

УДК 574.587:574.55:005.962(285.33)

Ю. В. Плигин<sup>1</sup>, С. В. Кружилина<sup>2</sup>

**ХАРАКТЕРИСТИКА ЦЕНОЗОВ МАКРОЗООБЕНТОСА  
КРЕМЕНЧУГСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА р. ДНЕПР  
КАК ОСНОВА ОЦЕНКИ ЕГО БИОРЕСУРСНОГО  
ПОТЕНЦИАЛА**

Современная ценотическая структура макрозообентоса (МЗБ) Кременчугского водохранилища включает 9 ценозов. Приведены данные о локализации их на акватории водохранилища, занимаемой площади, качественном составе групп доминирующих видов ценозов и количественным показателям развития каждого. Предложен новый индекс биоценотического сходства ценозов МЗБ. Определена роль основных компонентов ценозов МЗБ как трофического ресурса промысловых рыб-бентофагов.

*Ключевые слова:* макрозообентос, водохранилище, ценоз, донные отложения, кормовой ресурс, питание рыб.

Большинство водохранилищ, созданных на Днепре, Волге и других крупных реках, имеют, как правило, комплексное назначение: выработка электроэнергии, обеспечение глубоководного транспортного пути, получение рыбной продукции, создание запаса воды, рекреация и т. д. [1].

В связи с этим возрастает актуальность комплексного изучения гидробиологического режима водоемов для оценки их биологических ресурсов как средообразующих элементов экосистем, а также способности компонентов биоты создавать определенную продукцию как составляющую природного трофического потенциала [21].

Важнейшим направлением использования биологических ресурсов днепровских водохранилищ (в частности Кременчугского) следует считать получение товарной рыбной продукции [22, 23].

В экологических условиях, сложившихся в экосистеме Кременчугского водохранилища, по характеру питания доминирующее положение в структуре рыбного промысла занимают бентофаги: плотва (*Rutilus rutilus* (L.)), язь (*Leuciscus idus* (L.)), подуст (*Chondrostoma nanus* (L.)), линь (*Tinca tinca* (L.)), густера (*Blicca bjoerkna* (L.)), лещ (*Abramis brama* (L.)), золотистый карась (*Carassius carassius* (L.)), сазан (*Cyprinus carpio* L.), ерш (*Gymnocephalus cernua* (L.)), на долю которых в разные годы приходилось от 42 до 77% общего улова [5, 11, 23].

© Ю. В. Плигин, С. В. Кружилина, 2015

Для достоверной оценки кормовых ресурсов рыб-бентофагов необходимы данные о площадях статистически однородных удельных концентраций донных гидробионтов в виде участков бентали с относительно сходными величинами биомассы зообентоса [4, 8]. Такие зоны фактически представляют собой ценозы зообентоса, качественный состав и количественное развитие которых определяется комплексом экологических факторов [17].

Целью нашей работы было установление ценотической структуры МЗБ Кременчугского водохранилища, определение границ ареалов основных ценозов и оценка количественных показателей их развития как кормового ресурса рыб-бентофагов.

**Материал и методика исследований.** Материалом для настоящей работы послужили пробы МЗБ, собранные по сети станций, разработанной с учетом экологического районирования Кременчугского водохранилища [6, 20], и на дополнительных точках его акватории в летний период 1992, 1994 и 2012 гг. Отбор проб проводили с использованием дночерпателя ДЧ-100 на глубоководных станциях и штангового дночерпателя — в зоне зарослей высших водных растений. Пробы промывали в сачке из газа № 23 и фиксировали 10%-ным формалином. Выделение ценозов МЗБ проводили по биоэкономическому принципу [4]. Название ценозов дано по предложенной нами формуле [17]. Площадь, занимаемую ценозами МЗБ, определяли методом вычисления соотношения массы вырезанных контуров ценозов, перенесенных на картосхему водохранилища, с массой 1 дм<sup>2</sup> такой же бумаги [2]. Продукцию ценозов МЗБ рассчитывали для сырой массы бентонтов с использованием *P/V*-коэффициентов, применявшихся Г. А. Оливари для определения продукции МЗБ Киевского водохранилища [7]. Из них большинство близко по величине коэффициентам, рассчитанным для определения продукции МЗБ водохранилищ р. Волги [9] и водоемов Молдавии [24]. При расчете продукции «кормового» МЗБ исключали моллюсков массой более 1 г [3]. Видовое сходство ценозов оценивали с использованием индекса Серенсена. Для определения биоценотического сходства ценозов МЗБ предлагаем новый индекс, вычисляемый по формуле:

$$I_{bio} = \frac{2 \sum \sqrt{bP}(C_{\min})}{\sum \sqrt{bP}(A) + \sum \sqrt{bP}(B)}, \quad (1)$$

где  $I_{bio}$  — индекс биоценотического сходства двух сравниваемых ценозов;  $\sum \sqrt{bP}(C_{\min})$  — сумма минимальных значений индексов плотности  $\sqrt{bP}$  видов двух сравниваемых ценозов, где  $b$  — биомасса вида,  $P$  — встречаемость вида;  $\sum \sqrt{bP}(A)$  и  $\sum \sqrt{bP}(B)$  — суммы индексов плотности видов сравниваемых ценозов  $A$  и  $B$ ; коэффициент 2 обеспечивает диапазон значений индекса  $I_{bio}$  от 0 до 1.

### Результаты исследований и их обсуждение

Кременчугское водохранилище, заполненное до НПУ в 1961 г., по большинству морфометрических параметров является крупнейшим в Днепров-

ском каскаде. Оно расположено на участке среднего Днепра с хорошо разработанной долиной, структура которой сформирована несколькими террасами, что обусловило формирование донных отложений широкого спектра (от чистого песка до глинистого ила) и способствовало тем самым развитию на акватории водохранилища разнообразного по экологическому спектру и богатого по видовому составу и количественному развитию МЗБ [16].

В работе, содержащей анализ данных по многолетней динамике формирования и развития МЗБ днепровских водохранилищ [15], была предложена принципиальная схема стадийности сукцессии сообществ этого компонента биоты (рис. 1).

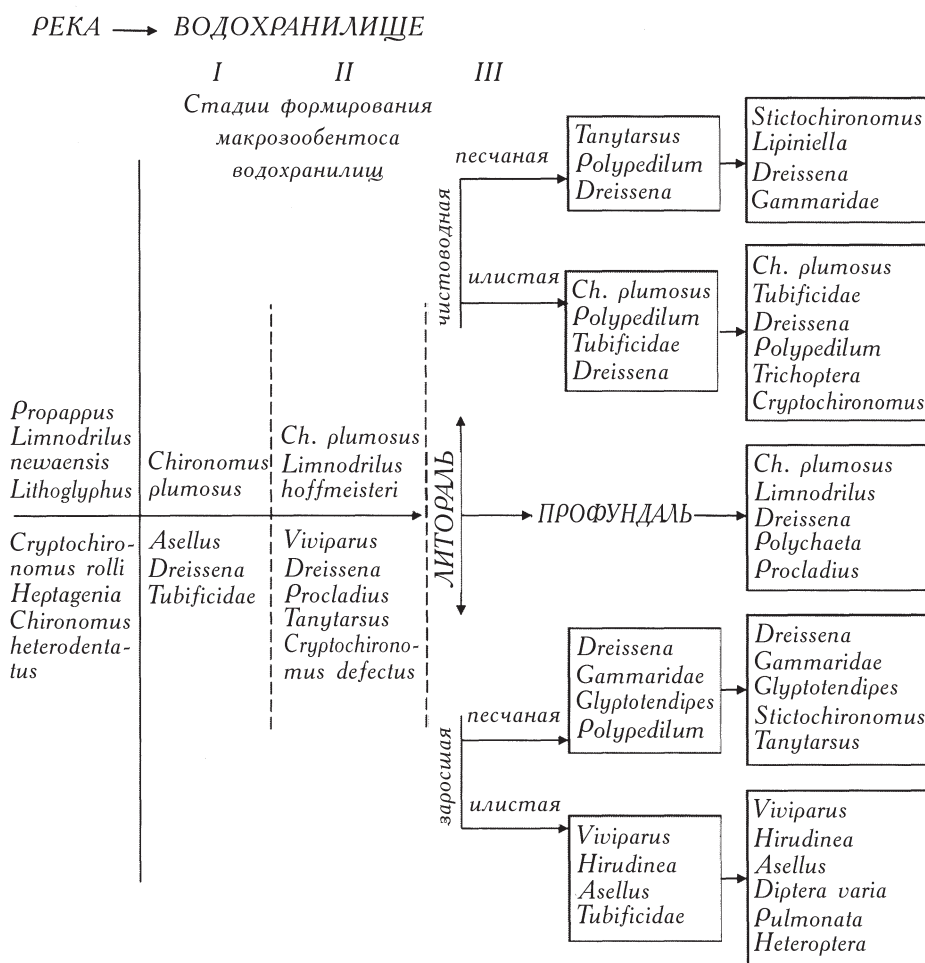
Выделенные на схеме блоки (I, II, III) соответствуют стадиям формирования и развития структуры МЗБ, впервые описанным Ф. Д. Мордухай-Болтовским для водохранилищ р. Волги [14]: I — стадия разрушения и смешивания фауны ценозов МЗБ реки и пойменных водоемов при наполнении водохранилища; II — стадия формирования временного ценоза с доминированием *Chironomus plumosus* (L.) (т. н. «мотылевая» стадия) на затопленных территориях; III — стадия адаптации ценозов МЗБ к условиям биотопов. Это экологическое явление мы предложили назвать «Правилем стадийности сукцессии зообентоса равнинного водохранилища Ф. Д. Мордухай-Болтовского» [27].

На схеме отсутствует четвертый блок, иллюстрирующий состав доминирующих видов на IV стадии сукцессии МЗБ — стадии ценотического нивелирования, поскольку этот этап сукцессии только начинает проявляться на днепровских водохранилищах.

Анализ состояния МЗБ Кременчугского водохранилища по последним наиболее полным сборам проб, проведенным в июле — августе 1992, 1994 и 2012 гг., показал, что качественный состав доминирующих видов бентонтов был практически таким же, как и на схеме, созданной 25 лет тому назад. То есть в последние 2—3 десятилетия МЗБ Кременчугского водохранилища находится на третьей стадии сукцессии — стадии адаптации сообществ к условиям биотопов. Учитывая это обстоятельство, мы сочли возможным использовать для выделения ценозов МЗБ осредненные данные за 1992, 1994 и 2012 гг.

Предлагаемый анализ качественной структуры, количественных и топографических (хорологических) характеристик ценозов МЗБ проводится с учетом их локализации на акватории водохранилища в направлении от верховья к нижней части.

Не имея технической возможности привести полные ценотические списки, мы ограничиваемся характеристикой «ядра» ценозов, образуемых руководящими и характерными видами, поскольку по количественному развитию видов доминирующего комплекса ценозов, формирующего не менее 75% их биомассы и продукции, можно судить о потенциале ценозов как кормового ресурса рыб-бентофагов [4]. Эти списки мы ограничили 10 видами, на долю которых приходится 75% и более биомассы популяций всех видов

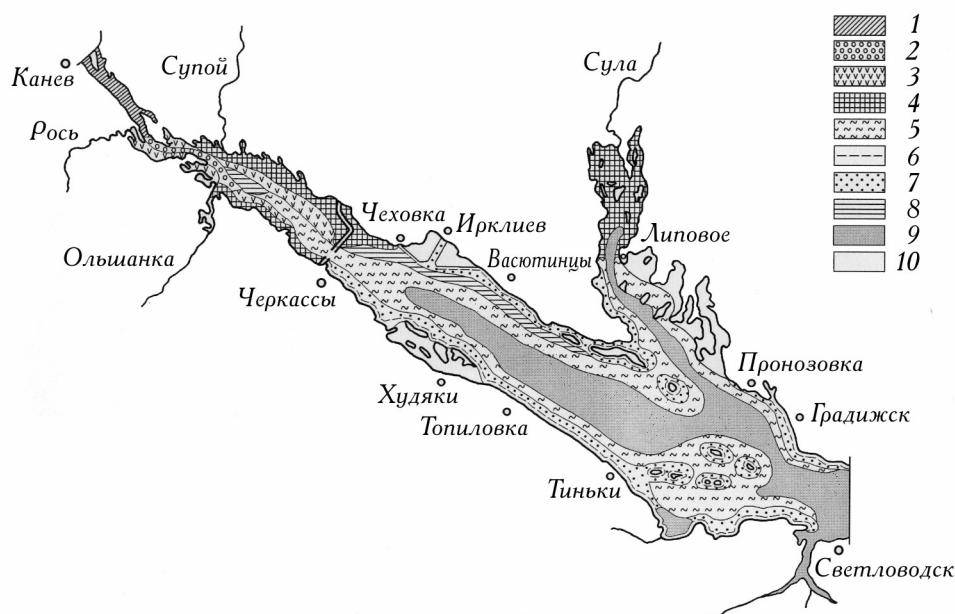


1. Общая схема стадийности сукцессии макрозообентоса на примере водохранилищ р. Днепр.

ценозов, что, учитывая весьма небольшие величины биомассы, продукции и индекса  $\sqrt{bP}$  у второстепенных и редких видов, нам представляется оправданным.

В верхней (речной) части водохранилища (от плотины Каневской ГЭС до устья р. Роси) наибольшее распространение имеет ценоз *Dreissena bugensis* + *Lithoglyphus naticoides* (рис. 2, табл. 1), насчитывающий псаммореофильный

23 вида организмов, подавляющее большинство из которых является по своему экологическому статусу псаммореофильными формами. При значительном доминировании в этом ценозе моллюсков, биомасса «мягкого» бентоса достигает 8,14 г/м<sup>2</sup>, что является высоким показателем для биотопов чистого песка [16].



2. Схема распределения ценозов макрозообентоса на акватории Кременчугского водохранилища (по данным 1992, 1994 и 2012 гг.):

- |   |  |
|---|--|
| 1 — <i>Dreissena bugensis</i> + <i>Lithoglyphus naticoides</i> ;<br>псаммореофильный      | 2 — <i>Lithoglyphus naticoides</i> + <i>Tubifex newaensis</i> ;<br>псаммореофильный    |
| 3 — <i>Viviparus viviparus</i> + <i>Dreissena polymorpha</i> ;<br>псаммопелоконхиофильный | 4 — <i>Viviparus viviparus</i> + <i>Chironomus plumosus</i> ;<br>пелопсаммофитофильный |
| 5 — <i>Dreissena bugensis</i> + <i>Dreissena polymorpha</i> ;<br>псаммопелоконхиофильный  | 6 — <i>Pontogammarus maoticus</i> + <i>Lipiniella arenicola</i> ;<br>псаммофильный     |
| 7 — <i>Lipiniella arenicola</i> + <i>Chironomus plumosus</i> ;<br>псаммопелофильный       | 8 — <i>Chironomus plumosus</i> + <i>Huypania invalida</i> ;<br>пелопсаммофильный       |
| 9 — <i>Chironomus plumosus</i> + <i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> ;<br>пелофильный         | 10 — острова и одамбированные акватории.   |

Данный ценоз преимущественно приурочен к прибрежным зонам с глубинами 2—6 м. Бентос более мелководных акваторий этого участка водохранилища весьма беден, поскольку в результате работы Каневской ГЭС 2 раза в сутки в верховье Кременчугского водохранилища происходит колебание уровня воды на 0,8—1,0 м. Несмотря на то, что площадь, занимаемая ценозом, невелика (39,4 км<sup>2</sup>), формируемый мелкими моллюсками, ракообразными, червями и личинками хирономид трофический ресурс достаточно обилен и доступен для реофильных видов рыб.

На участке водохранилища между устьями рек Роси и Ольшанки распространен ценоз *Lithoglyphus naticoides* + *Tubifex newaensis* (табл. 2, см. рис. 2), на биотопах чистых и слабо заиленных песков медиали в диапазоне

глубин 4,0—8,0 м. По видовому составу он весьма богат (42 вида), в основном за счет личинок реофильных хирономид. Высокий уровень проточности

1. Ценоз *Dreissena bugensis* + *Lithoglyphus naticoides*  
псаммореофильный

Виды	<i>n</i>	<i>b</i>	<i>P</i>	$\sqrt{bP}$
<i>Dreissena bugensis</i> Andr.	1208	350,33	100	187,17
<i>Lithoglyphus naticoides</i> C. Pf.	167	10,43	67	26,43
<i>Sphaeriastrum rivicola</i> (Lamark)	8	7,50	33	15,81
<i>Chaetogammarus ischnus</i> (Stebb.)	898	1,68	100	12,96
<i>Hypania invalida</i> Grube	667	2,06	67	11,72
<i>Tubifex newaensis</i> Mich.	408	1,56	50	8,83
<i>Dikerogammarus haemobaphes</i> (Eichw.)	67	1,07	67	8,44
<i>Theodoxus fluviatilis</i> (L.)	25	2,00	33	8,16
<i>Chironomus heterodontatus</i> Konst.	325	1,72	33	7,53
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> Clap.	509	1,13	50	7,51

Примечание. Здесь и в табл. 2—9: *n* — численность (экз/м<sup>2</sup>), *b* — биомасса (г/м<sup>2</sup>), *P* — встречаемость (%),  $\sqrt{bP}$  — индекс плотности.

обеспечивает благоприятные условия для развития многих видов высших ракообразных из сем. Gammaridae, Cumacea.

На некоторых станциях в зоне ценоза отмечены уже редко встречающиеся в условиях водохранилищ такие реофилы, как *Propappus volki* Mich., *Borysthenia naticina* (Menke), *Cryptochironomus rolli* Kirp.

На этом же участке водохранилища, но вдоль прирусловых гряд с куртинами *Thypha angustifolia* L. и *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. локализован ценоз *Viviparus viviparus* + *Dreissena polymorpha* (табл. 3, см. рис. 2).  
псаммопелоконхиофильный

Почти ежегодное осушение мелководных биотопов в зимний период приводит к частичной гибели моллюсков, что обуславливает пополнение донных отложений их раковинами, а в составе ценоза встречаются преимущественно сеголетки этих видов.

Вследствие умеренной проточности в зоне распространения этого ценоза благоприятные условия для развития получают как пелофильные олигохеты, полихеты и хирономиды, так и оксифильные виды гаммарид, кумовых, а также фитофильные виды брюхоногих моллюсков и хирономид. Биомасса кормового бентоса, включая мелких моллюсков, здесь достигает 40% от общей.

На мелководных акваториях верхней части Кременчутского водохранилища и в средней части Сульского залива, расположенных на центральных и притеррасных участках затопленной поймы (см. рис. 2), наибольшее рас-

2. Ценоз *Lithoglyphus naticoides* + *Tubifex newaensis*  
псаммореофильный

Виды	<i>n</i>	<i>b</i>	<i>P</i>	$\sqrt{bP}$
<i>Lithoglyphus naticoides</i> C. Pf.	306	23,61	100	48,59
<i>Tubifex newaensis</i> Mich.	275	1,95	75	12,09
<i>Hypania invalida</i> Grube	413	1,26	75	9,72
<i>Amesoda solida</i> (Norm.)	44	2,63	25	8,11
<i>Musculium creplini</i> (Dunk.)	13	1,94	13	5,02
<i>Chironomus plumosus</i> (L.)	88	0,67	37	4,98
<i>Lipiniella arenicola</i> Shilova	175	0,58	37	4,63
<i>Chaetogammarus ischnus</i> (Stebb.)	194	0,42	25	3,24
<i>Pisidium amnicum</i> (Müll.)	13	0,37	25	3,04
<i>Polypedilum bicrenatum</i> Kieff.	231	0,09	75	2,60

3. Ценоз *Viviparus viviparus* + *Dreissena polymorpha*  
псаммопелоконхиофильный

Виды	<i>n</i>	<i>b</i>	<i>P</i>	$\sqrt{bP}$
<i>Viviparus viviparus</i> (L.)	83	293,33	100	171,27
<i>Dreissena polymorpha</i> Pall.	1850	193,68	100	139,17
<i>Chironomus plumosus</i> (L.)	858	4,74	83	19,81
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> Clap.	1117	2,76	100	16,61
<i>Dreissena bugensis</i> Andr.	33	8,33	17	11,90
<i>Hypania invalida</i> Grube	242	0,99	67	8,14
<i>Hypanis laeviuscula fragilis</i> (Milach.)	17	0,83	33	5,23
<i>Hypaniola kowalewskyi</i> Gr.	333	0,43	50	4,64
<i>Theodoxus fluviatilis</i> (L.)	42	1,08	17	4,28
<i>Glyptotendipes glaucus</i> (Mg.)	100	0,43	33	3,77

пространение получил ценоз *Viviparus viviparus* + *Chironomus plumosus*  
пелопсаммофитофильный

(табл. 4).

Сочетание очень слабой проточности, интенсивного зарастания (преимущественно воздушно-водной растительностью), прогрессирующего илонакопления на этих, столь отдаленных, участках водохранилища привело к тому, что в группе доминантов и субдоминантов ценоза соседствуют пеллофильные и фитофильные виды. Фитоценологическая сложность этих участ-

4. Ценоз *Viviparus viviparus* + *Chironomus plumosus*  
пелопсаммофитофильный

Виды	<i>n</i>	<i>b</i>	<i>P</i>	$\sqrt{bP}$
<i>Viviparus viviparus</i> (L.)	86	170,95	100	130,74
<i>Chironomus plumosus</i> (L.)	231	1,24	71	9,38
<i>Bithynia tentaculata</i> (L.)	25	1,94	14	5,21
<i>Erpobdella octoculata</i> (L.)	56	0,59	43	5,04
<i>Lithoglyphus naticoides</i> C. Pf.	19	1,58	14	4,70
<i>Bithynia trocheli</i> Paasch	25	1,30	14	4,27
<i>Hypania invalida</i> Grube	75	0,30	43	3,59
<i>Valvata pulchella</i> Stud.	38	0,52	43	3,28
<i>Procladius ferrugineus</i> Kieff.	156	0,24	43	3,21
<i>Ischnura elegans</i> (v. d. Lind.)	56	0,36	28	3,17

ков Кременчугского водохранилища [10] обусловила значительное биотопическое разнообразие, что, в свою очередь, способствовало формированию высокого видового богатства ценоза (46 видов). В то же время биомасса каждого из более чем 60% видов, входящих в его состав, колеблется от 0,01 до 0,15 г/м<sup>2</sup>. Притеррасные участки мелководий поймы Днепра и Сулы постепенно заболачиваются и теряют свое значение как зоны нагула промысловых видов рыб [12, 16, 23].

Одним из наиболее распространенных на акватории Кременчугского водохранилища можно считать ценоз *Dreissena bugensis* + *Dreissena polymorpha* псаммопелоконхиофильный (табл. 5), в ареале которого находятся 14 станций сети отбора проб в средней, частично в верхней и нижней частях водохранилища (см. рис. 2).

Глубинный диапазон этого ценоза находится в пределах 2—8 м. Основными типами донных грунтов, на которых он распространен, являются илисто-песчаные отложения, зачастую с раковинами отмершей дрейссены. Весьма широкий спектр экологических условий локализации ценоза обусловил очень высокое таксономическое разнообразие его компонентов (56 видов). Примечательно, что около 30% состава ценоза приходится на понто-каспийские виды полихет, мизид, гаммарид, кумовых. Единично встречаются интродуцированные еще в 1960-х годах. *Hypanis colorata* (Eichw.) и *H. laeviuscula fragilis* (Milach.). Биомасса «мягкого» бентоса в структуре этого ценоза составляет около 14 г/м<sup>2</sup>, а «кормового», включающего моллюсков массой до 1 г, — достигает 900 г/м<sup>2</sup>, в связи с чем данный ценоз, учитывая масштабы его распространения по акватории водохранилища, представляет собой важнейший кормовой ресурс рыб-бентофагов. В то же время ценоз уязвим в условиях периодического развития дефицита кислорода, наблюдаемого в суровые зимы с длительным ледоставом. Материалы экспедицион-



5. Ценоз *Dreissena bugensis* + *Dreissena polymorpha*  
псаммопелоконхифильный

Виды	<i>n</i>	<i>b</i>	<i>P</i>	$\sqrt{bP}$
<i>Dreissena bugensis</i> Andr.	3441	1401,98	100	374,43
<i>Dreissena polymorpha</i> Pall.	2255	785,28	96	274,57
<i>Unio tumidus</i> Philips.	2	77,28	4	18,65
<i>Chironomus plumosus</i> (L.)	404	2,49	88	14,80
<i>Chaetogammarus ischnus</i> (Stebb.)	1841	2,85	63	13,40
<i>Unio pictorum</i> (L.)	2	36,36	4	12,79
<i>Dikerogammarus haemobaphes</i> (Eichw.)	267	2,13	46	9,90
<i>Hypania invalida</i> Grube	232	0,89	39	5,89
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> Clap.	552	0,77	42	5,69
<i>Hypaniola kowalewskyi</i> Gr.	448	0,26	42	3,30

ных исследований 2012 г. свидетельствуют, что численность дрейссены существенно снизилась по сравнению с данными за 1992 и 1994 гг.

Весьма специфической локализацией по акватории Кременчугского водохранилища характеризуется ценоз *Pontogammarus maeoticus* + *Lipiniella arenicola* (табл. 6). Он занимает узкие псаммофильный

прибрежные зоны с глубиной от уреза воды до 0,2 м вдоль песчаных берегов в средней и нижней частях водохранилища (см. рис. 2). В составе ценоза из 18 таксонов 10 представлены хирономидами, 5 из которых входят в его доминирующую группировку.

Особенностью этого ценоза является его полноценное существование лишь в летне-осенний период, поскольку с сентября начинается постепенное снижение уровня воды в водохранилище (часто на 2—3 м от НПУ [19]), продолжающееся до апреля. В этот период такие подвижные ракообразные, как гаммариды, кумовые и мизиды, входящие в ценоз, мигрируют на более глубокие участки. Многие личинки хирономид погибают при осушении, а особи *Lipiniella arenicola* Shilova могут зарываться в толщу песка на значительную глубину. Подобная адаптация способствует тому, что данный вид является субдоминантом ценоза со значительной численностью и встречаемостью. Биомасса эдификатора ценоза *Pontogammarus maeoticus* (Sow.) существенно колеблется на различных участках береговой линии, имея наибольшие величины (до 70 г/м<sup>2</sup>) на биотопах крупнозернистого песка. Как кормовой ресурс биомасса, формируемая в этом ценозе, малодоступна рыбному населению водохранилища.

6. Ценоз *Pontogammarus maeoticus* + *Lipiniella arenicola*  
псаммофильный

Виды	<i>n</i>	<i>b</i>	<i>P</i>	$\sqrt{bP}$
<i>Pontogammarus maeoticus</i> (Sow.)	3600	21,10	100	45,93
<i>Lipiniella arenicola</i> Shilova	479	0,32	86	5,25
<i>Cladotanytarsus</i> sp. <i>mancus</i> Walk.	779	0,23	86	4,45
<i>Pontogammarus crassus</i> (G. Sars)	129	0,25	43	3,28
Mermitidae g. sp.	93	0,11	43	2,17
<i>Stictochironomus crassiforceps</i> (Kieff.)	121	0,08	43	1,85
<i>Glyptotendipes glaucus</i> (Mg.)	71	0,11	29	1,79
<i>Stylaria lacustris</i> (L.)	236	0,05	57	1,69
<i>Chironomus plumosus</i> (L.)	486	0,13	14	1,35
<i>Nais pardalis</i> Pig.	114	0,03	14	0,65

В то же время, по нашим наблюдениям, два местных жителя на песчаном берегу в районе с. Васютинцы с использованием бытовых сит за 40—50 мин. собрали полную 3-литровую емкость гаммарид. Кроме того, представители одной коммерческой организации обращались к первому соавтору данной статьи с просьбой о разработке рекомендаций по изъятию в промышленном масштабе *P. maeoticus* в водохранилищах Днепровского каскада и оценке возможных объемов промысла. Таким образом, природная монокультура *P. maeoticus* может использоваться и человеком как биоресурс водохранилища, в частности для подкормки домашней птицы и промышленного изготовления сухого корма для аквариумного рыбоводства.

Весьма сходную с предыдущим ценозом поясную локализацию имеет ценоз *Lipiniella arenicola* + *Chironomus plumosus* (табл. 7), но он расположен псаммопелофильный

преимущественно на более значительной глубине (1,0—3,0 м), в условиях слабо заиленного песка. Эта зона литорали реже осушается в зимний период, что обеспечивает возрастание видового состава ценоза до 37 видов, включая первичноводные организмы, в том числе полихет и высших ракообразных. Однако наибольшим количеством видов — 17 — представлены хирономиды. Учитывая значительное развитие в летние месяцы «кормового бентоса» (10,64 г/м<sup>2</sup>) и постоянно благоприятный газовый режим, эта зона Кременчугского водохранилища представляет собой надежную кормовую базу для молодежи и взрослых особей различных видов рыб-бентофагов.

Разорванный (островной) ареал имеет небольшой по площади ценоз *Chironomus plumosus* + *Hypania invalida* (табл. 8), локализованный на припелопсаммофильный

русловых, умеренно зарастающих мелководьях речно-островного района верхней части водохранилища и на левобережье Ирклиевско-Худяковского

7. Ценоз *Lipiniella arenicola* + *Chironomus plumosus*  
псаммопелофильный

Виды	<i>n</i>	<i>b</i>	<i>P</i>	$\sqrt{bP}$
<i>Lipiniella arenicola</i> Shilova	1420	1,83	100	13,53
<i>Chironomus plumosus</i> (L.)	590	0,82	40	5,73
<i>Pterocuma pectinata</i> (Sow.)	270	0,31	90	5,28
<i>Dikerogammarus haemobaphes</i> (Eichw.)	30	1,03	20	4,54
<i>Hypania invalida</i> Grube	165	0,34	60	4,49
<i>Cladotanytarsus</i> гр. <i>mancus</i> Walk.	740	0,19	80	3,90
<i>Hypaniola kowalewskyi</i> Gr.	544	0,23	50	3,39
<i>Procladius ferrugineus</i> Kieff.	110	0,15	40	2,45
<i>Isochaetides michaelseni</i> (Last.)	270	0,28	20	2,37
<i>Polypedilum nubeculosum</i> Mg.	100	0,13	40	2,28

района (см. рис. 2). Ценоз распространен на биотопах ила песчанистого и песка заиленного в диапазоне глубин 2—4 м. Несмотря на невысокую биомассу МЗБ этого ценоза, она полностью может служить кормовым ресурсом рыб-бентофагов, поскольку формируется личинками хирономид, олигохетами, ракообразными и мелкими моллюсками.

Широко распространенным на акватории Кременчугского водохранилища является ценоз *Chironomus plumosus* + *Limnodrilus hoffmeisteri* (табл. 9), пелофильный

сформировавшийся в первые 5—10 лет существования водохранилища в его средней и нижней частях, на дне бывшего русла Днепра и затопленных пойменных водоемов (см. рис. 2).

Диапазон глубин распространения этого ценоза колеблется от 2—3 м до максимальной — 24 м. Главным условием его становления является наличие отложений глинистых илов, формирующихся в условиях слабой проточности. Эти илы содержат массы детрита синезеленых водорослей, «цветение» которых почти ежегодно происходит на акватории водоема [26]. Видовой состав ценоза сравнительно небогат — 26 видов. Если на мелководных биотопах песчанистого и серого (окисленного) ила в числе второстепенных видов и даже субдоминантов встречаются понто-каспийские ракообразные и молодые особи *H. colorata* и *H. laeviuscula fragilis*, то на максимальных глубинах, в зонах черного ила при периодических явлениях гипоксии успешно развиваются лишь 5—6 видов пелофильных олигохет и хирономид с доминированием по биомассе *Ch. plumosus*.

Все виды беспозвоночных, входящих в состав этого ценоза, представлены «мягким» бентосом и несколькими видами мелких моллюсков. Учитывая, что доминант ценоза *Ch. plumosus* в условиях Кременчугского водохранилища

8. Ценоз *Chironomus plumosus* + *Hypania invalida*  
пелопсаммофильный

Виды	<i>n</i>	<i>b</i>	<i>P</i>	$\sqrt{bP}$
<i>Chironomus plumosus</i> (L.)	671	3,05	100	17,45
<i>Hypania invalida</i> Grube	529	0,97	82	8,92
<i>Dreissena polymorpha</i> Pall.	21	2,64	17	6,70
<i>Procladius ferrugineus</i> Kieff.	433	0,42	75	5,61
<i>Pterocuma pectinata</i> (Sow.)	321	0,37	75	5,27
<i>Potamothenix hammoniensis</i> (Mich.)	204	0,26	42	3,30
<i>Hypaniola kowalewskyi</i> Gr.	154	0,13	33	2,07
<i>Cladotanytarsus</i> sp. <i>mancus</i> Walk.	400	0,10	42	2,05
<i>Polypedilum nubeculosum</i> Mg.	133	0,05	58	1,70
<i>Dikerogammarus haemobaphes</i> (Eichw.)	13	0,10	17	1,30

9. Ценоз *Chironomus plumosus* + *Limnodrilus hoffmeisteri*  
пелофильный

Виды	<i>n</i>	<i>b</i>	<i>P</i>	$\sqrt{bP}$
<i>Chironomus plumosus</i> (L.)	840	9,07	100	30,17
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> Clap.	2155	2,47	78	13,88
<i>Potamothenix hammoniensis</i> (Mich.)	486	1,14	26	5,44
<i>Procladius ferrugineus</i> Kieff.	198	0,28	63	4,20
<i>Hypanis colorata</i> (Eichw.)	11	0,59	15	2,97
<i>Limnodrilus claparedeanus</i> Ratz.	157	0,40	19	2,72
<i>Aulodrilus limnobius</i> Bretsch.	167	0,35	15	2,29
<i>Isochaetides michaelsoni</i> (Last.)	170	0,35	11	2,02
<i>Polypedilum nubeculosum</i> Mg.	204	0,20	19	1,95
<i>Hypania invalida</i> Grube	47	0,09	19	1,31

ща дает три генерации в год, со сдвигом во времени вылета имаго с биотопов, имеющих разные глубины, ценоз представляет собой высокопродуктивную и стабильную кормовую базу рыб-бентофагов.

Ценотическая структура макрозообентоса Кременчугского водохранилища характеризуется высоким таксономическим богатством, разнообразием и продукционным потенциалом этих комплексов, сформировавшихся под влиянием как абиотических (гидрологические условия, морфометрические характеристики, химический состав водных масс), так и биотических

**10. Видовое сходство (по Серенсену) ценозов макрозообентоса Кременчугского водохранилища**

	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1		0,54	0,48	0,49	0,57	<b>0,18</b>	0,58	0,56	0,49
2			0,55	0,50	0,45	0,34	0,50	0,49	0,45
3				0,50	0,49	0,35	0,53	0,47	0,39
4					0,45	0,32	0,55	0,56	0,43
5						<b>0,25</b>	0,49	0,44	0,54
6							0,40	<b>0,20</b>	<b>0,25</b>
7								0,52	0,48
8									0,55
9									

П р и м е ч а н и е. Здесь и в табл. 11 и 12: 1—9 — номера ценозов МЗБ.

факторов (зарастание литорали высшими водными растениями, накопление органического детрита в профундали).

Как правило, ценозы МЗБ на акватории Кременчугского водохранилища простираются вдоль его продольной оси, с отчетливо выраженной поясностью по градиенту глубин и приуроченностью к типу донных отложений (см. рис. 2). Оценка их видового сходства с использованием индекса Серенсена показала, что его величина для большинства сравниваемых пар ценозов невысока и изменяется в узких пределах — 0,4—0,55 (табл. 10). Лишь при сравнении видового состава ценозов № 6, 8 и 9 с остальными величина индекса снижается до 0,18—0,25 (выделено в табл. 10), что обусловлено качественным составом этих ценозов, адаптированных к специфическим эдафическим условиям.

Довольно высокий уровень сходства и определенная «гомогенность» видового состава ценозов является следствием того, что каждый ценоз формировался из совокупности проб (от 6 до 27), что увеличивало вероятность попадания в ценологические списки единичных особей случайных и редких видов, не характерных для определенного биотопа.

С целью подтверждения объективности существования выделенных ценозов МЗБ нами был проведен анализ их *биоценологического* сходства с использованием предложенной нами оригинальной формулы (см. ф-ла 1).

Индексы сходства Серенсена, Жаккара и им подобные — «одномерны», поскольку основаны на констатации наличия или отсутствия вида в сравниваемых выборках. Предложенный нами индекс можно назвать «трехмерным», так как он отражает три показателя совокупностей: наличие или отсутствие вида, количественную представленность вида (биомассу), степень распространения вида в биотопе (встречаемость). Данный индекс максимально концентрирует информацию о степени сходства сравниваемых выбо-

**11. Биоценотическое сходство между ценозами макрозообентоса  
Кременчугского водохранилища по биоценотическому индексу  $I_{bio}$**

	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1		0,24	0,10	0,04	<b>0,42</b>	0	0,04	0,06	0,04
2			0,06	0,10	0,04	0,08	0,18	0,18	0,08
3				<b>0,50</b>	0,32	0,02	0,08	0,14	0,12
4					0,04	0,02	0,14	0,14	0,12
5						0,01	0,06	0,08	0,06
6							0,16	0,06	0,02
7								<b>0,46</b>	0,24
8									<b>0,48</b>
9									

рок (ценотических списков) именно по наиболее обильным (по биомассе) и распространенным в пространстве видам, представляющим доминирующие группировки ценозов. Эти группировки благодаря высоким количественным показателям развития и формируют подавляющую часть биоресурсного потенциала ценоза.

Анализ биоценотического сходства выделенных ценозов МЗБ Кременчугского водохранилища с использованием индекса  $I_{bio}$  свидетельствует о значительных отличиях этих ценозов (табл. 11). В подавляющем большинстве случаев величина данного индекса сравниваемых пар ценозов составляет 0,06—0,16, что свидетельствует об их полной биоценотической обособленности. Лишь в редких случаях она повышается до 0,42—0,50 в сравниваемых парах ценозов, имеющих общий вид-доминант, но при различии биотопических характеристик, что позволяет говорить о самостоятельном статусе этих ценозов.

Площади, занимаемые ценозами, весьма неравноценны (см. рис. 2), что определяется доминирующими абиотическими средообразующими факторами и отображает роль каждого ценоза в формировании кормовой базы рыб-бентофагов на отдельных участках водохранилища и в масштабах всего водоема.

Границы каждого из ценозов достаточно условны, поскольку динамизм абиотических факторов существенно влияет на развитие популяций бентонтов, в частности доминирующих видов. Так, глубокая зимняя сработка уровня может существенно подорвать развитие ценозов литорали. Зимняя гипоксия при длительном ледоставе губительно отразится на структуре ценозов с доминированием дрейссен.

В таблице 12 содержатся основные сведения о количественных показателях развития выделенных ценозов МЗБ, их видовом богатстве, глубинных диапазонах локализации и других характеристиках, присущих каждому из

ценозов. Большинство ценологических группировок имеют высокие показатели биомассы «кормового» бентоса, особенно в ценозах с доминированием дрейссен. Значительно и видовое богатство ценозов, хотя высокая скорость течения в зоне ценоза № 1, динамичность уровня режима в зоне ценоза № 6 и периодическое развитие дефицита кислорода в зоне локализации ценоза № 9 существенно ограничивают их видовой состав. В то же время, подобные ценозы формируются популяциями видов, адаптированных именно к специфическим экологическим факторам этих зон водохранилища (морфометрическим, эдафическим, гидрохимическим [6, 12, 16]), что является надежным подтверждением объективности правила стадийности сукцессии зообентоса равнинного водохранилища Ф. Д. Мордухай-Болтовского, в частности нахождения ценозов МЗБ Кременчугского водохранилища на третьей стадии сукцессии — стадии экологической и, в частности, биотопической дифференциации.

Помимо определения биомассы МЗБ, формируемой выделенными ценозами, нами рассчитана продукция этих группировок за вегетационный период с использованием *P/V*-коэффициентов, применявшихся ранее для расчётов продукции МЗБ Киевского водохранилища [7]. Для различных таксономических групп МЗБ использованы такие *P/V*-коэффициенты: для олигохет — 5, полихет — 5, моллюсков — 2, амфипод — 4, хирономид — 6,5, прочих — 3.

При расчете продукции ценозов исключены моллюски с индивидуальной массой более 1 г, которые почти не потребляются даже моллюскофагами [3]. Результаты расчетов продукции «кормового» МЗБ ценозов Кременчугского водохранилища представлены в таблице 12.

Качественный состав популяций доминирующих видов МЗБ каждого из ценозов содержит беспозвоночных различных крупных таксономических групп: Polychaeta, Oligochaeta, Mollusca, Crustacea, Chironomidae. Представители каждой из этих групп входят в число доминантов и субдоминантов разных ценозов, формируя значительную биомассу и продукцию, представляющие собой кормовой ресурс определенного «качества», наиболее приемлемого для потребления рыбами того или иного вида.

Спектр питания рыб-бентофагов существенно отличается у разных видов и на разных возрастных стадиях одного вида. Наиболее активно потребляются такие группы бентонтов, как олигохеты, личинки хирономид, гаммариды и моллюски [13, 23, 25].

Олигохеты, в связи с высокой пищевой ценностью и хорошей усвояемостью, являются важным компонентом в рационе таких рыб, как густера, лещ, сазан, язь. Наиболее часто в структуре пищевого комка (до 60—85%) встречаются представители сем. Tubificidae: *Limnodrilus udekemianus* Clap., *L. hoffmeisteri* Clap., *Tubifex tubifex* (Müll.), *T. newaensis* Mich.

В условиях массового развития в днепровских водохранилищах дрейссен эти моллюски активно потребляются преимущественно крупными особями рыб. В рационе взрослой плотвы удельный вес этих моллюсков состав-

## 12. Характеристика основных ценозов макрозообентоса Кременчугского водохранилища

Ценозы	Численность, экз/м <sup>2</sup>	Биомасса, г/м <sup>2</sup>	Произ- д-ция, г/м <sup>2</sup> -сезон	Количес- тво видов	Основной тип грунта	Диапазон глубин, м	Площадь ценоза, км <sup>2</sup> (%)
1. <i>Dreissena bugensis</i> + <i>Lithoglyphus naticoides</i> псаммоореофильный	5808 5758	386,4 283,91	797,15*	23	Песок	2,0—8,0	39 (1,9)
2. <i>Lithoglyphus naticoides</i> + <i>Tubifex newaensis</i> псаммоореофильный	3975 3975	36,60 36,60	103,60	42	Песок	4,0—8,0	22 (1,1)
3. <i>Viviparus viviparus</i> + <i>Dreissena polymorpha</i> псаммопелоконхиофильный	6600 6517	510,07 216,74	489,91*	34	Зайленный пе- сок с ракушей	1,3—3,5	89 (4,3)
4. <i>Viviparus viviparus</i> + <i>Chironomus plumosus</i> пелоппсаммофитогфильный	2792 2700	181,17 11,39	33,69	46	Ил песчани- стый	0,5—1,5	241 (11,7)
5. <i>Dreissena bugensis</i> + <i>Dreissena polymorpha</i> псаммопелоконхиофильный	11945 10968	2352,09 929,45	4479,06*	56	Зайленный пе- сок с ракушей	2,0—8,0	539 (26,2)
6. <i>Pontogammarus maeoticus</i> + <i>Lipiniella arenicola</i> псаммофильный	6315 6315	22,34 22,34	91,18	18	Песок	0,1—0,2	96 (4,6)
7. <i>Lipiniella arenicola</i> + <i>Chironomus plumosus</i> псаммопелофильный	6741 6741	6,50 6,50	63,21	37	Слабо зайлен- ный песок	1,0—3,0	442 (21,5)
8. <i>Chironomus plumosus</i> + <i>Hydranina invalida</i> пелоппсаммофильный	4492 4492	9,77 9,77	45,67	43	Ил песчани- стый	2,0—4,0	98 (4,8)
9. <i>Chironomus plumosus</i> + <i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> пелофильный	4740 4740	15,31 15,31	91,03	33	Ил глинистый	0,7—17,0	492 (23,9)

Пр и м е ч а н и е. Над чертой — общая численность и биомасса ценоза; под чертой — численность и биомасса «кормового» МЗБ (без учета моллюсков массой более 1 г); \* продукция «кормовой» части ценоза.



ляет 60—100%, густеры — 30—60%, сазана — до 100%. Язь в основном потребляет брюхоногих моллюсков родов *Viviparus*, *Lithoglyphus*, *Planorbis*, распространенных, как правило, на мелководных акваториях. Из высших ракообразных в рационе рыб-бентофагов чаще всего встречаются гаммариды — типичные представители эпибентоса. В пищевом комке леща доля гаммарид (по массе) составляет от 30—50% у молоди до 7—30% — у взрослых особей. В питании окуня гаммариды являются основой рациона всех возрастных групп. В пищевом комке густеры доля этих ракообразных по массе достигает 20%. Мизиды потребляются окунем, тюлькой, молодью густеры. Такие группы ракообразных, как кумовые и корофииды, не играют существенной роли в питании бентофагов Кременчугского водохранилища.

Среди различных групп гетеротопных насекомых массовым компонентом в рационе рыб-бентофагов всех возрастных групп являются личинки и куколки ряда видов хирономид, удельный вес которых может составлять от 1 до 95% (по массе), в зависимости от численности личинок в водоеме. При значительном доминировании в пищевом комке *Ch. plumosus* — одного из наиболее распространенных видов в днепровских водохранилищах — также важными объектами питания являются личинки родов *Polypedilum*, *Glyptotendipes*, *Cryptochironomus*, *Cricotopus*, *Cladotanytarsus*, *Limnochironomus*, *Procladius*.

Следует отметить массовое потребление лещом *L. arenicola* в 1980-х годах в Кременчугском водохранилище. Удельный вес этих хирономид составлял в пищевом комке 25—40% по массе и до 90% — по встречаемости. Представители других таксономических групп насекомых (стрекозы, поденки, ручейники и др.) в условиях днепровских водохранилищ, в частности Кременчугского, используются рыбами как кормовые объекты весьма ограниченно. В рационах рыб-бентофагов доля этих организмов, как правило, редко превышает 5% массы пищевого комка.

Как видно из таблиц 1—9, в структуре большинства ценозов МЗБ Кременчугского водохранилища популяции доминирующих видов бентонтов, формирующих значительную биомассу и продукцию, являются важнейшим кормовым ресурсом рыб-бентофагов, что позволяет отнести Кременчугское водохранилище к высококормным водоемам. Даже в ценозах дрейссены, где полное доминирование по биомассе имеют моллюски, доля их особей с массой до 1 г может достигать 40—50% и более, что представляет отличный пищевой ресурс для таких моллюскоедов, как плотва, густера и сазан.

Таким образом, анализ пищевых рационов большинства промысловых видов рыб-бентофагов Кременчугского водохранилища свидетельствует о том, что в структуре этих рационов основную долю составляют массовые виды и группы гидробионтов: моллюски, олигохеты, гаммариды и хирономиды. Ряд видов этих групп организмов является эдификаторами ценозов или субдоминантами, формирующими в большинстве случаев 90% и более их биомассы. То есть большинство организмов, входящих в состав выделенных ценозов зообентоса, представляет собой важнейший кормовой ресурс рыб-бентофагов.

Следует подчеркнуть надежность и стабильность этой кормовой базы во времени (сезонный аспект) и в пространстве (биотопический аспект). Эта стабильность обеспечивается различием длительности циклов размножения и их количества в течение вегетационного периода у различных бентонтов, в частности доминантов и субдоминантов. Если у *Ch. plumosus* в Кременчугском водохранилище имеется три полных цикла размножения, то у *Cladotanytarsus* гр. *manicus* Walk. их не менее 6—7. Немаловажно, что у такого массового вида, как *Ch. plumosus* вылеты имаго растянуты во времени. На мелководных биотопах он происходит на 1—2 недели раньше, чем на глубоководных акваториях средней и нижней частей водохранилища, что обуславливается различиями температурного режима на этих акваториях. Подобные сдвиги фаз размножения наблюдаются у представителей и других наиболее массовых таксономических групп: олигохет, моллюсков, ракообразных и др. То есть в условиях сформировавшейся ценотической структуры зообентоса Кременчугского водохранилища кормовая база рыб-бентофагов достаточно стабильна в течение года.

### Заключение

В результате обобщения материалов трехлетних исследований МЗБ Кременчугского водохранилища на р. Днепр выделено с использованием бионимической методики девять ценозов МЗБ. Установлена локализация и определены границы этих ценозов. Приведенные данные по численности, биомассе и продукции ценозов и, в частности, «кормового» МЗБ, включающего моллюсков с массой до 1 г., показали, что около 50% акватории водохранилища занимают 2 ценоза: *D. bugensis* + *D. polymorpha* и *Ch. plumosus* + *L. hoffmeisteri*.  
псаммопелоконхиофильный                      пелофильный

Биомасса «мягкого» МЗБ в этих ценозах колеблется от 9,77 до 22,61 г/м<sup>2</sup>, а биомасса «кормовых моллюсков» в дрейсеновом ценозе достигает 929,45 г/м<sup>2</sup>.

Анализ продукционного потенциала компонентов ценозов свидетельствует о том, что популяции видов их доминирующих группировок (см. табл. 1—9) в большинстве случаев формируют от 82 до 90% продукции «кормового» МЗБ. Этот результат вполне подтверждает правомерность рекомендации В. А. Броцкой [4], допускающей использование для расчетов продуктивности ценозов МЗБ биомассу популяций доминирующего комплекса ценозов, формирующих не менее 75% их общей биомассы.

Благополучие ценозов с доминированием дрейссен в значительной степени определяется содержанием растворенного кислорода в зимний период. После гибели большей части аналогичных ценозов в Киевском водохранилище зимой 2009—2010 гг. [18] резкое снижение численности и биомассы дрейссен в 2012 г. отмечено и в Кременчугском водохранилище, где той же зимой также существовал длительный период ледостава. По данным исследований, летом 2012 г. биомасса «кормовых» моллюсков в этом ценозе составляла всего 365,10 г/м<sup>2</sup>, что почти в три раза ниже, чем средняя величина за три года исследований.

Сравнение спектров питания основных промысловых рыб Кременчугского водохранилища и состава ценозов МЗБ свидетельствует о высоком и стабильном

уровне обеспеченности рыб-бентофагов кормовыми ресурсами на всех участках водохранилища.

Использование оригинального индекса биоценотического сходства ( $I_{bio}$ ) выявило значительное различие выделенных на акватории Кременчугского водохранилища ценозов МЗБ, что подтверждает эффективность использования биометрической методики для ценотического структурирования МЗБ.

Сравнение состава ценозов МЗБ Кременчугского водохранилища с ретроспективными данными свидетельствует о том, что МЗБ этого водоема находится на третьей стадии сукцессии, известной как стадия адаптации ценозов к экологическим условиям биотопов, подтверждая действенность правила стадийности сукцессии зообентоса равнинного водохранилища Ф. Д. Мордухай-Болтовского.

\*\*

*Встановлено ценотичну структуру макрозообентосу (МЗБ) Кременчуцького водосховища. Виділено дев'ять ценозів МЗБ із визначенням їхньої локалізації на акваторії водосховища та площі поширення. Наведено якісний склад груп домінуючих видів ценозів і кількісні показники розвитку кожного. Запропоновано новий індекс біоценотичної подібності ценозів МЗБ. Визначено роль основних компонентів ценозів МЗБ як трофічного ресурсу деяких промислових видів риби-бентофагів.*

\*\*

*The coenotic structure of macrozoobenthos in the Kremenchug reservoir has been studied. We have distinguished 9 macrozoobenthic coenoses with specifying their localization in the reservoir and the area occupied. The qualitative composition of the dominant species groups in the coenoses and the quantitative characteristics of each coenosis development are given. A new index of macrozoobenthos biocoenotic similarity has been proposed. The role of the principal components of macrozoobenthic coenoses as the trophic resource for the main commercial benthivorous fish species has been determined.*

\*\*

1. Авакян А.Б., Салтанкин В.П., Шаранов В.А. Водохранилища. — М.: Мысль, 1987. — 325 с.
2. Белавская А.П. К методике изучения водной растительности // Ботан. журн. — 1979. — Т. 64, № 1. — С. 32—41.
3. Биргер Т.И., Маляревская А.Я., Оливари Г.А. Кормовая ценность бентоса Днепра, Каховского и Кременчугского водохранилищ и ее изменение под влиянием зарегулированного стока // Гидробиологический режим Днепра в условиях зарегулированного стока. — Киев: Наук. думка, 1967. — С. 331—350.
4. Броцкая В.А., Зенкевич Л.А. Количественный учет фауны Баренцева моря // Тр. ВНИИ морского рыб. хоз-ва и океанографии. — 1939. — Т. 4. — С. 5—98.
5. Бузевич І.Ю. Стан та перспективи рибогосподарського використання промислової іхтіофауни великих рівнинних водосховищ України: Автореф. дис. ... докт. біол. наук. — К., 2012. — 40 с.

6. *Денисова А.И.* Формирование гидрохимического режима водохранилищ Днепра и методы его прогнозирования. — Киев: Наук. думка, 1979. — 292 с.
7. *Киевское водохранилище* / Под ред. Я. Я. Цееба и Ю. Г. Майстренко. — Киев: Наук. думка, 1972. — 460 с.
8. *Ковальчук Л.А.* Стратегическое оценивание запасов гидробионтов // Доп. НАН України. — 2006. — № 12. — С. 150—157.
9. *Константинов А.С., Митропольский В.И., Попченко В.И. и др.* Макрозообентос волжских водохранилищ // Биологическая продуктивность и качество воды Волги и ее водохранилищ. — М.: Наука, 1984. — С. 73—89.
10. *Корелякова И.Л.* Растительность Кременчугского водохранилища. — Киев: Наук. думка, 1977. — 198 с.
11. *Котовська Г.О.* Вплив екологічних умов на нерест основних промислових видів риб Кременчугського водосховища // Рибогосподарська наука України. — 2010. — № 1. — С. 33—37.
12. *Мелководья* Кременчугского водохранилища. — Киев: Наук. думка, 1979. — 284 с.
13. *Менюк Н.С.* Кормовая база рыб и рыбопродуктивность Кременчугского водохранилища // Рыб. хоз-во. — 1971. — Вып. 13. — С. 128—132.
14. *Мордухай-Болтовской Ф.Д.* Процесс формирования донной фауны в Горьковском и Куйбышевском водохранилищах // Тр. Ин-та биологии водохранилищ. — 1961. — Вып. 4 (7). — С. 49—177.
15. *Плигин Ю.В.* Макрозообентос // Беспозвоночные и рыбы Днепра и его водохранилищ. — Киев: Наук. думка, 1989. — С. 95—117.
16. *Плигин Ю.В.* Многолетняя динамика макрозообентоса Кременчугского водохранилища // Гидробиол. журн. — 2007. — Т. 43, № 2. — С. 3—22.
17. *Плигин Ю.В.* Реализация концептуального дуализма в биоценологии на примере зообентоса равнинного водохранилища // Там же. — 2012. — Т. 48, № 3. — С. 3—20.
18. *Плігін Ю.В., Беляєв В.Є., Каленіченко К.П. та ін.* Вплив гострої гіпоксії на стан макрозообентосу Київського водосховища взимку 2009—2010 рр. / Гол. ред. В. К. Хільчевський // Гідрологія, гідрохімія і гідроекологія. — К.: Обрії, 2011. — Т. 1(22). — С. 165—173.
19. *Правила експлуатації водосховищ дніпровського каскаду.* — К.: Генеза, 2003. — 176 с.
20. *Приймаченко А.Д.* Фитопланктон и первичная продукция Днепра и днепровских водохранилищ. — Киев: Наук. думка, 1981. — 277 с.
21. *Реймерс Н.Ф., Яблоков А.В.* Словарь терминов и понятий, связанных с охраной живой природы. — М.: Наука, 1982. — 145 с.
22. *Сухойван П.Г.* Воспроизводство рыбных ресурсов в днепровских водохранилищах // Вопросы комплексного использования водохранилищ: Тез. докл. Всесоюз. совещ., Киев, 21—25 сент. 1971 г. — Киев: Наук. думка, 1971. — С. 85—86.
23. *Сухойван П.Г., Вятчанина Л.И.* Рыбное население и его продуктивность // Беспозвоночные и рыбы Днепра и его водохранилищ. — Киев: Наук. думка, 1989. — С. 136—173.

24. *Тогераш И.К.* Функциональное значение хирономид в экосистемах водоемов Молдавии. — Кишинев: Штиинца, 1984. — 172 с.
25. *Шерстюк В.В., Северенчук Н. С.* Беспозвоночные как кормовые объекты рыб // Беспозвоночные и рыбы Днепра и его водохранилищ. — Киев: Наук. думка, 1989. — С. 117—135.
26. *Щербак В.И.* Многолетняя динамика «цветения» воды днепровских водохранилищ // Доп. НАН України. — 1998. — № 7. — С. 187—190.
27. *Якушин В.М., Тімченко В.М., Щербак В.І. та ін.* Трансформація екосистем дніпровських водосховищ і можливі шляхи управління їхнім станом // Природно-ресурсний потенціал збалансованого (сталого) розвитку України: Матеріали Міжнар. наук.-практ. конф., Київ, 19—20 квітня 2011 р.: у 2 т. — К.: Центр екологічної освіти та інформації, 2011. — Т. 1. — С. 362—366.

<sup>1</sup> Інститут гидробиології НАН України, Київ

<sup>2</sup> Інститут рибного господарства НААН України, Київ

Поступила 30.05.14