Ribogospod. nauka Ukr., 2016; 3(37): 61-75
DOI: http://dx.doi.org/10.15407/fsu2016.03.061
УДК 574.583:59(282.247.32-477.7)

СУКЦЕСІЯ УГРУПОВАНЬ ЛІТОРАЛЬНОГО ЗООПЛАНКТОНУ БАКШАЛИНСЬКОГО ВОДОСХОВИЩА

В. М. Трохимець, realwolf@univ.kiev.ua, Навчально-науковий центр «Інститут біології» Київського національного університету імені Тараса Шевченка, м. Київ

Мета. *На сьогодні до найбільш актуальних екологічних питань наукової діяльності людини відносять дослідження екосистем, змінених унаслідок дії антропогенного чинника. Водні екосистеми важливі для стабільного функціонування як господарсько-промислового, так і енергетичного комплексів. Одним із типових прикладів антропогенного впливу на водні екосистеми є трансформація річкових систем на каскади водосховищ. На півдні України існує Південноукраїнський енергетичний комплекс, для оптимізації функціонування якого нижню частину річки Бакшала трансформували у Бакшалинське водосховище. Метою дослідження було вивчення сукцесійних змін, що відбуваються в цьому водосховищі на прикладі угруповань літорального зоопланктону. Ці гідробіонти є фоновою індикаторною екологічною групою, чутливою до змін середовища існування.*

Методика. *Під час збору і фіксування проб літорального зоопланктону, а також подальшого їх лабораторного опрацювання та аналізу використано як стандартні методи, так і оригінальний метод стандартизації вибору станцій моніторингу в залежності від типу та розмірів штучних водойм.*

Результати*. В роботі розглянуто особливості протікання сукцесійних процесів на прикладі малого каньйонного Бакшалинського водосховища на стадіях формування та функціонування біоти. Особливості сукцесії зоопланктоценозів даного водосховища з'ясовано за допомогою аналізу змін видового різноманіття, фауністичного, екологічного і трофічного спектрів, кількісних показників, домінуючих угруповань і комплексів видів літорального зоопланктону.*

Наукова новизна. *Роботи щодо вивчення зоопланктону та інших груп гідробіонтів Бакшалинського водосховища відсутні, тому всі наведені нижче дані є оригінальними і характеризуються науковою новизною. Також під час збору матеріалу було використано нові методичні підходи відносно стандартизації вибору станцій моніторингу в залежності від типу та розмірів штучних водойм.*

Практична значимість*. Дана робота є єдиним джерелом інформації щодо сукцесійних змін, спричинених створенням на річці Бакшала Бакшалинського водосховища. Останнє входить до складу водойм Південноукраїнського енергетичного комплексу. Тому вивчення сучасного стану екосистеми цієї водойми, з метою виявлення оптимальних умов їх функціонування і розвитку, сприяє забезпеченню енергетичної безпеки України.*

Ключові слова: *сукцесія, літоральний зоопланктон, Бакшалинське водосховище, Україна.*

ПОСТАНОВКА ПРОБЛЕМИ ТА АНАЛІЗ ОСТАННІХ ДОСЛІДЖЕНЬ І ПУБЛІКАЦІЙ

Потужний вплив антропогенного чинника на екосистеми різних середовищ існування вимагає від вчених-екологів проведення сучасних досліджень і продовження довготривалих моніторингів з метою виявлення наслідків подібного впливу та шляхів покращення екологічної ситуації. Дуже чутливими до дії антропогенного чинника є водні екосистеми, які забезпечують людину питною

© В. М. Трохимець, 2016

водою, а також мають важливе значення для господарсько-промислового та енергетичного комплексів. До складу останнього входять численні гідроелектростанції (ГЕС) і гідроакумулюючі електростанції (ГАЕС). Ці енергетичні об'єкти будують переважно на річках, які трансформують на каскади водосховищ. При цьому відбуваються перебудови їх гідроморфологічних, гідрологічних і гідрохімічних умов, а також біологічних угруповань водних екосистем. Гідробіонти є особливо чутливими до змін умов існування і можуть бути використані як біоіндикатори. Однією з найбільш чутливих екологічних груп є зоопланктон. Його моніторинг дозволяє вивчити процеси у водних екосистемах та їх сукцесії.

В Україні також для забезпечення потреб людини на багатьох річках збудовано водосховища [10]. У 2008 році з метою додаткового підпору Олександрівського водосховища у районі гирла річки Бакшали (права притока Південного Бугу) збудували греблю, чим створили Бакшалинське водосховище. Останнє забезпечує водою Олександрівське водосховище і відіграє важливу роль в безпечній експлуатації Південноукраїнського енергокомплексу.

Під час проведення досліджень у межах Бакшалинського водосховища особливу увагу привернули літоральні біоценози, зоопланктон яких характеризувався високими показниками видового різноманіття та біопродуктивності. Щодо досліджень зоопланктону річки Бакшали, то на сьогодні існує єдина праця [7]. Стосовно зоопланктону Бакшалинського водосховища, то оригінальні дані є єдиним джерелом інформації. Загалом же, дослідження водосховищ відбуваються постійно як у межах нашої країни [10], так і за кордоном [9].

ВИДІЛЕННЯ НЕВИРІШЕНИХ РАНІШЕ ЧАСТИН ЗАГАЛЬНОЇ ПРОБЛЕМИ. МЕТА РОБОТИ

Оскільки наукових робіт і публікацій стосовно вивчення екосистем Бакшалинського водосховища не існує, то всі частини загальної проблеми на сьогодні є невирішеними. Дослідження цього питання одночасно проводили для Олександрівського водосховища, що також входить до складу Південноукраїнського енергокомплексу. Проте на сьогодні існує недостатньо інформації щодо дослідження сукцесій угруповань літорального зоопланктону водосховищ каньйонного типу.

Мета роботи — вивчення сукцесійних змін угруповань літорального зоопланктону Бакшалинського водосховища.

МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ

Об'єктом досліджень були представники основних груп зоопланктону: коловертки (клас *Eurotatoria*), гіллястовусі (клас *Branchiopoda*, ряд *Cladocera*) і веслоногі (клас *Copepoda*) ракоподібні. Черепашкові (клас *Ostracoda*) ракоподібні та личинки двостулкових молюсків у пробах відсутні. Моногононтних коловерток, гіллястовусих і веслоногих ракоподібних визначали до виду, а бделоїдних коловерток — до підкласу.

Проведено аналіз сукцесійних змін зоопланктоценозів унаслідок трансформації річки Бакшала на Бакшалинське водосховище на підставі літературних даних за 1991 рік [7], а також оригінального матеріалу, зібраного

протягом світлового дня в літній період досліджень 2008–2010 і 2013–2014 років. Матеріал відбирали процідженням 50 л води через планктонну конічну сітку [4] у межах трьох стандартизованих станцій відбору проб у літоралі Бакшалинського водосховища [8] (рис. 1): базова станція I — лівий берег верхньої частини, N 47°42.625' E 31°10.332'; II — правий берег середньої частини, N 47°42.483' E 31°10.945'; III — центральна частина пониззя, N 47°42.712' E 31°10.782'.

Рис. 1. **Карта-схема Бакшалинського водосховища зі станціями проведення комплексного екологічного моніторингу літоральних гідробіонтів (виготовлена програмою MapInfo на підставі карти, наданої Інститутом гідрохімії НАН України)**

Примітка. I–III — базові станції.

У межах кожної станції відбирали проби в різних точках (біотопах): у заростях вищих водних рослин (заростей) і на чистих від макрофітів ділянках літоралі водойми (не заростей). На станціях верхньої і середньої частин Бакшалинського водосховища переважали формації очерету звичайного (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.). Місцями в асоціації з ними вступали рогіз вузьколистий (*Typha angustifolia* L.), різуха морська (*Najas marina* L.), рдесник плавучий (*Potamogeton natans* L.) та інші види макрофітів. У нижній частини водосховища домінували формації очерету звичайного, які формували асоціації з рогозом вузьколистим, різухою морською, стрілолистом звичайним (*Sagittaria sagittifolia* L.) і комишем лісовим (*Scirpus sylvaticus* L.). Проективне покриття водосховища вищими водними рослинами зростало від верхньої його частини до пониззя в межах від 5 до 30%.

Всього було зібрано 27 проб конічною сіткою. Подальше опрацювання проб та аналіз даних проводили на основі загальноприйнятих методів. В лабораторії за допомогою визначників [1–3, 5–6] ідентифікували видовий склад зоопланктону під стереомікроскопом і мікроскопом. Кількісні його показники визначали тотальним переглядом всієї проби в камері Богорова або методом Гензена. Для порівняння видів зоопланктону та його домінуючих комплексів використали критерії Жаккара (J) і Жаккара домінантного ($J_{дом.}$), а для з'ясування різноманіття зоопланктону — індекси Шеннона (H) і Сімпсона (C) [4].

РЕЗУЛЬТАТИ ДОСЛІДЖЕНЬ ТА ЇХ ОБГОВОРЕННЯ

Річка Бакшала є досить невеликою: в середньому її ширина складає 10 м, а глибина — 2,2 м. Отже, гідроморфологічні особливості річки не дають можливість провести чітку межу між її ріпаллю, медіаллю і стрижнем, а заростання неглибоких ділянок очеретом звичайним не дозволяє виділити прибережний і пелагічний зоопланктон. Формування зоопланктоценозів і особливості їх функціонування у цій річці відрізнялися від великих рівнинних річок, де переважають представники ротаторного чи ротаторно-кладоцерного комплексу.

Після створення у 2008 році Бакшалинського водосховища оригінальними дослідженнями були охоплені перші три роки існування цієї водойми (2008–2010 роки), коли відбувалося формування як біоти загалом, так і водосховищних літоральних зоопланктоценозів зокрема. Більш пізній період (2013–2014 роки) охоплював сукцесійну стадію функціонування біоти, коли відбувалася поступова стабілізація угруповань літорального зоопланктону з представників нового видового різноманіття.

В річці Бакшала зоопланктон характеризувався низьким видовим різноманіттям, оскільки налічував лише 13 видів (рис. 2) [7]. У рік заповнення Бакшалинського водосховища воно зросло до 21 виду. При цьому літоральний зоопланктон почав формуватися на основі річкового з вмішуванням представників дрібних завплавних водойм. З іншого боку, збільшення глибини водосховища до 10 м і виникнення у ньому крутого узбережжя з невеликою кількістю вищої водної рослинності створило у водосховищі умови для формування зоопланктоценозів із річкових форм. Цим можна пояснити збагачення видового складу пелагічних коловерток. Видове різноманіття літорального зоопланктону продовжило зростати й у наступні два роки, коли склало 33 і 38 видів відповідно. В останні роки досліджень видовий склад цієї групи гідробіонтів став дещо біднішим і більш-менш стабілізувався: у 2013 році він налічував 28 видів, а в 2014 році — 32 види. Деяке зниження різноманіття в порівнянні з попереднім періодом досліджень можна пояснити переходом зоопланктоценозів до нової стадії сукцесії — функціонування біоти. Під час формування нових угруповань зоопланктону в межах літоральної зони водосховища до його складу додавалися нові види, але не всі вони змогли вижити в змінних умовах і витримати конкуренцію. Тому через п’ять років після створення водосховища різноманіття почало стабілізуватися, але на нових засадах.

У роки проведення оригінальних досліджень як в річці Бакшала, так і в літоралі Бакшалинського водосховища траплялися усього три види зоопланктону: коловертка *Euchlanis dilatata*, гіллястовусі рачки *Alona rectangula* і *Chydorus sphaericus*. У той же час, тільки три види річкового зоопланктону були відсутні у водосховищі: гіллястовусий рачок *Eurycercus lamellatus*, веслоногі рачки *Cyclops vicinus* і *Paracyclops fimbriatus*. Відповідно, видовий склад літорального зоопланктону змінювався в значних межах у різні роки досліджень, що підтвердив порівняльний аналіз на підставі критерію Жаккара (табл. 1). Найбільшою відмінністю характеризуються видові списки річкового і водосховищного зоопланктону, хоча прослідковується тенденція до поступової стабілізації угруповань із часом. Середній показник подібності виявили лише між

видовим складом, отриманим у 2013 і 2014 роках. Це підтверджує припущення про поступову стабілізацію різноманіття літорального зоопланктону після переходу під час сукцесії угруповань літорального зоопланктону від стадії формування до стадії функціонування біоти.

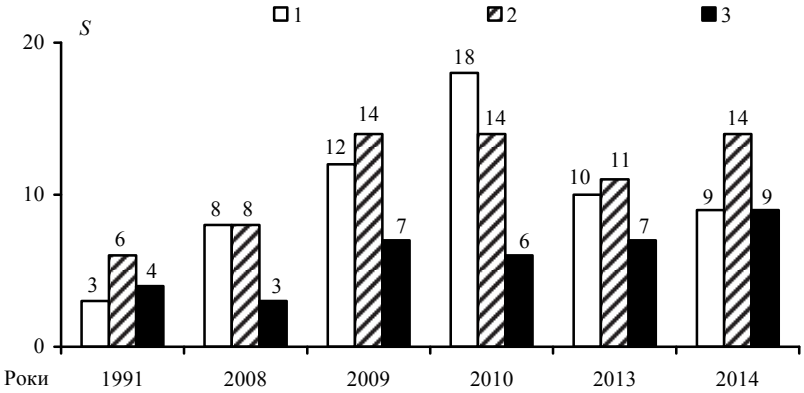

Рис. 2. **Видове різноманіття зоопланктону річки Бакшала і літоралі Бакшалинського водосховища**

Примітки: S — кількість видів; 1 — коловертки, 2 — гіллястовусі ракоподібні, 3 — веслоногі ракоподібні.

Таблиця 1. **Міжрічна динаміка змін видового складу (J) літорального зоопланктону Бакшалинського водосховища**

Роки досліджень	Кількість літорального зоопланктону, %					
	1991	2008	2009	2010	2013	2014
1991	—	10,3	12,2	15,9	20,6	21,6
2008	10,3	—	48,6	32,6	38,2	37,8
2009	12,2	48,6	—	31,5	35,6	47,7
2010	15,9	32,6	31,5	—	43,5	32,1
2013	20,6	38,2	35,6	43,5	—	50,0
2014	21,6	37,8	47,7	32,1	50,0	—

Отже, літоральний зоопланктон водосховища переважно формувався не внаслідок трансформації зоопланктону річки Бакшала, а був привнесений з різнотипних водойм. Ймовірними шляхами потрапляння його в новостворене водосховище є як безпосередній контакт між водоймами внаслідок підняття рівня води, так і перенесення яєць коловерток і ракоподібних вітром або на пір'їнах водоплавних птахів.

В угрупованнях зоопланктону річки Бакшала серед основних таксономічних груп за кількістю видів переважали, подібно до рівнинних водосховищ, гіллястовусі ракоподібні (табл. 2). У фауністичному спектрі вони складали 46,2%, у той час як веслоногі ракоподібні — 30,7%, а коловертки — 23,1%. Подібну

тенденцію можна пояснити особливостями неглибокої і неширокої річки Бакшала, в якій переважали фітофільні фільтратори з домінуванням кладоцерного комплексу. Після заповнення водосховища у фауністичному спектрі значно зросла частка ротаторного комплексу. Як результат, на сукцесійній стадії формування біоти кладоцерний комплекс зоопланктону річки Бакшала перетворився на ротаторно-кладоцерний з переважанням у різні роки то коловерток, то гіллястовусих ракоподібних. На стадії ж функціонування біоти зникло багато привнесених пелагічних річкових форм, а фауністичний спектр стабілізувався за рахунок водосховищного кладоцерного комплексу.

Таблиця 2. **Таксономічна структура зоопланктону річки Бакшала і літоралі Бакшалинського водосховища в різні роки, %**

Періоди	Групи зоопланктону		
	Коловертки	Гіллястовусі ракоподібні	Веслоногі ракоподібні
1991 рік	23,1	46,2	30,7
2008 рік	42,1	42,1	15,8
2009 рік	36,4	42,4	21,2
2010 рік	47,4	36,8	15,8
2013 рік	35,7	39,3	25,0
2014 рік	28,1	43,8	28,1

Сукцесійні процеси серйозно вплинули й на динаміку екологічного спектру угруповань літорального зоопланктону Бакшалинського водосховища. В річці Бакшала переважали представники літорально-фітофільної екологічної групи (рис. 3), що об'єднувала 7 із 13 видів зоопланктону, тобто 53,8%. Значно поступалися їй за різноманіттям інші екологічні групи: бентосно-фітофільна налічувала 4 види (30,8%), а пелагічна — 2 (15,4%). Загалом подібне співвідношення не є характерним для річкових зоопланктоценозів, тим більше для річок каньйонного типу. Зазвичай у них переважають види пелагічної екологічної групи з домінуванням у фауністичному спектрі ротаторного комплексу. Для річки Бакшала характерним було переважання в зоопланктоні видів літорально-фітофільної групи з домінуванням у фауністичному спектрі кладоцерного комплексу. Пояснити подібні особливості можна тими ж чинниками, що і специфіку фауністичного спектру. Так, у дуже неглибокій і неширокій річці Бакшала, узбережжя якої вкриті формаціями очерету звичайного, сформувалися сприятливі умови для розвитку фітофільних і придонних видів зоопланктону з переважанням фільтраторів, представлених гіллястовусими ракоподібними. Якщо ж врахувати загальні низькі показники видового різноманіття зоопланктону річки Бакшала, то можна зробити висновок, що в її складних умовах виживали лише найбільш пристосовані види.

Після заповнення Бакшалинського водосховища в угрупованнях літорального зоопланктону на порядок зросла представленість пелагічної екологічної групи (рис. 3). Так, у 2008 році її частка зросла до 68,4% (13 із 19 видів зоопланктону), а частка літорально-фітофільної і бентосно-фітофільної груп знизилася відповідно до 21,1% (4 види) і 10,5% (2 види). Подібні процеси можна пояснити формуванням у межах малого каньйонного водосховища з крутим узбережжям і

невеликою кількістю вищих водних рослин умов, наближених до річкових. Тому пелагічний зоопланктон привносився з інших річок або інших частин річки Бакшали і розвивався у більш оптимальних умовах новоствореного водосховища. В подальшому відбувалося поступове заростання узбережжя формаціями очерету звичайного і виникли умови для розвитку інших екологічних груп зоопланктону. Тому вже на більш стабільній сукцесійній стадії функціонування біоти в літоральному зоопланктоні вже переважали не пелагічна екологічна група, а пелагічна і літорально-фітофільна. Перебудови співвідношення екологічних груп в угрупованнях літорального зоопланктону під час формування водосховища відповідали подібним процесам у його фауністичному спектрі. Так, зниження різноманіття пелагічної групи і зростання літорально-фітофільної пов'язані зі зменшенням представленості ротаторного і зростанням кладоцерного комплексу.

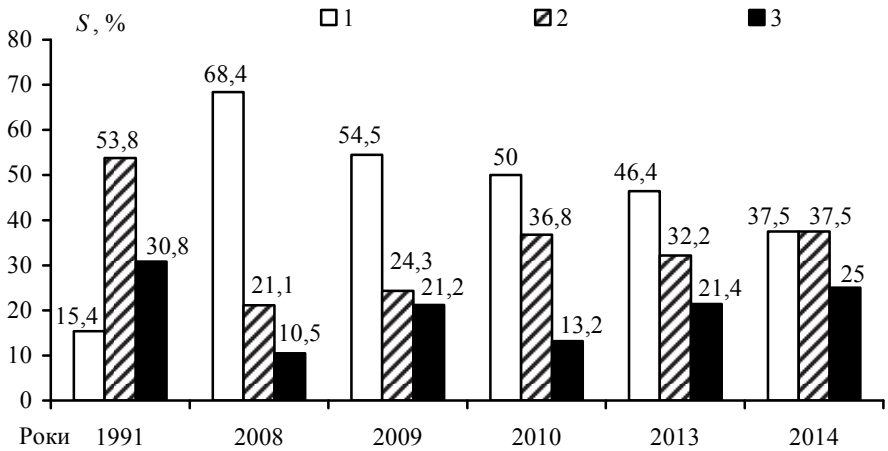

Рис. 3. **Сукцесійні зміни екологічного спектру угруповань зоопланктону річки Бакшала і літоралі Бакшалинського водосховища**

Примітки: S — кількість видів; 1 — пелагічні види, 2 — літорально-фітофільні, 3 — бентосно-фітофільні.

Динаміка трофічного спектру зоопланктону внаслідок сукцесійних змін була виражена менше (рис. 4), ніж екологічного спектру. В річці Бакшала переважали мирні види, представлені 9 із 13 видів зоопланктону. Тобто їх частка складала 69,2%, у той час як на частку всеїдних і хижих видів припадало по 15,4% (по 2 види). Співвідношення мирних і хижих видів складало 9:2, що є стандартним показником для більшості водойм. При цьому всі мирні види припадали на представників ротаторно-кладоцерного комплексу, а всеїдні та хижі — на копеподний.

Після створення Бакшалинського водосховища співвідношення трофічного спектру незначно змістилося в напрямі до мирних видів (рис. 4). Подібна динаміка під час протікання перших етапів сукцесії є нормальною, оскільки в нестабільних умовах завжди переважають менш спеціалізовані види. Такими в

порівнянні з хижаками є мирні види. Проте вже на сукцесійній стадії функціонування біоти відбулося ускладнення трофічної структури літорального зоопланктону, а співвідношення його трофічних груп повернулося до показників, характерних для зоопланктону річки Бакшала.

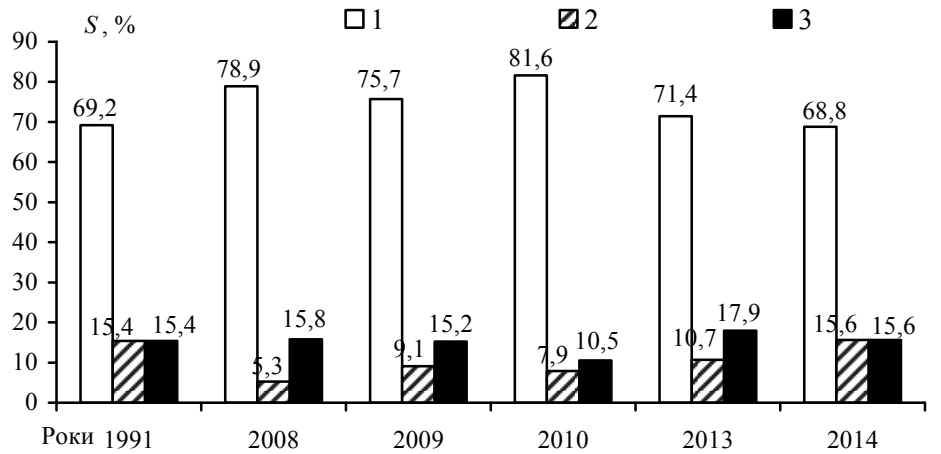

Рис. 4. **Сукцесійні зміни трофічного спектру угруповань зоопланктону річки Бакшала і літоралі Бакшалинського водосховища**

Примітки: S — кількість видів; 1 — мирні види, 2 — всеїдні, 3 — хижі.

Найбільшу представленість в угрупованні зоопланктону мала прісноводна група: у річці Бакшала вона складала 12 видів (92,3%), а в Бакшалинському водосховищі — 85 видів (98,8%). Інвазійні солонуватоводні та морські групи протягом різних етапів сукцесії даної водойми були представлені єдиним видом-вселенцем — веслоногим рачком *Eurytemora velox*, на частку якого в зоопланктоценозах припадало відповідно 7,7 і 1,2%. Таким чином, зростання видового різноманіття зоопланктону відбувалося за рахунок привнесення прісноводного компоненту, а не проникнення в трансформовану водойму з новими умовами видів-вселенців.

Зміни якісного та кількісного різноманіття статевозрілих особин серед визначених до виду груп зоопланктону за різні роки досліджень було проаналізовано на підставі індексів видового різноманіття Шеннона і Сімпсона (табл. 3). На сукцесійній стадії формування біоти, особливо в перший рік трансформації річкових зоопланктоценозів, індекси видового різноманіття мали значно нижчі показники, ніж на сукцесійній стадії функціонування біоти. Пов'язано це зі спалаховим розвитком деяких видів зоопланктону під час перебудови зоопланктоценозів і формуванням монодомінантних угруповань. З поступовою стабілізацією угруповань літорального зоопланктону домінанти ставали менш вираженими, а монодомінантні угруповання поступово трансформувалися в олігодомінантні

та полідомінантні. Зростання в останні роки досліджень показників стандартного відхилення для індексів видового різноманіття можна пояснити ускладненням асоціацій вищих водних рослин за рахунок формацій очерету звичайного в різних частинах водосховища.

Таблиця 3. **Сукцесійні зміни різноманіття зоопланктону річки Бакшала і літоралі Бакшалинського водосховища**

Показники	Роки					
	1991	2008	2009	2010	2013	2014
N	1	3	6	6	6	6
H_N	2,3	1,01±0,24	2,10±0,21	1,49±0,27	1,87±0,29	2,25±0,44
H_B	1,3	1,49±0,18	1,95±0,27	1,80±0,17	1,86±0,41	2,18±0,34
C_N	—	0,40±0,11	0,82±0,03	0,67±0,07	0,75±0,09	0,84±0,08
C_B	—	0,65±0,09	0,80±0,06	0,77±0,04	0,78±0,09	0,84±0,05

Примітки: N — вибірка (кількість проб); H_N — індекс Шеннона за густотою; H_B — індекс Шеннона за біомасою; C_N — індекс Сімпсона за густотою; C_B — індекс Сімпсона за біомасою; для індексів після знака ± показане стандартне відхилення.

Кількісні показники зоопланктону річки Бакшала були низькими: його густота складала 14,4 тис. екз./м^3 (рис. 5). Після створення Бакшалинського водосховища почали формуватися нові літоральні зоопланктоценози, представники яких характеризувалися значно вищою густотою. У 2008 році вона зросла в порівнянні з такою річкового зоопланктону з 14,4 тис. екз./м^3 до 136,0 тис. екз./м^3, тобто в середньому в 9,4 раза. При цьому густота літорального зоопланктону різних частин водосховища варіювала в межах від 67 тис. екз./м^3 до 205,5 тис. екз./м^3. Пояснити подібний спалаховий розвиток можна початком сукцесійної стадії формування біоти. Остання в літоральних зоопланктоценозах триває зазвичай два–три роки, тобто значно довше, ніж у пелагічних зоопланктоценозах. Пов'язано це зі становленням у літоральній зоні водосховищ більш складних гідрофітоценозів. У подальшому на стадії формування біоти густота літорального зоопланктону продовжила зростати в порівнянні з попередніми роками: у 2009 році вона зросла в середньому у 2,3 раза (з 136,0 тис. екз./м^3 до 316,4 тис. екз./м^3), а в 2010 році — у 2 рази (з 316,4 тис. екз./м^3 до 648,1 тис. екз./м^3).

На стадії функціонування біоти густота зоопланктону почала різко падати (рис. 5): у 2013 році вона знизилася в середньому у 2,3 раза (з 648,1 тис. екз./м^3 до 278,2 тис. екз./м^3), а в 2014 році — в середньому в 6,1 раза (з 278,2 тис. екз./м^3 до 43,9 тис. екз./м^3). Пов'язано це з поступовою стабілізацією густоти на цій стадії сукцесії, але вже на новій основі. У результаті сукцесії видове різноманіття і густота літорального зоопланктону сягнули максимальних значень на стадії формування біоти, а потім знизилися і почали стабілізуватися на стадії її функціонування. При цьому стабілізація цих показників відбулася на рівні у 2,5–3,0 рази вищому, ніж спостерігалася раніше в річковій екосистемі.

В результаті сукцесії відбулися й значні зміни біомаси зоопланктону (рис. 6), які загалом корелювали зі зміною показників його густоти, хоча в перший рік

існування Бакшалинського водосховища зростання біомаси зоопланктону значно поступалося зростанню його густоти. Пов'язано це зі спалахом на цій стадії сукцесії густоти пелагічних коловерток з малою індивідуальною біомасою. Пояснити зміни біомаси зоопланктону на різних стадіях сукцесії можна тими же причинами, що й зміни густоти зоопланктону.

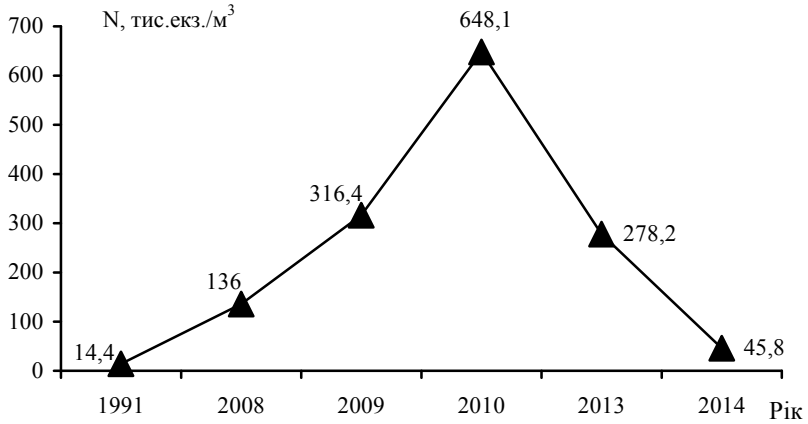

Рис. 5. **Багаторічна динаміка густоти зоопланктону річки Бакшала і літоралі Бакшалинського водосховища.**

Примітка: N — густота.

Щодо динаміки кількісних показників різних груп зоопланктону, то вони були дуже нестабільними, особливо на сукцесійній стадії формування біоти. Річковий зоопланктон характеризувався низькими показниками густоти з переважанням кладоцерно-копеподного комплексу. На його частку припадало 94,4%, або 13,6 тис. екз./м^3 від загальних 14,4.

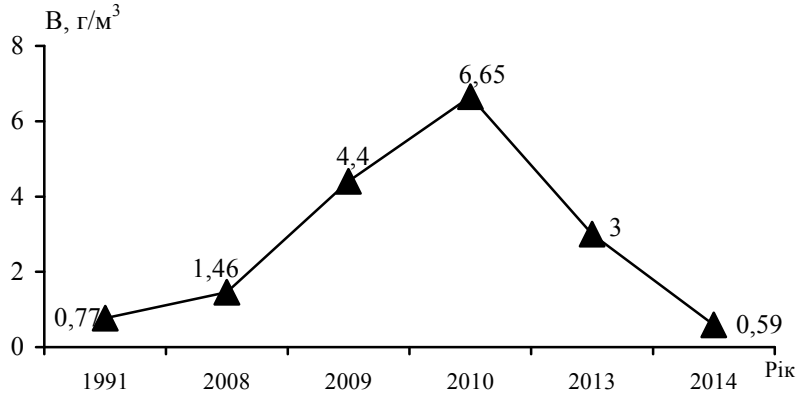

Рис. 6. **Багаторічна динаміка біомаси зоопланктону річки Бакшала і літоралі Бакшалинського водосховища**

Примітка: B — біомаса.

У рік створення водосховища у зоопланктоценозах відбулись процеси загального зростання їх густоти, а також перебудова її співвідношення в різних групах зоопланктону: кладоцерно-копеподний комплекс трансформувався в ротаторно-копеподний. Так, на частку ротаторно-копеподного комплексу припадало 91,9%, або 125,0 тис. екз./м^3 від загальних 136,0. Відбулося це завдяки зростанню густоти малоспеціалізованих пелагічних фільтраторів — коловерток, наупліальних і копеподитних личинкових стадій розвитку веслоногих ракоподібних. Сприяли даним перебудовам зростання глибини водойми та формування більш реофільних умов. В наступні роки на сукцесійній стадії формування біоти продовжили зростати загальна густота літорального зоопланктону та змінюватися її співвідношення в різних групах. У 2009 році за густотою домінував копеподний комплекс (249,3 тис. екз./м^3 від загальних 316,4, або 78,8%), представлений переважно різними стадіями личинок. Натомість, у 2010 році домінування повернулося до ротаторно-копеподного комплексу, на частку якого припадало 93,5%, або 605,8 тис. екз./м^3 від загальних 648,1.

На сукцесійній стадії функціонування біоти в 2013 році відбувалося зниження її загальної густоти з переважанням личинок веслоногих ракоподібних: 243,2 тис. екз./м^3 від загальних 278,2 тис. екз./м^3, або 87,4%. Проте вже в 2014 році відбулася поступова стабілізація густоти в межах різних груп літорального зоопланктону, і частка веслоногих ракоподібних впала до 55,2%, або до 25,3 тис. екз./м^3 від загальних 45,8 тис. екз./м^3. Подібні процеси свідчать про поступову нормалізацію густоти після спалахового розвитку зоопланктону.

Зоопланктон річки Бакшала характеризувався також низькими показниками біомаси з переважанням кладоцерного комплексу. Так, на частку гіллястовусих ракоподібних припадало 96,1%, або 0,74 г/м^3 від загальних 0,77. При цьому, представники копеподного комплексу мали низьку біомасу за великих показників густоти, що можна пояснити переважанням у межах даної групи зоопланктону наупліальних і копеподитних личинок з низькою індивідуальною масою тіла. Серед гіллястовусих ракоподібних, навпаки, переважали види з високою індивідуальною масою тіла.

Після створення Бакшалинського водосховища зміни біомаси внаслідок сукцесійних змін угруповань літорального зоопланктону нагадували динаміку змін його густоти. Так, на сукцесійній стадії формування біоти швидко зростала загальна біомаса зоопланктону, а серед його груп спочатку домінував ротаторно-копеподний комплекс (1,12 г/м^3 від загальних 1,46, або 76,7%), а потім копеподний (2,64 г/м^3 від загальних 4,40 і 4,04 г/м^3 від загальних 6,65, або 60,0 і 60,8% відповідно). Відмінності динаміки біомаси по відношенню до густоти були в меншій мірі в зоопланктоценозах коловерток з низькою індивідуальною масою тіла і в більшій — у ракоподібних з високими її показниками. Причини подібних змін пов'язані з тими ж чинниками, що й динаміка густоти літорального зоопланктону. На сукцесійній стадії функціонування біоти, тенденції кореляції біомаси з густотою, з урахуванням специфіки індивідуальної біомаси представників різних груп зоопланктону, збереглися. Таким чином, у 2013 і 2014 роках за біомасою переважав копеподний комплекс (2,56 г/м^3 від загальних 3,00 і 0,38 г/м^3 від загальних 0,59, або 85,3 і 64,4% відповідно) з поступовим урівноваженням його кількісних показників з іншими групами літорального зоопланктону.

До складу домінуючого комплексу зоопланктону річки Бакшала входили два види гіллястовусих рачків — *Scapholeberis mucronata* і *Simocephalus vetulus*. Частка густоти першого виду складала 34,8%, а біомаси другого — 61,6%. В перший рік функціонування Бакшалинського водосховища сформувалося монодомінантне угруповання, в якому за кількісними показниками домінувала коловертка *Brachionus calyciflorus*. При цьому частка її густоти складала в угрупованнях літорального зоопланктону від 43,4 до 53,4%, а біомаси — від 24,4 до 42,5%. Аналіз на підставі індексу Жаккара домінантного виявив відсутність подібності між домінуючими комплексами видів до і після трансформації річки на водосховище (табл. 4).

Таблиця 4. **Міжрічна динаміка видового складу ($J_{дом.}$) літорального зоопланктону Бакшалинського водосховища, %**

Роки досліджень	Кількість літорального зоопланктону, %					
	1991	2008	2009	2010	2013	2014
1991	—	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
2008	0,0	—	0,0	25,0	0,0	0,0
2009	0,0	0,0	—	14,2	50,0	25,0
2010	0,0	25,0	14,2	—	0,0	0,0
2013	0,0	0,0	50,0	0,0	—	50,0
2014	0,0	0,0	25,0	0,0	50,0	—

У 2009 році до складу домінуючого комплексу видів входили коловертка *Keratella quadrata*, гіллястовусі рачки *Bosmina longirostris* і *Daphnia cucullata*, а також веслоногий рачок *Thermocyclops crassus*. Проте дані види значно поступалися за кількісними показниками личинкам веслоногих ракоподібних, тому їх частка від загальної густоти та біомаси була невеликою. У 2010 році впродовж світлового дня до складу домінуючого комплексу видів входили коловертки *Brachionus calyciflorus* і *Br. urceolaris*, гіллястовусий рачок *B. longirostris* і веслоногий рачок *Acanthocyclops americanus*. Конкуренцію даним видам за кількісними показниками складали личинки веслоногих ракоподібних. Отже, на сукцесійній стадії формування біоти літоральні зоопланктоценози характеризувалися кардинальними змінами домінуючих комплексів видів.

У 2013 році до складу домінуючого комплексу видів входили коловертки *Euchlanis dilatata* і *Keratella quadrata*, гіллястовусий рачок *Diaphanosoma brachyurum*, а також веслоногий рачок *Thermocyclops crassus*. У 2014 році комплекс домінуючих видів був переважно полідомінантний із маловираженими домінантами, до яких можна віднести коловерток *Asplanchna priodonta* і *K. quadrata*, гіллястовусих рачків *D. brachyurum* і *Chydorus piger*, веслоногих рачків *Mesocyclops leuckarti* та *Th. crassus*. Конкуренцію домінантним видам за кількісними показниками протягом цих двох років складали личинки веслоногих ракоподібних. Відповідно, на початку сукцесійної стадії функціонування біоти відбувалася поступова стабілізація домінуючих комплексів видів. Це підтверджує результат порівняльного аналізу домінуючих комплексів видів за 2009 і 2010 роки, який показав середній рівень подібності (див. табл. 4).

ВИСНОВКИ ТА ПЕРСПЕКТИВИ ПОДАЛЬШОГО РОЗВИТКУ

В результаті сукцесії відбувся спалаховий розвиток літорального зоопланктону в перші роки формування Бакшалинського водосховища і поступова стабілізація його якісних і кількісних показників на сукцесійній стадії функціонування біоти. Отже, значних перебудов із подальшою стабілізацією на новій основі зазнали видове різноманіття, фауністичний та екологічний спектри, кількісні показники та комплекси домінуючих видів угруповань літорального зоопланктону. Унікальною особливістю для зоопланктоценозів даного водосховища є те, що в результаті трансформації річкового зоопланктону на водосховищний сформувалися більш потамофільні літоральні угруповання.

Подальший моніторинг угруповань літорального зоопланктону Бакшалинського водосховища дасть можливість дослідити подальші зміни та особливості їх сукцесії на стадії функціонування біоти.

ЛІТЕРАТУРА

1. Боруцкий Е. В. Определитель *Calanoida* пресных вод СССР / Е. В. Боруцкий, Л. А. Степанова, М. С. Кос. — Л. : Наука, 1991. — 503 с.
2. Кутикова Л. А. Коловратки фауны СССР / Кутикова Л. А. — Л. : Наука, 1970. — 744 с.
3. Мануйлова Е. Ф. Ветвистоусые рачки (*Cladocera*) фауны СССР / Мануйлова Е. Ф. — М.; Л. : Наука, 1964. — 327 с.
4. Методи гідроекологічних досліджень поверхневих вод / [Арсан О. М., Давидов О. А., Дьяченко Т. М. та ін.]. — К. : ЛОГОС, 2006. — 408 с.
5. Монченко В. І. Щелепнороті циклоподібні, циклопи / Монченко В. І. — К. : Наук. думка, 1974. — 450 с.
6. Определитель зоопланктона и бентоса пресных вод Европейской России : [в 2 т.]. Т. 1. Зоопланктон / [ред. В. Р. Алексеев, С. Я. Цалолихин]. — М. : Товарищество научных зданий КМК, 2010. — 495 с.
7. Парчук Г. В. Сравнительная характеристика зоопланктона водотоков нижней части бассейна Южного Буга / Г. В. Парчук, П. Д. Клоченко // Гидробиол. журн. — 1994. — Т. 30, № 6. — С. 8—23.
8. Трохимець В. М. Методика комплексних моніторингових досліджень гідробіонтів у водоймах різного типу / В. М. Трохимець // Рибогосподарська наука України. — 2011. — Вип. 1. — С. 16—23.
9. Emerson J. E. Seasonal dynamics of zooplankton in Columbia – Snake River reservoirs, with special emphasis on the invasive copepod *Pseudodiaptomus forbesi* / J. E. Emerson // Aquatic Invasions. — 2015. — Vol. 10, iss. 1. — P. 25—40.
10. Trokhymets V. N. Littoral Zooplankton of the Downstream Area of Kaniv Reservoir / V. N. Trokhymets // Inland Water Biology. — 2014. — Vol. 7, № 2. — P. 154—160.

REFERENCES

1. Borutsky, E. V., Stepanova, P. A., & Kos, M. S. (1991). *The determinant of freshwater Calanoida from USSA*. Leningrad : Nauka.
2. Kutikova, L. A. (1970). *Rotatoria of fauna USSR*. Leningrad : Nauka.
3. Manujlova, E. F. (1964). *Cladocerans (Cladocera) of fauna USSR*. Moskva-Leningrad : Nauka.

4. Arsan, O. M., Davidov, O. A., & Djachenko, T. M. et al. (2006). *Methods surveying of surface water studies.* Kyiv : LOGOS.
5. Monchenko, V. I. (1974). *Gnathostomata Cyclopoida, Cyclopidae.* Kyiv : Naukova dumka.
6. Alekseev, V. R., & Tsalolikhin, S. Ya. (Eds). (2010). *The determinant of zooplankton and zoobenthos fresh waters of European Russia. (Vol. 1-2). Vol. 1. Zooplankton.* Moskva : The organization of scientific buildings KMK.
7. Parchuk, G. V., & Klochenko, P. D. (1994). Comparative characteristics of zooplankton watercourses lower part of the Southern Bug. *Gidrobiol. Journal*, *30(6),* 8-23.
8. Trokhymets, V. N. (2011). Methods comprehensive monitoring studies of aquatic organisms in water bodies of different types. *Fisheries science of Ukraine, 1,* 16-23.
9. Emerson, J. E. (2015). Seasonal dynamics of zooplankton in Columbia – Snake River reservoirs, with special emphasis on the invasive copepod *Pseudodiaptomus forbesi*. *Aquatic Invasions*, *10(1),* 25-40.
10. Trokhymets, V. N. (2014). Littoral Zooplankton of the Downstream Area of Kaniv Reservoir. *Biology of Inland Waters*, *7(2),* 154-160.

СУКЦЕССИЯ СООБЩЕСТВ ЛИТОРАЛЬНОГО ЗООПЛАНКТОНА БАКШАЛИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

В. Н. Трохимец, realwolf@univ.kiev.ua, Учебно-научный центр «Институт биологии» Киевского национального университета имени Тараса Шевченко, г. Киев

Цель. *На сегодня к наиболее актуальным экологическим вопросам научной деятельности человека относят исследования экосистем, изменённых в результате действия антропогенного фактора. Водные экосистемы важны для стабильного функционирования как хозяйственно-промышленного, так и энергетического комплексов. Одним из типичных примеров антропогенного влияния на водные экосистемы является трансформация речных систем в каскады водохранилищ. На юге Украины существует Южноукраинский энергетический комплекс, для оптимизации функционирования которого нижнюю часть реки Бакшала трансформировали в Бакшалинское водохранилище. Целью исследования было изучение сукцессионных изменений, которые происходят в данном водохранилище на примере сообществ литорального зоопланктона. Эти гидробионты являются фоновой индикаторной экологической группой, чувствительной к изменениям среды обитания.*

Методика. *Во время отбора и фиксации проб литорального зоопланктона, а также дальнейшей их лабораторной обработки и анализа были использованы как стандартные методы, так и оригинальный метод стандартизации выбора станций мониторинга в зависимости от типа и размеров искусственных водоёмов.*

Результаты*. В работе рассмотрены особенности протекания сукцессионных процессов на примере небольшого каньонного Бакшалинского водохранилища на стадиях формирования и функционирования биоты. Особенности сукцессии зоопланктоценозов данного водохранилища выяснены с помощью анализа изменений видового разнообразия, фаунистического, экологического и трофического спектров, количественных показателей, доминирующих сообществ и комплексов видов литорального зоопланктона.*

Научная новизна. *Работы по изучению зоопланктона и других групп гидробионтов Бакшалинского водохранилища отсутствуют, поэтому все приведенные ниже данные являются оригинальными и характеризуются научною новизной. Также во время отбора*

материала были использованы новые методические подходы относительно стандартизации выбора станций мониторинга в зависимости от типа и размеров искусственных водоёмов.

***Практическая значимость**. Данная работа является единственным источником информации относительно сукцессионных изменений, вызванных образованием на реке Бакшала Бакшалинского водохранилища. Последнее входит в состав водоёмов Южноукраинского энергетического комплекса. Поэтому изучение современного состояния экосистемы этого водоёма, с целью выявления оптимальных условий их функционирования и развития, способствует обеспечению энергетической безопасности Украины.*

***Ключевые слова:** сукцессия, литоральный зоопланктон, Бакшалинское водохранилище, Украина.*

SUCCESSION OF LITTORAL ZOOPLANKTON COMMUNITIES OF THE BAKSHALYNSKE RESERVOIR

V. Trokhymets, realwolf@univ.kiev.ua, Educational and Research Center "Institute of Biology" from Taras Shevchenko National University of Kyiv, Kyiv

***Purpose.** The most pressing current environmental issues of scientific research include the studies of ecosystems altered by human impact. Aquatic ecosystems are important for the stable functioning of communal, industrial, agricultural and energy sectors. One of the typical examples of human impact on aquatic ecosystems is the transformation of river systems in the cascades of reservoirs. In southern Ukraine, there is a South Ukrainian energy complex, for the optimization of functioning of which the lower part of the Bakshala river was transformed into the Bakshalinske reservoir. The aim of this work was to study the succession of changes that occur in the reservoir using the littoral zooplankton communities as an example. These aquatic organisms are basic ecological group, sensitive to changes in their habitats.*

***Methodology.** When collecting and preserving samples of littoral zooplankton and its subsequent processing and analysis in the laboratory, we used both the standard methods and an original method of the standardization of the selection of monitoring stations depending on the type and size of the reservoir.*

***Findings**. The paper examines the peculiarities of succession processes in a small canyon-shaped Bakshalynske reservoir at different stages of the formation and functioning of its biota. The peculiarities of the succession of zooplanktonic cenoses in this reservoir were investigated by analyzing the changes in species diversity, faunal, ecological and trophic spectra, quantitative indicators, dominant communities and complexes of littoral zooplanktonic species.*

***Originality.** The data on zooplankton and other groups of aquatic organisms for the Bakshalynske reservoir are absent, so all provided data are original and have a scientific novelty. In addition, when collecting the material, we used new methodological approaches regarding the standardization of the selection of monitoring stations depending on the type and size of the reservoir.*

***Practical value**. This work is the only source of information on succession changes caused by the creation of the Bakshalynske reservoir in the lower reaches of the Bakshala River. The reservoir is a part of the Southern energy complex reservoirs. Therefore, the study of the current state of the reservoir ecosystem with the aim of the identification of optimum conditions for their functioning and development, contributes to the energy security of Ukraine.*

***Keywords:** succession, littoral zooplankton, Bakshalynske reservoir, Ukraine.*