

УДК 591.524.1:(595.371:591.543.1)

В. Д. Романенко, Ю. Г. Крот, Т. И. Леконцева,
А. Б. Подругина

**РЕЗИСТЕНТНОСТЬ ГАММАРИД *PONTOGAMMARUS
ROBUSTOIDES* SARS И *CHAETOGAMMARUS
ISCHNUS* STEBBING (CRUSTACEA: AMPHIPODA) К
ПОВЫШЕНИЮ ТЕМПЕРАТУРЫ ВОДНОЙ СРЕДЫ**

Изучали резистентность гаммарид *Pontogammarus robustoides* (Sars, 1894) и *Chaetogammarus ischnus* (Stebbing, 1898) к повышенным температурам водной среды на представителях различных популяций (природных и лабораторных). Оценку уровня теплоустойчивости проводили при статическом и динамическом действии фактора. При обоих режимах изменения температуры выявлена большая терморезистентность *P. robustoides* по сравнению с *Ch. ischnus*. Показаны особенности изменения теплоустойчивости гаммарид в зависимости от предшествующих температурных условий. При длительной адаптации к узкому диапазону повышенных температур (19—25°C) выявлено увеличение теплоустойчивости *Ch. ischnus* и снижение адаптационных возможностей *P. robustoides* при статическом действии экстремальных температур. Показана внутривидовая дифференциация особей по уровню резистентности и способности к адаптации в зависимости от характера изменения температуры водной среды.

Ключевые слова: резистентность, гаммариды, температура, адаптация, толерантность.

Температура является важнейшим экологическим фактором, регулирующим проявление основных жизненных функций (рост, питание, размножение, развитие, уровень метаболизма, активность движения и др.) и пространственное распределение гидробионтов. Способность организмов существовать в определенном диапазоне факторов среды определяется их адаптивными свойствами и зависит от эколого-физиологических особенностей вида. В настоящее время различные аспекты температурной адаптации водных организмов достаточно широко освещены в научной литературе [2, 3, 8, 10, 15], однако вопросы изменения толерантности водных беспозвоночных в зависимости от локальных условий обитания, их потенциальные возможности и механизмы адаптации изучены еще недостаточно. Исследования в данном направлении приобретают особую актуальность в связи с наметившейся в последнее десятилетие тенденцией глобального потепления и повышением частоты экстремальных погодных явлений.

© В. Д. Романенко, Ю. Г. Крот, Т. И. Леконцева, А. Б. Подругина, 2014

Температура относится к числу основных факторов, обуславливающих появление в водных экосистемах инвазивных видов. Изучение указанных выше аспектов температурных адаптаций водных беспозвоночных позволит более точно определить экологические границы существования видов, прогнозировать перспективы их распространения и выживания в экстремальных условиях.

Значительный научный и практический интерес в этом плане представляет оценка адаптивных способностей гаммарид понто-каспийского комплекса, широко распространенных в водоемах и водотоках бассейна р. Днепр [6, 13]. Цель настоящей работы состояла в изучении особенностей изменения терморезистентности гаммарид *P. robustoides* и *Ch. ischnus* к повышенным температурам водной среды в зависимости от характера действия фактора (статический, динамический) и предшествующих температурных условий среды.

Материал и методика исследований. Гаммариды *Pontogammarus robustoides* (Sars, 1894) и *Chaetogammarus ischnus* (Stebbing, 1898) отловлены в литоральной зоне Киевского водохранилища (урочище Толокунь) в сентябре 2008 г. и июне 2011 г. (температура воды соответственно 21 и 25°C), а также в русловом участке Каневского водохранилища (г. Киев) в октябре 2011 г. (температура воды 12°C). Видовую принадлежность беспозвоночных устанавливали с помощью определителей [11, 12].

Изучали особенности терморезистентности особей из природных и лабораторных популяций. Лабораторные популяции гаммарид содержатся в биотехнологическом комплексе Института гидробиологии НАН Украины в аквакамерах объемом 100 дм³ (среда — отстоянная водопроводная вода) с регулируемыми параметрами водной среды (кислородный режим 6—8 мг/дм³, температура 19—25°C, фотопериод 12С : 12Т). Представители природных популяций до начала экспериментов проходили акклимацию (две недели) в аэрируемых аквариумах объемом 100 дм³ (среда — речная вода). В качестве корма использовали личинок хирономид *Chironomus* sp., ряску *Lemna minor*, сухой растительный корм «Tetramin».

Оценку резистентности организма гаммарид к повышенным температурам водной среды проводили в условиях статического и динамического действия фактора [1, 16]. В «статическом» тесте животных выдерживали в среде с константной температурой: 20—25 (контроль), 29, 30, 31, 32, 33, 34, 35, 38°C, ± 0,5°; в «динамическом» — в условиях непрерывного увеличения температуры водной среды со скоростью 6 и 12°/ч. Гаммарид двух размерных групп (*P. robustoides*: 2—8 и 10—17 мм; *Ch. ischnus*: 2—7 и 9—15 мм) по 6—12 ос. помещали в плавающие садки с сетчатым дном (планктонный газ № 72) объемом 250 см³, которые располагались в стеклянных емкостях объемом 5 дм³ (статический режим) и 10 дм³ (динамический режим) при постоянной аэрации и перемешивании водной среды (исходная вода, в которой содержались животные).

Тест-критериями оценки функционального состояния животных служили поведенческие реакции (локомоторная активность, нарушение коорди-

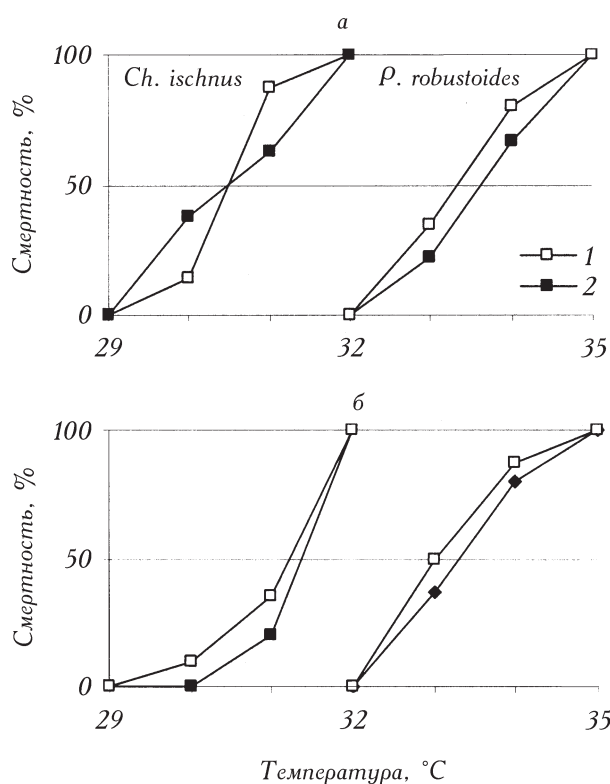
нации движений) и выживаемость. Локомоторную активность гаммарид определяли, регистрируя количество вертикальных плавательных движений, совершаемых животными за период 2 мин. Показатель представлен как среднее количество движений, приходящихся на особь в данный промежуток времени. Уровень теплоустойчивости оценивали по показателям смертности, времени переживания и летальным температурам (критический температурный максимум (КТМ)). Верхней границей устойчивости считали момент наступления полного обездвиживания ракообразных. По окончании эксперимента определяли размерно-весовые характеристики гаммарид [7]. Обработку полученных результатов проводили с использованием стандартных статистических программ (STATISTICA 6.0).

Результаты исследований и их обсуждение

Диапазон температурной толерантности большинства эврибионтных видов водных беспозвоночных средних широт составляет 2—32°C. При этом верхние границы летальных температур для ракообразных находятся в пределах 32—42°C [4]. Согласно полученным нами данным, в условиях статического действия повышенных температур верхняя граница толерантного диапазона для особей *P. robustoides* как природной (сезонные колебания температуры 4—28°C), так и лабораторной (колебания температуры 19—25°C) популяций составляла 32°C, абсолютно летальная температура — 35°C (экспозиция 24 ч), для представителей *Ch. ischnus* — соответственно 29 и 32°C (рис. 1).

Таким образом, исследуемые виды гаммарид отличаются значительной толерантностью к повышенным температурам водной среды, что подтверждают также данные других авторов. Л. А. Кितिцына [9] сообщает, что в водоёме-охладителе ТЭС угнетение процессов жизнедеятельности у *P. robustoides* наблюдалось при температуре воды 33°C, полное исчезновение вида — при 35°C. В работе З. А. Пономаревой [14], изучавшей поведение гаммарид в термоградиентных условиях, показана бóльшая эвритермность *P. robustoides* по сравнению с *Ch. ischnus*.

Сравнительная оценка уровня теплоустойчивости *P. robustoides* и *Ch. ischnus* при статическом действии температур, находящихся за пределами толерантной шкалы, выявила существенные различия не только между видами, но и между представителями природных и лабораторных популяций каждого вида. Установлено, что особи из природной популяции *P. robustoides* характеризовались значительно большей выносливостью по сравнению с лабораторной (рис. 2). Так, при температуре воды 35°C максимальные показатели летального времени для молодых и взрослых особей лабораторной популяции *P. robustoides* составляли соответственно 189 и 198 мин ($p > 0,05$), тогда как в природной популяции время переживания 50% рачков превышало 170 и 205 мин. При температуре 38°C время переживания *P. robustoides* существенно уменьшалось, при этом летальное время у крупноразмерных особей из лабораторной популяции оставалось намного ниже показателей природной популяции (соответственно 20 ± 1 и 32 ± 3 мин, $p < 0,01$), у

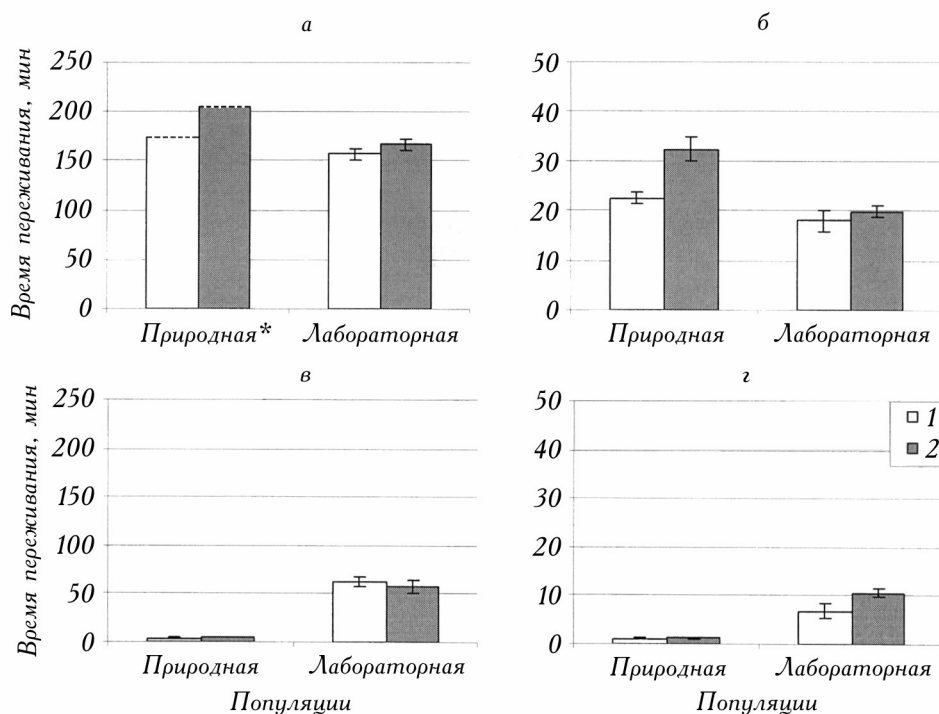


1. Теплоустойчивость гаммарид *P. robustoides* и *Ch. ischnus* при статическом действии повышенной температуры водной среды: *a* — природные; *б* — лабораторные популяции; здесь и на рис. 2—4: 1 — младшие; 2 — старшие размерно-возрастные группы.

малоразмерных — уменьшалось незначительно (соответственно 18 ± 2 и 22 ± 1 мин, $p > 0,05$).

По сравнению с *P. robustoides*, *Ch. ischnus* оказался более чувствительным ($p < 0,05$) к действию экстремальных температур, при этом его природная популяция по уровню резистентности существенно уступала лабораторной (см. рис. 2). Так, при температуре среды 35°C среднее время переживания особей из лабораторной популяции составляло $62,7 \pm 4,7$ и $57,5 \pm 6,7$ мин ($p > 0,05$) соответственно для младших и старших размерно-возрастных групп, тогда как природная популяция оказалась гиперчувствительной ($p < 0,001$) к тепловому стрессу: $3,8 \pm 0,6$ и $5,2 \pm 0,6$ мин соответственно ($p > 0,05$). При температуре 38°C время выживания рачков из лабораторной популяции значительно сокращалось (соответственно $6,8 \pm 1,5$ и $10,6 \pm 0,9$ мин, $p < 0,05$), но оставалось в 6—9 раз выше показателей природной популяции ($1,1 \pm 0,1$ и $1,2 \pm 0,1$ мин, $p > 0,05$).

Таким образом, при влиянии повышенных константных температур *P. robustoides* характеризуется большей температурной резистентностью,

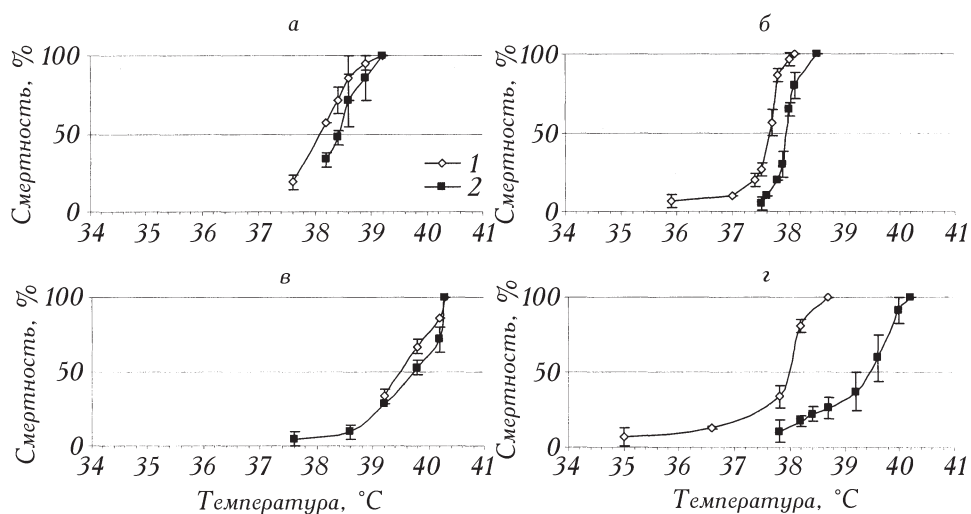


2. Теплоустойчивость гаммарид *P. robustoides* (а, б) и *Ch. ischnus* (в, г) при статическом действии экстремальных температур: а, в — 35°C; б, г — 38°C; * время жизни 50% особей > 3 ч.

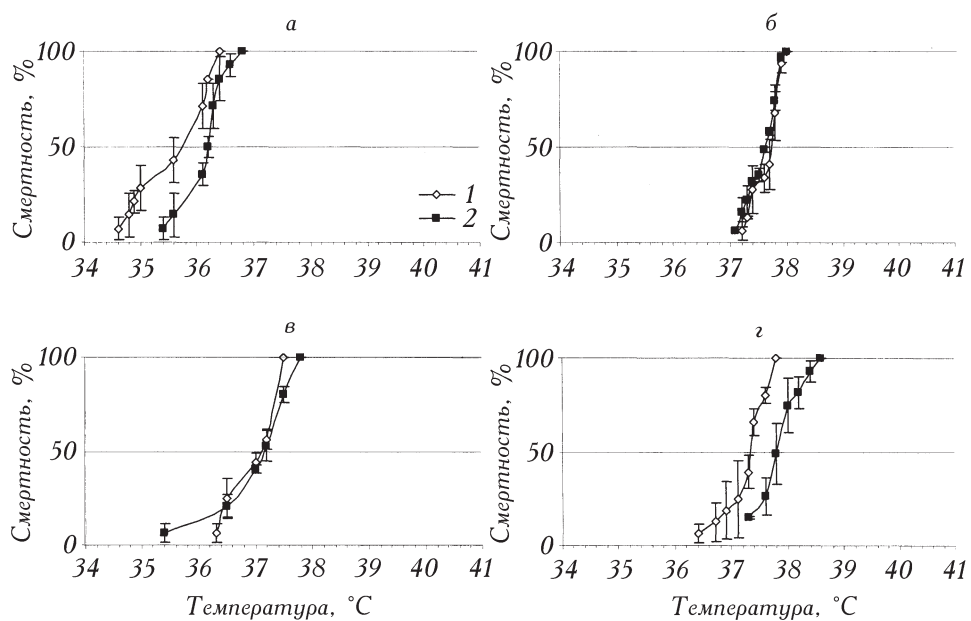
чем *Ch. ischnus*. Длительное содержание гаммарид в относительно стабильных условиях с небольшой амплитудой колебаний температуры (19—25°C) способствует снижению резистентности к стрессовому воздействию экстремально высоких температур у *P. robustoides* и ее повышению у *Ch. ischnus* по сравнению с природными популяциями.

Определение уровня теплоустойчивости гаммарид в условиях непрерывного увеличения температуры водной среды со скоростью 6 и 12°/ч выявило большую терморезистентность *P. robustoides* по сравнению с *Ch. ischnus* (рис. 3, 4).

При этом для обоих видов гаммарид при меньшей скорости нагрева среды отмечено сокращение и/или смещение интервала летальных температур в сторону более низких значений, что связано с увеличением времени пребывания животных под действием повреждающих температур. Так, у представителей природной популяции *P. robustoides* критический температурный максимум для младших и старших размерно-возрастных групп при медленном нагреве среды составлял соответственно $38,3 \pm 0,1$ и $38,6 \pm 0,1$ °C ($p < 0,05$), достоверно увеличиваясь ($p < 0,001$) при более быстром повышении температуры (соответственно $39,7 \pm 0,1$ и $39,7 \pm 0,2$ °C, $p > 0,05$).



3. Теплоустойчивость гаммарид *P. robustoides* при повышении температуры водной среды с постоянной скоростью. Здесь и на рис. 4: а, в — природная; б, г — лабораторная популяции; а, б — 6°/ч; в, г — 12°/ч).



4. Теплоустойчивость гаммарид *Ch. ischnus* при повышении температуры водной среды с постоянной скоростью.

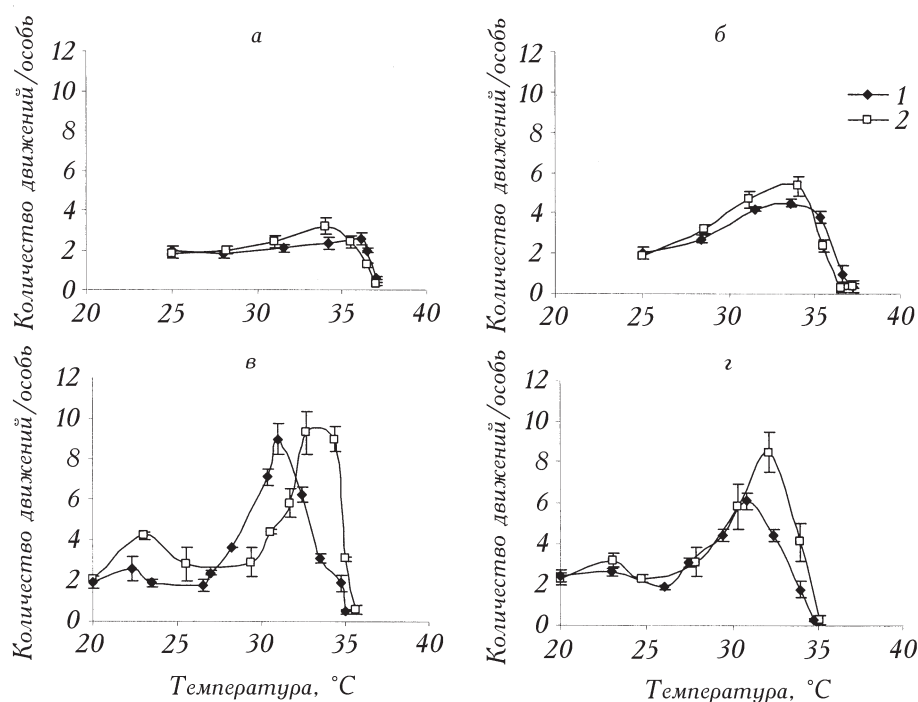
Средние значения летальных температур для представителей природной популяции *Ch. ischnus*, по сравнению с *P. robustoides*, были значительно ниже ($p < 0,05$) и составляли для младшей и старшей размерных групп при

меньшей скорости нагрева среды соответственно $35,7 \pm 0,2$ и $36,2 \pm 0,1$ ($p < 0,05$), при большей — $37,1 \pm 0,1$ и $36,9 \pm 0,1^\circ\text{C}$ ($p > 0,05$).

Характерно, что в природных популяциях обоих видов гаммарид максимальные уровни теплоустойчивости младшей возрастной группы мало уступают показателям старшей. Нами отмечено, что молодь бокоплавов может относительно продолжительное время находиться в поверхностной пленке воды в малоактивном состоянии, что существенно смягчает повреждающее действие высокой температуры и увеличивает продолжительность жизни молодых особей в неблагоприятных условиях. Однако, при более медленном повышении температуры среды, когда доза теплового воздействия увеличивается, младшие особи становятся более чувствительными, чем взрослые. При быстром нагревании воды, наоборот, наблюдается существенное повышение и сближение уровней теплоустойчивости обеих размерных групп, что свидетельствует о значительном адаптационном потенциале молоди. Следует отметить повышенную чувствительность крупноразмерных особей при увеличении скорости нагрева среды, что может быть обусловлено возрастанием абсолютного уровня потребления кислорода с увеличением биомассы организма [8].

Сравнительный анализ терморезистентности лабораторных популяций *P. robustoides* и *Ch. ischnus* подтвердил характерные межвидовые отличия, указанные выше. Для *P. robustoides* КТМ при скорости возрастания температуры $6^\circ/\text{ч}$ составлял $37,5 \pm 0,2$ и $38,1 \pm 0,1^\circ\text{C}$ соответственно для мало- и крупноразмерных особей ($p < 0,01$), при $12^\circ/\text{ч}$ — достоверно повышался до $37,9 \pm 0,2$ и $39,6 \pm 0,2^\circ\text{C}$ ($p < 0,01$). Для *Ch. ischnus* средние значения КТМ при меньшей скорости нагрева среды у обеих размерно-возрастных групп были близкими ($37,7 \pm 0,1$ и $37,5 \pm 0,1^\circ\text{C}$, $p > 0,05$), при этом мелкие особи не уступали аналогичным показателям *P. robustoides* ($p > 0,05$), а крупноразмерные были намного чувствительнее ($p < 0,001$). При более быстром увеличении температуры среды уровень КТМ для молоди *Ch. ischnus* достоверно снижался ($37,3 \pm 0,1^\circ\text{C}$, $p < 0,01$), для взрослых особей — увеличивался ($37,9 \pm 0,1^\circ\text{C}$, $p < 0,01$).

Для лабораторных популяций обоих видов отмечено сближение уровней теплоустойчивости старших и младших размерно-возрастных групп гаммарид и уменьшение варьирования показателя при более медленном росте температуры водной среды в отличие от природных популяций, где подобное явление наблюдали при увеличении скорости повышения температуры. В целом, диапазон летальных температур для представителей лабораторных популяций *P. robustoides* значительно шире, чем у *Ch. ischnus*, что свидетельствует о большей разнокачественности индивидуальных уровней теплоустойчивости особей. Среди характерных черт лабораторных популяций обоих видов необходимо отметить большую чувствительность молоди к действию повышенных температур, что особенно проявляется при быстром увеличении температуры. При этом, если у *P. robustoides* повышение чувствительности почти не влияет на среднее значение КТМ по сравнению с более медленным нагревом, то у *Ch. ischnus* наблюдается также достоверное уменьшение теплоустойчивости молодых особей.



5. Локомоторная активность гаммарид *P. robustoides* (а, б) и *Ch. ischnus* (в, г) при повышении температуры водной среды с постоянной скоростью: а, в — 6°/ч; б, г — 12°/ч; 1 — природные, 2 — лабораторные популяции.

Анализ особенностей изменения терморезистентности организма в природных и лабораторных популяциях обоих видов гаммарид выявил отличия адаптивных реакций особей, обусловленные предшествующими температурными условиями существования. Для лабораторной популяции *P. robustoides*, адаптированной к узкому диапазону повышенных температур, установлено достоверное снижение уровня теплоустойчивости молоди при обеих скоростях возрастания температуры и уменьшение резистентности крупноразмерных особей в условиях медленного повышения температуры среды. Для *Ch. ischnus*, в отличие от *P. robustoides*, отмечено значительное повышение уровня теплоустойчивости особей лабораторной популяции по сравнению с природной. При этом основные особенности реакций различных размерных групп гаммарид на повышение температуры среды сохраняются: крупноразмерные особи более чувствительны к медленному повышению температуры, малоразмерные — к быстрому.

Важнейшим связующим звеном между экологическими процессами и физиологическим состоянием организма являются поведенческие реакции животных. Такие особенности поведения, как изменения локомоторной и вентиляторной активности, скорости питания, копуляторной способности гаммарид являются чувствительным критерием сублетальных эффектов действия фактора и хорошо коррелируют с эффектами, полученными на

биохимическом и клеточном уровнях [17—20]. Одной из наиболее ярких характеристик функционального состояния гаммарид является локомоторная активность, обеспечивающая поиск корма, дыхание, воспроизводство и т. д. Данный физиологический ответ организма служит важным экологическим маркером, позволяющим характеризовать потенциальный эффект влияния фактора на популяционном уровне.

При близких исходных значениях плавательной активности гаммарид обоих видов *P. robustoides* отличается меньшей зависимостью данной функции от изменений температуры водной среды (рис. 5). Более выраженное увеличение двигательной активности (в два раза) наблюдается только при быстром нагревании среды. Характерным является повышение чувствительности лабораторной популяции по сравнению с природной ($p > 0,05$). Наблюдение за поведением *Ch. ischnus* в условиях непрерывного роста температуры водной среды выявило значительное увеличение локомоторной активности животных (в 3—4 раза), наиболее выраженное при медленном нагревании. В отличие от *P. robustoides*, меньшую устойчивость в данных условиях продемонстрировала природная популяция *Ch. ischnus*, особенно при быстром изменении температуры среды.

При анализе особенностей поведенческих реакций гаммарид обоих видов отмечено, что двигательная активность животных увеличивается при приближении температуры к крайним значениям толерантного диапазона вида, что в природных условиях позволило бы им покинуть неблагоприятную зону. Переход температуры водной среды в зону повреждающих значений сопровождается появлением признаков кислородной недостаточности (зависание в поверхностной пленке воды, стремительные подъемы к поверхности воды на фоне повышенной активности животных). В зоне летальных значений температуры наблюдается снижение плавательной активности рачков, что связано с экономией и перераспределением имеющейся энергии на компенсацию негативного влияния. Дальнейшее пребывание животных под влиянием экстремальных температур приводит к нарушению координации движений, судорогам и гибели. Отмеченные особенности поведенческих реакций гаммарид обоих видов при прогрессирующем увеличении температуры водной среды хорошо согласуются с данными острых экспериментов, где животные подвергались статическому действию высоких температур.

Заключение

Изучение уровня теплоустойчивости гаммарид *P. robustoides* и *Ch. ischnus* в условиях статического и динамического действия повышенных температур водной среды показало значительную зависимость данного показателя от скорости изменения фактора и предшествующих температурных условий среды обитания. При обоих режимах изменения температуры выявлена большая терморезистентность *P. robustoides* по сравнению с *Ch. ischnus*. При статическом влиянии высоких температур для представителей как природных, так и лабораторных популяций верхние границы толерантного диапазона составили соответственно 32 и 29°C, абсолютно летальная температура — 35 и 32°C. В условиях непрерывного увеличения температуры водной среды средние значения критического темпера-

турного максимума для природных популяций *P. robustoides* и *Ch. ischnus* находились в пределах 38,3—39,7 и 35,7—37,1°C соответственно, лабораторных — 37,5—39,6 и 37,5—37,9°C. Таким образом, длительная адаптация животных к узкому диапазону повышенных температур (19—25°C) приводит к разнонаправленным изменениям уровня теплоустойчивости особей по сравнению с природными популяциями: снижению адаптационных способностей *P. robustoides* при статическом действии экстремальных температур и повышению устойчивости *Ch. ischnus*.

Выявленные различия в уровне терморезистентности гаммарид, вероятно, обусловлены эколого-физиологическими особенностями видов. Оба представителя гаммарид являются обитателями литоральных биоценозов и характеризуются значительной эвритермностью. При этом *P. robustoides*, как типичный фитофил, предпочитает мелководные участки и зону заплеска, отличающиеся значительной амплитудой колебаний температуры водной среды. *Ch. ischnus*, хотя и считается преимущественно литофилом [5], характеризуется некоторыми авторами [6] как эвритопный вид, способный осваивать также более глубоководные участки литорали, где диапазон колебаний температуры меньше.

**

Вивчали терморезистентність гаммарид Pontogammarus robustoides (Sars, 1894) і Chaetogammarus ischnus (Stebbing, 1898) до підвищених температур водного середовища на представниках різних популяцій (природних та лабораторних). Оцінку рівня теплостійкості проводили за статичної та динамічної дії чинника. За обох режимів зміни температури виявлена більша резистентність P. robustoides в порівнянні з Ch. ischnus. Досліджено особливості зміни теплостійкості гаммарид залежно від попередніх температурних умов. При тривалій адаптації до вузького діапазону підвищених температур (19—25°C) виявлено збільшення теплостійкості Ch. ischnus і зниження адаптаційних можливостей P. robustoides за умов статичної дії екстремальних температур. Встановлено внутрішньовидову диференціацію особин за рівнем резистентності та здатністю до адаптації залежно від характеру зміни температури водного середовища.

**

Temperature resistance of different population species (laboratory and natural) of Pontogammarus robustoides (Sars, 1894) and Chaetogammarus ischnus (Stebbing, 1898) to increased temperatures of water environment was examined. Estimation of thermostability level was conducted at the static and dynamic factor impact. At both modes of temperature changes higher resistance of P. robustoides compared to Ch. ischnus was revealed. The features of gammarids thermostability changes depending on preceding temperature conditions were shown. During the extensive adaptation to the narrow range of increased temperatures (19—25°C) the raise of thermostability of Ch. ischnus and reduction of adaptation possibilities of P. robustoides at the static impact of extreme temperatures were exposed. Intraspecific differentiation of individuals depending on the level of temperature resistance and capacity for adaptation depending on character of temperature changes of water environment was shown.

**

1. *Вербицкий В.Б., Вербицкая Т.И.* Теплоустойчивость *Daphnia longispina* (O.F. Müller, 1785) (Crustacea: Cladocera) и ее зависимость от температуры среды обитания // Биология внутр. вод. — 2000. — № 3. — С. 62—67.
2. *Вербицкий В.Б., Коренева Е.А., Курбатова С.А.* Реакция зоопланктона на температурные воздействия: динамика численности и реакции доминирующих видов // Там же. — 2001. — № 2. — С. 85—92.
3. *Галковская Г.А., Суцень Л.М.* Рост водных животных при переменных температурах. — Минск: Наука и техника, 1978. — 148 с.
4. *Гигиняк Ю.Г.* Светотемпературная взаимосвязь и ее значение при определении экологических границ существования гидробионтов // Продукционные гидробиологические исследования водных экосистем: Тр. Зоол. ин-та. — 1987. — Т. 165. — С. 91—97.
5. *Дегю И.И.* Амфиподы пресных и солоноватых вод юго-запада СССР. — Кишинев: Штиинца, 1980. — 222 с.
6. *Емельянова Л.В.* Гаммариды литорали днепровских водохранилищ. — Киев: Наук. думка, 1994. — 144 с.
7. *Жагин В.И.* Методы гидробиологического исследования. — М.: Высш. шк., 1960. — 190 с.
8. *Ивлева И.В., Попенкина М.И.* О температурной зависимости обмена у пойкилотермных животных // Физиологические основы экологии водных животных. — Киев: Наук. думка, 1968. — С. 29—49.
9. *Китицына Л.А.* Влияние температурного режима водоема-охладителя ТЭС на рост, плодовитость и интенсивность обмена бокоплава // Устойчивость к экстремальным температурам и температурные адаптации. — Харьков: Изд-во Харьк. ун-та, 1971. — С. 22—25.
10. *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.
11. *Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий* / Под общ. ред. С. Я. Цалолыхина. — СПб.: Наука, 2004. — 528 с.
12. *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.
13. *Плигин Ю.В.* Формирование и современное состояние макрозообентоса Каневского водохранилища // Гидробиол. журн. — 2005. — Т. 41, № 5. — С. 24—44.
14. *Пономарева З.А.* Распределение некоторых бокоплавов каспийского реликтового комплекса в термоградиентных условиях // Акклиматизация беспозвоночных во внутренних водоёмах: Изв. ГосНИОРХ. — 1976. — Т. 110. — С. 36—40.
15. *Ушаков Б.П.* Эволюционное значение температурных адаптаций животных // Успехи соврем. биол. — 1982. — Т. 93, Вып. 2. — С. 302—319.
16. *Ушаков Б.П.* Основы селекции особей по относительно лабильным физиологическим признакам на примере теплоустойчивости организма // Журн. общ. биол. — 1988. — Т. 49, № 2. — С. 236—244.

17. 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.
18. Felten V., Charmantier G., Mons R. et al. Physiological and behavioral responses of *Gammarus pulex* (Crustacea: Amphipoda) exposed to cadmium // *Aquatic Toxicology*. — 2008. — Vol. 86. — P. 413—425.
19. Gerhardt H.C. Phonotaxis in female frogs and toads: execution and design of experiments // *Animal Psychophysics: Design and Conduct of Sensory Experiments*. — Basel: Birkhäuser Verlag, 1995. — P. 209—220.
20. 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.

Институт гидробиологии НАН Украины, Киев

Поступила 20.08.13