

УДК 574.583(282.247.324)

Ю.Ф. ГРОМОВА, к. б. н., ст. наук. співроб.,

Інститут гідробіології НАН України,
просп. Героїв Сталінграда, 12, Київ, 04210, Україна
e-mail: yulia.gromova@gmail.com

Гельмгольц-Центр екологічних досліджень — UFZ,
Брюкштрассе 3а, 39114 Магдебург, Німеччина
e-mail: yuliia.hromova@ufz.de
ORCID 0000-0003-4684-6864

I.I. АБРАМ'ЮК, к. б. н., мол. наук. співроб.,

Інститут гідробіології НАН України,
просп. Героїв Сталінграда, 12, Київ, 04210, Україна
e-mail: abrmyk@yahoo.com
ORCID 0000-0002-9998-362X

ЗОО- ТА ІХТІОПЛАНКТОН ЗАРОСТЕЙ ВОДНИХ РОСЛИН ТА ПРИЛЕГЛИХ ДІЛЯНОК ЛІТОРАЛІ ВОДОЙМ РІЗНОГО ТИПУ ПОНИЗЗЯ р. ДЕСНИ

Дослідження зоо- та іхтіопланктону в літоральній зоні водойм різного типу пониззя р. Десни показали значні відмінності в угрупованнях заростей водних рослин та прилеглих ділянках чистоводдя. Складна структура середовища, що створювалась водою рослинністю, забезпечувала більше таксономічне багатство, чисельність і біомасу угруповань зоопланктону порівняно з відкритим мілководдям, в тому числі на початку літа, в період найбільшого розвитку іхтіопланктону, що свідчить про достатню кормову базу. Найбільші кількісні параметри зоопланктону були характерні для багатовидових заростей заплавних водойм, особливо в лентичних умовах, на відміну від невеликих одновидових заростей русла р. Десни, розвиток яких був лімітований високою швидкістю течії. Іхтіопланктон також надавав перевагу заростям водних рослин. Його найбільші видове багатство, кількісний розвиток та представленість розмірно-вікових груп спостерігались у заростях напівпроточній заплавної водойми, гідрравлічно пов'язаної з руслом.

Ключові слова: зоопланктон, іхтіопланктон, літораль, зарості водних рослин, ріка, заплавні водойми.

Зарості водних рослин, з їхньою різноманітною структурою можуть збільшувати різноманіття біотопів, забезпечувати доступність кормових ресурсів, зменшувати швидкість течії, створюючи укриття для різних угруповань, таких як зоо- та іхтіопланктон. З іншого боку, зарості можуть

Ц и т у в а н н я: Громова Ю.Ф., Абрам'юк I.I. Зоо- та іхтіопланктон заростей водних рослин та прилеглих ділянок літоралі водойм різного типу пониззя р. Десни. Гідробіол. журн. 2022. Т. 58, № 6. С. 21—40.

сприяти збільшенню кількості хижаків, якими для зоопланктону є макрофіти безхребетні, дрібні риби та їхні личинки [18, 20, 21, 26 та ін.]. Макрофіти можуть чинити токсичну дію на планктон через виділення метаболітів, викликати різко виражені добові зміни вмісту кисню, дефіцит кисню, створювати конкуренцію за ресурс для асоційованих із заростями фільтраторів тощо [5, 12, 30 та ін.].

Переважна більшість досліджень свідчить про те, що зарості водних рослин сприяють розвитку зоопланктонних угруповань завдяки формуванню складної структури середовища [17, 18, 28 та ін.], хоча є і протилежні дані [32]. Структурованість середовища, що створюється заростями водних рослин різного морфотипу та щільноті, впливає на структуру і кількісні параметри зоопланктону [3, 12, 23, 32]. Показано більший розвиток зоопланктону в занурених макрофітах, з більш розсіченим листям та більшою щільністю заростей [1, 3, 14, 17 та ін.].

Розподіл риб впродовж сезону змінюється, як і надання ними переваги різним біотопам, залежно від виду та віку. Личинки риб (іхтіопланктон), аналогічно водним безхребетним, використовують структурованість літоральної зони як рефугіум та місце живлення. Свідчення про особливості поширення риб у заростях дозволяють припустити, що щільні занурені макрофіти забезпечують простір для зоопланктону без хижаків [19, 28].

Складність взаємовідносин в угрупованнях заростей та на їхній межі обумовлює необхідність досліджень різних біотичних груп у взаємозв'язку. Мета даної роботи — визначити склад, кількісний розвиток, структуру зоо- та іхтіопланктону заростей водних рослин та прилеглих ділянок відкритої літоралі у водоймах різного типу пониззя р. Десни.

Матеріал і методика досліджень

Дослідження проводили на ділянці нижньої течії рівнинної р. Десна, що має розвинену систему заплавних водойм, в районі с. Вища Дубечня. Беручи до уваги те, що розвиток угруповань гідробіонтів у заростях в значній мірі залежить від морфотипу та щільноті водної рослинності [3, 12 та ін.], які можуть змінюватись в ході сезонної сукцесії, дослідження проводили в різні місяці літньо-осіннього періоду (червень, липень, серпень, жовтень) 2017 р. Було обрано три найбільш поширені типи водойм з різними умовами проточності: русло, напівпроточна заплавна водойма (рукав) і непроточна заплавна водойма (озеро). Русло р. Десни досліджували на ділянці нижче впадіння правого рукава ($50^{\circ}728335''N$, $30^{\circ}689702''E$). В якості напівпроточної заплавної водойми було обрано правий рукав р. Десни, що протікає між селами Пірнове і В. Дубечня, в його нижній ділянці ($50^{\circ}728940''N$, $30^{\circ}689444''E$). Гідравлічний зв'язок рукава з руслом порушувався під час літньої межені. Модельним об'єктом непроточної заплавної водойми, гідравлічний зв'язок якої з руслом втрачено, слугувало заплавне озеро Вовче Гирло ($50^{\circ}41'53.3''N$ $30^{\circ}42'00.7''E$).

Дослідження проводили в літоральній зоні водойм у двох біотопах: у заростях водних рослин (переважно, макрофітів) та на відкритому мілко-

водді (чистоводді) поряд із заростями. Для відбору проб у заростях водних рослин було обрано характерні рослинні асоціації досліджуваних ділянок водойм: зарості з переважанням сусаку в руслі та багатовидові змішані зарості — в рукаві та озері (опис нижче).

Проби відбирали двохлітровим кухлем з глибини приблизно 30 см від поверхні, профільтровуючи 30—50 л води крізь планктонну сітку Апштейна (розмір вічка 76 мкм) та фіксували формаліном. Опрацьовували матеріал згідно стандартним гідробіологічним методикам [7]. Личинки риб, виявлені в пробах зоопланкtonу, визначали під бінокуляром МБС-9 за визначниками [2, 6, 8, 29]. Довжину вимірювали за допомогою міліметрового паперу з точністю до 0,5 мм, масу — на торсійних вагах Techniprot WT 1000 з точністю до 1 мг. Періоди та етапи розвитку риб визначали за загальноприйнятою системою [2]. Таксономію і номенклатуру риб у статті наведено згідно [8].

Розрахунок кількісних параметрів зоопланкtonу здійснювали за допомогою програмного пакету WaCo [11]. При описанні таксономічного складу зоопланкtonу використовували термін НІТ — нижчий ідентифікований таксон. До рангу виду було визначено 85 % НІТ. До складу комплексу домінуючих таксонів зоопланкtonу включали такі, що складали ≥50 % від загальної деструкції угруповання, оскільки цей показник враховує роль чисельності і біомаси.

Вимірювання фізичних параметрів води здійснювали згідно [7]. За період досліджень температура води у заростях водних рослин була подібною або вище, ніж на відкритому мілководді. Найбільша різниця між температурою води у заростях і на чистоводді складала 4 °C (табл. 1).

Результати досліджень

Водна рослинність. Характер заростання водойм пониззя р. Десни впродовж вегетаційного періоду визначається перш за все умовами проточності. Так, в руслі річки, для якого характерна достатньо висока швидкість течії (див. табл. 1), прибережна водна рослинність була дуже бідною. В місцях дослідження на піщано-мулистому дні спостерігались вузькі прибережні плями (1—2 м²) сусака зонтичного (*Butomus umbellatus* L.), між стеблами якого іноді знаходилися рідкі гілки кущирю зануреного (*Ceratophyllum demersum* Linnaeus), рдесників (*Potamogeton* sp.), ряски малої (*Lemna minor* L.) і триборознистої (*Lemna trisulca* L.).

Рукав р. Десни із замуленим дном в районі впадіння в основне русло на початку літа був приблизно на 20 % зарослий макрофітами. В період межені зона заростання збільшувалась у бік звуження протоки біля впадіння у русло. На відміну від руслової станції, тут розвивались рослини з плаваючим на воді листям — глечики жовті (*Nuphar lutea* L. & Smith), між яким знаходились синузії ряски малої і триборознистої. У водній товщі спостерігались скучення кущирю зануреного, рдесників, водопериці колосистої (*Myriophyllum spicatum* L.) та нитчастих водоростей. Прибережна смуга, завширшки близько одного метра, була вкрита поясом земно-

водних рослин, серед яких домінували їжача голівка (*Sparganium* sp.) та сусак зонтичний.

Прибережна смуга заплавного оз. Вовче Гирло була на 1,5—2,0 м заросла рослинами-гелофітами, що вкривали приблизно 10 % водної поверхні. Зустрічались мітлиця повзуча (*Agrostis stolonifera* L.), лепешняк великий (*Glyceria maxima* (C. Hartm.) Holmb.), їжача голівка, очерет озерний (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.), стрілиця звичайна (*Sagittaria sagittifolia* L.), водяний жовтець плаваючий (*Batrachium fluitans* (Lam.) Wimm.). Вздовж поясу гелофітних рослин розташувався пояс рослин з плаваючим на воді листям, завширшки 1,5 м, з домінантованням латаття білого (*Nymphaea alba* L.). Жабурник звичайний (*Hydrocharis morsus-ranae* L.) та глечики жовті відмічались поодиноко. Спостерігались скучення ряски малої і триборознистої, кущир зануреного, нитчастих водоростей та, одночно, сальвінія плаваюча (*Salvinia natans* (L.) All.). Глибина складала 2,5—3,0 м. Мулистє дно було повністю вкрите зануреною рослинністю, серед якої переважав кущир занурений, виявлені поодинокі розетки водяного різаку звичайного (*Stratiotes aloides* L.).

В рукаві та озері зарості водних рослин досягали найбільшої щільноти в середині та наприкінці вегетаційного періоду, в руслі — починали вегетувати пізніше і суттєво не ущільнювались. Восени в заростях спостерігались частково сухі стебла повітряно-водних рослин, між якими занурена рослинність була розріджена або відсутня. В цей період в озері

Таблиця 1
**Температура води (*t*), глибина (*h*) та швидкість течії (*V*) в літоральній зоні
водойм різного типу пониззя р. Десни в різні місяці 2017 р.**

Водойми	Місяці	Зарости		Чистоводдя		
		<i>t</i> , °C	<i>h</i> , м	<i>t</i> , °C	<i>h</i> , м	<i>V</i> , м/с
Русло	VI	22,0	0,3	22,0	0,8	0,38
	VII	22,7	0,3	22,7	0,8	0,2
	VIII	22,0	0,3	22,0	0,8	0,33
	X	11,0	0,2	10,0	0,8	0,28
Рукав	VI	22,0	0,5	22,0	0,8	0,14
	VII	28,0	1,0	24,0	0,8	0
	VIII	23,0	0,8	23,0	0,5	0,05
	X	10,2	0,6	10,0	0,8	0,04
Озеро	VI	23,5	1,5	23,5	1,5	0
	VII	23,0	1,5	23,0	1,2	0
	VIII	21,5	0,8	21,5	0,8	0
	X	10,0	0,8	10,0	0,8	0

найпоширенішими були зарості рогозу широколистого (*Typha latifolia L.*).

Зоопланктон. У період досліджень таксономічне багатство зоопланктону заростей водних рослин у водоймах різного типу складало 87 НІТ (Rotifera — 36, Cladocera — 33, Copepoda — 18), відкритого мілководдя — 74 НІТ (відповідно 36, 26, 12). У заростях русла і рукава кількість таксонів зоопланктону в цілому була більша за чистоводні ділянки, тоді як в озері різниця була несуттєва. В обох біотопах різних типів водойм за кількістю таксонів переважали коловертки або/і гіллястовусі ракоподібні. Таксономічне багатство зоопланктону в літоральних біотопах озера перевищувало відповідні значення в руслі і рукаві (табл. 2).

Для динаміки таксономічного багатства зоопланктону в заростях водних рослин впродовж літньо-осіннього періоду в руслі і рукаві було характерне зростання до кінця літа, в озері — аж до осені. Співвідношення таксономічних груп зоопланктону за кількістю НІТ в руслі та в першу половину літа в рукаві було не стабільне, тоді як в озері майже не змінювалось (рис. 1, а). Для динаміки таксономічного багатства зоопланктону на чистоводді було характерне чергування підйомів і спадів. В рукаві і озері найбільша кількість таксонів відмічалась у липні, в руслі — у серпні. Мінімум таксономічного багатства спостерігалось у період літньої межени (серпень) в рукаві, коли відбулось його обміління і втрата зв'язку з руслом. В руслі і рукаві частка коловерток зменшувалась після весняно-літньої повені, при цьому в руслі вона знову дещо зростала в період літньо-осінньої межени. В озері таксономічна структура помітно не змінювалась протягом всього літньо-осіннього періоду (рис. 1, б).

Кластерний аналіз подібності складу літорального зоопланктону досліджуваних водойм виявив максимальну спільність зоопланктону в озері між зарослими і прилеглими до них чистоводними ділянками, що може бути обумовлено відсутністю різкої зміни умов існування для зоопланктону на межі із заростями в лентичних умовах. Чистоводні ділянки проточних водойм (річка, рукав) були більш подібні за складом зоопланктону, ніж сусідні ділянки заростей і чистоводдя в кожній водоймі (рис. 2).

Таблиця 2
Кількість НІТ зоопланктону в літоралі русла, рукава і заплавного озера р. Десни біля с. В. Дубечня в літньо-осінній період 2017 р.

Водойми	Біотопи	Rotifera	Cladocera	Copepoda	Загалом
Русло	Зарості	15	21	12	48
	Чистоводдя	18	15	4	37
Рукав	Зарості	18	22	11	51
	Чистоводдя	10	15	6	31
Озеро	Зарості	25	25	17	67
	Чистоводдя	31	26	12	69

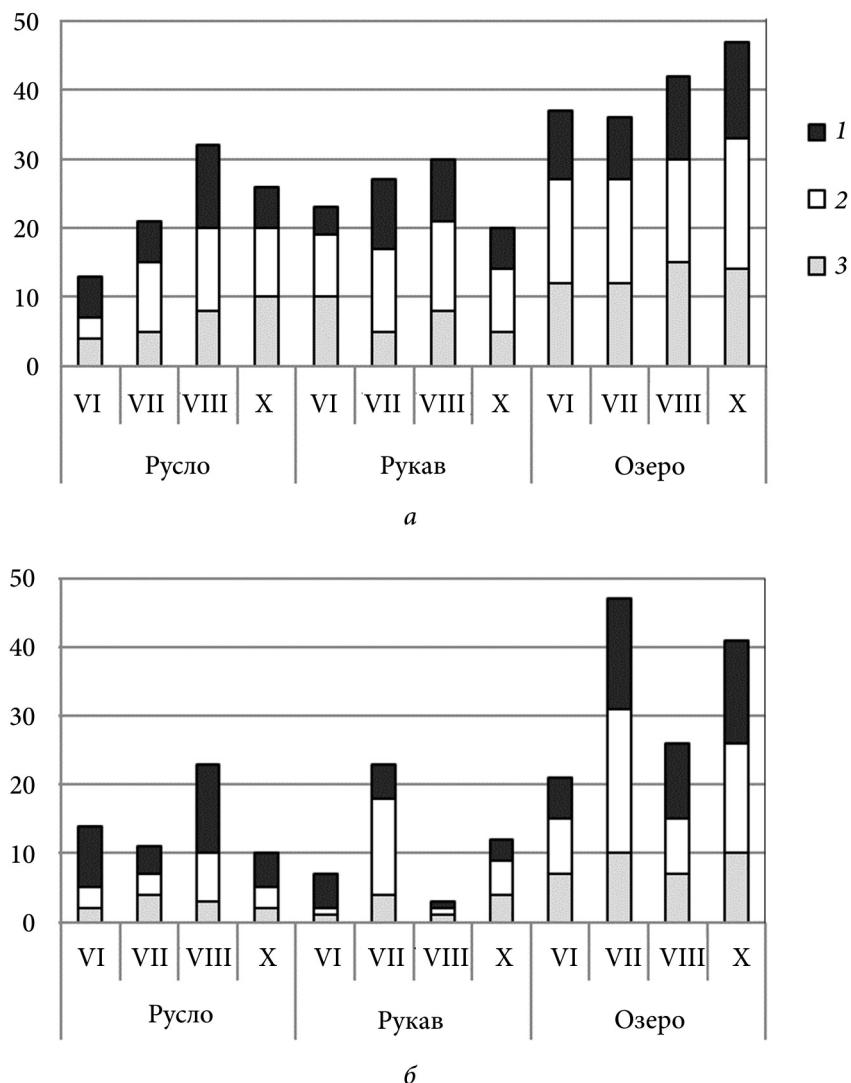


Рис. 1. Динаміка НПТ-багатства зоопланктону у водоймах різного типу пониззя р. Десни в заростях (а) і на чистоводді (б) в літньо-осінній період 2017 р.: 1 — Rotifera; 2 — Cladocera; 3 — Copepoda

Серед виявлених таксонів зоопланктону в середньому 62 % (від 39 до 76 % у водоймах різного типу) були спільними для обох біотопів (рис. 3). Наявність значної частки спільних видів у різних біотопах пояснюється їхнім існуванням у гідродинамічному середовищі, евритопністю деяких видів, міграціями. У проточних водоймах фітофільні види зоопланктону більш інтенсивно вимиваються із заростей, завдяки чому вони часто реєструються на чистоводді, тоді як пелагічні види зустрічаються у заростях. В літоралі лентичних водойм пелагічні представники зоопланктону також мають тенденцію у денний час залишати відкриту воду, концентру-

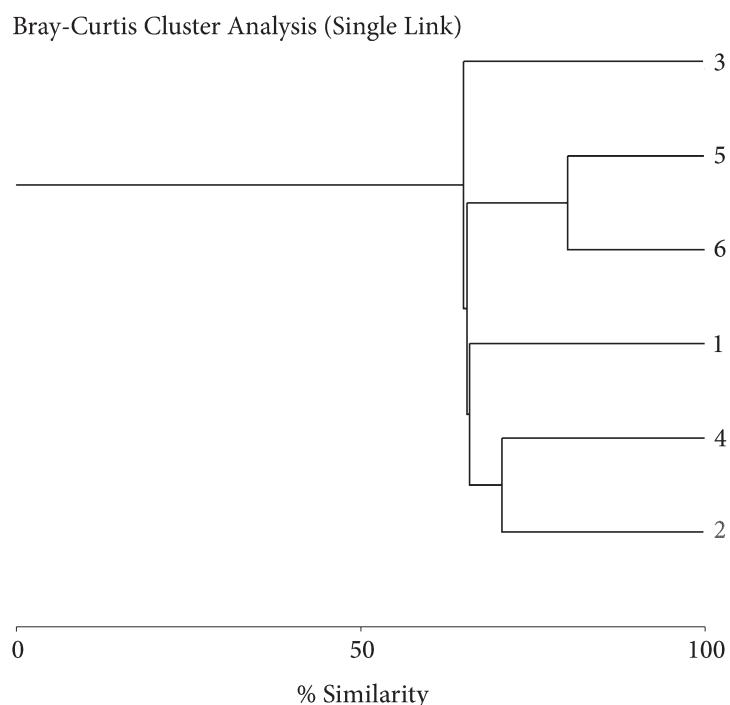


Рис. 2. Кластер подібності таксономічного складу зоопланкtonу в літоральній зоні водойм різного типу пониззя р. Десни з урахуванням різних біотопів у літньо-осінній період 2017 р.: 1 — зарості, русло; 2 — чистоводдя, русло; 3 — зарості, рукав; 4 — чистоводдя, рукав; 5 — зарості, озеро; 6 — чистоводдя, озеро

ючись в або біля заростей [24, 31 та ін.]. Ймовірно тому найбільша частка спільних таксонів у біотопах заростей і чистоводдя була характерна для озера (76 %).

Загалом, у заростях найчастіше зустрічались особини ювенільних стадій копепод (100 % трапляння), *Eucyclops serrulatus* (Fisch.), *Harpacticoida* gen. sp. (90—100 %), *Sida crystallina* (O.F. Müll.), *Simocephalus vetulus* (O.F. Müll.), *Acroperus harpae* (Baird), *Euchlanis dilatata* Ehrb., *Euchlanis deflexa* (Gosse) (80—90 %), *Eucyclops macrurus* (Sars), *Chydorus sphaericus* (O.F. Müll.) (70—80 %), *Macrocylops albidus* (Jur.), *Graptoleberis testudinaria* (Fisch.), *Bdelloidea* gen. sp. (60—70 %), *Pseudochydorus globosus* (Baird), *Pleuroxus trigonellus* (O.F. Müll.), *Coronatella rectangula* (Sars), *Scapholeberis mucronata* (O.F. Müll.), *Mesocyclops leuckarti* (Claus) (50—60 %). Третина цих таксонів часто траплялась і на чистоводді. Так, найбільша частота трапляння на чистоводді була характерна для особин ювенільних стадій копепод (80—100 %), *E. dilatata* (60—80 %), *C. sphaericus*, *E. deflexa*, *Synchaeta* sp., *Thermocyclops oithonoides* (Sars), *Alonella nana* (Baird), *Bosmina longirostris* (O.F. Müll.), *Ceriodaphnia quadrangula* (O.F. Müll.), *G. testudinaria*, *S. crystallina* (50—60 %).

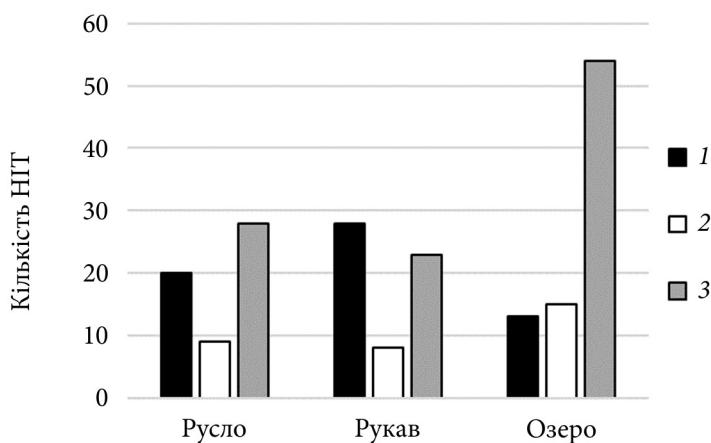


Рис. 3. Кількість НДТ зоопланктону, виявленіх у заростях водних рослин (1), на чистоводді (2) та в обох бентопа (3) водойм різного типу пониззя р. Десни в літньо-осінній період 2017 р.

Склад домінуючих НДТ зоопланктону в літоральній зоні досліджених водойм був достатньо мінливим. В заростях русла на початку і наприкінці вегетативного періоду головну роль відігравали коловертки р. *Euchlanis*, в середині літа — ракоподібні *S. crystallina* та *E. serrulatus*. В заростях рукава і озера впродовж вегетаційного періоду домінували планктонні ракоподібні, серед яких в період найбільшої вегетації були характерними *S. veltulus* (рукав) та *C. quadrangula* (озера). Фітофільні види, що розвивались у заростях водних рослин, часто розповсюджувались на сусідні ділянки відкритої літоралі, особливо в періоди найбільшої вегетації. До складу комплексів домінуючих видів на ділянках відкритого мілководдя також входили пелагічні види (*Bosmina longirostris* (O.F. Müll.), *Keratella quadrata* (Müll.), *Asplanchna priodonta* Gosse). Особини ювенільних стадій копепод мали більше значення на чистоводних ділянках. Найбільш постійний склад домінантів впродовж вегетаційного періоду був характерний для заростей озера (табл. 3).

Кількісний розвиток зоопланктону помітно різнився залежно від типу водойми, бентопа та сезону. Найменші значення чисельності та біомаси угруповань спостерігались у руслі, найбільші — в озері, значно коливались по місяцях в рукаві. В заростях водойм різного типу чисельність і біомаса зоопланктону, як правило, буливищими ніж на чистоводді на один—четири порядки, іноді різниця була не суттєва. Оскільки руслова прибережна рослинність починає розвиватись пізніше через високу швидкість течії в руслі, рясність зоопланктону в заростях русла на початку літа перевищувала таку на чистоводді тільки в два рази. Також відмічено невисокий кількісний розвиток зоопланктону між листям глечиків жовтих в рукаві восени. При цьому в заростях повітряно-водної і зануреної рослинності в руслі та озері показники кількісного розвитку

зоопланктону були високими навіть наприкінці вегетаційного сезону. Зокрема, біомаса зоопланктону в заростях озера у жовтні досягала 23,02 г/м³. Найбільшого кількісного розвитку зоопланктон в руслових заростях досягав наприкінці літа, в рукаві — в середині літа; в озері високі значення показників рясності спостерігались протягом всього вегетаційного періоду (рис. 4).

Для сезонної динаміки таксономічної структури зоопланктону в руслі р. Десни був характерний більший розвиток ротаторного комплексу на початку і наприкінці вегетаційного сезону. Так, на початку літа, коли вода рослинність була менш розвинена, частка коловерток у заростях (86 % чисельності та 54 % біомаси зоопланктону) була близькою до такої на чистоводді (64 і 56 % відповідно). В середині літа як на чистоводді, так і у заростях літоральної зони русла головну роль в чисельності зоопланктону відігравали веслоногі (65—72 %), а в біомасі — гіллястовусі рако-

Таблиця 3
Домінуючі таксони зоопланктону в літоральній зоні водойм різного типу
пониззя р. Десни в літньо-осінній період 2017 р.

Водойми	Місяці	Заросле мілководдя	Відкрите мілководдя
Русло	VI	<i>Euchlanis dilatata</i> , <i>Euchlanis deflexa</i> , Nauplii Copepoda	Nauplii Copepoda, <i>Keratella quadrata</i>
	VII	<i>Eucyclops serrulatus</i> , Cyclopoida juv.	<i>Simocephalus vetulus</i> , Cyclopoida juv.
	VIII	<i>Sida crystallina</i> , <i>Euchlanis deflexa</i>	Nauplii Copepoda, <i>Sida crystallina</i>
	X	<i>Euchlanis deflexa</i> , <i>Eucyclops serrulatus</i>	<i>Asplanchna priodonta</i> , <i>Acroporus harpae</i>
Рукав	VI	<i>Macrocylops albidus</i> , <i>Eurycericus lamellatus</i>	<i>Bosmina longirostris</i>
	VII	<i>Simocephalus vetulus</i>	<i>Simocephalus vetulus</i> , Nauplii Copepoda, <i>Sida crystallina</i>
	VIII	<i>Simocephalus vetulus</i> , <i>Acroporus harpae</i>	<i>Graptoleberis testudinaria</i>
	X	<i>Acroporus harpae</i> , <i>Eucyclops macrurus</i> , Cyclopoida juv.	<i>Eury cercus lamellatus</i>
Озеро	VI	<i>Ceriodaphnia quadrangula</i>	<i>Ceriodaphnia quadrangula</i>
	VII	<i>Ceriodaphnia quadrangula</i>	Nauplii Copepoda, Cyclopoida juv., <i>Ceriodaphnia quadrangula</i>
	VIII	<i>Ceriodaphnia quadrangula</i> , <i>Sida crystallina</i>	Cyclopoida juv.
	X	<i>Ceriodaphnia quadrangula</i>	<i>Perachanta truncata</i> , <i>Euchlanis deflexa</i> , <i>Acroporus harpae</i> , <i>Eury cercus lamellatus</i> , <i>Ceriodaphnia quadrangula</i>

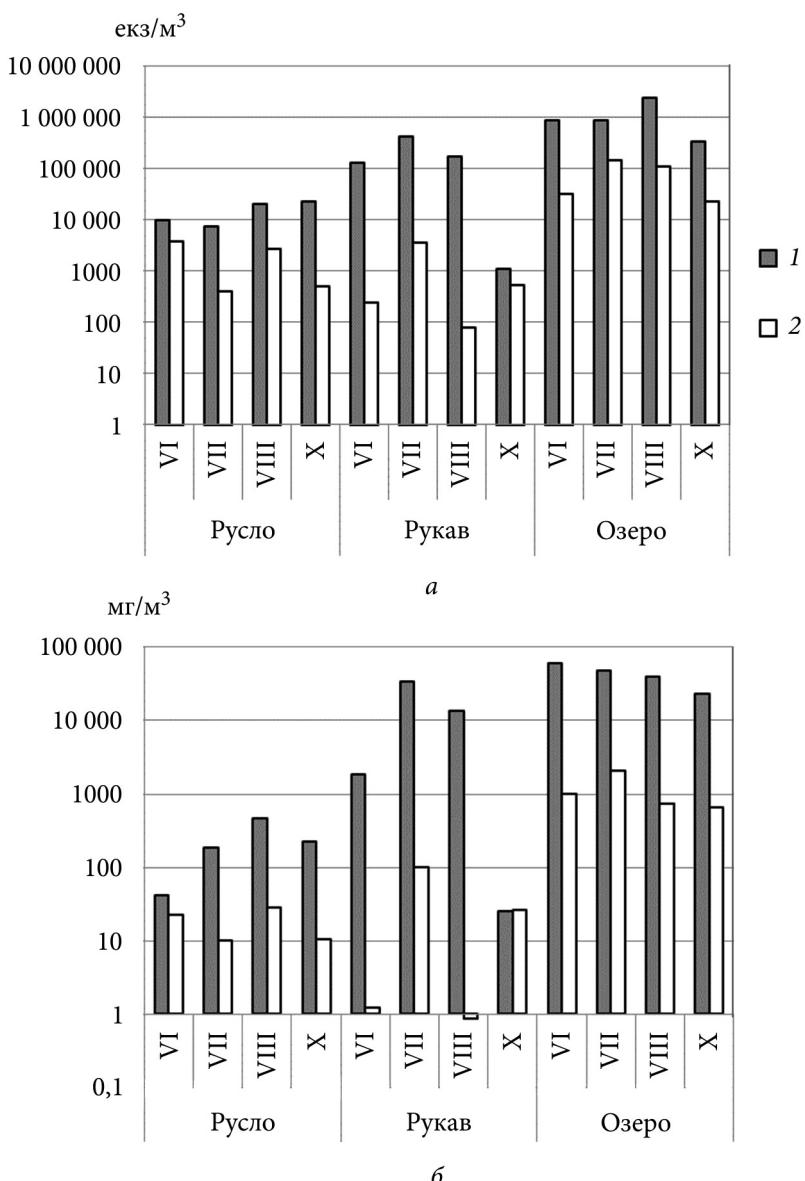


Рис. 4. Динаміка чисельності (а) і біомаси (б) зоопланктону в заростях водних рослин (1) та чистоводді (2) водойм пониззя р. Десни в літньо-осінній період 2017 р.

подібні (63—80 %). Наприкінці літа частка коловерток знову почала зростати і восени досягла 32 % чисельності і 47 % біомаси зоопланктону на чистоводді та відповідно 76 і 41 % — у заростях (рис. 5).

В зоопланктоні рукава частка коловерток, як і в руслі, була значною на початку літа — 66,7 % чисельності і 38,7 % біомаси зоопланктону на чистоводді та відповідно 86,0 і 12,8% — у заростях, наприкінці літа і восени їхня частка зростала незначно. В середині і наприкінці вегетаційного

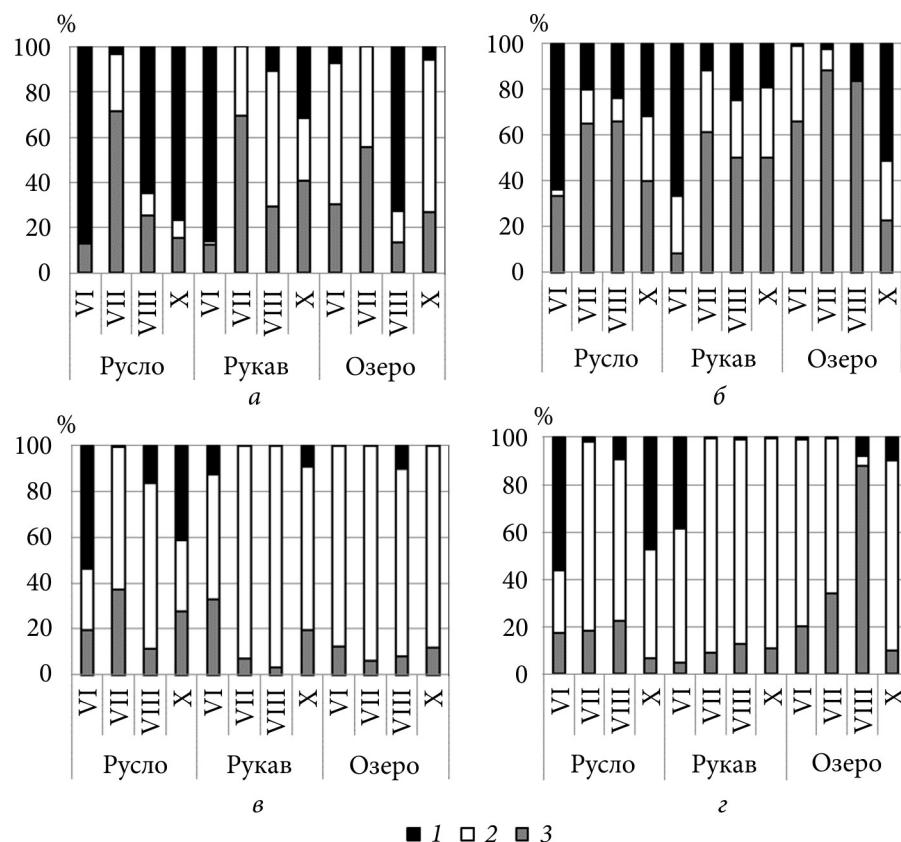


Рис. 5. Співвідношення таксономічних груп зоопланктона за чисельністю (*a*, *б*) і біомасою (*в*, *г*) в заростях (*a*, *в*) і чистоводі (*б*, *г*) водойм різного типу пониззя р. Десни в різні місяці 2017 р.: 1 — Rotifera; 2 — Cladocera; 3 — Copepoda

періоду основну роль відігравали веслоногі (до 70 % чисельності) і гіллястовусі ракоподібні (до 97 % біомаси зоопланктону).

В заростях озера, як правило, переважали гіллястовусі ракоподібні (45—77 % чисельності і 82—94 % біомаси зоопланктону), в серпні багаточисельними були коловертки (73 %). На чистоводних ділянках протягом літа найбільш багаточисельними були веслоногі ракоподібні (66—88 %), восени — коловертки (51 %), за біомасою в основному переважали гіллястовусі (65—80 %), в серпні — веслоногі ракоподібні (88 %) (див. рис. 5).

Трофічна структура зоопланктона найпомітніше відрізнялась за сезонами. Так, влітку спостерігалось переважання нанопланкто- і альгофагів у руслі, нанопланкто- і детритофагів — у рукаві і нанопланктофагів — в озері. Восени значно збільшилась частка детрито- і еврифагів (рис. 6).

Iхтіопланктон. Іхтіопланктон у літоралі досліджених водойм був представлений сімома видами, що складають 25 % видового складу риб, виявлених в гирловій ділянці р. Десни за період з 2014 по 2021 рр., та 15 % сучасного видового складу басейну річки [10]. Виявлені види належать до

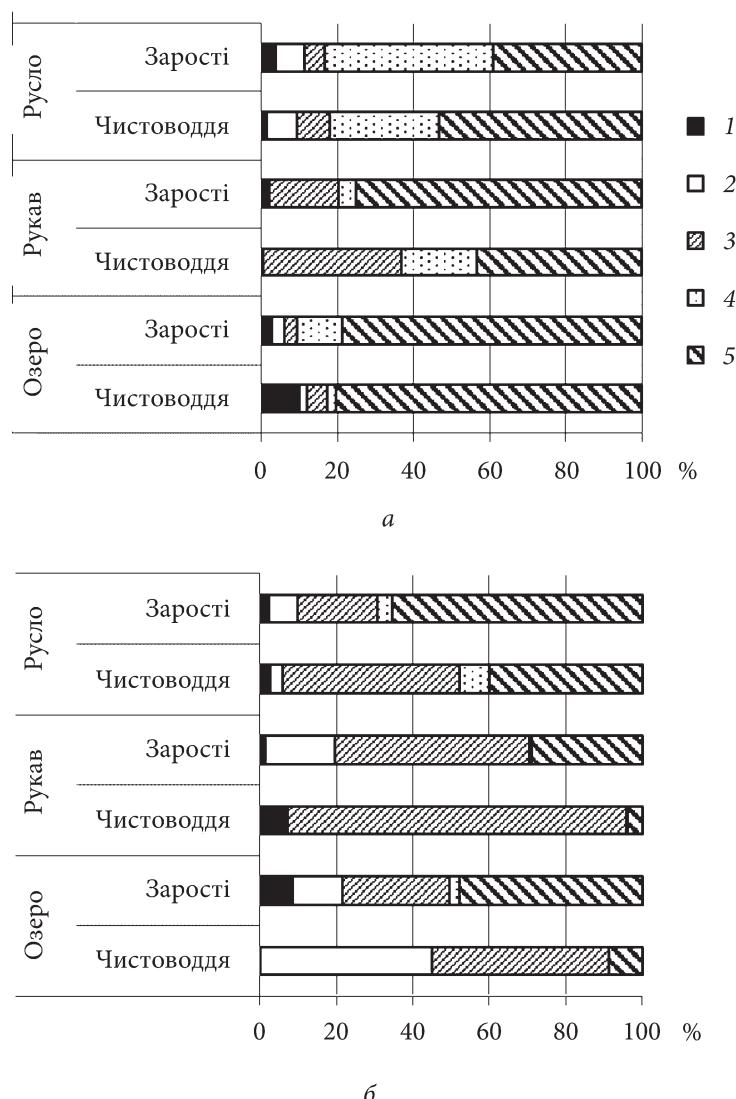


Рис. 6. Спiввiдношення трофiчних груп зоопланктона за бiомасою в лiторалi водойм рiзного типу пониззя р. Десни в лiтнiй перiод (а) i восени (б) 2017 р.: 1 — хижаки; 2 — еврифаги; 3 — детритофаги; 4 — альгофаги; 5 — нанопланктонофаги

двох родин. Родина Cyprinidae була представлена шістьма видами: лящ звичайний *Abramis brama* (Linnaeus, 1758), верховодка звичайна *Alburnus alburnus* (Linnaeus, 1758), плоскирка європейська *Blicca bjoerkna* (Linnaeus, 1758), краснопiрка звичайна *Scardinius erythrophthalmus* (Linnaeus, 1758), гірчак європейський *Rhodeus amarus* (Bloch, 1782), плiтка звичайна *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758). Родина Gobiidae була представлена бичком-пiсочником *Neogobius fluviatilis* (Pallas, 1814). Треба зауважити, що планктонну стадiю їхнього розвитку пiдтверджують результати вимiрювання довжини тiла. Середня довжина тiла рiзних видiв складала 6—

15 мм, плоскирки — до 20 мм (табл. 4). Доведено, що молодь окуня переходить у нектон при довжині тіла близько 22 мм, верховодки — 15 мм [16]. На вказаних стадіях розвитку всі виявлені риби — планктофаги, крім бичка-пісочника, який знаходився на стадії жовткового міхура.

Найбільше видове багатство (сім видів) і кількісний розвиток було відмічено в заростях рукава р. Десни на початку літа, коли чисельність досягала 3762 екз./м³, а біомаса — 66,14 г/м³. Чисельно переважали гірчак — 43 % (етапи розвитку личинки Е, D2, F), верховодка — 27 % (D1, C2, C1) та плітка — 24 % (Е, F, C2, G) (див. табл. 4). Личинки інших видів за чисельністю розподілялись наступним чином: лящ та бичок — по 2 %, плоскирка та краснопірка — по 1 %. За біомасою переважали личинки гірчака — 53 % та плітки — 39 %. Частка верховодки у біомасі складала 5 %, ляща — 2 %, інших видів — менше 1 %. Наявність значної кількості мальків риб у пробах зоопланкtonу дозволяє припустити, що ці види добре віднерестились цього року. Слід зауважити, що домінування гірчака та верховодки було показано дослідженнями іхтіофауни старичної частини пониззя Десни в 2014—2021 pp. і серед молоді риб [10].

В середині і наприкінці літа іхтіопланктон в рукаві не було виявлено, за винятком одного екземпляру плоскирки. В озері іхтіопланктон зустрічався як в заростях, так і на чистоводді на початку і в середині літа, але в меншій кількості — від одиничних екземплярів личинок верховодки і краснопірки на чистоводді до 266 екз./м³ і 2,17 г/м³ личинок краснопірки у заростях (етапи розвитку личинки D1, D2, F). В самому руслі в період досліджень личинок риб не було виявлено.

Загалом іхтіопланктон прибережних ділянок заплавних водойм р. Десни був представлений личинками, що знаходились на різних етапах розвитку — від жовткового міхура до етапу G. Серед найбільш масових видів у заростях рукава в середині червня гірчак був представлений майже в рівній кількості етапами розвитку Е, D2 і F. Личинки верховодки переважно були на етапі розвитку D1 і C2, плітки — Е і F. В заростях озера в середині липня переважали личинки краснопірки етапу розвитку D1 (табл. 5).

Обговорення результатів досліджень

Гетерогенність літоральної зони водойм, яка забезпечується добре розвиненою водною рослинністю, є одним з головних факторів, що визначають розвиток планктонних угруповань [3, 25]. В літоральній зоні водойм пониззя р. Десни розвиток зоо- та іхтіопланкtonу помітно відрізнявся як між заростями водних рослин і чистоводдям, так і у водоймах різного типу, характер заростання яких різнився залежно від умов проточності. Зміни в угрупованнях планкtonу простежувались також в ході сезонної сукцесії водних рослин.

Таксономічне багатство зоопланкtonу в заростях буловищим, ніж на чистоводді у 83 % випадків. В середньому кількість НІТ зоопланкtonу в заростях перевищувала таку на чистоводді в руслі, рукаві та озері відповідно в 1,3, 2,5 і 3,8 разів. Середнє таксономічне багатство зоопланкto-

Таблиця 4

Розмірно-вікова та кількісна характеристика іхтіопланктону в лігораді заплавних водойм р. Десни влітку 2017 р.

Водойми	Місця	Біотопи	Види	Етапи розвитку личинки	Довжина тіла, мм	Кількість, екз/м ³	Маса, г/м ³
Рукаїв	VI	Зарості	<i>Abramis brama</i> (L.) <i>Alburnus alburnus</i> (L.)	D2 C1 C2 D1	12,0±0,5 7,0±0,5 8,38±0,12 9,0±0,06	66 66 433 533	1,07 0,10 1,20 1,93
			<i>Blicca bjoerkna</i> (L.) <i>Scardinius erythrophthalmus</i> (L.)	C2 D2	7,5 10,0	33* 33*	0,07 0,33
			<i>Neogobius fluviatilis</i> (Pall.) <i>Rhodeus amarus</i> (Bloch)	— D2	6,0±0,5 9,45±0,2	66 533	0,20 6,37
				E	11,10±0,15	600	12,87
				F	12,40±0,16	500	15,93
				D2	9,25±0,25	66	0,40
				E	12,75±0,13	400	9,87
				F	13,83±0,15	400	14,17
				G	15,00	33*	1,63
				G	20,00	20*	2,54
				C1	6,00	20*	0,02
				D1	9,10±0,10	166	1,17
Озеро	VIII	Чистоводдя	<i>Blicca bjoerkna</i> (L.)				
	VI	Зарості	<i>Alburnus alburnus</i> (L.)				
	VII		<i>Scardinius erythrophthalmus</i> (L.)				

Водойми	Місця	Біотопи	Види	Етапи розвитку личинки	Довжина тіла, мм	Кількість, екз/м ³	Маса, г/м ³
		Чистоводдя	<i>Scandinus erythrophthalmus</i> (L.)	D2 F E	9,83±0,17 13,50 12,50	100 66 20*	1,00 2,07 0,56

* Виловлена в одному екземплярі; ** личинка з жовтковим міхуром.

ну в пробі з заростей складало $29,8 \pm 3,9$ НІТ. Кількість НІТ літорального зоопланкtonу в пробах чистоводдя в середньому дорівнювала $19,8 \pm 3,9$, що можна порівняти з НІТ-багатством зоопланкtonу в медіалі річки на цій ділянці, яке, за нашими даними, складало $18,3 \pm 3,4$ [13]. Кількість таксонів зоопланкtonу в заростях збільшувалась по мірі збільшення щільності заростання впродовж вегетаційного періоду. В руслі через високу швидкість течії прибережні зарости формувались повільніше, відповідно зростання кількості НІТ зоопланкtonу в заростях порівняно з чистоводдям відбувалось тільки в липні, тоді як в озері і рукаві зростання таксономічного багатства було зафіксовано в червні. Наприкінці вегетаційного періоду НІТ-багатство в заростях лотичних водойм зменшувалось, тоді як в лентичній водоймі навіть збільшилось, досягнувши максимума (див. рис 1).

Зоопланктон заростей водойм різного типу був значно багатше прилеглих ділянок чистоводдя за кількісними характеристиками (див. рис. 4). Різниця в чисельності і біомасі зоопланкtonу між заростями і чистоводдям досягала двох порядків в руслі та озері і чотирьох порядків — в рукаві, де гідрологічні умови впродовж вегетаційного періоду були найбільш динамічні (коливання рівня води, обміління в літню межень) [27]. Чистоводні ділянки літоралі в руслі і рукаві характеризувались подібним кількісним розвитком зоопланкtonу, який був на два—три порядки нижче, ніж на чистоводних ділянках літоралі озера. Слід зазначити, що значення показників рясності зоопланкtonу на прилеглих до заростей чистоводних ділянках літоралі русла і рукава в цілому не перевищували рівня кількісного розвитку зоопланкtonу, характерного для річки на цій ділянці. За даними 2000—2014 рр., чисельність і біомаса зоопланкtonу в гирловій ділянці р. Десни змінювалась в межах $1,0—73,0$ тис. екз/м³ та $0,1—1,67$ г/м³ [4], що загалом відповідає даним попередніх років [9, 15]. Різке зменшення кількісного розвитку зоопланкtonу на межі із заростями дозволяє припустити, що переходна зона між зоопланктонними угрупованнями заростей і

чистоводдя дуже вузька, її неможливо виявити стандартними методами відбору проб.

Кількісний розвиток заростевого зоопланктону збільшувався в ряду русло — рукав — озеро, тобто по мірі зменшення проточності водойми. При цьому кількісний розвиток зоопланктону в заростях рукава був більшим, ніж на ділянках відкритого мілководдя в озері, що також свідчить про переважну роль структурованості середовища, що створює водна рослинність, для розвитку зоопланктону. Порівняно низький кількісний розвиток зоопланктону в заростях русла був обумовлений їхнім скудним розвитком в умовах високої швидкості течії.

Сезонна динаміка кількісного розвитку зоопланктону в заростях залежала від сезонних особливостей розвитку рослинності у водоймах різного типу. Збільшення кількісних показників зоопланктону в заростях русла відбувалось до кінця літа разом з повільним розвитком водних рослин в умовах високої швидкості течії в річці. В рукаві показники рясності зоопланктону досягали максимума в середині літа, а в озері — вже на початку літа. В озері зарості водних рослин восени зберігались порівняно довше, що пояснює високий кількісний розвиток зоопланктону в них в середині осені.

Подібність видового складу зоопланктону двох літоральних біотопів була достатньо високою, а домінантні комплекси чистоводної літоралі переважно складались з видів, асоційованих із заростями водних рослин, що, вірогідно, пов'язано з вимиванням та міграціями. Подібність структури домінування зоопланктону зарослої і відкритої літоралі збільшувалась при уповільненні течії або в лентичних умовах, що свідчило про розширення контактної зони між двома біотопами. Так, на початку літа в

Таблиця 5
Вікова структура іхтіопланктону в прибережних заростях заплавних водойм пониззя р. Десни влітку 2017 р.

Водойми	Види	Доля личинок різних етапів в іхтіопланктоні, %						
		Жовт-кісовий mixup	C1	C2	D1	D2	E	F
Рукав**	Ляць	100	6	42	52	100		
	Верховодка					100*		
	Плоскирка							
	Краснопірка					100*		
	Бичок							
	Гірчак					32	37	31
	Плітка					8	44	44
Озеро***	Краснопірка				50	30	20	4

* Виловлена в одному екземплярі; ** середина червня; *** середина липня.

озері угруповання з домінуванням *C. quadrangula* поширювалось на сусідню чистоводну ділянку (див. табл. 3), при цьому його кількісні характеристики значно зменшувались (див. рис. 4).

Структура домінування в угрупованнях зоопланкtonу переважно достатньо швидко змінювалась впродовж вегетаційного сезону, особливо на чистоводних ділянках та в заростях русла. В заростях рукава угруповання з домінуванням *S. vetulus* розвивалось з середини до кінця літа. В озері угруповання з домінуванням *C. quadrangula* розвивалось продовж усього літа і до середини осені.

Літоральна зона водойм є місцем скучення молоді риб, яка часто відіграє ключову роль в розподілі та структурі зоопланкtonу [5, 22 та ін.]. В літоральній зоні заплавних водойм пониззя р. Десни іхтіопланктон давав перевагу заростям водних рослин. В період максимального розвитку іхтіопланкtonу в заростях рукава р. Десни на початку літа показники рясності зоопланкtonу були відносно невисокі, що може бути результатом виїдання мальками риб, переважна більшість яких була на стадії розвитку личинки Е, F і D2. Найбільш масовий вид у заростях рукава — *S. vetulus* та інші види планктонних ракоподібних в цей період були нечисленні, на відміну від дрібних форм коловерток. Це дозволяє припустити більш інтенсивне виїдання рибами гіллястовусих ракоподібних *S. vetulus*, кількість яких різко збільшилась при зменшенні пресу з боку риб в середині літа. В озері в період більшого розвитку іхтіопланкtonу (липень) та кож спостерігалась тенденція до зменшення біомаси зоопланкtonу порівняно з попереднім місяцем. Однак незважаючи на переважне скучення іхтіопланкtonу в заростях водних рослин, показники кількісного розвитку зоопланкtonу в заростях значно перевищували такі на чистоводді, що свідчить про переважну роль середовища, що створює водна рослинність, для розвитку зоопланкtonу, ніж пресу з боку іхтіопланкtonу та інших хижаків, а також про достатню кормову базу для них.

Висновки

Дослідження зоо- та іхтіопланкtonу в літоральній зоні водойм різного типу пониззя р. Десни показали, що в заростях водних рослин формуються угруповання з переважно більшим таксономічним багатством і значно більшим кількісним розвитком, ніж в прилеглих ділянках чистоводдя, що свідчить про першорядне значення середовища, створеного рослинністю, для розвитку зоопланкtonу, ніж пресу з боку личинок риб та інших факторів.

Найбільшого кількісного розвитку зоопланкton досягав в багатовидових заростях заплавних водойм, особливо в лентичних умовах, на відміну від невеликих одновидових заростей русла р. Десни, розвиток яких був лімітований високою швидкістю течії. Високий рівень кількісного розвитку зоопланкtonу в заростях водних рослин у водоймах пониззя р. Десни, а також переважне домінування за біомасою великих форм гіллястовусих ракоподібних, свідчить про достатню кормову базу для розвитку іхтіопланкtonу.

Зарості водних рослин створювали умови для підтримання високого таксономічного багатства і кількісного розвитку зоопланктону протягом всього вегетаційного періоду, а також восени при наявності навіть напівсухих заростей повітряно-водних рослин. При цьому структура дотримування в угрупованнях зоопланктону переважно достатньо швидко змінювалась. Більш стабільні угруповання формувались в заростях заплавного озера з домінуванням *Ceriodaphnia quadrangula* та рукава з домінування *Simocephalus vetulus*. Вплив угруповання заростей на чистоводні ділянки простежувався через присутність у домінантних комплексах чистоводдя видів, асоційованих із заростями водних рослин. В іктіопланктоні, який досягав найбільшого кількісного розвитку в заростях рукава р. Десни на початку літа, домінували гірчак — 1633 екз/м³ (етапи розвитку личинок D2, E, F), верховодка — 1032 екз/м³ (C1, C2, D1) та плітка — 899 екз/м³ (C2, E, F, G). Зниження кількісного розвитку зоопланктону, особливо *S. vetulus*, в цей період свідчить про вірогідне його виїдання маленькими рибами.

Незважаючи на існування тісного взаємозв'язку між зоопланктоном заростей та прилеглими ділянками відкритої літоралі (близькість, водообмін, міграції), наявність значних відмінностей в розподілі і структурі угруповань дозволяє припустити існування дуже вузької перехідної зони (екотону) між ними.

Список використаної літератури

1. Беспозвоночные и рыбы Днепра и его водохранилищ / Л.Н. Зимбалевская, П.Г. Сухойван, М.И. Черногоренко и др. Киев : Наук. думка, 1989. 242 с.
2. Васнецов В.В. Этапы развития костистых рыб. *Очерки по общим вопросам ихтиологии*. Москва. 1952. С. 207—217.
3. Гаврилко Д.Е., Кудрин И.А., Ручкин Д.С., Шурганова Г.В. Влияние высших водных растений на структуру сообществ зоопланктона малой реки (на примере реки Вьюница г. Нижнего Новгорода). *Актуальные проблемы планктонологии*: материалы III Междунар. конф. Калининград : АтлантНИРО, 2018. С. 47—50.
4. Гулейкова Л.В. Особливості формування потамопланктону рівнинних річок. *Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту. Сер. Biol.* 2015. Т 64, № 3—4. С. 156—159.
5. Зоопланктон лitorальнай зоны озер разного типа / В.П. Семенченко, В.И. Разлуцкий, Ж.Ф. Бусева, А.Л. Палаш. Минск : Беларус. наука, 2013. 172 с.
6. Коблицкая А.Ф. Определитель молоди пресноводных рыб. Москва : Лег. и пищ. пром-сть, 1981. 208 с.
7. Методи гідроекологічних досліджень поверхневих вод / За ред. В.Д. Романенка. Київ : Логос, 2006. 408 с.
8. Мовчан Ю.В. Риби України (визначник-довідник). Київ : Золоті ворота, 2011. 444 с.
9. Поливанна М.Ф. Зоопланктон Десни / Десна в межах України. Київ : Наук. думка, 1964. С. 70—160.
10. Причепа М. В., Гупало О. О., Абрам'юк І. І. Особливості видового складу іхтіофауни пониззя річки Десни : III Міжнар. наук.-прак. конф. «Сучасні проблеми раціонального використання водних біоресурсів» (25—27 жовт. 2021 р., м. Київ, Україна). Київ, 2021. С. 42—45.
11. Протасов А.А., Синицина О.О., Коломиець А.В. Использование программного пакета WaCo (Water Communities) для обработки гидробиологических проб и со-здания баз данных по зоологии и альгологии (FoxPro). *Информационно-поисковые*

- системы в зоологии и ботанике: Тез. докл. междунар. симп. Тр. ЗИН РАН, 1999. Т. 278. С. 132.
12. Семенченко В.П., Разлуцкий В.И. Факторы, определяющие суточное распределение и перемещения зоопланктона в литоральной зоне пресноводных озер. *Журн. Сибир. федерац. ун-та. Биология*. 2009. № 2. С. 191—225.
13. Середа Т.М., Громова Ю.Ф. Апробація методичних підходів до вивчення планктостоку в гирловій ділянці річки Десни в системі рипаль — медіаль. *Екологічні науки*. 2020. Т. 31, № 4. С. 116—119.
14. Структура и сукцессии литоральных биоценозов днепровских водохранилищ / Л.Н. Зимбалевская, Ю.В. Плигин, Л.А. Хороших и др. Киев : Наук. думка, 1987. 204 с.
15. Шевцова Л.В., Гулейкова Л.В. Многолетняя динамика зоопланктона р. Десны. *Гидробиол. журн.* 2005. Т. 41, № 2. С. 3—16.
16. Abramiuk I.I., Afanasyev S.A. Swimming performance of juveniles of some freshwater fishes as index of transition to nekton mode of life. *Hydrobiol. J.* 2017. Vol. 51, N 4. P. 36—42.
17. Cazzanelli M., Warming T.P., Christoffersen K.S. Emergent and floating-leaved macrophytes as refuge for zooplankton in a eutrophic temperate lake without sub-merged vegetation. *Hydrobiologia*. 2008. Vol. 605. P. 113—122.
18. Choi J.Y., Jeong K.S., Kim S.K. et al. Role of macrophytes as microhabitats for zooplankton community in lentic freshwater ecosystems of South Korea. *Ecol. Informatics Elsevier*. 2014. Vol. 24. P. 177—185.
19. Cunha E.R., Winemiller K.O., da Silva J.C. et al. α and β diversity of fishes in relation to a gradient of habitatstructural complexity supports the role of environmentalfiltering in community assembly. *Aquat. Sci.* 2019. Vol. 81. P. 38.
20. Deosti S., de Fatima Bomfim F., Lansac-Toha F.M. et al. Zooplankton taxonomic and functional structure is determined by macrophytes and fish predation in a Neotropical river. *Hydrobiologia*. 2021. Vol. 848, N 7. P. 1—16.
21. Gonza mlez S., de Los A mngeles M., Balseiro E. et al. Macrophytes as refuge or risky area for zooplankton: abalance set by littoral predacious macroinvertebrates. *Freshwat. Biol.* 2009. Vol. 54 N 5. P. 1042—1053.
22. Jeppesen E., Lauridsen T.L., Kairesalo T., Perrow M.R. Impact of submerged macrophytes on fish-zooplankton interactions in lakes / The structuring role of submerged macrophytes in lakes. Ecological studies (analysis and synthesis) / Ed. by Jeppesen E., Søndergaard M., Søndergaard M., Christoffersen K. New York : Springer, 1998. Vol. 131. P. 91—114.
23. Kuczynska-Kippen N., Nagengast B. The influence of the spatial structure of hydromacrophytes and differentiating habitat on the structure of rotifer and cladocerans communities. *Hydrobiologia*. 2006. Vol. 559, N 1. P. 203—212.
24. Lauridsen T.L., Buenk I. Diel changes in the horizontal distribution of zooplankton in the littoral zone of two shallow eutrophic lakes. *Arch. Hydrobiol.* 1996. Vol. 137. P. 161—176.
25. Lemly A.D., Dimmick J.F. Structure and dynamics of zooplankton communities in the littoral zone of some North Carolina lakes. *Hydrobiologia*. 1982. Vol. 88. P. 299—307.
26. Sagrario G., de Los A mngeles M., Balseiro E. et al. Macrophytes as refuge or risky area for zooplankton: a balance set by littoral predacious macroinvertebrates. *Freshwat. Biol.* 2009. Vol. 54. P. 1042—1053.
27. Sereda T.M., Gromova Yu.F. Seasonal pattern of plankton drift in the estuarine section of the Desna River in the riverbed-floodplain system: mechanisms of biofund exchange. *Hydrobiol. J.* 2022. Vol. 58, N 1. P. 3—14.
28. Stansfield J.H., Perrow M.R., Tench L.D. et al. Submerged macrophytes as refuges for grazing Cladocera against fish predation: observations on seasonal changes in relation

- to macrophyte cover and predation pressure. *Hydrobiologia*. 1997. Vol. 342 (343). P. 229—240.
29. Urho L. Identification of perch (*Perca fluviatilis*), pikeperch (*Stizostedion lucioperca*) and ruffe (*Gymnocephalus cernuus*) larvae. *Annales Zoologici Fennici*. 1996. Vol. 33. N 3—4. P. 659—667.
30. Van Donk E., van de Bund W. J. Impact of submerged macrophytes including charophytes on phyto- and zooplankton communities: allelopathy versus other mechanisms. *Aquatic Botany*. 2002. Vol. 72, N 3—4. P. 261—274.
31. Wojtal A., Frankiewicz P., Izidorczyk K., Zalewski M. Horizontal migration of zooplankton in a littoral zone of the lowland Sulejow Reservoir (Central Poland). *Hydrobiologia*. 2003. Vol. 506 (509). P. 339—346.
32. Zeng L., Liu B., Dai Z. et al. Analyzing the effects of four submerged macrophytes with two contrasting architectures on zoo-plankton: a mesocosm experiment. *J. Limnology*. 2017. Vol. 76. P. 581—590.

Надійшла 02.09.2022

Y. Hromova, PhD (Biol.), Senior Researcher,
Institute of Hydrobiology of the NAS of Ukraine,
Geroyiv Stalingrada prosp., 12, Kyiv, 04210, Ukraine
e-mail: yulia.gromova@gmail.com
Helmholtz-Centre for Environmental Research — UFZ,
Brückstraße 3a, 39114 Magdeburg, Germany
e-mail: yuliia.hromova@ufz.de
ORCID 0000-0003-4684-6864
I. Abramiuk, PhD (Biol.), Junior Researcher,
Institute of Hydrobiology of the NAS of Ukraine,
Geroyiv Stalingrada prosp., 12, Kyiv, 04210, Ukraine
e-mail: abrmyk@yahoo.com
ORCID 0000-0002-9998-362X

ZOO- AND ICHTHYOPLANKTON OF AQUATIC PLANT THICKETS AND ADJACENT AREAS OF THE LITORAL IN DIFFERENT TYPES OF BODIES DOWNSTREAM THE DESNA RIVER

Studies of zooplankton and ichthyoplankton in the littoral zone of different types of water bodies downstream the Desna River (a tributary of the Dnipro) showed significant differences in the communities of aquatic plants thickets and adjacent areas of open water. The complex structure of the environment created by aquatic vegetation ensured greater taxonomic richness, abundance, and biomass of zooplankton communities compared to open shallow water, even during the period of greatest ichthyoplankton development at the beginning of summer. The largest quantitative parameters of zooplankton were in multispecies thickets of floodplain waterbodies, especially in lentic conditions, in contrast to small monospecies thickets of the Desna river, the development of which was limited by high current velocity. Ichthyoplankton also preferred thickets of aquatic plants. Its greatest species richness, quantitative development, and representation of size-age groups were observed in thickets of a semi-flowing floodplain water body hydraulically connected to the river.

Keywords: zooplankton, ichthyoplankton, littoral, thickets of aquatic plants, river, floodplain waterbody.