

УДК 564:574.2:575.857

ВПЛИВ ДЕЯКИХ ЕКОЛОГІЧНИХ ФАКТОРІВ НА МОЖЛИВІСТЬ ПІДТРИМАННЯ ЗООКУЛЬТУРИ ТЕСТ-ОБ'ЄКТУ *CERIODAPHNIA AFFINIS* (CLADOCERA, CRUSTACEA)

О. П. Корж

Запорізький національний університет,
вул. Жуковського, 66, Запоріжжя, 6669600 Україна
E-mail: 312922@rambler.ru

Отримано 12 жовтня 2010

Прийнято 21 квітня 2011

Влияние некоторых экологических факторов на возможность поддержания зоокультуры тест-объекта *Ceriodaphnia affinis* (Cladocera, Crustacea). Корж А. П. — Экологические факторы имеют разные последствия влияния на зоокультуру *Ceriodaphnia affinis* Lilljeborg в зависимости от их важности для животных и целей создания культуры человеком. Качественные базовые факторы обуславливают саму возможность существования культуры, а количественные — формируют ее жизненные и практические характеристики — именно в их границах находится зона приемлемо-оптимального состояния популяции. Незначительные колебания количественных факторов могут компенсироваться и не приводят к катастрофическим изменениям. Если же происходят даже временные колебания качественных факторов, то эти изменения имеют катастрофические последствия. Идеальное состояние популяции является практически недостижимым — при подходе к нему сразу нарушаются те или иные экологические характеристики, что отбрасывает популяцию к нижним более устойчивым ступеням.

Ключевые слова: зоокультура, экологические факторы, популяция, адаптация, искусственные условия (ex-situ), емкость среды.

Influence of Some Environmental Factors on the Ability to Maintain Zooculture Test Object *Ceriodaphnia affinis* (Cladocera, Crustacea). Korzh A. P. — Ecological factors have different consequences of the influence on the zooculture *Ceriodaphnia affinis* Lilljeborg depending on their importance for the animals. Qualitative factories cause the very possibility of the culture existence, quantitative factories from its vital and practical characteristics — in its limits the zone of the acceptable optimal state is situated. Insignificant change of the quantitative factors may be offset and don't cause catastrophic changes. It even temporal changes of the qualitative factors take place their results are catastrophic. Ideal state of the population is practically unachieved — at the coming to it these or those ecological characteristic are breached, which throw the population to lower more stable levels.

Key words: zooculture, ecological factors, a population, adaptation, artificial conditions (ex-situ), carrying capacity.

Вступ

Під терміном «зоокультура» розуміють групу тварин будь-якого систематичного рангу, що культивується упродовж значної кількості поколінь. По суті, це будь-яка група тварин, відносно якої людина виявляє піклування, забезпечуючи їхнє тривале розмноження в поколіннях (Габузов, 2003).

Найпростішою формою зоокультури, що з'явилася ще до формування сільського господарства (близько 20 тис. років тому) є система регламентації використання. Як наслідок, здобування одних видів забороняється взагалі (накладається табу), для інших — виділяється обмежений час здобування; охороняються місця існування певних тварин. Практично майже всіх тварин на планеті зараз можна визнати такими об'єктами, відносно яких застосовується як міжнародна, так і державна стратегія збереження кожного конкретного біологічного виду (Габузов, 2003).

Вирішальним етапом розвитку зоокультури стає розведення тварин у штучних умовах. Саме цей етап і розуміють як зоокультуру у вузькому тлумаченні терміна.

Нарешті найвищим рівнем розвитку зоокультури О. С. Габузов (2003) вважає процес доместикації, одомашнення тварин. Його специфіка полягає в тому, що людина виявляє піклування упродовж усього життя свійських тварин та тих, що постійно мешкають поряд із нею.

Будь-яка форма зоокультури спирається на преадаптивні можливості тварин або здатність їх пристосовуватися, що дозволяють використовувати штучні чи напівприродні умови для своєї життєдіяльності. Таким чином, в основі більшості форм зоокультури лежать адаптивні здатності відповідних тварин. Більше того, якщо певні види не мають необхідних адаптивних характеристик, марно намагатися ввести їх у будь-яку форму зоокультури.

Особливих умов утримання вимагають тест-культури, для яких необхідно створити такі умови, щоб тварини не лише зберегли життєздатність, але й високу чутливість до дії зовнішніх факторів, наприклад, екоотоксикантів. Так, для *Ceriodaphnia affinis* Lilljeborg слід забезпечувати дуже вузькі межі культивування за багатьма екологічними показниками — навіть незначні відхилення можуть призвести як до втрати самої культури, так і до зникнення чутливості (КНД 211.1.4.055–97, 1997).

Згідно уявлень В. К. Шитікова, Г. С. Розенберга, Т. Д. Зінченка (2003), одним із завдань моніторингових спостережень є постійна оцінка «комфортності» умов існування людини та біологічних об'єктів. При цьому вимоги до організмів, які можна використовувати в якості біоіндикаторів, є достатньо жорсткими, зокрема швидкість проведення досліджень, низький діапазон погрешності тощо (Шуберт, 1988).

Загальновизнаними в усьому світі об'єктами біоіндикаційних досліджень є ракоподібні, зокрема *Ceriodaphnia affinis* та *Daphnia magna* (Брень, 1999; Кокова, 1982; Щербань, 2007; Pizcttc, Wilcy, 1990 та ін.). При біотестуванні забруднення водойм у певне водне середовище (найчастіше змодельоване) вносять гідробіонтів і за їхню реакцію (особливостями поведінки, розмноження, розвитку, фізіологічними показниками) аналізують загальну токсичність води або наявність у ній порогових чи надпорогових доз екоотоксикантів (Методика..., 1975). Самий організм відіграє при цьому роль своєрідного датчика, який реагує на порушення комфортного стану середовища свого існування і «реєструє» наявність шкідливих речовин у пробіх води, що аналізуються (Ковалева, Ковалев, 1987). Тому дослідження стану та чутливості тест-культури *Ceriodaphnia affinis* в різних умовах утримання є надзвичайно актуальним.

Вважається, що розробка методів безперервного вирощування гіллястосухих рачків має певні труднощі через складність будови та поведінки цих об'єктів. При цьому подібні методи повинні передбачати безперервний обмін середовища, надання їжі, підтримання оптимальних значень температури й рН, усунення твердих часток тощо (Кокова, 1982). Таким чином виникає необхідність надання оцінки впливу окремих екологічних факторів на можливість підтримання не лише високої продуктивності культури ракоподібних, але й їхньої чутливості до дії токсикантів.

Метою нашої роботи було визначення найважливіших чинників, що зумовлюють можливість існування та збереження індикативних можливостей і працездатності тест-культури *Ceriodaphnia affinis*, що утримується в штучних умовах.

Матеріал та методи

Дослідження проводили на лабораторній культурі *Ceriodaphnia affinis*, що утримувалася в стабільних умовах (термостат, температура $(25 \pm 2)^\circ\text{C}$, світловий режим: 16 годин світло, 8 годин темрява) в 2006–2009 рр. Для утримання культури і експериментів використовували водопровідну воду після відстоювання не менше 10 діб. Для експерименту відбирали тільки молодих церіодафній віком до 24 годин.

За основу експерименту брали методику хронічного впливу умов утримання на культуру, тому дослід тривав до моменту, доки від 60% церіодафній одного з варіантів досліду не було отримано 3 покоління молоді. Відбір та підрахунок молоді проводили щоденно. Під час біотестування рачків годували дріжджами згідно з методикою (КНД 211.1.4.056–97, 1997). Воду в пробірках замінювали один раз — на четверту добу (середина експерименту). Під час експерименту візуально визначали кількість загиблених та живих церіодафній. Живими вважали таких, що вільно рухаються в товщі води або спливають зі дна пробірки після легкого її струшування. «Працездатність» культури визначали шляхом встановлення LD50 (летальної дози при 50% рівні загибелі рачків) на серії розчинів стандартної речовини — $\text{K}_2\text{Cr}_2\text{O}_7$ (КНД 211.1. 4.055–97, 1997).

Отримані результати оброблено статистично за загальноприйнятими методиками (Лакин, 1990) та з використанням статистичного пакету SPSS Statistics.

Результати та обговорення

Дані спостережень щодо впливу ряду екологічних факторів на життєдіяльність, плодючість та працездатність культури *Ceriodaphnia affinis* дозволяють зробити певні узагальнення.

Одним із факторів, що лімітує саму можливість існування рачків, є рівень вмісту кисню у воді. Спостереження за динамікою вмісту кисню в питній воді м. Запоріжжя до відстоювання показало, що в літній період він є неприпустимо

низьким (5,75 мг/дм³). При використанні подібної води для утримання церіодафній без додаткового аерування ми спостерігали їхню 100%-ву загибель упродовж однієї, максимум двох діб. Для *Daphnia magna* встановлено можливість існування навіть при вмісті кисню у воді на рівні 0,2 мг/л (при вмісті кисню на рівні 0,3 мг/л спостерігали 50% загибель рачків), хоча плодючість при низькому рівні кисню становила лише 8–10 особин. При цьому оптимальний рівень вмісту кисню становить 6–7 мг/л (Кокова, 1982). Таким чином, слід відзначити неоднакову чутливість різних видів до дії екологічних факторів.

В інші сезони року вміст кисню у воді є достатнім (понад 6,0 мг/дм³). Тобто питна вода потребує додаткового аерування лише в літній період. Вміст кисню у питній воді після процесу відстоювання упродовж 14 діб і більше є більш стабільним показником в усі сезони року й коливався він у межах 7,0–10,0 мг/дм³, що відповідає вимогам та не потребує додаткового аерування (Корж та ін., 2009).

Ще одним фактором, який суттєво обмежує саму можливість існування рачків у водному середовищі, є наявність хлору та інших речовин, що використовуються для знезараження питної води. Згідно методики (КНД 211.1.4.055–97, 1997), питну воду слід відстоювати не менше тижня або аерувати упродовж доби. Наші результати свідчать, що для місцевої питної води такий термін є недостатнім — у подібних умовах спостерігалася 100%-ва загибель рачків. Лише при відстоюванні водопровідної води упродовж 10–14 діб вона ставала придатною для існування церіодафній. У цьому випадку більш придатною порівняно з водопровідною виявилася вода природних водойм (зокрема р. Мокра Московка) та бутильована вода «Моршинська». Тобто, наявність токсичних речовин, у першу чергу залишків хлору, в надпорогових кількостях робить воду непридатною для існування церіодафній.

Надзвичайно важливим показником є температура, при якій відбувається культивування тест-об'єктів. Згідно методики, культура повинна утримуватися в термостаті з температурним режимом (25 ± 2)°С. Спостереження свідчать, що як пониження, так і підвищення температури (особливо до 29°С та вище) призводить до різкого погіршення життєздатності культури, порушує її життєвий цикл із партеногенетичним розмноженням, викликаючи появу самців, знижує чутливість до дії токсикантів та навіть викликає загибель культури в цілому.

Небажаним є й порушення добової цикліки в освітленні тварин — суттєве скорочення тривалості дня так само може стимулювати появу самців, після чого культура вважається непридатною для подальшого використання в біоіндикаційних дослідженнях. Було також показано залежність найважливіших життєвих показників *Ceriodaphnia affinis* від рівня освітлення та годування тварин (Корж та ін., 2009).

Оскільки в означеному експерименті вивчалася дія двох факторів (освітлення та кількість їжі), то для виявлення їхнього впливу можна застосовувати метод двофакторного дисперсійного аналізу. В якості фактору А розглядали умови підкормки — цей фактор в умовах експерименту приймав три значення: 1 — 0,00025; 2 — 0,00075; 3 — 0,00125 мг/мл суспензії пекарських дріжджів. Одночасно за освітленням (фактор В) розрізняли: 1 — 2000; 2 — 300; 3 — 150 люкс.

За допомогою дисперсійного аналізу намагалися виявити вплив на плодючість:

- 1) обсягу дріжджів у кормовій суміші;
- 2) освітлення;
- 3) сукупної дії факторів (обсягу дріжджів у кормовій суміші та освітлення).

У результаті проведених обчислень отримано описові статистики (табл. 1), які дозволяють побудувати двофакторний дисперсійний комплекс (табл. 2).

Ми можемо сформулювати гіпотези, які стосуються впливу фактору А окремо від фактору В, впливу фактору В окремо від фактору А та гіпотези про вплив взаємодії градації факторів А і В:

H_{0A} : відмінності в плодючості, що зумовлені дією фактору А, не стають більш вираженими, ніж відмінності зумовлені випадковими чинниками.

H_{1A} : відмінності в плодючості, що зумовлені дією фактору А, стають більш вираженими, ніж відмінності зумовлені випадковими чинниками.

H_{0B} : відмінності в плодючості, що зумовлені дією фактору В, не стають більш вираженими, ніж відмінності зумовлені випадковими чинниками.

H_{1B} : відмінності в плодючості, що зумовлені дією фактору В, стають більш вираженими, ніж відмінності зумовлені випадковими чинниками.

H_0 : відмінності в плодючості при спільному впливі факторів А і В не стають більш вираженими, ніж відмінності зумовлені випадковими чинниками.

H_1 : відмінності в плодючості при спільному впливі факторів А і В стають більш вираженими, ніж відмінності зумовлені випадковими чинниками.

За критерієм Фішера (Любищев, 1986), статистично достовірних відмінностей між дисперсіями не виявлено, тому застосування дисперсійного аналізу є коректним (табл. 3).

Оскільки для всіх гіпотез виконується нерівність $F_{\text{емп.}} > F_{\text{кр.}}$ (табл. 4), ми приймаємо гіпотези H_{1A} , H_{1B} та H_1 . Тобто, на рівні статистичної значущості нами встановлено, що на плодючість впливає окремо обсяг дріжджів у кормовій суміші (фактор А) і окремо освітлення (фактор В). У той же час виявлено статистично достовірний сукупний вплив обох цих факторів на плодючість рачків. Факторна модель пояснює 57,4% загальної долі несталості плодючості.

Таблиця 1. Описові статистики дії досліджених факторів на періодафній

Table 1. Descriptive statistics of the investigated factors on tseriodafniy

Фактор А	Фактор В	Середнє	Стандартне відхилення
1	1	0,4	1,26491
	2	4,7	8,00069
	3	4,2	6,82805
	Всього	3,1	6,21650
2	1	24,2	13,70158
	2	6,1	13,46972
	3	3,8	8,23003
	Всього	11,37	14,88921
3	1	37,0	8,23273
	2	3,7	11,70043
	3	15,8	15,39697
	Всього	18,83	18,24939
Всього	1	20,53	17,82430
	2	4,83	10,93896
	3	7,93	11,87850
	Всього	11,1	15,33304

Таблиця 2. Двофакторний дисперсійний комплекс

Table 2. Anova dvofaktornyy complex

Фактор А	Фактор В			Середнє
	1	2	3	
1	0,4	4,7	4,2	3,10
2	24,2	6,1	3,8	11,37
3	37,0	3,7	15,8	18,83
Середнє	20,53	4,83	7,93	11,10

Таблиця 3. Показники критерію Фішера для досліджених параметрів
Table 3. Performance criteria for Fischer studied parameters

F	df1	df2	Sig.
3,32	8	81	0,2

Таблиця 4. Результати дисперсійного аналізу впливу факторів на життєдіяльність періодафній
Table 4. Results of variance analysis of the impact factors of vital activity tseriodafniiy

Джерело мінливості	F _{емп.}	df ₁	df ₂	p-рівень	F _{кр.} (p = 0,05)	Порівняння
Модельна	13,631	8	81	0,00000000003	2,05	F _{емп.} > F _{кр.}
Фактор А	16,877	2	81	0,00000075	3,11	F _{емп.} > F _{кр.}
Фактор В	18,841	2	81	0,00000019	3,11	F _{емп.} > F _{кр.}
АЧВ	9,404	4	81	0,00000271	2,48	F _{емп.} > F _{кр.}

Графік середніх значень (рис. 1) свідчить, що при збільшенні обсягу дріжджів у кормовій суміші при доброму освітленні (2000 люкс) збільшується плодючість. При освітленні у 150 люкс додавання 0,00125 г дріжджів підвищує плодючість. При освітленні у 300 люкс плодючість дещо збільшується при збільшенні показника фактору А, а потім вона зменшується.

Слід окремо зазначити, що в жодному варіанті нами не спостерігалася 100%-ва смертність рачків. Також в усіх варіантах досліджень тест-культура мала чутливість в межах, припустимих для проведення біоіндикаційних досліджень.

Таким чином, можна зазначити, що різні екологічні фактори мають неоднакове значення для нормального розвитку зоокультури періодафній. Тому, виходячи з отриманих результатів, побудовано імовірну модель значення екологічних факторів при формуванні штучних умов існування зоокультури, тобто ресурсу, необхідного для забезпечення можливості існування цієї культури в певних параметрах.

Ресурс штучного середовища можна уявити як багаточасову структуру (своєрідний пиріг), складену з кількісних показників впливу окремих екологіч-

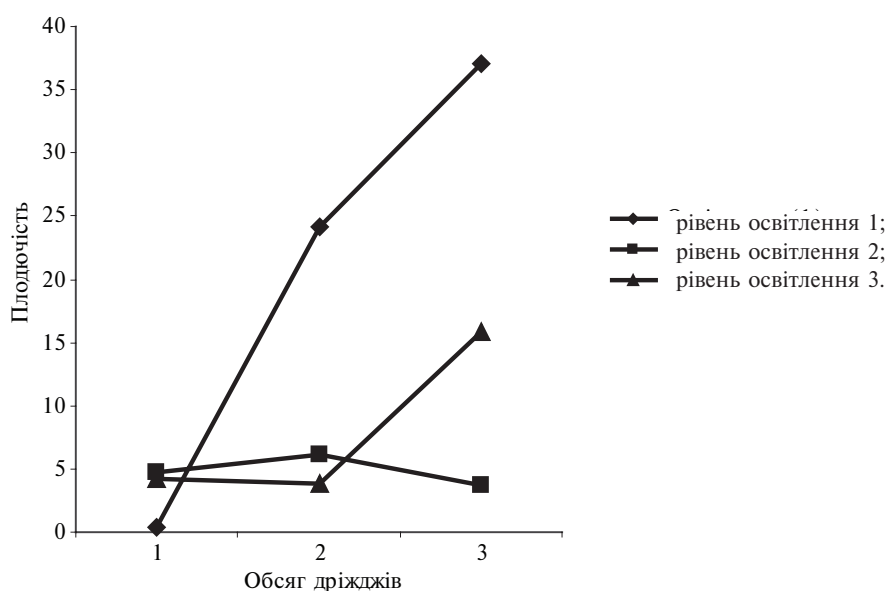


Рис. 1. Графік середніх значень зміни плодючості під впливом факторів А та В.

Fig. 1. Schedule averages fertility changes under the influence of factors A and B.

них факторів на організми: розподіл чисельності та інші життєві прояви, тобто на ємність цього середовища для даної культури (рис. 2). Як і будь-який «пиріг», ця структура тільки складається з різних компонентів та шарів, але не зводиться до них (його не можна розібрати на складові, не втративши самого пирога), так і ресурсність середовища — залежить від окремих факторів, але не зводиться лише до них (принцип адаптивності).

Перші три рівні формування відповідних ресурсів середовища (рис. 3) слід вважати базовими якісними, оскільки вони працюють за загальнобіологічним правилом «все або нічого». Так, вміст кисню (1-й рівень) повинен перевищувати 6 мг/мл, інакше церіодафнії просто гинуть незалежно від будь-яких інших показників середовища. Якщо цей показник відповідає вказаній вимозі, то з'являється сама можливість існування цієї аеробної культури, реалізація якої вже залежить від дії інших факторів. Через абсолютне значення саме цей показник поставлено як основний.

Вплив токсикантів (2-й рівень) передбачає відсутність у питній воді активного хлору або інших компонентів «знезараження» води, а також будь-яких токсикантів у надпорогових кількостях. Якщо будь-який токсикант наближається за концентраціями до LD_{100} , то лише його наявність, незалежно від будь-яких інших чинників, робить відповідне середовище непридатним для існування церіодафнії.

Перші два рівні є обов'язковими для формування самої потенційної можливості існування організмів. Зрозуміло, що це існування є лише потенційним — тільки сприятливий комплекс інших чинників може забезпечити процвітання виду. Але без цих базових факторів мова про існування популяції взагалі не може йти.

Температура середовища (3-й рівень) повинна бути в достатньо вузьких межах — $(25 \pm 2)^\circ\text{C}$. Будь-які відхилення від цього діапазону порушують можливість здійснення повноцінного життєвого циклу з партеногенетичним розмно-

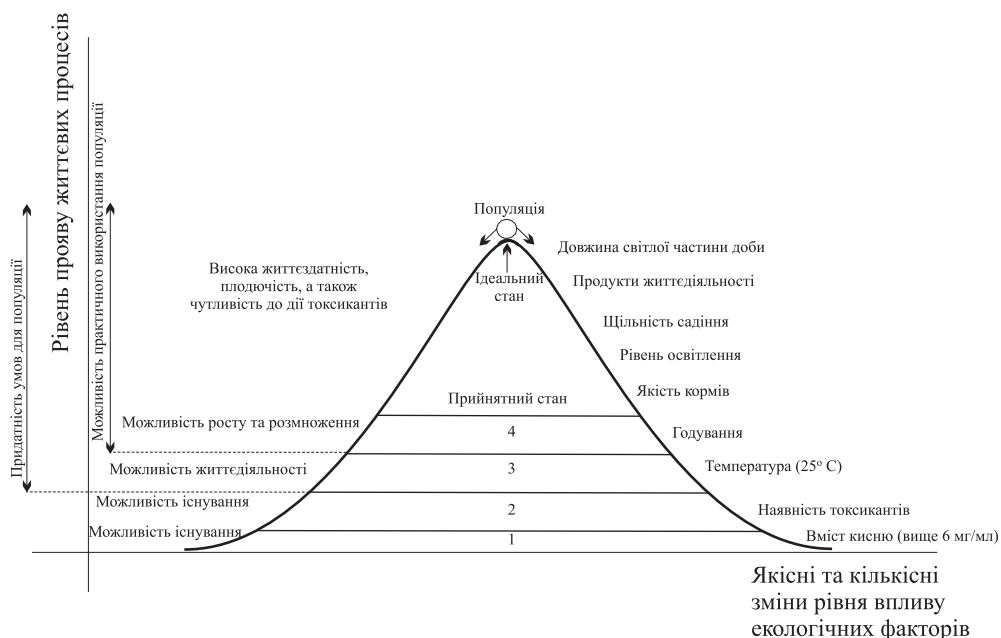


Рис. 2. Графічне уявлення про ресурси середовища для утримання популяції *Ceriodaphnia affinis* у штучних умовах.

Fig. 2. Graphical representation of the capacity of artificial environment for the conditions of the population *Ceriodaphnia affinis*.

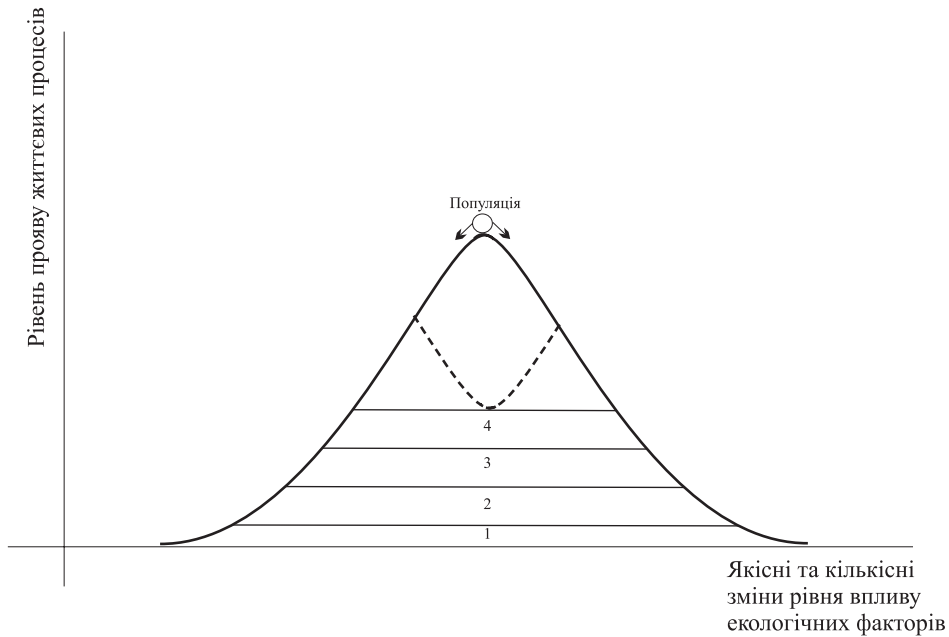


Рис. 3. Рівень флуктуації ємності середовища без катастрофічних наслідків для популяції.

Fig. 3. level fluctuations capacity environment without catastrophic consequences for the population.

женням, потрібним для збереження культури з очікуваними якість. Адже культура може не лише існувати, але й достатньо ефективно розвиватися при значно більшому діапазоні температур, але при цьому вона переходить від партеногенетичного розмноження до двостатевого, втрачає чутливість до дії токсикантів, з'являються самці та «зимуючі» яйця. Тобто при цьому не досягається мета створення культури церіодафнії — отримання тест-об'єктів для токсикологічних тестів.

Цю мету закладено у температурний діапазон, який таким чином, стає базовою умовою для ведення культури саме *Ceriodaphnia affinis*.

Отже, сукупність перших трьох базових якісних факторів формує потенційні можливості для використання популяції церіодафнії. Зрозуміло, що якість культури не визначається лише цими факторами, але без них вона виявляється взагалі непридатною для токсикологічних досліджень. Тобто, адаптивні можливості самої популяції тварин щодо перенесення умов існування ширші порівняно з вимогами людини до практичного застосування відповідного виду.

Живлення (4-й рівень формування ресурсів середовища) визначає вже не тільки можливість існування, а й можливість росту, розвитку та розмноження окремих особин. В окремих випадках навіть шойно народжені церіодафнії здатні прожити кілька діб без живлення, але вони при цьому не розвиваються і, зрозуміло, не можуть залишити нащадків.

Якщо всі чотири перших рівні ресурсів забезпечені, популяція потрапляє до більш-менш прийнятнього стану, в якому здатна ефективно розвиватися й навіть процвітати. Всі інші екологічні фактори, які наведено на рисунку, так і інші (наприклад, своєчасна заміна середовища існування, різноманіття кормів, електромагнітні впливи тощо) так само можуть суттєво впливати на такі прояви життєвих процесів окремих особин, як ріст, розвиток, народження нащадків тощо. У той же час популяція в цілому за рахунок своєї норми реакції здатна існувати більш-менш тривалий час у цих межах коливання факторів. Для формування певної чисельності популяції, тобто ємності середовища означені фактори

виявляються менш важливими; також може спостерігатися їхнє взаємне часткове компенсування (як певна нестача кормів дещо компенсується добрим освітленням чи навпаки).

Якщо всі фактори знаходяться в оптимумі, то популяція потрапляє до оптимального за заданими ресурсними умовами ємності цього середовища стану, який через залежність від багатьох факторів є нестабільним і не може підтримуватися нескінченно довго. Але коливання ємності середовища в межах прийнятого стану (рис. 3) не мають катастрофічних наслідків для чисельності популяції, дозволяючи їй підтримуватися на більш-менш стабільному рівні (наближається до точки К). У випадку коливання ємності середовища в прийнятно-оптимальних межах можна стверджувати, що популяція знаходиться в умовах, що відповідають її адаптивним можливостям.

Катастрофічні ж впливи на популяцію (рис. 4), навіть тимчасові, можуть викликати її повну загибель. Викликані вони можуть бути навіть тимчасовими катастрофічними змінами вирішальних чинників — наприклад, нестача кисню або надлишком токсикантів. Як наслідок, відбувається якісна перебудова середовища існування, яка може набувати вигляду катастрофи. Причому викликана вона у даному випадку може бути докорінними змінами лише єдиного фактора при незмінності всіх інших, які виявляються абсолютно неприциповими для самої можливості існування популяції.

Згідно уявлень К. С. Бурдіна (1985), вплив негативних чинників позначається спочатку на молекулярному та клітинному рівнях як найбільш чутливих і лише з часом, у випадку перевищення компенсаторних механізмів організму, виявляється в змінах структури органів, тканин, що в цілому призводить до порушення їхнього функціонування, репродуктивних процесів, передлетального стану тощо. Виходячи з отриманих нами результатів, подібні зміни можуть стосуватися лише вторинних (не базових) факторів, які визначають можливість процвітання культури та рівень її працездатності. Базові фактори, навіть при нетривалій негативній дії, роблять принципово неможливим саме існування

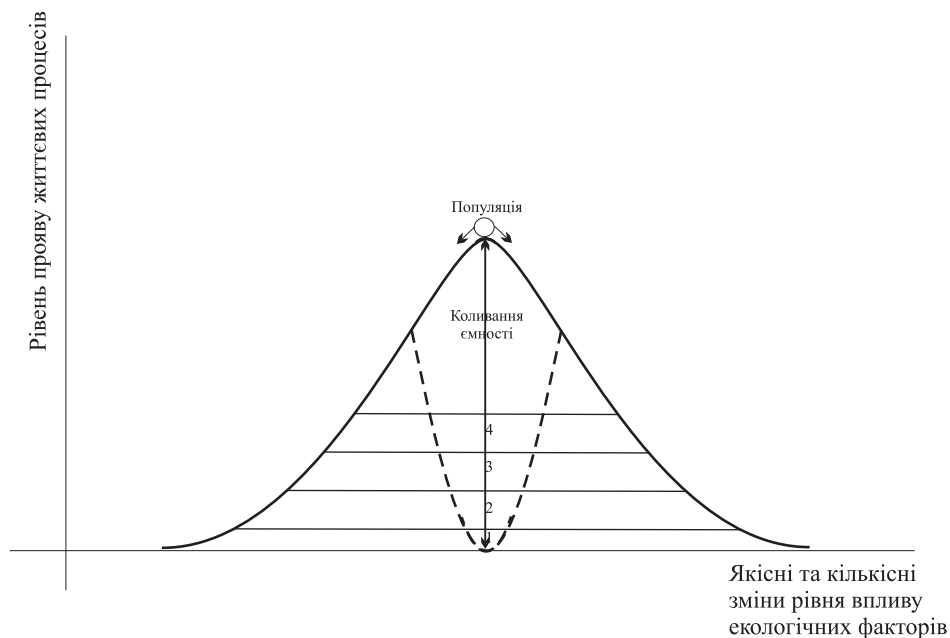


Рис. 4. Катастрофічні зміни ємності середовища.

Fig. 4. Catastrophic change capacity environment.

культури. Слід передбачати подібну реакцію на критичну дію базових факторів і в природних популяціях — реакції на рівні організмів у цьому випадку можуть суттєво випереджати зміни клітинного та тканинного рівнів, зумовлюючи принципову неможливість самого існування організмів в умовах відсутності життєво важливих ресурсів середовища. Скоріш за все, саме відсутність подібних базових факторів спричинює зникнення окремих елементів біологічного різноманіття, а не погіршення інших, які й призводять до змін молекулярного, клітинного, а згодом й загальноорганізмального рівнів.

Також слід враховувати, що на структуру ємності середовища для періодафній у природних умовах також будуть впливати інші екологічні компоненти (наприклад, хижаки, конкуренти, хвороби, інші чинники — добова та сезонна цикліка екологічних подій тощо). У той же час принцип роботи цієї ємності навіть у природних умовах виявиться схожим. Проте неможливо передбачити, який саме фактор може виявитися найбільш згубним і визначить якісні перебудови середовища та подальшу можливість існування популяції. Можливо, що при цьому ми стикаємося з відносністю явища адаптації — жоден організм не може мати безмежну толерантність до дії всіх екологічних факторів.

Загальновизнаним є факт функціонування біологічних систем лише у випадку їхнього знаходження в коливальному режимі (Емельянов, 1999). Наслідком подібних коливань є абсолютно непередбачувані неспрямовані (флюктуючі) зміни ємності середовища відповідних організмів та відповідна реакція останніх.

Це дещо нагадує катастрофізм у розвитку популяцій у графічному викладі І. Г. Емельянова (1999).

Висновки

1. Екологічні фактори мають різні наслідки впливу на зоокультуру *Ceriodaphnia affinis* в залежності від їхньої важливості для тварин та мети створення культури людиною.

2. Якісні базові фактори зумовлюють саму можливість існування культури, а кількісні формують її життєві та практичні характеристики — саме в їхніх межах знаходиться зона прийнятно-оптимального стану популяції.

3. Незначні коливання кількісних факторів середовища можуть компенсуватися за рахунок норми реакції популяції й не призводять до катастрофічних змін її чисельності. Якщо ж відбуваються навіть тимчасові коливання якісних базових факторів (наприклад, нетривалий підйом температури до 40°C і більше), то ці зміни набувають катастрофічних наслідків.

4. Оптимальний стан популяції є практично недосяжним — при підході до нього відразу порушуються ті чи інші екологічні характеристики, що відкидає популяцію до нижчих, більш стійких шаблів.

Биоиндикация загрязнений наземных экосистем / Э. Вайнерт и др.; под общ. ред. Шуберта. — М. : Мир, 1988. — 350 с.

Брень Н. В. Использование беспозвоночных для мониторинга рек Украины // Гидробиол. журн. — 1999. — 35, № 4. — С. 75–88.

Бурдин К. С. Основы биологического мониторинга. — М. : Изд-во Моск. ун-та, 1985. — 158 с.

Габузов О. С. Зоокультура : Учебное пособие. — М. : ФГОУ ВПО МГАВМиБ им. К. И. Скрябина, 2003. — 210 с.

Емельянов И. Г. Разнообразие и его роль в функциональной устойчивости и эволюции экосистем. — Киев, 1999. — 165 с.

КНД 211.1.4.055–97. Методика визначення гострої летальної токсичності води на ракоподібних *Ceriodaphnia affinis* Lilljeborg / А. М. Крайнюкова та ін. — К., 1997. — 23 с.

КНД 211.1.4.056–97. Методика визначення хронічної летальної токсичності води на ракоподібних *Ceriodaphnia affinis* Lilljeborg / А. М. Крайнюкова та ін. — К., 1997. — 24 с.

Ковалева Н. Г., Ковалев В. Г. Биохимическая очистка сточных вод предприятий химической промышленности. — М. : Химия, 1987. — 160 с.

- Кокова В. Е. Непрерывное культивирование беспозвоночных. — Новосибирск : Наука, 1982. — 168 с.
- Корж О. П. Вплив умов утримання на працездатність культури *Ceriodaphnia affinis* Lilljeborg [Електронний ресурс] // Актуальні питання біології, екології та хімії / О. П. Корж, С. Ф. Підкопайло, М. В. Іванов. — 2009. — 1, № 3. — С. 66–71. — [http:// sites.znu.edu.ua/bio-eco-chem-sci/](http://sites.znu.edu.ua/bio-eco-chem-sci/)
- Лакін Г. Ф. Биометрия. — М. : Высш. шк., 1990. — 351 с.
- Любищев А. А. Дисперсионный анализ в биологии. — М. : Изд-во Моск. ун-та, 1986. — 200 с.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов / Ф. Д. Мордухай-Болтовской, А. С. Литвинов, Б. А. Скопинцев и др. — М. : Наука, 1975. — 240 с.
- Шитиков В. К., Розенберг Г. С., Зинченко Т. Д. Количественная гидроэкология: методы системной идентификации. — Тольятти : ИЭВБ РАН, 2003. — 463 с.
- Ensrink Pizette, Luwer Wilcy. Reproductive strategy of *D. magna* effects, the sensitiviof its progeny in acute toksiti tests // Aquat. Toxicol. — 1990. — 17, N 1. — P. 15–25.