноження вища та восени. В цілому, кожна самиця дає від 2 до 5–6 виводків. Кількість яєць різна у різних видів і, крім того, в межах кожного виду визначається величиною самиці. Гамариди, що натуралізувалися в Дніпровських водосховищах характеризуються різними величинами плодючості, найбільш плодючі *D. villosus* та *P. robustoibes* [41].

По відношенню до розчиненого у воді кисню гамариди належать до оксифільних видів. Представники роду *Pontogammarus* менш вимогливі до концентрації розчиненого у воді кисню – їх летальний поріг на 60 % нижчий, ніж у представників родів *Chaetogammarus* та *Dikerogammarus* [34, 35]. При цьому *Ch. ischnus* більш стійкий до нестачі кисню, ніж дікєрогамаруси.

Оптимальні величини рН для представників родини Gammaridae, що населяють водойми басейну Дніпра знаходиться у межах 7,2–7,8, що характеризує середовище їх існування як слабо лужне, а по відношенню до солоності вони відносяться до олігогалінно–прісноводних видів, бар'єр критичної солоності для яких 5–8 ‰.

Інтенсивне вирощування гамарид є порівняно новим напрямком аквакультури. В більшості випадків, продукція ракоподібних отримується за рахунок вилову з природних водойм [61, 91], а їх масове розведення проводиться в басейнах, садках та ставках [10, 23, 113].

Розробка і впровадження сучасних біотехнологій вирощування

гамарид в регульованих системах надасть можливість управляти процесами їх росту, розвитку і відтворення на різних етапах онтогенезу, збільшити щільність посадки та поліпшити умови існування рачків, контролювати паразитологічну ситуацію та отримувати продукцію незалежно від пори року та кліматичних умов, впровадити у виробництво принципово нову технологічну схему поліциклічного, цілорічного культивування ракоподібних.

Основними критеріями підбору ракоподібних, які можуть бути використані для культивування в регульованих системах є:

- здатність до умов інтенсивного культивування, можливість існування при високих щільностях посадки і підтримки необхідних продукційних темпів;
- здатність витримувати якість води в доволі широкому діапазоні;
- висока притаманна виду толерантність до несприятливих умов середовища;
- здатність до активного поглинання різноманітних кормів.

На основі проведених експериментальних досліджень з метою опрацювання методичних підходів культивування гамарид в штучних умовах було використано лабораторну культуру *Ch. ischnus*, яка відзначається високим адаптивним потенціалом та резистентністю до провідних при культивуванні в штучних умовах чинників – температури, неорганічних сполук азоту, солоності, розчиненого у воді кисню, кормів, що використовувались, тощо.

З урахуванням особливостей розвитку природних популяцій гамарид цього виду нами була розроблена технологія їх культивування в регульованих системах, яка складається з трьох етапів: підтримки маточної культури гамарид, отримання стартової культури та власне самого процесу культивування.

Першочерговим завданням при культивуванні гамарид в регульованих

системах був підбір штучних субстратів необхідних для їх життєдіяльності, враховуючи вибірковість рачків в природних умовах, з метою мінімізації притаманного гамаридам явища канібалізму та оптимізації процесу їх вилучення із субстрату. Також до важливих питань можна віднести з'ясування оптимального температурного режиму, умов освітленості, фотоперіоду, підбору кормів необхідних на різних стадіях розвитку тварин. Велика увага приділялася складу і властивостям середовища культивування.

6.2 Вибірковість гамарид по відношенню до природних та штучних субстратів

В природних умовах життєдіяльність гамарид переважно пов'язана з поверхнею субстрату. У зв'язку з цим вагоме значення при їх культивуванні в регульованих системах набуває пошук найбільш придатних штучних субстратів з врахуванням вибіркової гамарид в природних умовах.

6.2.1 Вибірковість гамарид по відношенню до природних субстратів

За період досліджень на ділянках зони прибережних мілководь Київського водосховища (урочище Толокунь) на субстратах різного типу було зареєстровано чотири види гамарид: *D. villosus*, *D. haemobaphes*, *P. robustoides* і *Ch. ischnus*, склад угруповань яких мав деякі популяційні відмінності та сезонні відмінності [120].

У літній період (температура води 24 °C) угруповання гамарид виявлені серед наступних субстратів: у корінні дерев зони заплеску, скупченні нитчастих водоростей у поверхневому шарі води, в друзах дрейсен на глибині понад 1,5 м та (рис. 6.1).

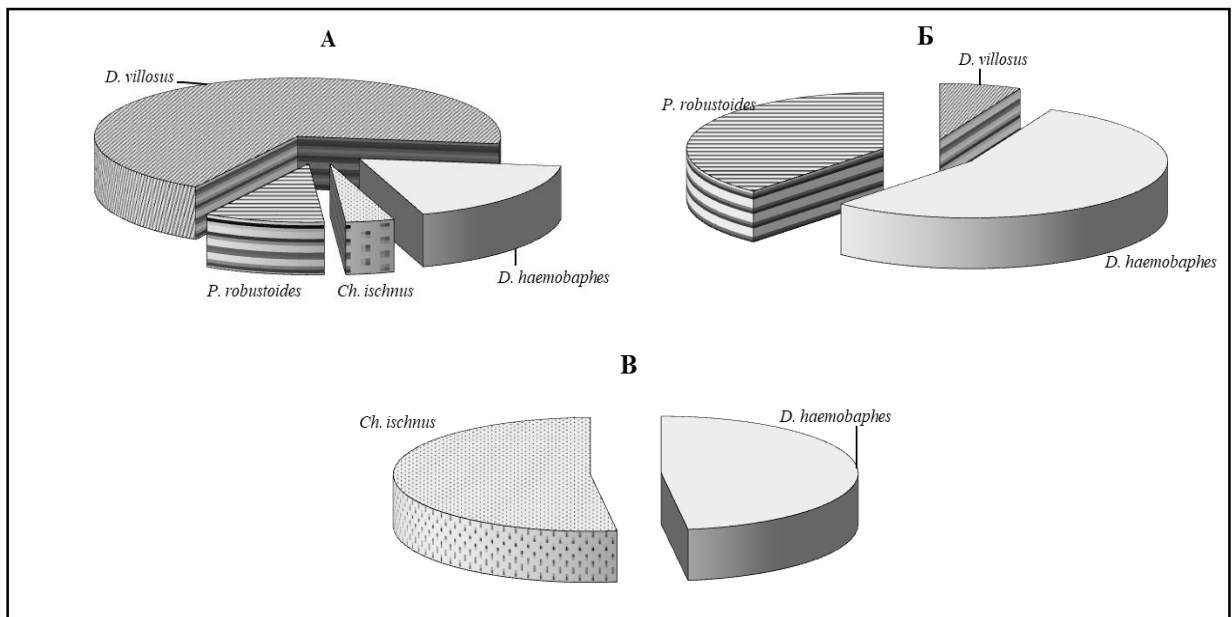


Рис. 6.1 Видовий склад угруповань гамарид на різних субстратах (А – коріння дерев у зоні заплеску, Б – нитчасті водорості у поверхневому шарі води, В – бентосні ценози дрейсен) (ур. Толокунь, липень 2013 р.)

Найбільше видове різноманіття і кількісний розвиток гамарид відмічено у коріннях дерев в зоні заплеску при монодомінуванні *D. villosus* – 68 %, *D. haemobaphes*, *P. robustoides* і *Ch. ischnus* розподілялись відповідно 18 %, 10 % і 4 %. Загальна чисельність гамарид у кореневому субстраті становила 150–160 особ./дм².

На субстратах, віддалених від берега (скупчення нитчастих водоростей у поверхневому шарі води, друзи дрейсен на глибині більше 1,5 м) рівень кількісного розвитку гамарид був на порядок нижчий від показників зони заплеску. Так, у нитчастих водоростях було зареєстровано три види гамарид з домінуванням *D. haemobaphes* і *P. robustoides* відповідно 54 % і 39 %, *D. villosus* – 7 %. У друзах дрейсен зареєстровано лише два види – *Ch. ischnus* (52 %) і *D. haemobaphes* (48 %), які є типовими представниками цього біоценозу [47].

У вересні масовий розвиток гамарид спостерігався у коріннях дерев в зоні заплеску та нитчастих водоростях, з домінуванням *D. villosus* на обох субстратах (рис.6.2).

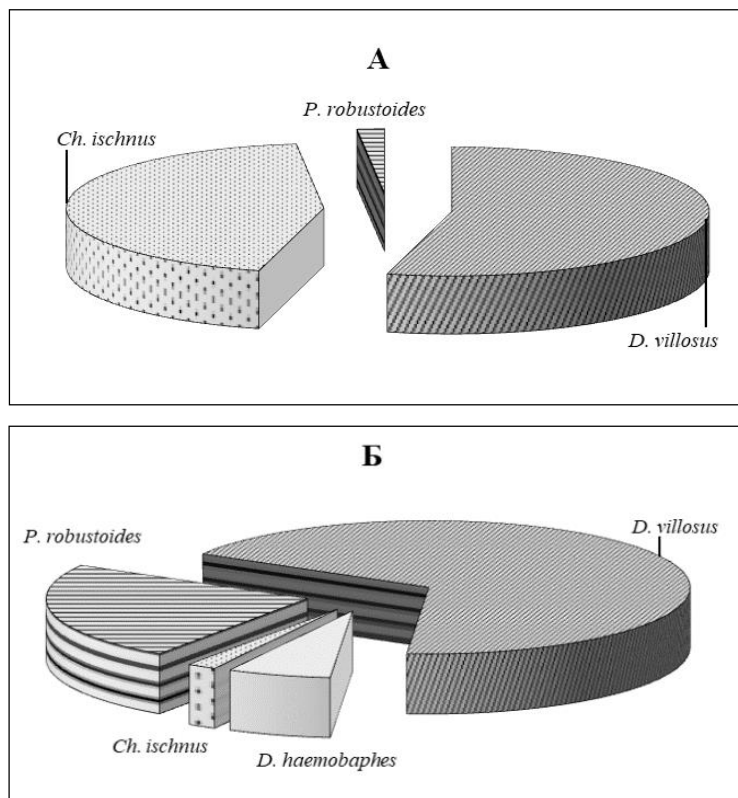


Рис. 6.2 Видовий склад угруповань гамарид на різних субстратах (А – коріння дерев, Б – нитчасті водорості) (ур. Толокунь, вересень 2013 р.)

Видовий склад угруповання гамарид розташованих на субстраті з нитчастих водоростей розподілявся наступним чином: *D. villosus* – 68 %, *P. robustoides*, *D. haemobaphes* і *Ch. ischnus* відповідно 24, 6 і 2 %.

Відмінною рисою корневих субстратів у вересні місяці було їх обростання молоддю дрейсен, що сприяло значному розвитку *Ch. ischnus* (44 %) порівняно з домінуючим – *D. villosus* (68 %). *P. robustoides* в цей період дорівнював 2 %, а *D. haemobaphes* зареєстровано не було. Рівень кількісного розвитку бокоплавів в цей період в 2,5 рази перевищував літній і становив 380–420 особ./дм².

Зосередження гамарид *Ch. ischnus* в прибережних корневих субстратах в цей період можна пояснити більш сприятливим температурним та газовим режимами, а також коменсалізмом з молюском *Dreissena polymorpha* Pall. [115], продукти метаболізму якого представляють собою високу харчову цінність для гамарид [35].

Таким чином, природні популяції гамарид проявляють елективність до

субстратів різного типу в залежності від виду, температурного режиму і біоценозу, який формується в даний період.

6.2.2 Елективність гамарид *Ch. ischnus* по відношенню до штучних субстратів

При вирощуванні водяних безхребетних в регульованих системах створюється щільність посадки, що значно перевищує природну [6]. У зв'язку з цим у гамарид відмічаються випадки канібалізму, спричинені особливостями їх біології та поведінки.

Так, для більшості видів родини Gammaridae характерна всеїдність та хижацтво: вони можуть нападати на слабкі і навіть здорові особини свого виду, особливо під час линьки, коли старі хітинові покриви скидаються, а нові деякий час залишаються м'якими – в цей час рачки стають практично беззахисними і при недостатній кількості і якості корму можуть стати їжею для інших гамарид.

Враховуючи вищенаведене, підбір оптимальних штучних субстратів є важливим завданням в розробці технології культивування гамарид в регульованих системах.

Дослідження вибіркової гамаридами *Ch. ischnus* проводилося з застосуванням таких штучних субстратів: рамки з синтепоновими волокнами, планктонним газом (розмір вічок 0,15 мм, 0,33 мм, 1,37 мм) та поліуретанових матів з вічком 2,0 та 10 мм (для молодших та старших розмірно-вікових груп рачків).

Розподіл гамарид на даних субстратах становив: для поліуретанових матів 43 %, синтепоновий субстрат – 24 %, а субстрат з планктонного газу (розмір вічок 0,15 мм, 0,33 мм, 1,37 мм) – відповідно 5, 15 і 13 % (рис. 6.3).

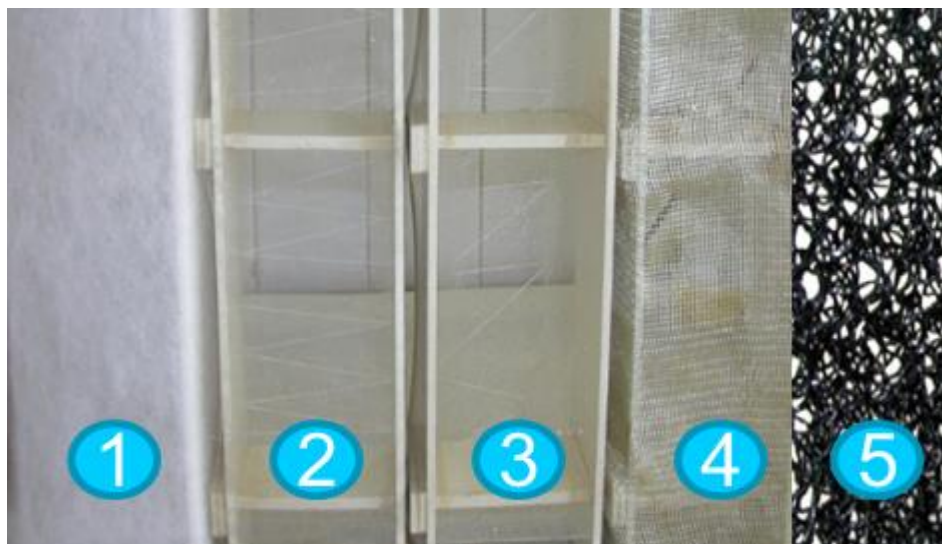


Рис. 6.3 Штучні субстрати: 1 – синтепоновий субстрат; 2–4 субстрат з планктонного газу (розмір пор 0,15 мм, 0,33 мм, 1,37 мм відповідно) 5 – поліуретанові мати.

В результаті проведених експериментальних досліджень встановлено, що найбільш придатними як з біологічної, так і технологічної точки зору, є поліуретанові мати.

За рахунок своєї пористої структури вони забезпечують повноцінне укриття гамарид різних розмірно-вікових груп, сприяючи зменшенню канібалізму, та розподіл корму на всій площі поверхні, що робить його доступним для рачків. Вільне проходження води крізь мати забезпечує підтримку в них оптимального для рачків кисневого режиму, а його велика площа поверхні служить субстратом для розвитку прикріпленої мікрофлори, відновлюючи якість водного середовища.

Використання поліуретанових пористих матів також полегшує вилучення з культиваційних систем продукції рачків. Це досягається завдяки тому, що поліуретановий мат з гамаридами переміщують з продукційної ємності у кювету з невеликою кількістю води, залишаючи більшу частину мату на повітрі, таким чином, примушуючи рачків покидати його.

6.3 Особливості харчування гамарид в природних і штучних умовах

Згідно з літературними даними [35, 41] гамариди *Ch. ischnus* відносяться до рослинно-детритоїдних видів, їм притаманна висока харчова пластичність. Для них має значення не стільки склад, скільки агрегатність і велика кількість їжі, у складі якої рослинні компоненти і детрит з мінеральними частками знаходяться в різних співвідношеннях, причому перші можуть складати 1/3–1/2 об'єму їжі.

Їжею гамарид служать одноклітинні водорості: з *Diatomea* – види роду *Nitzshia*, *Naviajla*, *Synedra*, *Cymbella*; з *Clorophita* – види родів *Cladophora*, *Stigecdonium*, *Oedogonium*, *Ulotrix*, бактерії, інфузорії, ракоподібні, трупи тварин, що розкладаються, гниюча ВВР.

Загальною рисою добового ритму споживання їжі *Ch. ischnus* є його підвищення в темний час доби, коли інтенсивність харчування в 2–10 разів більша, ніж у світлий. У сезонному аспекті інтенсивність харчування зменшується при пониженні температури води.

Найбільш ваговою проблемою при вирощуванні гамарид в штучних умовах, є їх забезпечення достатньою кількістю якісних кормів, особливо на ранніх етапах розвитку – їжею, яка б відповідала фізіологічним потребам рачків і істотно не погіршувала якість водного середовища в системах культивування.

У зв'язку з цим особливий інтерес представляло використання як стартові корми для щойно народжених бокоплавів надлишкового активного мулу очисних споруд м'ясопереробного та кондитерського підприємств, в якому бактерії та найпростіші є компонентом його біоценозу

Гідробіологічний аналіз складу його біоценозу показав, що фауна активного мулу обох підприємств характеризується різноманітністю найпростіших, що свідчить про його активний стан [108, 129, 148] (табл. 6.1).

Характеристика активного мулу очисних споруд м'ясопереробного і кондитерського підприємств

Назва	Організми активного мулу				Рівень, pH	O ₂ , мг/дм ³
	Амеби	Безбарвні джгутикові	Інфузорії	Коловертки		
Активний мул м'ясопереробного підприємства	***	<i>Euglypha laevis</i> **, <i>Centropyxis laevigata</i> *	<i>Paramecium caudatum</i> *, <i>Epistylis plicatilis</i> *, <i>Rhabdostyla ovum</i> **, <i>Callidina sp</i> **	<i>Cathypna luna</i> *	8,8	6,8
Активний мул кондитерського підприємства	***	<i>Katodinium vorticella</i> *	<i>Oxytricha pellionella</i> *, <i>Rhabdostyla ovum</i> **	<i>Cathypna luna</i> **, <i>Notommata ansata</i> *	9,0	5,8

Примітка: * – переважають; ** – одиничні екземпляри; *** – відсутні

До домінуючих груп відносилися інфузорії *Paramecium caudatum*, *Epistylis plicatilis*, також активний мул був представлений великою кількістю видів коловерток. В активному мулі (рис. 6.4) з кондитерського виробництва у великій кількості зареєстровані безбарвні джгутикові *Katodinium vorticella*, які постійно знаходилися в завислому стані у надмуловій рідині.

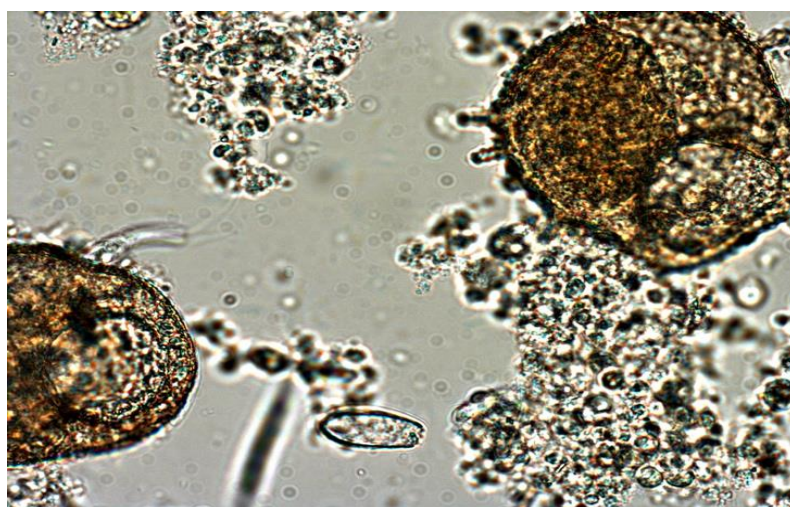


Рис 6.4. Організми активного мулу (× 400)

Стосовно концентрації розчиненого кисню та величини рН середовища, то вони дорівнювали для м'ясопереробного та кондитерського підприємств відповідно 6,8 і 5,8 мг/дм³ та 8,8 і 9,0.

В цілому активний мул обох підприємств можна характеризувати як помірно-навантажений, добре працюючий.

Лабораторні спостереження за щойно народженими рачками *Ch. ischnus* показали, що вони вже до кінця першої доби самостійно починають харчуватися, про що свідчить достатньо високе наповнення їх кишечника. Протягом досліджень загибелі ракоподібних не спостерігалось.

Можна узагальнити, що суспензія активного мулу з очисних споруд м'ясного і кондитерського виробництв відповідає спектру живлення молоді гамарид *Ch. ischnus*, має достатню кількість поживних речовин для їх нормального росту і розвитку. Крім того, однією з переваг його використання при культивуванні рачків в штучних умовах може бути підтримка якості культурального середовища за рахунок поглинання продуктів метаболізму рачків та неорганічних сполук азоту мікроорганізмами активного мулу.

Штучні високобілкові комбікорми «Aller Aqua» та пластівці «TetraMin» використовувалися для вирощування гамарид *Ch. ischnus* старших вікових груп.

Як рослинні корми застосовувались нитчасті водорості двох видів *Cladophora glomerata* (Linnaeus) Kutz та *Vaucheria sessilis* (Vaucher) De Candolle (рис. 6.5).

Крім рослинної їжі, гамариди *Ch. ischnus* харчувалися і тваринною їжею: вони поїдали власні екзувії, коловерток *Brachionus calyciflorus*, *Br. plicatilis*, гіллястовусих ракоподібних *Moina macroscopa* та *Daphnia magna*, личинок хірономід, трупи бокоплавів. Необхідно, відмітити, що при постійній наявності рослинного корму (нитчастих водоростей *Cladophora glomerata*), гамариди також активно споживали корми тваринного походження.



Cladophora glomerata (Linnaeus)
Kutz



Vaucheria sessilis (Vaucher)
De Candolle

Рис 6.5 Нитчасті водоростей, які використовувалися, як корм для гамарид

6.4 Технологічна схема культивування гамарид в регульованих системах

Як зазначалося вище, технологія культивування гамарид в регульованих системах складається з таких основних етапів: підтримка маточної культури бокоплавів, отримання стартової культури та власне сам процес культивування.

До ключових моментів підтримки маточної культури гамарид можна віднести: створення оптимальних умов середовища існування, стимулювання відтворювальної здатності, формування складу кормів в залежності від стадій розвитку тварин; мінімізації канібалізму (рис. 6.6).

Маточна культура гамарид протягом багатьох років утримувалась в біотехнологічному комплексі Інституту гідробіології НАН України.

Культиваційну систему об'ємом 6 літрів розміщували в аквакамері з регульованими параметрами: температура 22–24 °С, фотоперіод – 12 годин світла / 12 годин темряви при освітленості 750 лК.

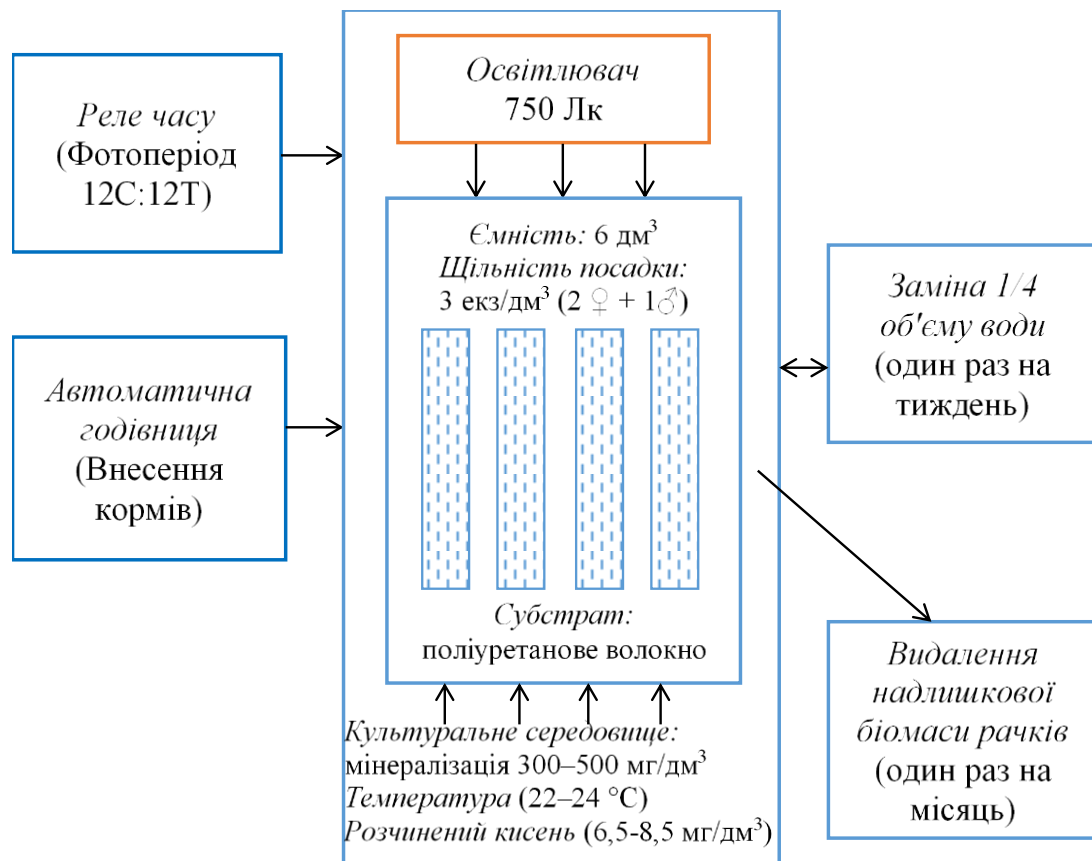


Рис. 6.6 Технологічна схема утримання маточної культури гамарид

В ємності з маточною культурою гамарид розміщено штучний субстрат – поліуретанові пористі мати з різним діаметром вічок. За допомогою автоматичної годівниці в культивацийну ємність подаються штучні комбікорми (до 10 % по відношенню до загальної маси рачків) 1 раз на добу в темний період, а також вносяться живі корми. Один раз на тиждень відбувається підміна $\frac{1}{4}$ водного середовища. Видалення надлишкової маси гамарид відбувається один раз на місяць.

Протягом всього процесу культивування 1 раз на тиждень проводиться оцінка стану культури за популяційними характеристиками, вимірюються концентрація розчиненого кисню, рівень рН середовища та інших гідрохімічні показники.

Аналіз якісних та кількісних характеристик маточних культур гамарид *Ch. ischnus* показав, що їх чисельність протягом року мала коливальний характер і характеризувалась трьома піками підвищення чисельності

(масове народження молоді) у лютому-березні (42 ± 6 екз./дм³), липні (27 ± 3 екз./дм³) та вересні-жовтні (38 ± 4 екз./дм³) (рис.6.7).

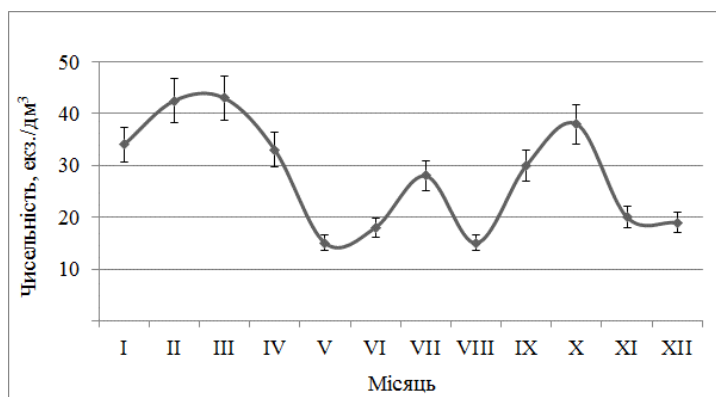


Рис. 6.7 Динаміка чисельності маточної культури *Ch. ischnus*

Розмірний склад популяції маточної культури *Ch. ischnus* протягом року характеризувався переважанням рачків середніх розмірно-вікових груп (рис. 6.8).

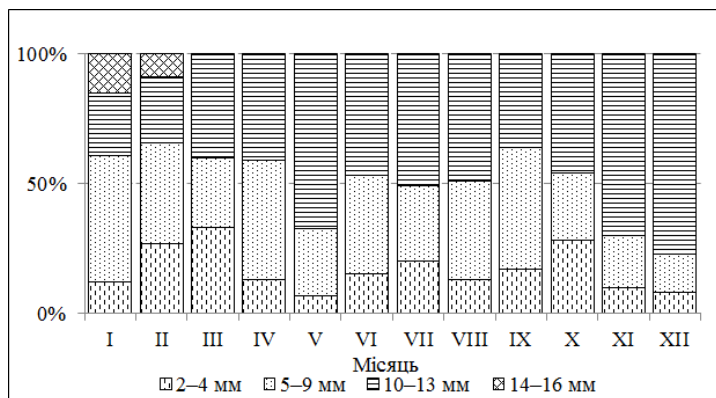


Рис. 6.8 Розмірний склад маточної культури *Ch. ischnus*

Рачки молодших вікових груп (2–4 мм) в незначній кількості були присутні протягом всього року з кількісними піками в зимовий та осінній періоди, особини довжиною більше 14 мм, які не перевищували 15 % спостерігалися тільки в зимовий період.

Наявність особин молодших розмірно-вікових груп свідчить про цілорічне розмноження популяції рачків за даних умов існування, що

підтверджується наявністю протягом року яйценосних самиць (13–30%) (рис. 6.9), при цьому кількість самців не перевищувала 10 %.

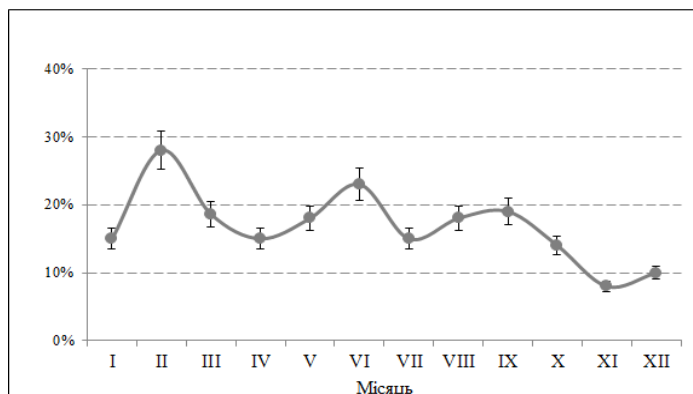


Рис. 6.9 Доля яйценосних самиць *Ch. ischnus* в маточній культурі

При культивуванні гамарид отримання стартової культури досягається шляхом проведення екологічної підготовки старшої розмірно-вікової групи гамарид, результатом якої є наявність прекопулюючих пар, запліднених самиць та народження життєздатної молоді при щільності 10–12 екз./дм³ (рис. 6.10).

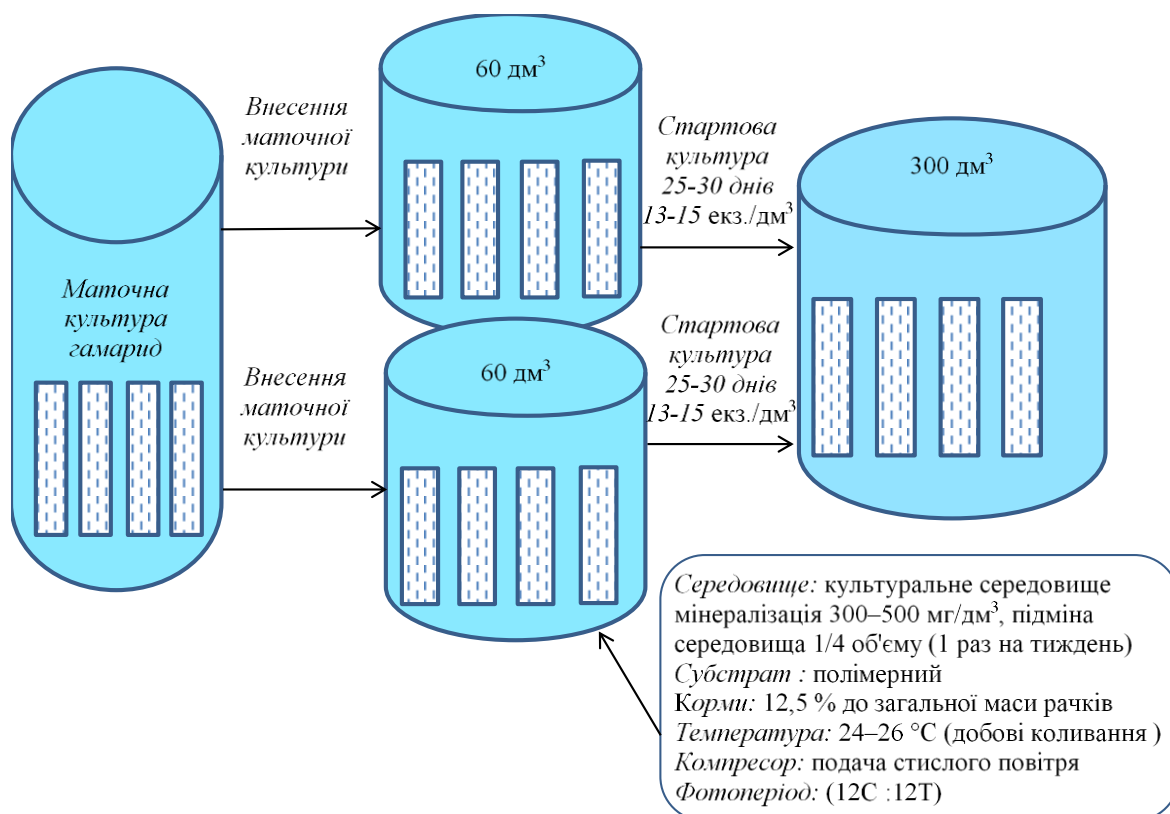


Рис.6.10 Технологічна схема отримання стартової культури гамарид

Процес культивування гамарид в регульованій системі здійснюється за рахунок інокуляції робочої дезінфікованої ємності стартовою культурою зі щільністю посадки 13–15 екз./дм³, підтримки коливального температурного режиму в діапазоні 24–26°C на добу та внесення кормів у кількості 12,5 % по відношенню до загальної маси рачків. Відбір продукції здійснюється на 25-у – 30-у добу при біомасі рачків 159–178 г/м³ (рис.6.11).

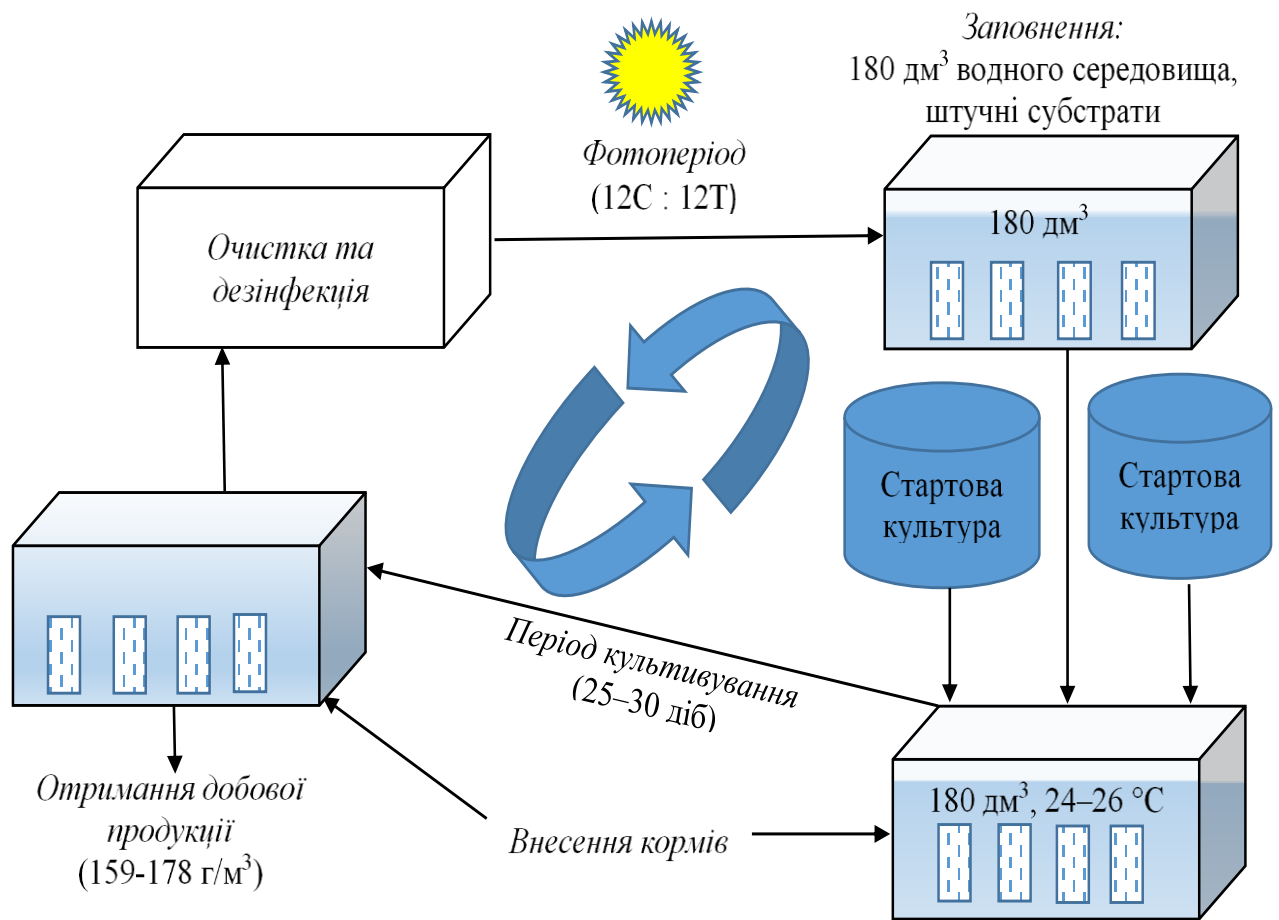


Рис.6.11 Технологічна схема масового культивування гамарид

6.5 Якість водного середовища при культивуванні гамарид в регульованих системах

Враховуючи те, що на різних етапах технологічного циклу культивування гамарид існують певні умови для їх росту, розвитку і відтворення, на основі отриманих експериментальних даних встановлено діапазон коливання провідних гідрохімічних чинників.

Величини контрольних показників якості водного середовища при культивуванні гамарид наведено в табл. 6.2.

Таблиця 6.2

Контрольні показники якості води при культивуванні *Ch. ischnus*

Показник	Оптимальні величини	Припустимі величини
Температура, °C	22–24	16–27
Величина pH	7,0–8,0	6,5–8,5
Вміст розчиненого кисню, мг/дм ³	5,0–8,5	5,0
Мінералізація, мг/дм ³	300,0–500,0	250–1200
Кальцій, мг/дм ³	30,0–50,0	20,0–90,0
Амоній NH ₄ ⁺ , мг/дм ³	0,4–2,0	12,5
Нітрити NO ₂ ⁻ , мг/дм ³	0,15–1,0	1,5
Нітрати NO ₃ ⁻ , мг/дм ³	0,5–5,0	18,0

Важливою складовою технологічного циклу культивування гамарид в регульованих системах є водопідготовка вихідної води, оскільки від її якості в значній мірі залежить ефективність процесів життєдіяльності безхребетних. Водопровідна вода, яка використовувалась в культиваційних системах відстоювалась і шляхом аерації стислим повітрям насичувалась киснем, за необхідності проводилася регуляція концентрації йонів кальцію та величини pH.

ВИСНОВКИ

На підставі натурних і експериментальних досліджень фізіологічного діапазону толерантності та адаптивного потенціалу ракоподібних родини Gammaridae за дії абіотичних і біотичних чинників встановлено, що формування їх адаптивних реакцій при культивуванні в регульованих системах визначається такими провідними чинниками, як температурний режим, рівень мінералізації, вміст неорганічних сполук азоту та склад кормів.

1. Дослідження структурно-функціональних характеристик популяцій гамарид зони прибережних мілководь Київського водосховища показало, що температура води є визначальним чинником, поступове підвищення якої в діапазоні 21–26 °C стимулює процес їх відтворення. Підвищення температури до 27–30 °C уповільнює інтенсивність розмноження *Dikerogammarus haemobaphes* (Eichwald, 1841), *Chaetogammarus ischnus* (Stebbing, 1898) і *Pontogammarus robustoides* (Sars, 1894) та припиняє у *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894). Температуру води 28 °C можна вважати критичною для їх відтворення.

2. За умов тривалої дії високих температур (>28 °C) спостерігається посилення локомоторної активності гамарид *Pontogammarus robustoides* та *Chaetogammarus ischnus* у 3–4 рази, що надає їм перевагу в природних умовах залишити несприятливу зону завдяки горизонтальним і вертикальним міграціям.

3. Дослідження впливу високих температур в статичному (29–38 °C) та динамічному (підвищення на 6 та 12 °C/год) режимах показало, що зміни теплостійкості гамарид носять різноспрямований характер і залежать від біології виду та попередніх умов його існування. Попередня адаптація вгамарид до підвищених температур сприяє зниженню резистентності у *Pontogammarus robustoides* і її підвищенню у *Chaetogammarus ischnus*.

4. Більш сприятливим для розвитку та репродуктивної активності *Dikerogammarus villosus* є коливання температури протягом доби в діапазоні

25–28 °C, при цьому приріст біомаси рачків перевищує контрольні показники (постійна температура $25 \pm 0,5$ °C) на 167 % ($p < 0,001$).

5. Адаптація природних і лабораторних популяцій *Pontogammarus robustoides* і *Chaetogammarus ischnus* до підвищення солоності води залежить від її величини та тривалості дії чинника. За умов статичного впливу в адаптованих популяціях, порівняно з природними, зростає стійкість до підвищеного рівня солоності, при цьому більш високий потенціал виявлено у *Chaetogammarus ischnus*.

6. За динамічного режиму солоності води (збільшення зі швидкістю 5‰/год) гамариди характеризуються більш високою резистентністю, ніж за статичного. Критичний сольовий максимум для представників природних популяцій *Pontogammarus robustoides* і *Chaetogammarus ischnus* становить для молодшої вікової групи $28,6 \pm 0,7$ та $30,6 \pm 1,3$ ‰ ($p < 0,05$), старшої – $32,5 \pm 0,8$ та $33,1 \pm 0,5$ ‰ ($p > 0,05$) відповідно. Попередня адаптація до підвищеного рівня мінералізації збільшує загальний рівень солоностійкості у *Chaetogammarus ischnus*, не змінюючи його у *Pontogammarus robustoides*.

7. Дослідження резистентності *Pontogammarus robustoides* і *Chaetogammarus ischnus* до різних концентрацій амонійного азоту, одного з лімітуючих чинників при культивуванні гамарид, виявило високу пластичність цих видів. Адаптація до підвищеного рівня NH_4^+ ($4,0 \pm 0,7$ мг N/дм³) збільшує їх стійкість порівняно з природними популяціями, особливо у *Chaetogammarus ischnus*.

8. На підставі отриманих результатів розроблено технологічну схему культивування гамарид в регульованих системах. Встановлено, що найбільш придатним для цього є *Chaetogammarus ischnus* – вид, якому притаманна висока резистентність до дії абіотичних чинників. Оптимальними умовами його вирощування є: коливальний режим температури 24–26 °C з її зміною 1 °C/добу, рН – 7,5–8,5, концентрація розчиненого кисню 5,0–8,5 мг/дм³, мінералізація 300,0–500,0 мг/дм³, вміст кальцію у воді 30,0–50,0 мг/дм³. На ранніх стадіях розвитку рекомендовано використання таких кормів як: найпростіші організми активного мулу, коловертки, а на більш пізніх – гіллястовусі ракоподібні, нитчасті водорості та штучні корми.

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Аболмасова Г. И. Траты энергии на дыхание и репродукцию яиц у *Gammarus olivii* из Черного моря. Биология моря. Киев, 1975. Вып. 33. С. 64–68.
2. Актуальные проблемы аквакультуры в современный период: материалы Межд. науч. конф., г.Ростов-на-Дону, 28 октября – 2 ноября 2015 г. ФГБНУ «АзНИИРХ», 2015. 204 с.
3. Аршавский И. А. Механизмы и особенности физиологического и патологического стресса в различные возрастные периоды. Актуальные проблемы стресса. Кишинев, Штиинца, 1976. С. 5–23.
4. Аршавский И. А. Физиологические механизмы и закономерности индивидуального развития. Москва: Наука, 1982. 270 с.
5. Березина Н. А. Влияние ионного состава воды на пресноводный макрозообентос в природных и экспериментальных условиях: автореф. дис... д-ра. биол. наук : 03.00.18. Борок, 2000. 215 с.
6. Биотехнология культивирования гидробионтов. Романенко В. Д., Крот Ю. Г., Сиренко Л. А., Соломатина В. Д. Киев, 1999. 264 с.
7. Биргер Т. Л., Маляревская А. Я. Сравнительное изучение биохимического состава беспозвоночных устьевых областей Дуная и Днепра. Лимнологические исследования Дуная. Киев: Наук. думка, 1969. С. 346–350.
8. Біргер Т. І. Кормова цінність безхребетних для риб. К.: Вид-во АН УРСР, 1961. 109 с.
9. Боровицкая М. П. Биология бокоплавов *Gammarus Pulex* L. в водоемах Ленинградской области и его рыбохозяйственное значение. Тр. всесоюз. гидробиол. о-ва. 1956. № 7. С. 99–122.

10. Брискина М. М. Биотехника массового разведения гаммарид. Аннотации работ ВНИРО по плану 1962. Москв: ВНИРО, 1963. С. 31–32.
11. Вандюк Н.С. Термический режим Каневского водохранилища как один из важных абиотических факторов функционирования его экосистемы. Гидробиол. журн. 2013. Т.49, №4, С. 94–106
12. Вербицкий В. Б. Понятие экологического оптимума и его определение у пресноводных пойкилотермных животных. Журнал общей биологии. 2008. Т. 69, № 1. С. 44–56.
13. Вербицкий В. Б., Березина Н. А. Тепловая и соленостная устойчивость эврибионтного бокоплава *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing) при разных условиях акклимации. Журнал общей биологии. 2009. Т. 70, № 3. С. 249–256.
14. Вербицкий В. Б., Вербицкая Т. И. Теплоустойчивость *Daphnia longispina* (O.F. Müller, 1785) (Crustacea; Cladocera) и ее зависимость от температуры среды обитания. Біологія внутр. вод. 2000. № 3. С. 62–67.
15. Вербицкий В. Б., Вербицкая Т. И., Голованова Е. В. Критический тепловой максимум *Daphnia longispina* (O.F. Müller, 1785) (Crustacea: Cladocera) в природе и в эксперименте. Биология внутренних вод. 2002. № 4. С. 45–50.
16. Вербицкий В. Б. Температурный оптимум, преферендум и термотолерантность пресноводных ракообразных (Cladocera, Isopoda, Amphipoda). автореф. дисс... д-ра. биол. наук. Борок, 2012. 48 с.
17. Виноградов Г. А. Осмотическая регуляция пресноводной амфиподы *Gammaracanthus lacustris* Sars и солоноватоводной изоподы *Mesidotea entomon* (L.). Экология морских организмов. Москва, 1971. 124 с.
18. Виноградов А. П. Химический элементарный состав организмов моря. Тр. биогеохим. лаб. АН СССР. 1936а. Т. 4, № 2. С. 11–22.

19. Виноградов Г. А. Процессы ионной регуляции у пресноводных рыб и беспозвоночных. Москва, Ленинград: Наука, 2000. 214 с.
20. Виноградов Г. А. Функциональные основы действия низких рН на рыб и беспозвоночных. Проблемы водной токсикологии, биотестирования и управления качеством воды: материалы 4-го советско-американского симп. Ленинград: Наука, 1986. С. 6–25.
21. Виноградов Г. А., Даль Е. С., Комов В. Т. Влияние солей аммония и закисления среды на метаболические процессы у пресноводных животных. Сообщение 3. Изучение обмена калия и кальция в жабрах речного рака. Биология внутренних вод: информ. бюл. Ленинград, 1983. № 57. С. 31–34.
22. Владимирова К.С., Зимбалеvська Л.Н., Пикуш Н.В. Мелководья Кременчугского водохранилища. Киев: Наук думка, 1979. 284 с.
23. Воробьева А. А. Культивирование донных ракообразных (мизид и гаммарид) в нагульных прудах. автореф. дис.... канд. биол. наук. Москва, 1988. 26 с.
24. Воробьева А. А., Никонова Р. С. Гаммариды *Dikerogammarus haemobaphes* (Eichwald) и *Niphargoides maeoticus* (Sowensky) как объект культивирования. Гидробиол. журн. 1987. № 6. С. 52–56.
25. Воробьева А. А. Культивирование некоторых видов каспийских ракообразных в рыбоводных хозяйствах. Астрахань: КАСПНИРХА, 2004. 142 с.
26. Галковская Г. А., Сущеня Л. М. Рост водных животных при переменных температурах. Минск: Наука и техника, 1978. 128 с.
27. Гаухман З. С., Дыга А. К., Золотарева В. И. Влияние «теплого» загрязнения на кормовую базу рыб. Круговорот вещества и энергии в озерах и водохранилищах. Иркутск, 1973. Вып. 2. С. 39–41.
28. Герд С. М. Задачи акклиматизации ракообразных в озерах Северо-

запада. Тр. совещ. по пробл. акклиматизации рыб и корм. беспозвоночных. 1954. Вып. 3. С. 159–164

29. Гигиняк Ю. Г. Светотемпературная взаимосвязь и ее значение при определении экологических границ существования гидробионтов. Тр. зоол. ин-та «Продукционные гидробиол. исслед. водных экосистем». 1987. № 165. С. 91-97.
30. Гидрология и гидрохимия Днестра и его водохранилищ. Денисова А.И. Тимченко В.М., Нахшина Е.П., Новиков Б.И. Киев: Наук. думка, 1989. 216 с.
31. Грезе И. И. Амфиподы Черного моря и их биология. Киев: Наукова думка, 1977. 154 с.
32. Гурьянова Е. Ф. Бокоплавы морей СССР. Ленинград: АН СССР, 1951. 1029 с.
33. Данилов С. Н., Плиско Е. А. Изучение хитина. Действие на хитин кислот и щелочей. Журнал общей химии. 2001. т. 24. С. 161–169.
34. Дедю И. И. Амфиподы и мизиды бассейнов рек Днестра и Прута. М.: Наука, 1967. 171 с.
35. Дедю И. И. Амфиподы пресных и солоноватых вод юго-запада СССР. Кишинев: Штиинца, 1980. 222 с.
36. Дедю И. И. Отряд разноногие ракообразные, или бокоплавы Amphipoda. Мшанки, Моллюски, Членистоногие. Серия «Животный мир Молдавии». Кишинев, 1984. С. 161–186.
37. Догель В. А. Зоология беспозвоночных: учебн. для ун-тов. Под ред. проф. Ю. И. Полянского. Москва: Высш. школа, 1981. 606 с.
38. Дыга А. К., Валуев Л. Н. Влияние солей аммония на размножение и рост *Daphnia magna* Straus. Сб. Экспериментальная водная токсикология. 1972. Вып. 3. С. 51–57.

39. Екологічна енциклопедія в 3 т. / за ред. Толстоухова А.В. К.: "Центр екологічної освіти та інформації", 2008. Т. 2. 472 с.
40. Емельянова Л. В. Видовой состав и распределение гамарид в литорали верхней части Кременчугского водохранилища. Вопросы гидробиологии водоемов Украины. Киев: Наук. думка, 1988. С. 61–68.
41. Емельянова Л. В. Гаммариды литорали днепровских водохранилищ. К.: Наук. думка, 1994. 144 с.
42. Емельянова Л. В. Сезонная динамика калорийности *Pontogammarus maeoticus* (Sow.) из Каховского водохранилища. Материалы первой науч. конф. молодых гидробиологов Узбекистана. Фергана, 23–24 окт. 1984 г. Ташкент: ФАН, 1986. С. 6–7.
43. Жадин В. И. Методы гидробиологического исследования. М.: Высш. школа, 1960. 190 с.
44. Жемаева Н. П. *Asellus aquaticus* L. и *Gammarus pulex* L. как объекты интродукции в рыбоводные пруды: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва, 1988. 23 с.
45. Жизнь животных: Т. 2. под ред. чл. АН СССР Л. А. Зенкевича. Москва: "Просвещение", 1968. 484 с.
46. Жукинский В. Н., Харченко Т. А., Ляшенко А. В. Адвентивные виды и изменение ареалов аборигенных гидробионтов в поверхностных водных объектах Украины. Сообщ. 1 Водные беспозвоночные. Гидробиологический журнал. 2006. Т. 42, № 6. С. 3–21.
47. Жукинский В. Н. Влияние абиотических факторов на разнокачественность и жизнеспособность рыб в раннем онтогенезе. М.: Агропромиздат, 1986. 245 с.
48. Журавель А. Як збагатити корм для риб в прісних водоймах. Дніпропетровськ, 1957. С. 40.

49. Зоология беспозвоночных: учеб. для студ. высш. учеб. заведений. Москва: Гуманит. изд. центр ВЛАДОС, 2002. 592 с.
50. Ивлева И. В. Количественные закономерности изменения скоростей энергетического обмена у водных животных под влиянием температуры: автореф. дисс... д-ра. биол. наук. Севастополь, 1981. 50 с.
51. Ивлева И. В., Попенкина М. И. О температурной зависимости обмена у пойкилотермных животных. Физиологические основы экологии водных животных. Киев, 1968. С. 29–51.
52. Ивлева И.В. Биологические основы и методы массового культивирования кормовых беспозвоночных. – М.: Наука, 1969. – 172 с.
53. Канило П. М. Глобальное потепление климата. Антропогенно-экологическая реальность: монография. Харьков: Харьков. нац. автодор. ун-т, 2015. 312 с.
54. Карпевич А. Ф. Влияние сероводорода на выживание *Mytilaster lineatus* и *Pontogammarus maeoticus* Каспийского моря. Зоологический журнал. 1940. Т. XIX, вып. 6. С. 860–864.
55. Карпевич А.Ф. Избранные труды: В 2 т. Т. 2: Акклиматизация гидробионтов и научные основы аквакультуры. М.: ВНИРО, 1998. 870 с.
56. Кितिцына Л. А. Интенсивность питания бокоплава при разной температуре. Гидробиол. журн. 1975. Т. 11, №1. С. 51–57.
57. Кितिцына Л. А. Влияние температурного режима водоема-охладителя ТЭС на рост, плодовитость и интенсивность обмела бокоплава. Устойчивость к экстремальным температурам и температурные адаптации. Харьков: изд-во Харьковского ун-та, 1971. С. 22–25.
58. Кितिцына Л. А. Жизненный цикл и продукция бокоплава *Pontogammarus robustoides* (Grimm), в водоеме-охладителе Кураховской ГРЭС при разных температурных условиях. Симпозиум

по влиянию подогретых вод теплоэлектростанций на гидрологию и биологию водоемов. Борок: ИБВВ, 1971. С. 27–29.

59. Ковальчук Т. В. Экология и динамика численности *Pontogammarus maeoticus* (Sow.) в Каховском водохранилище. Гидробиол. журн. 1971. Т. 7, № 4. С. 73–77
60. Ковачева Н. П. Аквакультура ракообразных отряда Decapoda: камчатский краб *Paralithodes camtschaticus* и гигантская пресноводная креветка *Macrobrachium rosenbergii*. Москва: ВНИРО, 2008. 240 с.
61. Козлов О. В., Садчиков А. П. Промысловая гидробиология озерных беспозвоночных. Москва: МАКС Пресс, 2002. 36 с.
62. Кокова В. Е. Непрерывное культивирование беспозвоночных. Новосибирск: Наука, 1982. 168 с.
63. Константинов А. С., Зданович В.В., Шолохов А. М. Астатичность температурных условий как фактор оптимизации роста, энергетики и физиологического состояния молоди рыб. Вест. Моск. ун-та. Сер 16: Биология. 1991. С. 38–44.
64. Константинов А. С. Влияние колебаний температуры на рост, энергетику и физиологическое состояние молоди рыб. Известия РАН. Сер. биологическая. 1993. № 1. С. 55–63.
65. Константинов А. С., Пушкарь В.Я., Аверьянова О.В. Влияние колебаний абиотических факторов на метаболизм некоторых гидробионтов. Изв. РАН. Сер. биол. 2003. № 6. С. 728–734.
66. Коппа Ф. Е., Макиянович Е. М. Новые достижения в исследовании хитина и хитозана. Материалы шестой международной конференции. Москва: ВНИРО, 2001.
67. Кочетовский Б. А. Современное эпизоотическое состояние Азовского бассейна и его изменения. Сб. науч. тр. АзНИИРХ. 1972. Вып. 10. С. 163–173.

68. Кроснолобота Т. А. Биологические особенности трематод рода *Plagiorchis* (Lune, 1899), Plagiorchidae : Эксперим. изуч. жизн. цикла трематоды *Plagiorchis laricola* (Skrjabin, 1924). Сб. Вопросы биологии, физиологии и биохимии гельминтов животных и растений. Москва: Тр. гельминтол. лаб., 1971. Т. 21. С. 43–57.
69. Кузнецов В. А. Астатичность факторов среды как экологический оптимум для гидробионтов: автореф. дисс. ... докт. биол. наук. Саранск, 2005. 44с.
70. Лубянов И. П., Зубченко И. А. Основные аспекты питания бокоплава *Gammarus* (г.) *balcanicus* (Crustacea, Amphipoda). Научные доклады высшей школы. Сер. Биол. науки. 1970. – № 7, Т.79. С. 12–16.
71. Лурье Ю. Ю. Аналитическая химия промышленных сточных вод. Москва: Химия, 1984. 448 с.
72. Маликова Е. М. Химический состав некоторых кормовых беспозвоночных. Тр. Лат. отд. всесоюз. НИИ мор. рыб. хоз. и океанографии. 1953. Вып. 3. С. 213–224.
73. Мануйлова Е. Ф. Ветвистоусые рачки (Cladocera) фауны СССР. М. – Л., «Наука», 1964, 327 с.
74. Марковский Ю. М. Фауна беспозвоночных низовьев рек Украины, условия ее существования и пути использования. Ч.1. Водоемы дельты Днестра и Днестровский лиман. Киев: АН УССР, 1953. 196 с.
75. Марковцев В. Г. Состояние и перспективы развития аквакультуры в мире: Известия ТИНРО, 2008. Том 152. С. 289–299.
76. Материальный баланс рыбоводной системы с оборотным водоснабжением. Феофанов Ю.А. и др. Сб. науч. трудов: Индустриальное рыбоводство в замкнутых системах. Вып.46. М.: ВНИИПРХ, 1985. С. 39–50.
77. Метелев В. В., Канаев А. И., Дзасохова Н. Г. Водная токсикология.

Москва: Колос, 1971. 247 с.

78. Методи гідроекологічних досліджень поверхневих вод / Арсан О. М. та ін.; за ред. В. Д. Романенка. Київ: ЛОГОС, 2006. 408 с.
79. Мишкіна Л. А., Луценко В. В., Низовський А. Ю. Хітин, хітозан: одержання, властивості, застосування. Москва: ВНИИСЭНТИ, 2003. Вип. 4. 36 с.
80. Мордухай-Болтовской Ф. Д. Каспийская фауна в Азово-Черноморском бассейне. Москва: АН СССР, 1960. 286 с.
81. Мордухай-Болтовской Ф. Д. О каспийской фауне в Черном море (за пределами опресненных районов). Гидробиологический журнал. 1970. Т. 6, № 6. С. 20–25.
82. Мордухай-Болтовской Ф. Д. Состояние вопроса о влиянии подогретых вод теплоэлектростанций на биологию водоемов. Симпозиум по влиянию подогретых вод теплоэлектростанций на гидрологию и биологию водоемов. Борок: ИБВВ, 1971. С. 45–47.
83. Морев С. Ю. Климатические проблемы XXI века. Успехи совр. естествознания, 2012. № 3. С. 65–68.
84. Мороз Т. Г. Макрозообентос лиманов и низовьев рек северо–западного причерноморья. Киев: Наук. думка, 1993. 187 с.
85. Національна доповідь про стан навколишнього природного середовища в Україні у 2015 році. Київ: Міністерство екології та природних ресурсів України, ФОП Грінь Д.С. 2017. 308 с.
86. Немова Н. Н., Высоцкая Р. У. Биохимическая индикация состояния рыб. Москва: Наука, 2004. 215 с.
87. Немцев С. В. Комплексная технология хитина и хитозана из панциря ракообразных. Москва: ВНИРО, 2006. 134 с.
88. Новиков В. Ю. Химический гидролиз хитина и хитозана. Современные

перспективы в исследовании хитина и хитозана: матер. седьмой Междунар. конф. Санкт-Петербург, Репино. 15–18 сент. 2003 г. Москва: ВНИРО. 2003. С. 38–42.

89. Озерецковская О. Л., Васюкова Н. И., Зиновьева С. В. Хитозан как элиситор индуцированной устойчивости растений. Хитин и хитозан: получение, свойства и применение. под ред. К. Г. Скрябина. Москва: Наука, 2002. С. 339–345.
90. Озернюк Н. Д. Феноменология и механизмы адаптационных процессов. Москва: Моск. ун-т, 2003. 215 с.
91. Олейникова Ф. А., Закутский В. П. Биоценоз рачка понтогаммарус Азовского моря и его народнохозяйственное значение: тезисы докл. I съезда советских океанологов. Москва: Наука, 1977. С. 43–44.
92. Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР: Отв. ред. д-ра биол. наук Л.А. Кутикова, Я.И. Старобогатов – Ленинград : Гидрометеиздат, 1977. 511 с.
93. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий / под общ. ред. С.Я. Цалолыхина. Т. 2: Ракообразные. – СПб.: Наука, 1995. 629 с.
94. Определитель фауны Черного и Азовского морей. в 3 т. / под рук. Ф. Д. Мордухай-Болтовского. Киев: Наук. думка, 1969. Т. 2: Свободноживущие ракообразные. 1969. 545 с.
95. Осадчий В. І., Косовець О. О., Бабіченко В. М. Клімат Києва. К.: Ніка-Центр, 2010. 320 с.
96. Особенности формирования температурных адаптаций у планктонных животных. Галковская Г. А., Сущеня Л.М., Митянина И.Ф., Еремова Н.Г. Гидробиол. журн. 1983. № 1. С. 70–81.
97. Особенности функционирования водных экосистем под влиянием высоких концентраций минерального азота. Романенко В.Д.,

- Крот Ю.Г., Коновец И.Н., Подругина А.Б. и др. «Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды»: тезисы докладов IV Международной научной конференции, Минск-Нарочь, 12–17 сентября 2011. Минск, 2011. С. 42.
98. Панин С. А. Развитие мировой аквакультуры. Рыб. хоз-во., 1984. №1. С. 22–25.
99. Патин С. А. Влияние загрязнения на биологические ресурсы и продуктивность Мирового океана. М: Пищ. пром., 1979. 304 с.
100. Переменные температуры как фактор повышения уровня энергетических процессов пойкилотермных организмов. Заар Э. И., Кенигсберг Э. В., Лозина-Лозинский Л. К., Рыбак В. Л. Журнал общей биологии. 1989. Т. 50, № 4. С. 529–540.
101. Петкевич Т. А. Микроэлементы некоторых беспозвоночных Черного моря. Биологические проблемы океанографии южных морей. Киев: Наук. думка, 1969. С. 158–161.
102. Плигин Ю. В. Беспозвоночные каспийского комплекса в бентосе днепровских водохранилищ. Гидробиологические исследования пресных вод. Киев: Наук. думка, 1985. С. 43–50.
103. Плигин Ю. В. Макрозообентос. Сб. Беспозвоночные и рыбы Днепра и его водохранилищ. Киев: Наук. думка, 1989. С. 95–117.
104. Плигин Ю. В., Емельянова Л. В. Итоги акклиматизации беспозвоночных каспийской фауны в Днепре и его водохранилищах. Гидробиол. журн. 1989. Т. 25, № 1. С. 2–11.
105. Плигин Ю. В., Матчинская С. Ф. Новые данные о расширении ареалов беспозвоночных солоноватоводного комплекса в Водохранилищах Днепра. Гидробиол. журн. 2001. Т. 37, № 6. С. 36–39.
106. Плигин Ю.В. Многолетние изменения состава и количественного развития макрозообентоса Киевского водохранилища. Гидробиол.

журн. 2008. Т. 44. № 5. С. 17–35.

107. Плигин Ю.В. Формирование и современное состояние макрозообентоса Каневского водохранилища. Гидробиол. журн. 2005. Т. 41. № 5. С. 24–44.
108. Подругина А.Б., Леконцева Т.И. Использование активного ила очистных сооружений в качестве корма при культивировании *Daphnia magna* S T R A U S в регулируемых системах. “Pontus Euxinus 2013” сборник материалов VIII Межд. научно-практ. конф. молодых учёных по проблемам водных экосистем. Севастополь, 2013. С. 109–110.
109. Подругіна А.Б. Визначення меж потенційної толерантності *Pontogammarus robustoides* S A R S (Crustacea: Amphipoda) до змін температури водного середовища. Актуальні проблеми сучасної гідроекології: зб. мат. наук.-практ. конф., присвяченої 95-річчю заснування НАНУ. Київ, 2013. С. 70–71.
110. Подругіна А.Б., Гончарова М.Т. Резистентність гамарид *Pontogammarus robustoides* (Sars), *Dikkerogammarus villosus* (Sowinsky) та *Dikkerogammarus haemobaphes* (Eichwald) до дії амонійного азоту: зб. мат. наук.-практ. конф., присвяченої 75-річчю заснування Інституту гідробіології НАНУ. Київ, 2015. С. 53–55.
111. Подругіна А.Б., Гончарова М.Т. Стійкість природної та лабораторної популяцій гамарид *Chaetogammarus ischnus* (STEBBING) та *Pontogammarus robustoides* (SARS) до дії амонійного азоту.: зб. мат. V наук.-практ. конф. для молодих вчених. Київ, 2018. С. 44–46.
112. Подругіна А.Б., Леконцева Т.І. Особливості розвитку зоопланктонних угруповань рибоводних ставків при їх різному навантаженні мінеральним азотом. Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту ім. В. Гнатюка. Сер. Біологія. 2008. № 3 (37). С. 124–129.
113. Пономарев С. В., Грозеску Ю .Н., Бахарева А. А. Корма и кормление

рыб в аквакультуре. Москва: Моркнига, 2013. 414 с.

114. Пономарева З. А. Распределение некоторых бокоплавов каспийского реликтового комплекса в термоградиентных условиях. Акклиматизация беспозвоночных во внутренних водоемах. Изв. ГосНИОРХ. 1976. № 110. С. 36–40.
115. Протасов А.А., Силаева А.А. Данные об инвазии и совместном обитании видов-вселенцев в водоемах бассейна Днепра. Российский журнал биологических инвазий. 2010. № 1. С. 30–36.
116. Резистентність гамарид *Chaetogammarus ischnus* Stebbing (Crustacea: Amphipoda) до змін температури водного середовища. Романенко В.Д., Крот Ю.Г., Леконцева Т.І., Подругіна А.Б. Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту ім. В. Гнатюка. Сер. Біологія. 2013. № 1 (54). С. 79–84.
117. Резистентність гамарид *Pontogammarus robustoides* (Sars) (Crustacea: Amphipoda) до змін температури водного середовища. Романенко В.Д., Крот Ю.Г., Подругіна А.Б та [ін.]. Морской экологический журнал. 2014. № 2 (13). С. 63–69.
118. Резистентность *Pontogammarus robustoides* (Sars) (Crustacea: Amphipoda) к изменению солености воды. Крот Ю.Г., Леконцева Т.І., Подругіна А.Б. та [ін.] Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту ім. В. Гнатюка. Сер. Біологія. 2017. № 3 (70). С. 88–94.
119. Рекомендации по методам производства анализов на сооружениях биохимической очистки промышленных сточных вод. М. Госстройиздат, 1970. 104 с.
120. Розподіл природних популяцій гамарид на субстратах різного типу Подругіна А.Б., Фриновська Т.В., Бабич Г.Б., Мірошніченко М.В. Мат. наук.-практ. конф. для молодих учених та студентів «Біологічні дослідження 2014»: зб. наук. праць. Житомир, 2014. С. 189–190.
121. Романенко В. Д. Основы гидроэкологии. Киев: Генеза, 2004. 664 с.

122. Романенко В. Д., Арсан О. М., Соломатина В. Д. Механизмы температурной акклимации рыб. Киев: Наук. думка, 1991. 192 с.
123. Романенко В. Д., Арсан О. М., Соломатина В. Д. Кальций и фосфор в жизнедеятельности гидробионтов. Киев: Наук. думка, 1982. 152 с.
124. Романенко В. Д., Афанасьев С. А., Петухов В. Б. Влияние рыбного хозяйства на биологическое разнообразие в бассейне р. Днепра. Определение пробелов и проблем: монография. Киев: Академперіодика, 2003. 187 с.
125. Романенко В. Д., Крот Ю. Г. Водяні ракоподібні продуценти хітину: наукові записки ТНПУ ім. В. Гнатюка. сер. біологія. Тернопіль: ТНПУ, 2008. С. 178–184.
126. Романенко В. Д., Окснюк О. П., Жукинский В. Н. Экологическая оценка воздействия гидротехнического строительства на водные объекты. К.: Наук. думка, 1990. 256 с.
127. Романова Н. Н. Распространение и экологическая характеристика северо-каспийских Amphipoda и Cumacea. Докл. АН СССР. 1958. Т. 121, № 3. С. 553–556.
128. Садчиков А. П. Культивирование водных и наземных беспозвоночных (принципы и методы). Москва: МАКС Пресс, 2009. 272 с.
129. Самоочищение водоемов и биологическая очистка сточных вод. Простейшие активного ила. Банина Н.Н., Суханова К.М., Колесников С.Г., Таразанов В.В. Протозоология. 1983. Вып. 8. С. 5–25.
130. Сарвио В. С. Дыхание бокоплава *Gammarus lacustris* Sars при синусоидальном изменении температуры. Гидробиол. журн. 1980. Т. 16, № 6. С. 43–48.
131. Сарвио В. С. Температурная зависимость скорости дыхания половозрелых самок *Daphnia longispina* O.F. Müller (Crustacea Cladocera). Гидробиол. журн. 1984. Т. 20, № 5. С. 79–83.

132. Сафронов Г.П. Состав и экология видов рода *Gammarus* юга Восточной Сибири. дисс...кандидата биол. наук. Иркутск, 1993. 176 с.
133. Северцов А. Н. Морфологические закономерности эволюции. Москва, Ленинград: АН СССР, 1939. 610 с.
134. Смирнов Л. П., Богдан В. В. Липиды в физиолого-биохимических адаптациях эктотермных организмов к абиотическим и биотическим факторам среды. Москва: Наука, 2007. 182 с.
135. Состояние мирового рыболовства и аквакультуры: департамент рыболовства и аквакультуры ФАО. Рим: ФАО ООН, 2012. 237 с.
136. Спекторова Л. В. Живые корма для рыб и беспозвоночных. Москва: Агропромиздат, 1990. 175 с.
137. Спосіб культивування гіллястовусих ракоподібних: пат. 35152 Україна. МПК (2006) A23K 1/10. № u200710662; заявл 27.09.2007; опубл. 10.09.2008, Бюл. № 17.
138. Стом Д.И., Тимофеев М.А. О реакции избегания *Gammarus lacustris* Sars байкальской воды. Сибирский экологический журнал №6, 1999. С.649–653.
139. Структурно-функціональний стан угруповань гамарид мілководної зони Київського водосховища під впливом високих температур. Романенко В.Д., Крот Ю.Г., Леконцева Т.І., Фриновська Т.В., Подругіна А.Б. Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту ім. В. Гнатюка. Сер. Біологія. 2015. № 3–4 (64). С. 575–579.
140. Супрунович А. В., Макаров Ю. Н. Культивируемые беспозвоночные. Пищевые беспозвоночные: устрицы, гребешки, раки и креветки. Киев: Наукова думка, 1990. 261 с.
141. Сущенко Л. М. Количественные закономерности питания ракообразных. Минск: Наука и техника, 1975. 206 с.

142. Сущеня Л. М. Рост водных животных в условиях колеблющихся температур. Тр. Всесоюзного гидробиол. об-ва. 1978. Т. 22. С. 140–150.
143. Сущеня Л. М., Аболмасова Г. И. К анализу калорийности гамарид, обитающих в береговых выбросах Черного моря. Биология моря. 1968. Вып. 5. С. 113–119.
144. Тімченко В.М., Линник П.М., Холодько О.П. Абіотичні компоненти екосистеми Київського водосховища. Київ: Логос, 2013. 59 с.
145. Толкачева Л. М. Изучение роли копепод и амфіпод как промежуточных хозяев цестод птиц. Сб. Вопросы биологии, физиологии и биохимии гельминтов животных и растений. Москва: Тр. Гельминтол. лаб., 1971. Т. 21. С. 99–110.
146. Топачевский А. В., Масюк Н. П. Пресноводные водоросли Украинской ССР. К. : Вища школа. Головное изд-во, 1984. 336 с.
147. Ушаков Б.П. Основы селекции особей по относительно лабильным физиологическим признакам на примере теплоустойчивости организма. Журн. общ. биологии. 1988. Т. 49, № 2. С. 236–244.
148. Фауна аэротенков (Атлас). Л.: Наука, 1984. 264 с.
149. Фауна Украины: в 40 т.. ред. изд. И. И. Грезе. Т.26: Высшие ракообразные. Бокоплавцы. Киев: Наук. думка, 1985. 172 с.
150. Хлебович В. В. Акклимация животных организмов. Ленинград: Наука, 1981. 135 с.
151. Хлебович В. В. Критическая соленость биологических процессов. Ленинград: Наука, 1974. 236 с.
152. Хлебович В. В. Приспособление животных к изменениям солености и ионного состава воды. Биология океана. Т. 1. Москва: Наука, 1977. С. 26–35.
153. Хмелёва Н. Н., Голубев А. П. Продукция кормовых и промысловых

ракообразных. Минск: Наука и техника, 1984. 214 с.

154. Хочачка П., Сомеро Дж. Стратегия биохимической адаптации. Москва: Мир, 1988. 586 с.
155. Цееб Я. Я., Оліварі Г. А. Вселення кормових безхребетних у Каховське водоймище. Доп. АН УССР. 1958. №3. С. 333–334.
156. Цыцугина В. Г., Поликарпов Г. Г. Оценка ожидаемого снижения адаптивных возможностей популяций ракообразных при разном уровне повреждающего воздействия. Морський екологічний журнал, 2006. № 1, Т. V. С. 92–98.
157. Цыцугина В. Г., Поликарпов Г. Г. Скорость адаптации к антропогенному загрязнению популяций гидробионтов с разными репродуктивными стратегиями. Доп. НАН України. 2005. № 1. С. 183–187
158. Шерстюк В. М., Зимбалева Л. Я. Калорийность фитофильных беспозвоночных в водохранилищах Днепра. Гидробиол. журн. 1973. Т. 9, № 4. С. 83–87.
159. Щербак В. И., Емельянова Л. В. Биоразнообразие и структурно-функциональная организация некоторых компонентов биоты Запорожского и Каховского водохранилища в условиях антропогенного пресса. Гидробиол. жур. 2002. Т. 38, № 5. С. 17–25.
160. Щербуха А. Я., Шевченко П. Г., Коваль Н. В. Многолетние изменения и проблемы видовой разнообразия рыб бассейна Днепра на примере Каховского водохранилища. Вестн. зоологии. 1995. № 1. С. 22–32.
161. Ялынская Н. С. Морфо-физиологические основы адаптивной эволюции, экология, продукция и паразиты бокоплавов карпатского бассейна Днестра: автореф. дисс. ... докт. биол. наук. Киев, 1974. 41 с.
162. Ялынская Н. С. Понто-каспийские иммигранты из рода *Dikkerogammarus* в истоках Днестра. Зоол. журн. 1965. Т.44, № 9.

C. 1328–1332.

163. Ярошенко М. Ф., Степанова Г. М. Кормовое значение для рыб высших ракообразных в водоёмах Молдавии. Охрана рыбных запасов и увеличение продуктивности водоемов южной зоны СССР. Кишинев: Изд-во Кишинев. ун-та, 1970. С. 221–222.
164. Acute toxicity of ammonia to juvenile gilthead seabream *Sparus aurata* under reduced oxygen levels. Wajsbrot N., Gasith A., Krom M. D., Popper D. M. *Aquaculture*. 1991. № 2–3. P. 277–288.
165. Acute toxicity of ammonia to juvenile shrimp *Penaeus vannamei* Boone. Frias-Espericueta M.G., Harfush-Melendes M., Osuna-López J.I., Pérez-Osuna F. *Bull. Environ. Contam. And Toxicol.* 1999. 62, № 5. P. 646–652.
166. Aqueous ammonia equilibrium calculations: effect of pH and temperature. Emerson K., Russo R.C., Lund R.E., Thurston R.V. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*. 1975. № 32. P. 2379–2383.
167. Bacescu M., Mayer R. Nouveaux cas des commensalisme (*Colomastrix* et *Tritaeata*) et de parasitisme (*Rhizorhina*) pour la Mer Noire et quelques observation sur l'*Ampelisca* des eaux prebosphoriques. *Trav. Mus. hist. natur. "Gr. Antipa"*. 1960. № 2. P. 87–96.
168. Balcescu D. Sur deux nouvelles espèces de Gregarines parasites chez l'Amphipobe *Synurella ambulans* Fr. Müller de Roumaine. *Rev. roum. biol. Ser. zool.* 1972. № 17. P. 289–295.
169. Barnard J. L. The families and genera of marine Gammaridean Amphipoda. Washington, 1969. 535 p.
170. Camargo JA, Alonso A. Ecological and toxicological effects of inorganic nitrogen pollution in aquatic ecosystems: A global assessment. *Environ Int.* 2006 Aug. № 32(6). P. 831–849.
171. Că răușu. S. Etude sur le *Pontogammarus maeoticus* (Sow.). *Ann. Sci. Univ. Jassy*. 1936. № 23. P. 133–156.

172. Clarke A. Costs and consequences of evolutionary temperature adaptation // Trends in ecology and evolution. 2003. Vol. 18. P. 573–581.
173. Correia A. D. Lima G., Costa M. H. Studies on biomarkers of copper exposure and toxicity in the marine amphipod *Gammarus locusta* (Crustacea). I. Induction of metallothionein and lipid peroxidation. Biomarkers. 2002. № 7. 422–437.
174. Dick J.T.A., Platvoet D. Intraguild predation and species exclusion in amphipods: The interaction of behaviour, physiology and environment. Freshwater Biology. 1996. Vol. 36. P. 375–383.
175. Effects of diel temperature fluctuations on growth, oxygen consumption and proximate body composition in the sea cucumber *Apostichopus japonicus* Selenka. Dong Y., Dong Sh., Tian X., Wang F., Zhang M. Aquaculture. 2006. Vol. 255. № 3. P. 514–521.
176. Evaluation of the *Gammarus* in situ feeding assay as a biomonitor of water quality: Robustness, responsiveness and relevance. Maltby L., Clayton S. A., Wood R. M., Mc Loughlin N. Environ. toxicol. chem. 2002. № 21. C. 361–368.
177. Geraldles A. M., Boavida M. J. What factors affect the pelagic cladocerans of the meso-eutrophic Azibo Reservoirs. Ann. limnol. int. j. lim. 2004. Vol. 40, № 2. P. 101–111.
178. Gergs R., Schlag L., Rothhaupt K.-O. Different ammonia tolerances may facilitate spatial coexistence of *Gammarus roeselii* and the strong invader *Dikerogammarus villosus*. Biological Invasions. August 2013, Vol. 15, Iss. 8, P.1783–1793.
179. Gerhardt H. C. Phonotaxis in female frogs and toads: execution and design of experiments. Animal Psychophysics: Design and Conduct of Sensory Experiments. Ed. by in: G. M. Klump, R. R. Dooling, R. R. Fay, W. C. Stebbins. Basel: Birkhäuser Verlag, 1995. P. 209–220.

180. Goss L. B. Temperature tolerance determinations for *Daphnia*. Aquatic Toxicology. Philadelphia: Amer. soc. testing and materials. 1980. P. 354–365.
181. Growth of duckweed under constant and variable temperatures. Energy and environmental stress in aquatic systems. Sharitz R. R., Luvall J., Thorp J. H., Gibbons J. W. DOE Symposium Series. CONF-771114. 1978. P. 410.
182. Kessler K., Lampert W. Fitness optimization of *Daphnia* in a trade-off between food and temperature. Oecologia. 2004. Vol. 140, № 3. P. 381–387.
183. Khan M. F. The effect of constant and varying temperatures on development of *Acanthocyclops viridis* (Jurine). Proc. royal Ireland Acad. 1965. Vol. 64, № 117. P. 11–23.
184. Kivivuori L., Lagerspetz K. Y. H. Thermal resistance and behaviour of the isopod *Saduria entomon* (L.). Ann. zool. Fennici, 1990. Vol. 27. P. 287–290.
185. Kobak J., Jermacz Ł., Marcińczyk J. Abiotic factors affecting habitat selection by two invasive gammarids *Dikerogammarus villosus* and *Pontogammarus robustoides*. Hydrobiologia. 2017. Vol. 797. P. 247–263.
186. Laberge S., Hann B. J. Acute temperature and oxygen stress among genotypes of *Daphnia pulex* and *Simocephalus vetulus* (Cladocera: Daphniidae) in relation to environmental conditions. Canad. j. zool. 1990. Vol. 68. P. 2257–2263.
187. Lethal and sublethal toxicity of ammonia to native, invasive, and parasitised freshwater amphipods. John Prenter, Calum MacNeil, Jaimie T.A. Dick, Gillian E. Riddell, Alison M. Dunn. Water Research. 2004 Jul;38(12): 2847–2850.
188. Lethal effects of ammonia and nitrite on *Penaeus chinensis* juveniles. Chen J.-C., Ting Y.-Y., Lin J.-N., Lin M.-M. Mar. Biol. 1990. 107, № 3. P. 427–431.
189. Lignot J. H., Spanings-Pierrot C., Charmantier G. Osmoregulatory capacity

- as a tool in monitoring the physiological condition and the effect of stress in crustaceans. *Aquaculture*. 2000. Vol. 191. P. 209–245.
190. Mangas-Ramirez E., Sarma S., Nandini S. Combined effects of algal (*Chlorella vulgaris*) density and ammonia concentration on the population dynamics of *Ceriodaphnia dubia* and *Moina macrocopa* (Cladocera). *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 2002. Vol. 51. P. 216–222.
191. Mantel L. H., Farmer L. L. Osmotic and ionic regulation in the biology of crustacea. Volume 5. Internal Anatomy and Physiological Regulation. New York: Academic Press, 1983. P. 54–161.
192. Naylor C., Pindar L., Calo P. Inter and intraspecific variation in sensitivity to toxins: the effects of acidity and zinc on the freshwater crustaceans *Asellus aquaticus* (L.) and *Gammarus pulex* (L.). *Wat. Res.* 1990. Vol. 24, № 7. P. 57–62.
193. Orcutt J. D., Porter K. G. Diel vertical migration by zooplankton: Constant and fluctuating temperature effects on life history parameters of *Daphnia*. *Limnology and Oceanography*. 1983. Vol. 28, № 4. P. 720–730.
194. Peculiarities of phyto- and zooplankton structural organization at an extremely high content of inorganic compounds of nitrogen in the water. Romanenko V.D., Krot Yu.G., Lekontseva T.I., Podrugina A.B. *Hydrobiological Journal*. 2017. Vol. 53, Iss. 5. P. 3–14.
195. Physiological and behavioral responses of *Gammarus pulex* (Crustacea: Amphipoda) exposed to cadmium. Felten V., Charmantier G., Mons R. et al. *Aquatic Toxicology*. 2008. Vol. 86. P. 413–425.
196. Prato E., Biandolino F., Scardicchio C. Postembryonic growth, development and reproduction of *Gammarus aequicauda* (Martynov, 1931) (Gammaridae) in laboratory culture. *Zoological Studies*. 2006. Vol. 45, № 4, P. 503–509.
197. Prosser L. C. Perspectives of adaptation theoretical aspects. *Handbook of Physiology*, sect. 4, ck. 2. Washington, 1977. P. 11–25.

198. René Gergs, Lena Schlag, Karl-Otto Rothhaupt. Different ammonia tolerances may facilitate spatial coexistence of *Gammarus roeselii* and the strong invader *Dikerogammarus villosus* / Biological Invasions. August 2013, Vol. 15, Iss. 8, P.1783–1793.
199. Resistance of gammarids *Pontogammarus robustoides* and *Chaetogammarus ischnus* (Crustacea: Amphipoda) to elevation of temperature of the aquatic medium. Romanenko V.D., Krot Yu.G., Lekontseva T.I., Podrugina A.B. Hydrobiological Journal. 2014. Vol.50, Iss. 3. P. 55–63.
200. S De Silva. Aquaculture – a newly emergent food production sector- and perspectives of its impacts on biodiversity and conservation. Biodiversity and conservation, Dordrecht, The Netherlands. 2012. Vol. 21. P. 3187–3220.
201. Show J., Sutcliffe D.W. Studies an sodium balance in *Gammarus dueneni* Lilljeborg and *G. pulex* (L.). J. exp. biol. 1961. Vol. 38, № 1. P. 25–33.
202. Sutcliffe D. W. Quantitative aspects of oxygen uptake by Gammarus (Crustacea, Amphipoda). A critical review. Freshwater Biology. Vol. 14. P. 443–489.
203. Tappa D. W. The Dynamics of the Association of Six Limnetic Species of Daphnia in Aziscoos Lake, Maine. Ecological monographs. 1965. Vol. 35, № 4. P. 395–423.
204. The role of crustacean fisheries and aquaculture in global food security: past, present and future. Melba G. Bondad-Reantaso, Rohana P. Subasinghe, Helga Josupeit, Junning Cai, Xiaowei Zhou. Journal of invertebrate pathology. Vol. 110, Iss. 2, June 2012, P. 158–165.
205. Thorp J. H., Wineriter S. A. Stress and growth response of juvenile crayfish to rhythmic and arrhythmic temperature fluctuations. Archives of Environmental Contamination and Toxicology. 1981. Vol. 10, № 1. P. 69–77.
206. Toxicoresistance of Invasive Gammaridae (Crustacea: Amphipoda) of the

Littoral Zone of the Dnieper Reservoirs to the Heavy Metal Ions.
Romanenko V.D., Kipnis L.S., Goncharova M.T., Konovets I.M.,
Podrugina A.B. Hydrobiological Journal. 2014. Vol.50, Iss. 2. P. 51–57.

207. Vard C. Regard sur l'ahuaculture mondiale. Pêche mar, 1983. № 1269.
P. 694–703.
208. Walting L. A new species of *AceUbrukstonu* Shomikow from central
California with a review of the genus. Proc. Biol. Soc. Washington, 1972.
№ 85. P. 481–488.
209. Wickins J. F. The tolerance of warmwater prawns to recirculated water.
Aquaculture. 1976. Vol. 9, № 1. P. 19–37.