

УДК 595.381:627.81(282.247.32)

Ю.В. ПЛІГІН, к. б. н., ст. наук. співроб., ст. наук. співроб.,
Інститут гідробіології НАН України,
просп. Володимира Івасюка, 12, Київ, 04210, Україна
e-mail: yurii.pligin.igb@gmail.com

Н.І. ЖЕЛЕЗНЯК, інженер,
Інститут гідробіології НАН України,
просп. Володимира Івасюка, 12, Київ, 04210, Україна

КУМОВІ РАКОПОДІБНІ (CRUSTACEA, CUMACEA) У ДНІПРІ ТА ЙОГО ВОДОСХОВИЩАХ: ВИДОВИЙ СКЛАД, ІНВАЗІЇ, ЕКОЛОГІЯ¹

*Проаналізовано розповсюдження ракоподібних ряду Cumacea після створення на Дніпрі каскаду водосховищ. У новостворені водойми ці ракоподібні могли потрапити як «домішки» до інтродукованих гамарид, мізид та молюсків. У всіх водосховищах Дніпра, крім Київського, де на цей час вони не знайдені, зареєстровано 4—5 видів кумових раків. За кількісними показниками домінує *Pterocita rectinata* (Sow.). Чисельність і біомаса кумових ракоподібних за період досліджень становить відповідно 25—131 екз/м² та 0,06—0,13 г/м². Найбільші показники зареєстровані в діапазоні глибин 2—7 м на чистому та замуленому піску.*

Ключові слова: водосховища Дніпра, Cumacea, розповсюдження, екологічні особливості, гідрохімія.

Кумові ракоподібні — представники понто-каспійського фауністичного комплексу [4, 18] — були широко розповсюджені як в історичному, нативному ареалі лише у пониззі річок, що впадають у Чорне, Азовське та Каспійське моря: Дунай, Дніпро, Дністер, Південний Буг, Дон, Волга [1, 13 (цит. за [19]), 14, 18, 19, 21, 25, 32].

Тільки з середини ХХ ст., у процесі створення водосховищ на великих річках, таких як Дніпро, Волга і Дон, внаслідок інтродукційних заходів щодо акліматизації різних груп понто-каспійських оліго- та мезогалінних безхребетних для посилення кормової бази риб, у новостворених водоймах почали з'являтися і представники ряду Cumacea, хоча як

¹Роботу виконано за рахунок бюджетної програми «Підтримка розвитку пріоритетних напрямів наукових досліджень» (КПКВК 6541230).

Ц и т у в а н н я: Плігін Ю.В., Железняк Н.І. Кумові ракоподібні (Crustacea, Cumacea) у Дніпрі та його водосховищах: видовий склад, інвазії, екологія. *Гідробіол. журн.* 2023. Т. 59. № 2. С. 20—32.

об'єкт акліматизації вони використовувались дуже рідко [2, 3, 6—9, 11, 16, 24, 28, 30, 31].

Як порівняти дані щодо різних груп водних безхребетних, які розповсюджені у Дніпрі та його водосховищах, існує вкрай обмежена інформація щодо видового складу, екологічних особливостей стосовно представників вищих ракоподібних ряду Cumacea. Фрагментарні дані щодо безхребетних цієї групи містилися до недавнього часу в публікаціях, присвячених зообентосу пониззя Дніпра — природного ареалу цих організмів [7, 14, 21]. Лише з кінця ХХ ст. вперше відмічено появу цих безхребетних у водосховищах Середнього Дніпра [23, 24]. Види Cumacea споживаються у водоймах історичного ареалу лящем, бичком, пліткою, карасем та іншими бентофагами [11, 29], і з огляду на це дослідження їхнього розповсюдження у водосховищах Дніпра набуває істотної актуальності.

Саме аналізу причин розповсюдження у водосховищах Дніпровського каскаду різних видів Cumacea, біотопічного розподілу, кількісного розвитку та інших аспектів життєдіяльності ракоподібних цієї таксономічної групи присвячена ця публікація.

Матеріал і методика досліджень

Кумових ракоподібних зазвичай відносять до бентосних або бенто-планктонних організмів, оскільки більшу частину життя вони проводять у поверхневому шарі донних відкладів. Лише у темний період доби статевозрілі особини спливають у товщу води для спарювання [4, 14, 18]. Зважаючи на це, для відбору проб використовували модифікацію бімтралу та дночерпак Петерсена, у ряді випадків — паралельно. Фіксацію та камеральну обробку проб проводили згідно з відповідними методиками [15]. Тралові збори виконували з борту моторного човна або на стоянках експедиційного судна, з фіксованою відстанню протягування тралу (зазвичай на 10 м) із подальшим перерахуванням кількості організмів на 1 м². У статті аналізуються матеріали 180 кількісних проб, відібраних (переважно у літні місяці) на акваторіях Канівського, Кременчуцького та Каховського водосховищ.

Для розгляду приуроченості до біотопів з різною глибиною, типом донних відкладів та характером заростання вищими водними рослинами ми використали матеріали проб, відібраних у Каховському водосховищі, як найбільш репрезентативні за тривалістю досліджень. Видову ідентифікацію Cumacea проводили за відповідним визначником [4].

Результати досліджень та їх обговорення

Безхребетні понто-каспійського фауністичного комплексу, до яких відноситься більшість представників ряду Cumacea, що мешкають у басейні Дніпра, переважно відносяться до евригалінних видів і можуть успішно розвиватися не тільки у мінералізованих, але й у прісних водах, зазвичай уникаючи гуміфікованих водойм з високою кольоровістю [8, 9, 14, 17, 18].

Після створення на Дніпрі каскаду із шести великих водосховищ загальною протяжністю близько 900 км на цій частині річки значно сповільнилася течія, нівелювалися різкі сезонні коливання гідрохімічних показників. Підвищилися нижні пороги концентрації хлоридів, сульфатів, іонів натрію, загальної мінералізації на 20—30 %, значно знизилась кольоровість води [5, 10, 23, 24]. Тобто сформувалися абіотичні умови, близькі до гідрохімічних та гідрологічних показників гирла Дніпра та Дніпровсько-Бузького лиману — нативного ареалу понто-каспійських безхребетних.

Така трансформація гідрохімічного режиму у зарегульованому Дніпрі сприяла тому, що з другої половини ХХ ст. в екосистемах створених на Дніпрі водосховищ, завдяки заходам з інтродукції, спостерігалось поступове розповсюдження макробезхребетних понто-каспійського фауністичного комплексу [9, 10, 22, 24, 28].

У той же час, на тлі успішної акліматизації багатьох інтродукованих видів ракоподібних (мізид і гамарид), у складі фауни водосховищ були помічені й почали розповсюджуватись види понто-каспійських безхребетних, які не були об'єктами планових інтродукцій [22, 23] і яким ми надаємо статус власне видів-інвайдерів, що поширюються без цілеспрямованої участі людини [33], до яких, зокрема, відносяться представники ряду *Cumasea*.

Розповсюдження представників Cumasea у нативному ареалі. Переважна більшість представників ракоподібних ряду *Cumasea*, що мешкають у басейні Дніпра, за біогеографічною приналежністю відносяться до понто-каспійської фауністичної групи організмів, історичним ареалом яких є Дунайсько-Донська солонуватоводна провінція Понто-Каспійської області Палеарктики [18, 26], природний біогеографічний кордон якої по руслу Дніпра формують Дніпровські пороги. Саме на цій ділянці Нижнього Дніпра, за даними перших гідробіологічних досліджень [1, 6, 13 (цит. за [19])], мешкали кумові ракоподібні.

До початку активного гідроенергетичного будівництва на Дніпрі на ділянці нижче Дніпровських порогів, де планувалось створення Каховського водосховища, було зареєстровано лише два види ряду *Cumasea* родини *Pseudocumidae* — *Schizorhynchus eudorelloides* (G.O. Sars) та *Pseudocuma cercaroides* Mart. [12]. За типом живлення кумові відносяться до групи збирачів-фітодетритофагів, які здатні, використовуючи ротовий апарат, збирати з поверхні ґрунту і зішкрібати з поверхні твердих часток нашарування з водоростей, детриту, найпростіших та бактерій. Тривалість життя цих безхребетних зазвичай складає один рік. У нативному ареалі вони входять до раціону багатьох видів риб-бентофагів [4, 18, 29].

У Дніпровсько-Бузькому лимані з початку періоду гідробіологічних досліджень мешкало 10 видів *Cumasea* [13, 14, 17]. Чисельність цих організмів складала 27—132 екз/м², біомаса — 0,04—0,12 г/м², у рукавах дельти — відповідно 6—7 видів, 50—172 екз/м² і 0,02—0,19 г/м². Істотно коливався рівень розвитку кумових ракоподібних на ґрунтах різного типу. Найбільшої чисельності їхні популяції досягали на піщаних ґрунтах із ра-

кушняком дрейсен (380 екз/м²), найнижчої — у зонах сірого глинистого мулу (54 екз/м²). На біотопах чорного мулу кумові раки не траплялись [14, 17, 19].

У пониззі Дніпра серед усіх видів Cumacea за чисельністю домінував *Pterocuma pectinata* (Sow.), особини якого мешкали у діапазоні глибин 0,5—10 м, з максимальною чисельністю на глибині 1—2 м. Популяції цього виду зустрічалися на ділянках з рівнем мінералізації 0,2—14 ‰, з найбільшим рівнем розвитку при солоності водних мас до 5 ‰ [14, 19].

Передумови та динаміка розповсюдження видів Cumacea у водосховищах Дніпра. Перші свідчення про розповсюдження понто-каспійських безхребетних до середньої частини Дніпра вище Дніпровських порогів, зокрема й представників ряду Cumacea, відносяться до початкового періоду широкомасштабного зарегулювання річки греблями ГЕС з утворенням великих рівнинних водосховищ [7, 12]. З метою створення на цих водосховищах умов для промислового рибництва були запропоновані й активно реалізовувалися заходи з інтродукції для подальшої акліматизації деяких видів понто-каспійських ракоподібних та молюсків на різні ділянки Нижнього та Середнього Дніпра [8, 12, 28].

У заходах з інтродукції ракоподібних цілеспрямовано використовувалися представники рядів Amphipoda та Mysidacea. Лише один раз П.О. Журавлем [7] у Дніпровське (Запорізьке) водосховище офіційно був вселений *P. cercaroides*, який успішно натуралізувався і розповсюдився по акваторії цієї водойми. У матеріалах про наступні численні інтродукції

Таблиця 1

Багаторічна динаміка перших знахідок представників ряду Cumacea у водосховищах Дніпра

Види	Водосховища					
	Київське	Канівське	Кременчуцьке	Кам'янське (Дніпродзержинське)	Дніпровське (Запорізьке)	Каховське
<i>Schizorhynchus eudorelloides</i> (G.O. Sars)	—	1997*	1994*	1994*	1954	(1937)
<i>Sch. scabriusculus</i> (G.O. Sars)	—	1994*	1992*	1992*	1982*	(1937)
<i>Pterocuma rostrata</i> (G.O. Sars)	—	—	—	—	1994*	1990*
<i>P. pectinata</i> (Sow.)	—	1988*	1986*	1981*	1983*	(1923)
<i>Pseudocuma cercaroides</i> Mart.	—	1984*	1980*	1977*	1946	(1937)

Примітка. * Знахідки Ю.В. Плігіна; у дужках — старі назви водосховищ, дати знахідок до створення водосховища.

Таблиця 2

Багаторічна динаміка розвитку видів Сипасаеа у Каховському водосховищі

Види	Роки досліджень							
	1977 р.	1981 р.	1983 р.	1985 р.	1986 р.	1990 р.	1994 р.	
<i>Schizorhynchus eudorelloides</i> (G.O. Sars)	—	$\frac{27}{22,0}$ (9)	$\frac{3}{31}$ (2)	—	—	$\frac{4}{3,2}$ (4)	$\frac{3}{2,8}$ (3)	
<i>Sch. scabriusculus</i> (G.O. Sars)	—	—	$\frac{3}{3,4}$ (2)	—	$\frac{4}{3,2}$ (3)	$\frac{5}{3,6}$ (4)	$\frac{6}{3,7}$ (3)	
<i>Pterocuma rostrata</i> (G.O. Sars)	—	—	—	—	—	$\frac{3}{3,0}$ (<1)	$\frac{3}{3,8}$ (1)	
<i>P. pectinata</i> (Sow.)	$\frac{3}{10,0}$ (3)	$\frac{6}{12,0}$ (4)	$\frac{3}{12,0}$ (3)	$\frac{18}{40,0}$ (10)	$\frac{38}{100,0}$ (14)	$\frac{82}{190,0}$ (26)	$\frac{76}{142,0}$ (28)	
<i>Pseudocuma cercaroides</i> Mart.	$\frac{50}{40,0}$ (23)	$\frac{44}{50,0}$ (23)	$\frac{16}{20,0}$ (12)	$\frac{2}{3,0}$ (2)	—	$\frac{7}{10,0}$ (10)	$\frac{9}{13,0}$ (11)	

Примітка. Тут і в табл. 3, 4: над рискою — чисельність (екз/м²), під рискою — біомаса (мг/м²); у дужках — величина трапляння (%).

понтонно-каспійських безхребетних (1950—1960 рр.) на різні ділянки Дніпра згадки про вселення кумових раків майже відсутні. Тільки у роботі Я.Я. Цеєба та Г.А. Оліварі [28] наведено докладний список інтродукованих із Дніпровсько-Бузького лиману у Каховське водосховище безхребетних, що містить і види кумових ракоподібних.

Інформація про появу нових осередків розвитку кумових у дніпровських водосховищах, як згадувалось вище, почала з'являтися вже з 1980-х років [23, 24] (табл. 1).

За аналізом натурних даних, по водосховищах Дніпровського каскаду в перші роки найактивніше розселилися *P. cercaroides*, а в подальшому — *P. pectinata*. Оскільки кумові раки майже ніколи не були об'єктом планових інтродукцій, слід припустити, що основним джерелом їхнього розповсюдження були сплановані інтродукції конкретних видів гамарид, мізид та молюсків, при відборі яких із біотопів Дніпровсько-Бузького лиману або пониззя Дніпра з використанням драг і тралів у інтродукційний матеріал як «домішки» могли потрапити й кумові ракоподібні, що обумовило відображення певної стихійності їхньої появи у водосховищах [20]. За незнач-

ної кількості цих інтродуцентів стає очевидною причина вельми тривалої паузи між інтродукційними заходами та першими знахідками кумових раків (10 років і більше), тоді як у більшості випадків вселені у плановому порядку багаточисельні інтродуценти (гамариди і мізиди) починали розмножуватись і активно розповсюджуватись у водосховищах-реципієнтах вже на другий-третій рік після інтродукцій. Подібний значний часовий крок у появі кумових ракоподібних спостерігався і після масових інтродукцій певних видів гамарид і мізид у водосховища Волги [2, 3].

Кількісна характеристика розвитку представників ряду Ситасеа. Для аналізу кількісного розвитку різних видів кумових ракоподібних ми використовували багаторічні дані натурних досліджень на трьох водосховищах Дніпра: Каховському, Кременчуцькому та Канівському, оскільки саме на цих водосховищах у пробах бентосу були виявлені ці організми на різноманітних біотопах.

Однією з найпоказовіших характеристик, що відображає процес розповсюдження кумових ракоподібних у просторі та часі, послуговує величина *трапляння*. Цей показник, на нашу думку, достатньо об'єктивно характеризує ступінь приуроченості певних видів гідробіонтів до біотопів з різними глибинами, типами донних відкладів, особливостями розвитку вищих водних рослин тощо.

У Каховському водосховищі, за останніми даними, виявлено п'ять видів кумових ракоподібних

Таблиця 3

Багаторічна динаміка розвитку видів Ситасеа у Кременчуцькому водосховищі

Види	Роки досліджень									
	1980 р.	1981 р.	1985 р.	1986 р.	1988 р.	1990 р.	1992 р.	1994 р.	2010 р.	
<i>Schizorhynchus eudorelloides</i> (G.O. Sars)	—	—	—	—	—	—	—	$\frac{3}{3,4}$ (3)	$\frac{4}{3,2}$ (3)	
<i>Sch. scabriusculus</i> (G.O. Sars)	—	—	—	—	—	—	$\frac{1}{0,9}$ (1)	$\frac{2}{2,4}$ (3)	$\frac{3}{2,8}$ (3)	
<i>Pterocuma pectinata</i> (Sow.)	—	—	—	$\frac{7}{10,0}$ (7)	$\frac{9}{110}$ (25)	$\frac{179}{190,0}$ (44)	$\frac{186}{155,0}$ (38)	$\frac{110}{120,0}$ (29)	$\frac{174}{182,0}$ (36)	
<i>Pseudocuma cercaroides</i> Mart.	$\frac{4}{2,2}$ (5)	$\frac{4}{4,0}$ (4)	$\frac{6}{5,0}$ (3)	$\frac{9}{13,0}$ (7)	$\frac{9}{20,0}$ (12)	$\frac{29}{18,0}$ (15)	$\frac{30}{24,0}$ (16)	$\frac{17}{15,0}$ (14)	$\frac{22}{18,0}$ (16)	

Таблиця 4

Багаторічна динаміка розвитку видів Cumacea у Канівському водосховищі

Види	Роки досліджень									
	1984 р.	1986 р.	1987 р.	1988 р.	1990 р.	1994 р.	2002 р.*	2010 р.*	2018 р.*	
<i>Schizorhynchus eudorelloides</i> (G.O. Sars)	—	—	—	—	—	$\frac{3}{4,1}$ (5)	$\frac{6}{5,6}$ (5)	$\frac{3}{2,7}$ (4)	$\frac{7}{5,8}$ (6)	
<i>Sch. scabriusculus</i> (G.O. Sars)	—	—	—	—	—	$\frac{1}{0,7}$ (1)	$\frac{3}{3,4}$ (3)	$\frac{5}{3,8}$ (4)	$\frac{6}{3,9}$ (5)	
<i>Pterocuma pectinata</i> (Sow.)	—	—	—	$\frac{3}{2,8}$ (3)	$\frac{2}{5,0}$ (3)	$\frac{15}{25,0}$ (10)	$\frac{16}{22,3}$ (14)	$\frac{9}{12,4}$ (8)	$\frac{14}{21,0}$ (12)	
<i>Pseudocuma cercaroides</i> Mart.	$\frac{17}{5,0}$ (8)	$\frac{4}{2,0}$ (7)	—	$\frac{3}{2,1}$ (4)	$\frac{6}{3,8}$ (5)	$\frac{6}{4,4}$ (5)	$\frac{7}{5,1}$ (6)	$\frac{9}{6,0}$ (8)	$\frac{9}{5,6}$ (7)	

Примітка. * Дані по верхній частині водосховища.

(див. табл. 1). Серед них було кілька особин *Pterocuma rostrata* (G.O. Sars), виявлених у траловій пробі в нижній частині водосховища вперше у 1990 р. Аналізуючи часову динаміку трапляння різних видів Cumacea, слід зазначити, що за період з 1977 по 1994 р. цей показник дещо знижувався у *P. cercaroides* та *Sch. eudorelloides*, зареєстрованих у цьому водосховищі ще з 1950-х років. У той же час у порівняно недавнього інвайдера *P. pectinata* величина трапляння неухильно підвищувалась. Подібний тренд спостерігається і у динаміці кількісного розвитку цих видів (табл. 2).

Найбільша середня величина чисельності найрозповсюдженішого виду *P. pectinata* становила 82 екз/м² з біомасою 0,09 г/м² у липні 1990 р. У поодиноких пробах ці показники підвищувались до 800 екз/м² та 1,05 г/м² відповідно. Інші види мали значно менші кількісні показники розвитку.

У Кременчуцькому водосховищі від першої знахідки *P. cercaroides* упродовж всього періоду досліджень величини трапляння та кількісний розвиток цього виду були досить низькими; їхнє істотне підвищення спостерігалось на початку 1990-х років. Кількісні ж показники розвитку *P. pectinata*, навпаки, на початку 1990-х років були навіть вищими, ніж у Каховському (табл. 3). Відповідно, і максимальні значення чисельності та біомаси тут також були вищими — до 1300 екз/м² та 1,22 г/м².

Таблиця 5

Трапляння (%) видів ряду Cymacea на різних біотопах Каховського водосховища

Біотопи	Кількість проб	Види				
		<i>Schizorhynchus eudorelloides</i> (G.O. Sars)	<i>Schizorhynchus scabriusculus</i> (G.O. Sars)	<i>Pterocyma rostrata</i> (G.O. Sars)	<i>Pterocyma pectinata</i> (Sow.)	<i>Pseudocyma cercaroides</i> Mart.
Типи ґрунту:						
чистий та слабо замулений пісок	38	4	10	3	24	5
замулений пісок	35	8	3	0	29	8
мул з ракушняком	12	6	0	0	8	0
сірий мул	61	2	3	0	8	0
чорний мул	34	0	0	0	0	0
Характер заростання вищими водними рослинами:						
без заростей	112	16 (22)	3 (25)	1	8 (28)	3 (10)
<i>Potamogeton perfoliatus</i>	15	8	7	0	33	7
<i>Phragmites australis</i>	32	4	3	0	0	0
<i>Thypha angustifolia</i>	13	0	3	0	8	0
інші види водних рослин	8	3	0	0	12	0

Примітка. У дужках — величина трапляння (%) для біотопів з глибинами до 2 м.

У Канівському водосховищі кумові ракоподібні досить повільно стають характерним компонентом бентосу. При незначному траплянні вони формують малочисельні популяції. Однак спостерігається тенденція до розширення зони мешкання цих рачків. Зокрема, нещодавно зареєстрована *P. pectinata* неухильно розповсюджується по водосховищу і формує істотну (для умов дніпровських водосховищ) чисельність та біомасу (табл. 4).

Крайньою верхньою точкою у Дніпрі, де в 1992 р. були зареєстровані кумові ракоподібні, а саме *P. pectinata*, є мілководні акваторії Канівського водосховища вище м. Києва (нижче греблі Київської ГЕС).

Аналізуючи кількісні показники розвитку кумових раків у дніпровських водосховищах, можна констатувати, що вони ніколи не мали таких значних величин чисельності та біомаси, як в опріснених ділянках Азовського і Каспійського морів, Дніпровсько-Бузького лиману або Цимлянського водосховища [14, 16, 17, 19, 27].

Біотопічні особливості розвитку Ситасеа у водосховищах Дніпра. Аналіз розповсюдження кумових раків по акваторіях водосховищ свідчить про певну відмінність. Найзаселенішими є біотопи в діапазоні глибин 1—7 м (табл. 5). На глибині більше 9 м цих раків не виявлено.

Проте у Куйбишевському водосховищі на Волзі найбільший розвиток види *Ситасеа* мають на глибинах 7—10 м і навіть відмічені на глибині до 15 м [30], хоча *P. cercaroides* трапляється і в літоральній зоні.

Відносно вибірковості мешкання популяцій *Ситасеа* на донних відкладах певного типу можна констатувати, що переважно ці організми приурочені до піщаних біотопів з різним ступенем замулення. Особливо виразно це проявляється у наймасовішого виду — *P. pectinata* (див. табл. 5). Кумові раки уникають відкладень чорного відновленого мулу, характерних для глибоководних зон водосховищ, та інтенсивно заростаючих ділянок літоралі з потужним шаром відмерлої рослинності на дні. На таких біотопах зазвичай відмічається значний дефіцит кисню.

Вельми неоднозначне відношення різних видів *Ситасеа* до біотопів з різним ступенем заростання і складом вищої водної рослинності у літоралі водосховищ. Всі види трапляються на незаростаючій літоралі (див. табл. 5), менше видів виявлено у зоні поширення рдесників (переважно у фітоценозах *Potamogeton perfoliatus*).

Вкрай низьке їхнє трапляння спостерігається серед фітоценозів повітряно-водних рослин, приурочених, як правило, до слабо проточних ділянок водосховищ з глибинами до 1,0—1,5 м. Лише для *Schizorhynchus scabriusculus* (G.O. Sars) відмічено трапляння в зонах розповсюдження цієї групи водних рослин.

Висновки

Аналіз літературних джерел та багаторічних матеріалів власних досліджень макрозообентосу Дніпра та його водосховищ свідчить про те, що до початку регулювання Дніпра системою гребель ГЕС представники ряду *Ситасеа* мешкали лише у Нижньому Дніпрі (нижче дніпровських

порогів), їхній видовий склад зростав від 2 до 10 таксонів на ділянці від Дніпровських порогів до Дніпровсько-Бузького лиману.

Лише після активних заходів щодо інтродукції понто-каспійських безхребетних у новостворені водосховища для покращення кормової бази риби у цих водоймах почали з'являтися і деякі види кумових ракоподібних. Вони майже ніколи не були об'єктами планових інтродукцій і потрапляли у водосховища як «домішка» до маси «офіційних» інтродуцентів.

Ці раки поступово освоювали акваторії водосховищ, віддаючи перевагу біотопам чистих і замулених пісків у діапазоні глибин 1—7 м. На ділянках літоралі із заростями вищих водних рослин вони найчастіше траплялись у фітоценозах *P. perfoliatus*.

У різних водосховищах упродовж періоду досліджень величина трапляння кумових ракоподібних складала від 12 до 46 % (5 видів) у південному Каховському водосховищі та лише 8—21 % (4 види) — у північному Канівському. На час підготовки статті у верхньому Київському водосховищі представників ряду Cumacea не виявлено.

Кількісний розвиток кумових раків в останні роки також був найбільшим у Каховському та Кременчуцькому водосховищах (182—203 екз/м² та 0,14—0,21 г/м²), найнижчим — у Канівському (26—36 екз/м² та 0,02—0,04 г/м²). У всіх випадках за показниками трапляння та кількісним розвитком домінувала *P. pectinata*.

Порівнюючи кількісний рівень розвитку представників ряду Cumacea у водосховищах Дніпра та Волги — основних водних об'єктах інвазії цих безхребетних, — слід відмітити значну подібність. Так, у Куйбишевському, Саратовському та Волгоградському водосховищах чисельність кумових ракоподібних становить від 3 до 53 екз/м², а біомаса — від 0,01 до 0,23 г/м² [2, 3, 11]. Однак відмічено певну тенденцію до зниження кількісного розвитку цих безхребетних у Куйбишевському водосховищі впродовж 2000—2008 рр. [30]. Певною відмінністю у складі видів Cumacea водосховищ Дніпра та Волги є те, що у водосховищах Дніпра не виявлено видів *Pterocuma sowinskyi* (G.O. Sars, 1894) та *Caspiocuma campilaspoides* (G.O. Sars, 1897).

Слід підкреслити, що кількісний розвиток кумових ракоподібних у водосховищах Дніпра та Волги значно (у десятки разів) поступається їхньому розвитку в природних ареалах (причорноморські лимани, опріснені ділянки Чорного, Азовського і Каспійського морів), де солоність становить 5—10 ‰.

Згідно з багаторічними даними, у досліджених водосховищах Дніпра відбувається поступове збільшення чисельності і біомаси кумових ракоподібних. Оскільки кумові раки мешкають у поверхневому шарі донних відкладів, вони становлять собою легкодоступну поживу для риби-бентофагів. При значному розвитку цих організмів у водосховищах Дніпра вони можуть скласти істотну частку раціону риби, як це спостерігається у водоймах історичного ареалу.

У водосховищах Дніпра поступове у часі, але неухильне розповсюдження видів ряду Сумасеа відбувається на тлі довгострокових змін гідрохімічного режиму у цих водоймах у бік підвищення показників концентрації хлоридів, сульфатів, іонів натрію, загальної мінералізації та зниження кольоровості, на відміну від тих, що спостерігалися у Верхньому та Середньому Дніпрі до активного гідроенергетичного будівництва. Лише після створення каскаду водосховищ на цих частинах річки, особливо з кінця ХХ ст., ці відмінності поступово нівелюються, а сезонні та міжрічні межі коливань цих показників згладжуються, що, на нашу думку, становить важливий екологічний чинник щодо активізації розповсюдження понто-каспійських організмів. Тобто зі всією очевидністю, трансформація абіотичних, зокрема гідрохімічних, компонентів екосистем водосховищ Дніпра наближається до стану, передбачуваному П.А. Журавлем [8] більш ніж 70 років тому, який вважав, що за рядом властивостей водосховища, розташовані на півдні країни, нагадують лимани річок Понто-Каспійського регіону, і ці властивості будуть притаманні і водосховищам, які споруджуються.

Список використаної літератури

1. Белинг Д.Е. Материалы по гидрофауне и ихтиофауне нижнего течения реки Днепра. *Тр. Всеукр. гос. Черн.-Азов. науч.-промыш. опыт. ст.* Херсон. 1925. Т. 1. С. 1—72.
2. Бородич Н.Д. Представители понто-каспийской фауны в водохранилищах Средней и Нижней Волги в 1971—1974 гг. *Биол. внутр. вод. Информ. бюлл.* 1976. № 29. С. 35—37.
3. Бородич Н.Д. О нахождении *Caspiocuma campilaspoides* (G.O. Sars) (Crustacea, Сумасеа) в Куйбышевском водохранилище. *Там же.* 1979. № 43. С. 29—31.
4. Бэческу М. Отряд кумовые — Сумасеа. Определитель фауны Черного и Азовского морей. Т. 2. Свободноживущие беспозвоночные. Ракообразные. Киев : Наук. думка, 1969. С. 381—401.
5. Гидрология и гидрохимия Днепра и его водохранилищ / Под ред. М.А. Шевченко. Киев : Наук. думка, 1989. 213 с.
6. Журавель П.О. Про стан деяких представників фауни Mollusca та Crustacea у водосховищі Дніпрогесу. *Вісн. Дніпропетр. гідробіол. ст.* 1937. Т. 2. С. 149—160.
7. Журавель П.А. О псевдокума церкароидес (ракообразные) из Днепра района плотины Днепрогэса. *Вестн. Днепропетр. НИИ гидробиологии Днепропетр. гос. ун-та.* 1948. Т. 8. С. 65—71.
8. Журавель П.А. О формировании биологического режима водохранилищ юго-востока Украины и пути обогащения их естественных кормовых (для рыб) ресурсов : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Днепропетровск, 1950. 28 с.
9. Журавель П.А. О фауне лиманного комплекса Днепровского водохранилища после его восстановления. *Вестн. Днепропетр. НИИ гидробиологии.* 1955. Т. 11. С. 121—145.
10. Журавлева Л.А. Многолетние изменения минерализации и ионного состава воды водохранилищ Днепра. *Гидробиол. журн.* 1998. Т. 34, № 4. С. 88—96.
11. Иоффе Ц.И. Обогащение кормовой базы для рыб в водохранилищах СССР путем акклиматизации беспозвоночных. *Изв. ГосНИОРХ.* 1974. 100. 226 с.
12. Каховське водоймище / Під ред. Я. Я. Цееба. Київ : Наук. думка, 1964. 304 с.
13. Крендовский М.Е. Исследования Бутского, Днепровского и других лиманов. *Тр. об-ва естествоисп. природы при Харьков. ун-те.* 1885. Т. 18, № 1. С. 49—200.

14. Марковский Ю.М. Фауна беспозвоночных низовьев рек Украины, условия ее существования и пути использования. Ч. 2. Днепроовско-Бугский лиман. Киев : Изд-во АН УССР, 1954. 207 с.
15. Методи гідроекологічних досліджень поверхневих вод / За ред. В.Д. Романенка. НАН України. Ін-т гідробіології. Київ : ЛОГОС, 2006. 408 с.
16. Мирошниченко М.П. Многолетняя динамика развития высших ракообразных и их значение в донной фауне Цимлянского водохранилища. *Тр. Волгоград. отд. ГосНИОРХ*. 1975. Т. 9, С. 45—63.
17. Мордухай-Болтовской Ф.Д. Распределение бентоса в дельте Днепра. *Зоол. журн*. 1948. Т. 27, № 5. С. 421—434.
18. Мордухай-Болтовской Ф.Д. Каспийская фауна в Азово-Черноморском бассейне. Москва ; Ленинград : Изд-во АН СССР, 1960. 288 с.
19. Мороз Т.Г. Макрозообентос лиманов и низовьев рек Северо-Западного Причерноморья. Киев : Наук. думка, 1993. 187 с.
20. Николаев И.И. Некоторые аспекты экологии стихийного распространения гидробионтов. *Сб. науч. тр. ГОСНИОРХ*. 1985. Вып. 232. С. 81—89.
21. Оліварі Г.А. Бентос дельти Дніпра. *Пониззя Дніпра, його біологічні і гідрохімічні особливості*. Київ : Вид-во АН УРСР, 1958. С. 180—197.
22. Плигин Ю.В. Макрозообентос мелководий Кременчугского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1979. 23 с.
23. Плигин Ю.В. Беспозвоночные каспийского комплекса в бентосе днепровских водохранилищ. Гидробиологические исследования пресных вод. Киев : Наук. думка, 1985. С. 43—50.
24. Плигин Ю.В., Емельянова Л.В. Итоги акклиматизации беспозвоночных каспийской фауны в Днепре и его водохранилищах. *Гидробиол. журн*. 1989. Т. 25, № 1. С. 3—11.
25. Сергеев А.И., Северенчук Н.С. Список видов макрозообентоса Днестра и его водоемов. *Гидробиологический режим Днестра и его водоемов* / отв. ред. А.П. Брагинский. Киев : Наук. думка, 1992. С. 263—267.
26. Старобогатов Я.И. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов земного шара. Ленинград : Наука, 1970. 372 с.
27. Тарвердиев Т.Р. Кумовые ракообразные восточной части Южного Каспия. *Междунар. конф. по пробл. Каспийского моря*. Тез. докл. АН Азербайджана. Гос. ком. по охране природы Азербайджана, июнь 1991 г. Баку, 1991. С. 76—77.
28. Цееб Я.Я., Оліварі Г.А. Вселення кормових безхребетних в Каховське водохранилище. *Доп. АН УРСР*. 1958. № 3. С. 330—334.
29. Шерстюк В.В., Северенчук Н.С. Питание рыб в нижнем Днестре и Днестровском лимане. *Гидробиологический режим Днестра и его водоемов* / отв. ред. Л.П. Брагинский. Киев : Наук. думка, 1992. С. 267—285.
30. Яковлев В.А., Яковлева А.В. Кумовые ракообразные в верхних плесах Куйбышевского водохранилища. *Уч. зап. Казанск. ун-та. Естественные науки*. 2012. Т. 154, вып. 2. С. 216—227.
31. Filinova E.I., Malinina Yu.A., Shlyakhtin G.V. Bioinvasion in macrozoobenthos of the Volgograd Reservoir. *Russ. J. Ecol*. 2008. Vol. 39, N 3. P. 193—197.
32. Jaum D., Boxshall G.A. Global diversity of cumaceans & tanaidaceans (Crustacea: Cumacea & Tanaidacea) in freshwater. *Hydrobiologia*. 2008. Vol. 595, N 1. P. 225—230.
33. Pligin Yu.V., Matchinskaya S.F., Zheleznyak N.I., Linchuk M.I. Long-term distribution of alien species of macroinvertebrates in the ecosystems of the Dnieper reservoirs. *Hydrobiol. J*. 2014. Vol. 50, N 2. P. 3—17.

Надійшла 06.10.2022

Yu.V. Pligin, PhD (Biol.), Senior Researcher, Senior Researcher,
Institute of Hydrobiology of the NAS of Ukraine,
Volodymyra Ivasyuka prosp., 12, Kyiv, 04210, Ukraine
e-mail: yurii.pligin.igb@gmail.com

N.I. Zheleznyak, engineer,
Institute of Hydrobiology of the NAS of Ukraine,
Geroyiv Stalingrada prosp., 12, Kyiv, 04210, Ukraine

CUMACEA (CRUSTACEA) IN THE DNIEPER AND ITS RESERVOIRS: SPECIES
COMPOSITION, INVASIONS, ECOLOGY

The distribution of crustaceans of the Cumacea order after the creation of a cascade of reservoirs on the Dnieper has been analyzed. These crustaceans could get into the newly created reservoirs along with the introduced gammarids, mysids and mollusks. In all reservoirs of the Dnieper, except for Kyiv Reservoir, where they have not been found at this time, 4–5 species of Cumacea have been registered. *Pterocuma pectinata* (Sow.) dominates quantitatively. The number and biomass of Cumacea during the research period make up 25–131 specimens/m² and 0.06–0.13 g/m², respectively. The highest values were registered in the depth range of 2–7 m on clean and silty sand.

Keywords: reservoirs of the Dnieper, Cumacea, distribution, ecological specifics, hydrochemistry.