

НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ
ІНСТИТУТ ГІДРОБІОЛОГІЇ

ПОДРУГІНА
Анна Борисівна



УДК [595.371:591.044:57.047:591.613] (043.3)

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

03.00.17 – гідробіологія

АВТОРЕФЕРАТ
дисертації на здобуття наукового ступеня
кандидата біологічних наук

Київ-2019

Дисертацією є рукопис

Робота виконана в Інституті гідробіології НАН України, м. Київ

Науковий керівник: кандидат біологічних наук,
старший науковий співробітник
Крот Юрій Григорович,
Інститут гідробіології НАН України,
провідний науковий співробітник,
виконувач обов'язків завідувача відділом екологічної
фізіології гідробіонтів та біотехнології

Офіційні опоненти: доктор біологічних наук, професор
Шевцова Людмила Василівна,
Національний університет «Києво-Могилянська
академія»,
професор кафедри екології

кандидат біологічних наук,
Сон Михайло Олегович,
Державна установа «Інститут морської біології
НАН України»,
старший науковий співробітник відділу якості водного
середовища

Захист дисертації відбудеться 7 червня 2019 р. о 14⁰⁰ годині на засіданні спеціалізованої вченої ради Д 26.213.01 Інституту гідробіології НАН України за адресою: 04210, м. Київ, пр. Героїв Сталінграда, 12.

З дисертацією можна ознайомитись у бібліотеці Інституту гідробіології НАН України (04210, м. Київ, пр. Героїв Сталінграда, 12).

Автореферат розісланий 3 травня 2019 р.

Вчений секретар
спеціалізованої вченої ради,
доктор біологічних наук



Н.І. Кірпенко

ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА РОБОТИ

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 (Марковцев, 2008; De Silva, 2012). Поряд з тим, глобальне потепління та суттєвий антропогенний вплив збільшують кількість екстремальних погодних явищ (Канило, 2015; Clarke, 2003). Нерівномірна зміна температури земної поверхні призводить до порушення режиму функціонування гідросфери, що, в свою чергу, впливає на життєдіяльність водяних організмів (Романенко и др., 1999; Цыцугина, Поликарпов, 2006).

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 (Карпевич, 1998). 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 (Романенко, 2004; Вербицкий, 2012).

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 (Ивлева, 1969, Романенко и др., 1999).

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 у 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.

ОСНОВНИЙ ЗМІСТ РОБОТИ

РАКОПОДІБНІ ПРІСНОВОДНОГО ФАУНІСТИЧНОГО КОМПЛЕКСУ ЯК ОБ'ЄКТ ВИРОЩУВАННЯ В ШТУЧНИХ УМОВАХ

У розділі наведено біологічну характеристику ракоподібних прісноводного фауністичного комплексу як перспективних об'єктів культивування в штучних умовах. Висвітлено питання впливу екологічних чинників на життєдіяльність гамарид. Розглянуто еколого-фізіологічні особливості адаптації ракоподібних до змін умов оточуючого середовища. Проаналізовано існуючі методи та системи культивування гамарид в штучних умовах. На підставі аналізу ретроспективних і сучасних даних, наявних у фаховій вітчизняній та зарубіжній літературі стосовно впливу провідних чинників (температури, мінералізації, сполук неорганічного азоту та ін.) при культивуванні гамарид в регульованих системах, обґрунтовано необхідність комплексного підходу для з'ясування питань їх адаптивної здатності та екологічного потенціалу за оптимальних або несприятливих умов навколишнього середовища.

МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

В основу роботи покладено результати натурних та експериментальних досліджень. Натурні дослідження проведені в зоні прибережних мілководь Київського водосховища. Об'єктами досліджень слугували ракоподібні родини Gammaridae – представники літоральних біоценозів, що характеризуються широкою екологічною валентністю і можуть бути перспективними видами масового культивування в регульованих системах для отримання цінної кормової та технічної сировини. Оцінку структурно-функціонального стану популяцій гамарид проводили з урахуванням біотопічної приналежності за різних температурних умов (вегетаційний період 2012–2016 рр.). Видовий склад гамарид встановлювали за визначниками (Мордухай–Болтовской, 1969; Цалолихин, 1995), кількісну структуру популяцій характеризували за чисельністю, масо-розмірними характеристиками, статеву структурою та репродуктивним станом.

Експериментальні дослідження проводили на базі біотехнологічного комплексу Інституту гідробіології НАН України. 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 °С, 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.

Дослідження резистентності до підвищеної температури та солоності води проводили на природних та лабораторних популяціях *Pontogammarus robustoides* (довжина 2–8 і 10–17 мм) і *Chaetogammarus ischnus* (2–7 та 9–15 мм) за умов статичної та динамічної дії чинників. У «статичному» режимі тварин утримували при постійних температурах 25, 29, 30, 31, 32, 33, 34, 35 та $38 \pm 0,5$ °C та солоності 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 °C/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). 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 (Ушаков, 1988; Вербицкий, 2012). Величини КТМ і КСМ представлені як середнє арифметичне $\pm$ стандартна похибка. У кожному експерименті визначали масо-розмірні характеристики піддослідних тварин.

Адаптивні реакції гамарид до добових коливань температури води досліджували на *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894) (маса 24–41 мг) і *P. robustoides* (17–45 мг). Варіанти проведення дослідів були такі: контроль – $25 \pm 0,5$ °C, режим I: $25 \leftrightarrow 28 \pm 0,5$ °C, режим II: $25 \leftrightarrow 30 \pm 0,5$ °C. Фізіологічний стан гамарид оцінювали за показниками інтенсивності споживання кисню, швидкості приросту маси тіла, репродуктивної активності та інтенсивності споживання корму (Жадин, 1960). Як корм застосовували листя верби. Тривалість експерименту 38 діб. Досліди проводили у трьох повторях, кількість тварин у повторі – 10.

Оцінку резистентності природної та лабораторної популяції *Ch. ischnus* і *P. robustoides* до дії амонійного азоту проводили на особинах двох розмірновікових груп (4–9 та 10–17 мм) в трьох повторях по 20 екз. Вивчання гамарид досліджували при концентраціях NH_4^+ 0,39, 1,56, 6,25, 12,50, 25,00, 37,50 та 50,00 мг N/дм³, які створювали внесенням відповідної кількості NH_4Cl . Для оцінки ступеню токсичного впливу амонійного азоту визначали величини вітальної (ЛК_0^{48}), медіанної (ЛК_{50}^{48}) та абсолютно летальної (ЛК_{100}^{48}) концентрації. Вміст неіонізованої форми аміаку визначали розрахунковим шляхом (Emerson et al., 1975). Контроль за рівнем pH та вмістом NH_4^+ здійснювали щодоби.

В процесі розробки біотехніки культивування гамарид *Ch. ischnus* в регульованих системах вивчали їх вибірковість щодо природних і штучних субстратів, а також рослинних і тваринних кормів на різних етапах онтогенезу. Дослідження елективності гамарид проводили із застосуванням штучних субстратів площею 0,066 м²: рамки з синтепоновими волокнами, планктонним газом (розмір вічок 0,15 мм, 0,33 мм, 1,37 мм) та поліуретанові мати з вічком від 2,0 до 10,0 мм. Дослідні варіанти субстратів розміщували вертикально по периметру ємності об'ємом 100 дм³ (температура води 24 ± 1 °C, концентрація

розчиненого кисню 8,2 мг/дм³, фотоперіод 12С:12Т), 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.

Серед кормів для гамарид було використано найпростіші організми активного мулу очисних споруд, коловертки *Brachionus calyciflorus* та *Br. plicatilis*, гіллястовусі ракоподібні *Daphnia magna*, личинки *Chironomus sp.*, а також нитчасті водорості *Cladophora glomerata* (Linnaeus) Kutz. Видову приналежність кормових організмів встановлювали за визначниками (Мануйлова, 1964, Кутикова, Старобогатов, 1977, Топачевский, Масюк, 1984). Як штучні корми використовували високобілковий «Aller Aqua» (основний компонент рибна мука, білок 55%, жир 9%) та «Tetramin®» (білок 40%, жир 15%). Протягом експерименту однорозмірні рачки утримувались у ємностях 1 дм³ по 20 екз. у трьох повторях при температурі 24±1 °С та постійній аерації. Споживання корму встановлювали за ступенем наповненості кишечника (Лубянов, Зубченко, 1979).

Основні показники якості водного середовища визначали загальноприйнятими методами (Методи гідроекологічних досліджень..., 2009). 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.

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

Температура води належить до числа найважливіших чинників, що визначають особливості адаптивних реакцій гамарид як в природних, так і в штучних умовах, оскільки вона регулює прояв основних життєвих функцій у водяних тварин.

В процесі дослідження видового складу гамарид у зоні прибережних мілководь Київського водосховища було встановлено, що при підвищенні температури води вони були зосереджені переважно на глибинах більше 0,8 м.

При цьому у кореневих субстратах в зоні заплеску в угрупованнях переважав *P. robustoides*, решту становили *Ch. ischnus* і *D. villosus* у близькому співвідношенні. У скупченнях нитчастих водоростей при температурі 30 °С гамарид виявлено не було, тоді як при 27,5 °С зареєстровано *D. villosus* і *P. robustoides* при домінуванні першого, а кількість гамарид *Dikerogammarus haemobaphes* (Eichwald, 1841) і *Ch. ischnus* була незначною. У друзах дрейсен (26,5 °С) основу угруповань рачків становили *D. haemobaphes*, *D. villosus* і *Ch. ischnus* при домінуванні *D. haemobaphes* і *Ch. ischnus* (рис. 1).

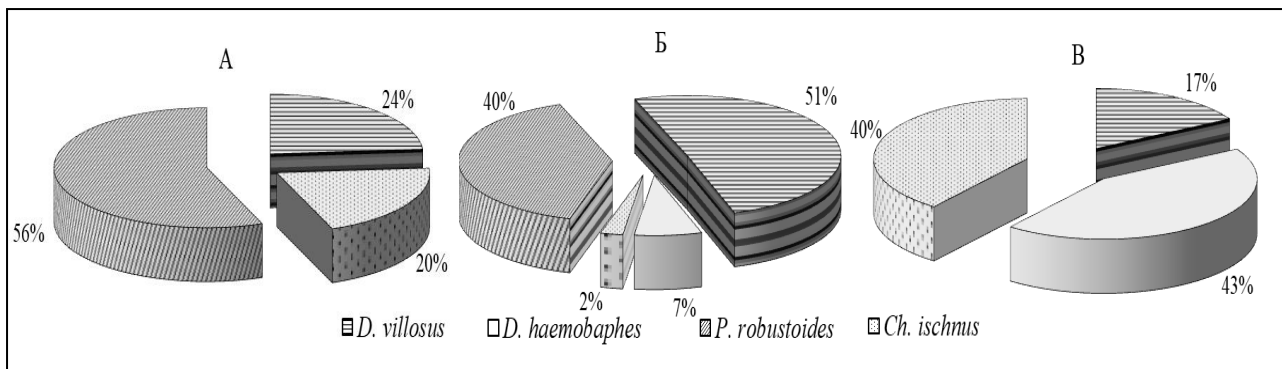


Рис. 1. Видовий склад угруповань гамарид прибережної мілководної зони Київського водосховища (ур. Толокунь): А – коренева система дерев, Б – нитчасті водорості, В – друзи дрейсен

З отриманих даних видно, що важливою пристосувальною реакцією водяних ракоподібних до дії критичних температур на першому етапі є їх просторовий перерозподіл завдяки горизонтальним та вертикальним міграціям в зони з більш сприятливими температурними умовами. Відмічено, що зі збільшенням глибини і, відповідно, зниженням температури води чисельність гамарид зростала з 51 ± 6 екз./м² до 1000 ± 127 екз./м².

Аналіз особливостей локомоторної активності гамарид, як одного з маркерів їх функціонального стану, показав, що підвищення температури і її наближення до крайніх величин діапазону толерантності виду супроводжується збільшенням рухової активності тварин. Спостереження за поведінкою *Ch. ischnus* в умовах зростання температури води виявило збільшення їх локомоторної активності порівняно з *P. robustoides* у 3–4 рази, що в природних умовах надає цьому виду можливість швидше залишити несприятливу зону. Перехід температури в зону пошкоджуючих величин супроводжується появою поведінкових ознак кисневої недостатності (зависання в поверхневій плівці та стрімкі підйоми до поверхні води) на фоні підвищеної активності тварин. У інтервалі летальних величин температури (32–35 °С) спостерігається зниження плавальної активності, порушення координації рухів, судоми та загибель рачків.

За впливу високих температур виявлено суттєві видові відмінності у структурно-функціональних показниках. Так, при температурі 27,5 °С всі види знаходились на етапі активного розмноження, про що свідчить наявність яйценосних самиць (6–8 % від загальної кількості), тоді як при 30 °С подібний стан відмічено лише у *Ch. ischnus* (5,6 %), чисельність якого була найменшою (рис. 2Б). Швидкий прогрів мілководної зони стимулює процес відтворення *D. villosus* і *D. haemobaphes*, але при підвищенні температури води до 28–30 °С розмноження гамарид уповільнюється (*D. haemobaphes*, *Ch. ischnus*) або повністю припиняється (*D. villosus*). Характерною ознакою статеві структури популяцій всіх видів гамарид при температурі 30 °С є більш висока відносна кількість самців (11–21 %) порівняно з угрупованнями, які мешкали при 27,5 °С (2–13 %) (рис. 2А).

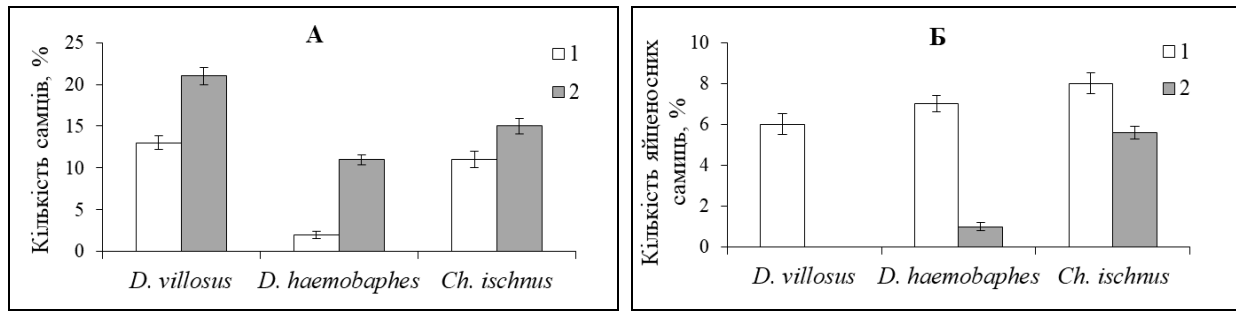


Рис. 2. Кількість самців (А) та яйценосних самиць (Б) в популяціях гамарид зони прибережних мілководь Київського водосховища (1 – ур. Толокунь, 2 – с. Лютіж)

Аналіз розмірно-вікової структури популяцій гамарид показав, що при підвищенні температури води до 30 °C *D. villosus* і *D. haemobaphes*, за відсутності або незначної кількості яйценосних самиць, характеризуються більшою часткою молодших розмірно-вікових груп порівняно з температурою 27,5 °C. Щодо популяцій *Ch. ischnus*, то при близькому відсотковому рівні самиць, задіяних у розмноженні, молодшою є популяція, що знаходилась при нижчій температурі, що свідчить про більшу репродуктивну активність гамарид за даних температурних умов (рис. 3).

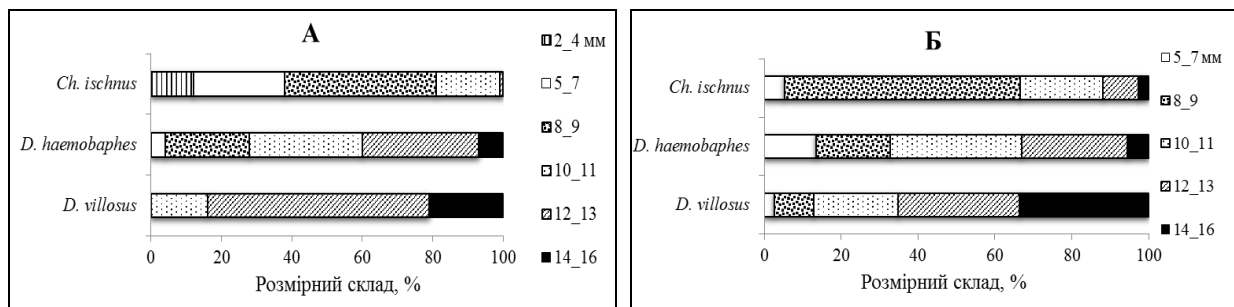


Рис. 3. Розмірний склад популяцій гамарид прибережної мілководної зони Київського водосховища (А – ур. Толокунь, Б – с. Лютіж)

Виявлені особливості адаптивних реакцій гамарид в умовах значного підвищення температури води в прибережній мілководній зоні Київського водосховища характеризуються чіткими температурно-залежними змінами у просторовому розподілі та структурно-функціональному стані їх угруповань. Відмічена відсутність рачків в зонах з температурою води вище 28 °C дає можливість вважати її критичною для цих видів.

Експериментальне дослідження рівня теплостійкості гамарид *P. robustoides* і *Ch. ischnus* в умовах статичного, динамічного та коливального режимів дозволило виявити наступні тенденції їх температурної адаптації.

В умовах статичної дії підвищених температур верхня межа діапазону толерантності для особин *P. robustoides* як природної, так і лабораторної популяцій становила 32 °C, абсолютно летальна температура – 35 °C, для представників *Ch. ischnus* – відповідно 29 і 32 °C, що свідчить про значну

толерантність цих видів до підвищених температур (рис 4).

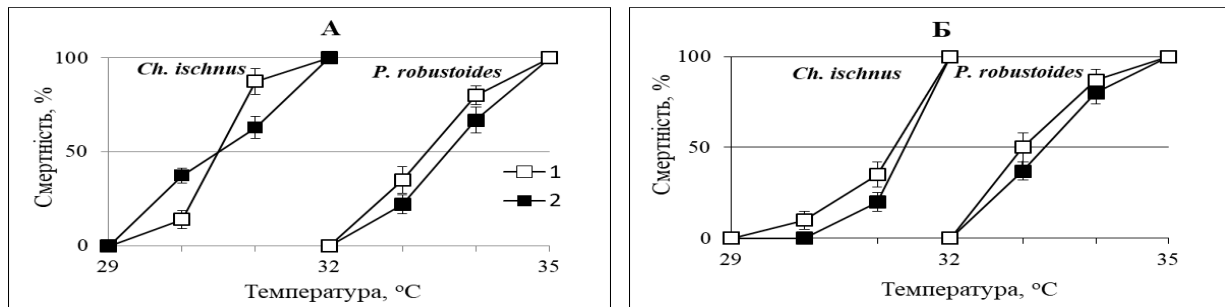


Рис. 4. Смертність гамарид *P. robustoides* та *Ch. ischnus* при статичній дії підвищених температур води (А – природні, Б – лабораторні популяції; 1 – молодші, 2 – старші розмірно-вікові групи)

Встановлено, що особини з природної популяції *P. robustoides* характеризуються значно більшою витривалістю, ніж з лабораторної, а у *Ch. ischnus* спостерігалась обернена залежність (рис. 5).

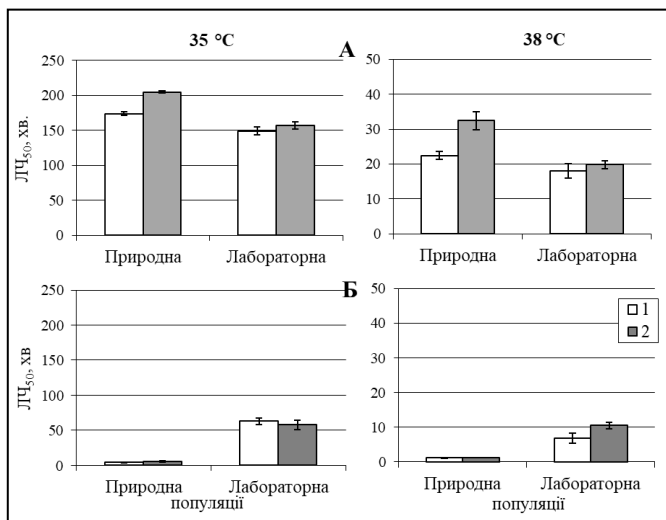


Рис. 5. Медіанний летальний час для гамарид *P. robustoides* (А) і *Ch. ischnus* (Б) при статичній дії екстремальних температур (1 – молодші, 2 – старші розмірно-вікові групи)

швидкістю 6 і 12 °C/год також виявило більшу стійкість *P. robustoides* порівняно з *Ch. ischnus*. При цьому для обох видів гамарид при меншій швидкості нагріву середовища 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* знаходились в межах 38,3–39,7 і 35,7–37,1 °C відповідно, лабораторних – 37,5–39,6 і 37,3–37,9 °C. Таким чином, вивчення рівня теплостійкості гамарид *P. robustoides* і *Ch. ischnus* в умовах статичної і

Можна зробити висновок, що при впливі підвищених константних температур *P. robustoides* характеризується більшою теплостійкістю, ніж *Ch. ischnus*. Тривале утримання гамарид у відносно стабільних умовах з невеликою амплітудою коливань температури (24 ± 1 °C) сприяє зниженню резистентності до стресового впливу високих температур у *P. robustoides* і її підвищенню у *Ch. ischnus* порівняно з природними популяціями.

Визначення рівня теплостійкості гамарид в умовах динамічного збільшення температури водного середовища зі

динамічної дії підвищених температур води показало значну залежність даного показника від швидкості зміни чинника і попередніх температурних умов середовища існування.

Дослідження особливостей адаптивних реакцій гамарид на добові коливання температури води в діапазонах 25–28 та 25–30 °С показало, що смертність природної популяції *D. villosus* була менше на 46,0 ($p < 0,01$) та 24,2 % ($p < 0,05$) відповідно, ніж при стабільному температурному режимі (25 °С) (рис. 6).

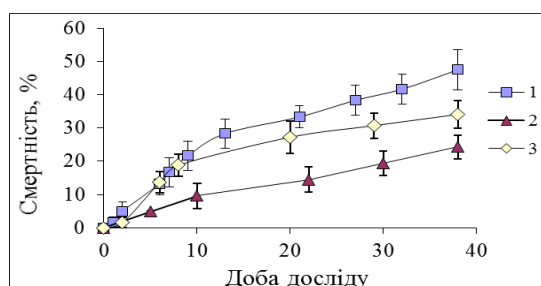


Рис. 6. Смертність *D. villosus* за дії коливального температурного режиму (1 – 25±0,5 (контроль), 2 – 25↔28, 3 – 25↔30 °С)

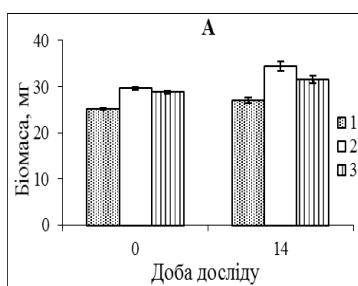


Рис. 7. Біомаса (А) та швидкість збільшення біомаси (Б) *D. villosus* за дії коливального температурного режиму (1 – 25±0,5 (контроль), 2 – 25↔28, 3 – 25↔30 °С)

При цьому відмічено прискорення швидкості збільшення біомаси раків (рис. 7), що також підтверджується підвищенням споживання корму та інтенсивності споживання кисню. При обох коливальних режимах спостерігалось зростання репродуктивної активності гамарид. Однак коливання температури в діапазоні 25–30 °С супроводжувалося збільшенням частки самиць з порушеннями розвитку ембріонів на 190 % ($p < 0,001$), а також скороченням періоду ембріонального розвитку на 1,5 доби ($p < 0,05$) порівняно з контролем (рис. 8).

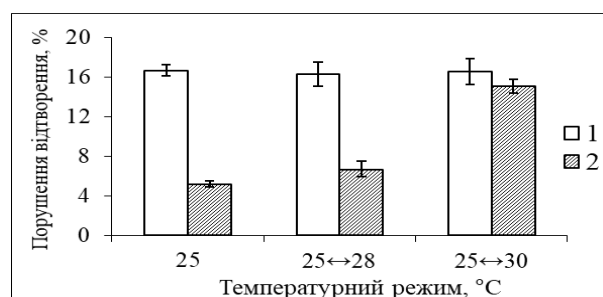


Рис. 8. Порушення відтворювальної здатності *D. villosus* за дії коливального температурного режиму (1 – частка неефективних пар від загальної кількості прекопулюючих, 2 – відносна кількість запліднених самиць з порушеннями розвитку ембріонів)

Отже, найбільш сприятливим для росту, розвитку і відтворення гамарид виявився коливальний режим в інтервалі 25–28 °С, який стимулював їх репродуктивну активність – підвищення прекопулятивної активності, запліднення та отримання життєздатних нащадків.

В цілому, одержані результати свідчать, що формування теплостійкості гамарид носить різноспрямований характер і залежить від біологічних особливостей виду та 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.

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

До визначальних чинників, що впливають на ріст, розвиток і відтворення гамарид, можна віднести мінералізацію води. Незважаючи на те, що більшість понто-каспійських видів в природних умовах зустрічається при солоності води 5–7 ‰, максимального розвитку вони досягають у діапазоні солоності 0,5–3,0 ‰. При цьому один і той самий вид може проявляти в різних частинах свого ареалу різну ступінь галопатії (Дедю, 1980).

Враховуючи те, що серед усіх Malacostraca гамариди є найбільш евригалінною групою, при їх культивуванні в штучних умовах особливе значення має загальний вміст розчинених у воді солей.

У зв'язку з цим, експериментальні дослідження солоностійкості гамарид проводилося на представниках *P. robustoides* і *Ch. ischnus* за умов статичної та динамічної дії чинника, на природній та лабораторній популяціях, остання з яких була адаптована до умов підвищеного рівня мінералізації середовища (1500 мг/дм³).

За статичної дії чинника, для особин *P. robustoides* природної популяції відсутність загибелі відмічено при 5 ‰, стовідсоткова загибель – при 12 ‰, для представників адаптованої популяції – відповідно 8 і 15 ‰ (рис. 9). Характерною особливістю обох популяцій *P. robustoides* є підвищена солоностійкість молодших розмірно-вікових груп порівняно зі старшими.

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 ‰ (рис. 10 А). Адаптована популяція цього виду відрізнялася від природної більш високим рівнем солоностійкості. При цьому молодші особини в інтервалі солоності 8–15 ‰ не тільки не поступалися, але й перевищували стійкість старших розмірно-вікових груп. Відсутність загибелі як для молодших, так і для старших особин спостерігали при 12 ‰, а стовідсоткову загибель – відповідно при 21 ‰ і 24 ‰ (рис. 10 Б).

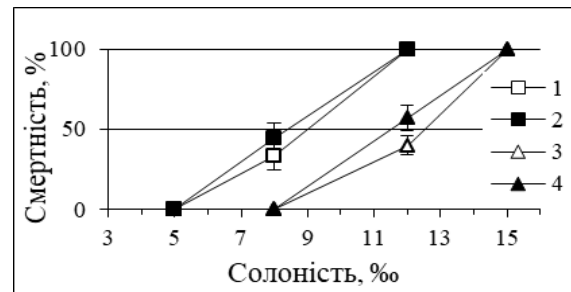


Рис. 9. Смертність *P. robustoides* за статичного режиму дії чинника, експозиція 24 год (1, 2 – природна, 3, 4 – лабораторна популяції; 1, 3 – молодші, 2, 4 – старші розмірно-вікові групи)

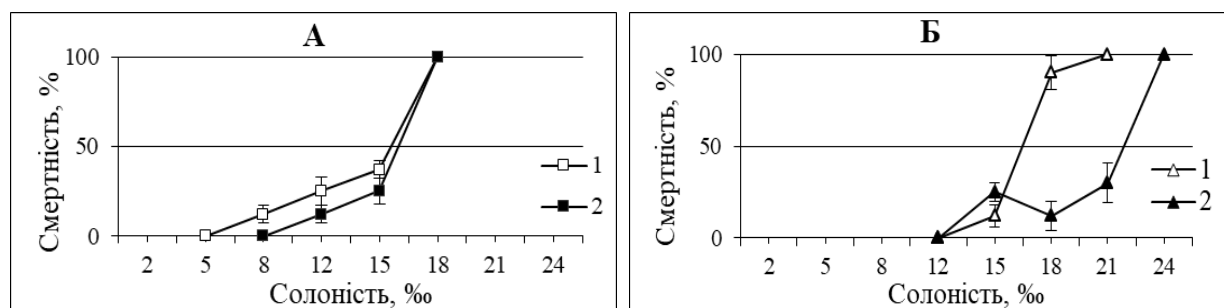


Рис. 10. Смертність *Ch. ischnus* за статичного режиму дії чинника, експозиція 24 год (А – природна популяція, Б – лабораторна популяція; 1 – молодші, 2 – старші розмірно-вікові групи)

В умовах динамічного режиму (збільшення солоності зі швидкістю 5‰/год) популяції обох видів гамарид характеризувалися більшою солоностійкістю порівняно зі статичним. При цьому молодшим віковим групам притаманна більша чутливість та менша стійкість до дії чинника. 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 до підвищеної мінералізації збільшує загальний рівень солоностійкості у *Ch. ischnus*, не змінюючи його у *P. robustoides*. КСМ для представників лабораторних популяцій молодших розмірно-вікових груп *P. robustoides* і *Ch. ischnus* становить $27,4 \pm 0,5$ і $34,5 \pm 0,9$ ‰ ($p < 0,01$), старших – $31,7 \pm 0,8$ і $35,0 \pm 0,5$ ‰ ($p < 0,01$) відповідно.

ОСОБЛИВОСТІ АДАПТАЦІЇ ГАМАРИД ДО РІЗНИХ РІВНІВ НАВАНТАЖЕННЯ НЕОРГАНІЧНИМИ СПОЛУКАМИ АЗОТУ

При культивуванні ракоподібних в регульованих системах відбувається накопичення продуктів метаболізму та залишків кормів, що призводить до підвищення рівня амонійного азоту у водному середовищі.

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 високу резистентність.

Так, представники природних популяцій гамарид обох видів в інтервалі концентрацій NH_4^+ від 0,39 до 12,5 мг N/дм³ характеризуються стабільно високим рівнем виживаності, який дорівнював 90–70 %.

Характерною рисою цих популяцій за дії більш високих концентрацій амонійного азоту є менша стійкість представників молодших розмірно-вікових груп. При цьому природні популяції *Ch. ischnus* демонструють більшу резистентність до дії амонійного азоту, порівняно з *P. robustoides* (рис. 11А).

Лабораторні популяції обох видів гамарид, особливо старшої розмірно-вікової групи, збільшували стійкість до дії чинника, рівень їх виживаності сягав

92–89 % відповідно в діапазоні концентрацій NH_4^+ від 0,39–25,0 мг N/дм³. Серед популяцій *Ch. ischnus* і *P. robustoides*, за умови подальшого підвищення концентрації NH_4^+ , більш високе виживання було притаманне *Ch. ischnus* (рис. 11Б). При цьому найменшою стійкістю, порівняно з іншими видами гамарид, характеризуються особини молодшої розмірно-вікової групи *P. robustoides* при вмісті у водному середовищі йонів NH_4^+ >6,25 мг N/дм³.

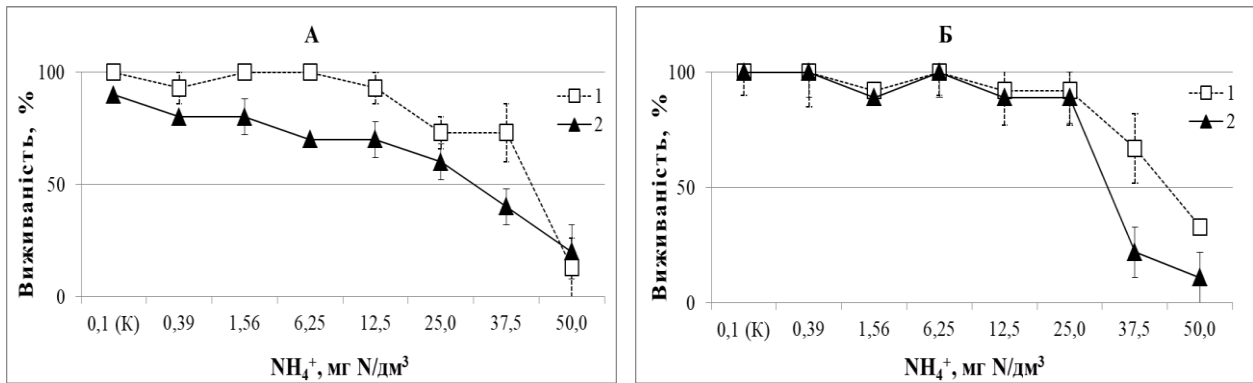


Рис. 11. Виживаність гамарид *Ch. ischnus* (1) та *P. robustoides* (2) старших розмірно-вікових груп природної (А) та лабораторної (Б) популяцій при різних концентраціях амонійного азоту (експозиція 48 год)

За період спостережень у діапазоні концентрацій NH_4^+ 0,39–6,25 мг N/дм³ у цієї групи рачків виявлено прояви канібалізму, що може вказувати на подразнюючу дію чинника.

Розраховані величини медіанної летальної концентрації (LK_{50}^{48}) природної популяції молодшої та старшої розмірно-вікової групи *Ch. ischnus* становлять 24,5 та 33,5 мг N/дм³, у *P. robustoides* – 20,1 і 26,0 мг N/дм³ відповідно. Адаптована популяція гамарид *Ch. ischnus* також характеризується більш високою резистентністю до підвищеного вмісту NH_4^+ порівняно з *P. robustoides*. Значення LK_{50}^{48} для молодшої розмірно-вікової групи *Ch. ischnus* становить 37,5 N/дм³, що в 2,2 рази перевищує відповідний показник у *P. robustoides*, а за рівнем чутливості старших розмірно-вікових груп *P. robustoides* поступається особинам *Ch. ischnus* в 1,4 рази.

Критичним рівнем неіонізованої форми аміаку, що спричиняє значне підвищення загибелі, є його концентрація >1,0 мг N/дм³.

Проведені дослідження показали, що для природних популяцій гамарид обох видів та вікових груп критичним рівнем можна вважати вміст 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. Адаптація гамарид протягом багатьох поколінь до підвищеного рівня NH_4^+ призводить до збільшення резистентності у *Ch. ischnus*, не змінюючи її у *P. robustoides*.

ОСОБЛИВОСТІ КУЛЬТИВУВАННЯ РАКОПОДІБНИХ В РЕГУЛЬОВАНИХ СИСТЕМАХ

На основі проведених експериментальних досліджень нами була розроблена технологія культивування гамарид в регульованих системах (рис. 12), яка складається з трьох етапів: підтримки маточної культури рачків, отримання стартової культури та процесу масового 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.

Отримання стартової культури досягається шляхом проведення екологічної підготовки старшої розмірно-вікової групи гамарид, результатом якої є поява прекопулюючих пар, яйценосних самиць та народження життєздатної молоді при щільності 10–12 екз./дм³.

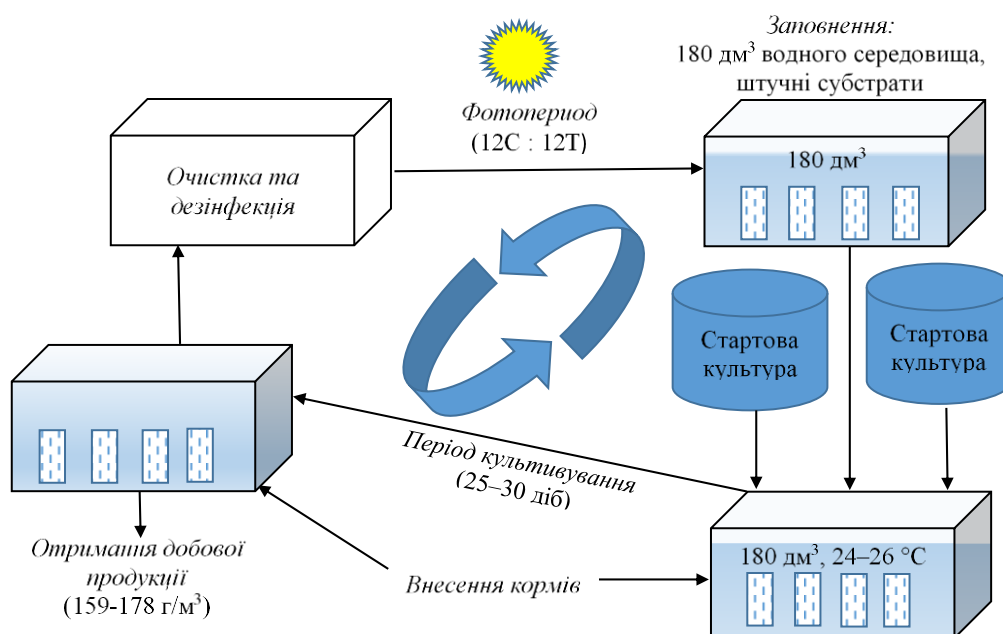


Рис. 12. Технологічна схема масового культивування гамарид

Процес культивування гамарид в регульованій системі полягає в інокуляції робочої дезінфікованої ємності стартовою культурою зі щільністю посадки 13–15 екз./дм³, підтримці добового коливального температурного режиму в діапазоні 24–26 °C та внесенні кормів у кількості 12,5 % по відношенню до загальної маси рачків. На ранніх стадіях розвитку необхідно застосовувати живі корми, такі як найпростіші, коловертки та дрібні гіллястовусі ракоподібні, на більш пізніх – *Daphnia magna*, *Chironomus sp.* та штучні корми «Aller Aqua» і «Tetramin®». Нитчасті водорості використовуються протягом всього процесу культивування гамарид. Зі штучних субстратів найбільш придатними є поліуретанові мати з вічком від 2,0 до 10,0 мм (для молодших та старших особин), які спрощують відбір продукції, що здійснюється на 25-у – 30-у добу при біомасі рачків 159–178 г/м³, та мінімізують канібалізм.

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 гамарид 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±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 популяцій, 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 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., Мирошніченко 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 І.Н., Кипнис Л.С., Киризий Т.Я., Гончарова М.Т., **Подругіна 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 І.Н., Кипнис Л.С., Киризий Т.Я., Леконцева Т.І., Старосила Е.В., Гончарова М.Т., **Подругіна 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. **Подругіна А.Б.**, Леконцева Т.І. Использование активного ила очистных сооружений в качестве корма при культивировании *Daphnia magna* STRAUS 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), *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky) та *Dikerogammarus 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*).

Подяка

Автор висловлює глибоку шану та щиру вдячність н.с. к.б.н. Т.І. Леконцевій, м.н.с. Т.В. Фриновській за цінні поради та надану допомогу і консультації під час збору та опрацювання матеріалу.

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.

Встановлено, що до провідних абіотичних і біотичних чинників при культивуванні гамарид в регульованих системах відносяться: температурний режим, рівень мінералізації, вміст неорганічних сполук азоту та склад кормів на різних стадіях розвитку.

Показано, що в умовах значного підвищення температури води в зоні прибережних мілководь Київського водосховища адаптивними реакціями популяцій гамарид *Chaetogammarus ischnus* (Stebbing, 1898), *Pontogammarus robustoides* (Sars, 1894), *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894) та *Dikerogammarus haemobaphes* (Eichwald, 1841) є їх міграції в зони з більш комфортними температурними умовами (глибоководні ділянки, зони заплеску) та зниження інтенсивності розмноження. Температуру води 28 °C можна вважати критичною для їх відтворення. Встановлено, що формування теплостійкості гамарид носить різноспрямований характер і залежить від біологічних особливостей виду та характеру дії чинника: статичного, динамічного чи коливального режимів. Тривале утримання гамарид у відносно стабільних умовах з невеликою амплітудою коливань температури (24±1 °C) сприяє зниженню резистентності у *P. robustoides* і її підвищенню у *Ch. ischnus*. Дослідження адаптивних реакцій цих видів гамарид до підвищення рівня солоності води виявили їх залежність від тривалості дії чинника, високу чутливість природних популяцій порівняно з адаптованими та більш значний потенціал *Ch. ischnus*. Показано, що гамариди *Ch. ischnus* і *P. robustoides*, виявляють високу резистентність до вмісту амонійного азоту у водному середовищі. На підставі отриманих результатів розроблено технологічну схему культивування гамарид в регульованих системах.

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

Аннотация

Подругина А.Б. Толерантность и потенциальные возможности Gammaridae к воздействию абиотических и биотических факторов при культивировании в регулируемых системах. – На правах рукописи.

Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук

(доктора философии) по специальности 03.00.17 – гидробиология. – Институт гидробиологии НАН Украины, Киев, 2019.

Установлено, что ведущими абиотическим и биотическим факторами при культивировании гаммарид в регулируемых системах являются: температурный режим, уровень минерализации, содержание неорганических соединений азота и состав кормов на разных стадиях развития.

Показано, что в условиях значительного повышения температуры воды в зоне прибрежных мелководий Киевского водохранилища адаптационными реакциями популяций гаммарид *Chaetogammarus ischnus* (Stebbing, 1898), *Pontogammarus robustoides* (Sars, 1894) *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894) та *Dikerogammarus haemobaphes* (Eichwald, 1841) являются их миграции в зоны с более комфортными температурными условиями (глубоководные участки, зоны заплеска) и снижение интенсивности размножения. Температуру воды 28 °C можно считать критической для их воспроизводства. Установлено, что формирование терморезистентности гаммарид носит разнонаправленный характер и зависит от биологических особенностей вида и характера действия фактора: статического, динамического или колебательного режимов. Длительное содержание гаммарид в относительно стабильных условиях с незначительной амплитудой колебания температуры (24 ± 1 °C) способствует снижению терморезистентности у *P. robustoides* и ее повышению у *Ch. ischnus*. Исследование адаптивных реакций этих видов гаммарид к повышению уровня солености воды выявило их зависимость от продолжительности действия фактора, высокую чувствительность природных популяций, по сравнению с адаптированными, и более значительный потенциал *Ch. ischnus*. Показано, что гаммариды *Ch. ischnus* и *P. robustoides* проявляют высокую резистентность к содержанию аммонийного азота в водной среде. На основании полученных результатов разработана технологическая схема культивирования гаммарид в регулируемых системах.

Ключевые слова: толерантность, потенциальные возможности, ракообразные, Gammaridae, культивирование, регулируемые системы.

Abstract

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

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.

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

It is shown that the formation of the thermoresistance of gammarid is multidirectional and depends on the biological features of the species and mode of factor action: static, dynamic, cyclic modes.

It is found that under stress levels of elevated temperatures gammarid *P. robustoides* and *Ch. ischnus* are characterized by considerable tolerance. For representatives of both natural and laboratory populations (adapted to 24±1 °C) 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*. 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 gammarid in relatively stable conditions with a small amplitude of temperature fluctuations 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% ($p < 0.001$).

Adaptive reactions of natural and laboratory populations of *P. robustoides* and *Ch. ischnus* to increased water salinity (static mode) depends on the duration of the factor effect. Natural populations exhibit high sensitivity compared to adapted ones (mineralization of 1500 mg/dm³) with a higher potential of *Ch. ischnus*. Under dynamic action mode (increasing the salinity of water at a rate of 5 ‰ per hour), gammarids are characterized by a higher resistance than under static conditions. The critical saline maximum for representatives of natural populations of *P. robustoides* and *Ch. ischnus* for the younger age group is 28.6±0.7 and 30.6±1.3 ‰, $p < 0.05$, for older age group 32.5±0.8 and 33.1±0.5 ‰, $p > 0.05$, respectively. Their pre-adaptation

to high levels of mineralization increases the total level of salinity resistance for *Ch. ischnus*, without changing it for *P. robustoides*.

It is found that *Ch. ischnus* and *P. robustoides* exhibit high resistance to ammonia nitrogen in an aqueous medium, which is one of the limiting factors in cultivation in regulated systems. Adaptation to increased levels of NH_4^+ ($4.0 \pm 0.7 \text{ mg N/dm}^3$) raised their resistance more than 2 times, especially for *Ch. ischnus*.

On the basis of experimental research, the technological scheme of *Ch. ischnus* cultivating in operated systems was developed.

Obtained results regarding the tolerance range and potential of crustaceans Gammaridae to changes in the abiotic and biotic factors can be used for developing of biotechnic for the maintenance of stock cultures of gammarides and biotechnology for their year-round, polycyclic cultivation in operated systems for obtaining food, feed and technical raw materials; creation of specialized lines of gammarid with the required characteristics for the purpose of obtaining of biologically active substances, such as chitin and chitosan; maintaining of test-organisms with high sensitivity for assessment of the toxicity of natural and sewage waters, bottom sediments using physiological and cytogenetic indexes, etc.

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

Підп. до друку 14.03.2019. Формат 60×90¹/₁₆. Папір. офс. Гарнітура “Таймс”. Друк. офс.
Ум. друк. арк. 0,9. Обл.-вид. арк. 0,9. Наклад 100 прим. Зам. 195.

Віддруковано у ТОВ-Видавництві “ЛОГОС” із оригіналів автора.
Свідоцтво про внесення суб’єкта видавничої справи Державного реєстру видавців,
виготівників і розповсюджувачів видавничої продукції серія ДК № 201 від 27.09.2000 р.
01030, Київ-30, вул. Богдана Хмельницького, 10, тел. 235-60-03