

Національна академія наук України
Інститут гідробіології

Кваліфікаційна наукова
праця на правах рукопису

Абрам'юк Ігор Ігорович

УДК [597+574.583] : 556.53

ДИСЕРТАЦІЯ

Структура іхтіопланктону малих рівнинних річок

03.00.10. – Іхтіологія
(03. – Біологічні науки)

Подається на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук

Дисертація містить результати власних досліджень. Використання ідей, результатів і текстів інших авторів мають посилання на відповідне джерело

І. І. Абрам'юк

підпис здобувача

Науковий керівник: Афанасьєв Сергій Олександрович, доктор біологічних наук, професор, член-кореспондент НАН України

Київ - 2018

АНОТАЦІЯ

Абрам'юк І. І. Структура іхтіопланктону малих рівнинних річок. – Кваліфікаційна наукова праця на правах рукопису.

Дисертація на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук (доктора філософії) зі спеціальності 03.00.10 «Іхтіологія». – Інститут гідробіології НАН України, Київ, 2018.

У роботі висвітлено закономірності зміни структури угруповань ранньої молоді риб (іхтіопланктону) впродовж весняно-літнього сезону у малих рівнинних річках на прикладі річок Віти і Котурки, що розташовані у межах м. Києва та протікають в різних природних зонах України: перша – у лісостеповій зоні, друга – у зоні мішаних лісів (Українське Полісся). Ці річки також мають різний характер антропогенної зміни русла. Віта у своїй нижній течії практично незарегульована, однак через те, що впадає в Дніпро перед Канівським водосховищем, зазнає деякого підпору внаслідок роботи Канівського гідровузла. На відміну від Віти, Котурка перетворена у каскад ставків, будучи більш відомою як "ставки (озера) Пущі-Водиці". Безумовно, розташування річок у різних природних зонах та особливості гідрологічного режиму знаходять свій відбиток на структурі іхтіопланктону та можливостях його міграцій.

У р. Віті основу прибережного іхтіопланктону впродовж травня–липня складали личинки лімнофільних видів риб родини Коропові *Cyprinidae*. На початку періоду у руслі та затоці переважали личинки плітки *Rutilus rutilus* L., згодом вони заміщувались личинками більш теплолюбних видів, серед яких основу чисельності складала краснопірка *Scardinius erythrophthalmus* L. У заплавних озерах та тимчасово залитих ділянках заплави основу прибережного іхтіопланктону навесні складали личинки карася *Carassius* sp. та краснопірки, влітку у заплавних озерах кількісно переважали личинки вівсянки *Leucaspis delineatus* Heckel. У зарослих ділянках вперше для р. Віти знайдено личинок

інвазивного виду головешки ротаня *Perccottus glenii* Dybowski, який є вкрай небажаним вселенцем, оскільки складає значну харчову конкуренцію місцевим риbam, а також може поїдати їхню ікру та молодь. Реофільні види риб серед молоді не виявлені, що вказує на відсутність умов для їх нересту при сучасному гідрологічному режимі річки Віти. Реалізація покатної міграції спостерігалась у більшості виявлених видів. При цьому основна частина молоді скочувалась за руслом в темну пору доби. Незважаючи на коливання рівня водосховища і періодичне виникнення в гирлі Віти зворотної течії, загалом переважало скочування личинок та мальків у напрямку Дніпра.

Структура іхтіопланктону р. Котурки відзначалась біднішим видовим складом порівняно з р. Вітою, але також була динамічною: першими з'являлись личинки ранньонерестуючих видів – окуня *Perca fluviatilis* L. та плітки, згодом вони заміщувались видами з більш пізнім нерестом – гірчаком *Rhodeus amarus* Bloch та вівсянкою. Личинки більшості риб ловились у прибережній зоні створених на річці ставків, в той час як окремі види розподілялись у пелагічній зоні і переносились по руслу у розташовані нижче ставки шляхом дрейфу, реалізуючи покатну міграцію навіть в умовах зарегулювання річки. Щоправда, видове багатство покатної молоді та її максимальні розміри були значно нижчими, ніж у р. Віті, що вказує на суттєву обмеженість міграційних можливостей ранньої молоді в умовах зарегулювання русла.

На підставі проведених досліджень показано роль русла та заплавних водойм у відтворенні окремих видів риб, зокрема, промислово цінних. Наприклад, нерестовищами для карася здебільшого слугують залиті у період водопілля ділянки заплави, а також заплавні озера, лин та лящ надають перевагу тиховодним затокам. Встановлено, що зміна видового та вікового складу угруповань молоді риб є прямим показником термінів нересту плідників, тому за структурою іхтіопланктону можна одержати інформацію щодо відтворення риб.

За показниками видового різноманіття р. Віта, яка характеризується різнотипністю біотопів, великою кількістю нерестовищ та відносно добре збережена у природному стані, переважала над Котуркою, де створення каскаду

ставків могло негативно відобразитись на видовому різноманітті іхтіофауни: індекси Шеннона у р. Віті сягали значень 1,43, в той час як у Котурці не перевищували 0,91.

Чисельність іхтіопланктону, розрахована як вилов на одиницю зусилля, впродовж сезону коливалась. Найбільша кількість личинок спостерігалась навесні, в пік виходу з ікри. Впродовж літа чисельність іхтіопланктону суттєво знижувалась (у 5–7 разів) внаслідок природної елімінації. Незважаючи на це, біомаса іхтіопланктону в середньому зростала у 6–12 разів завдяки росту молоді. Це вказує на те, що навіть за умов значної смертності, в угрупованнях іхтіопланктону відбувається суттєве накопичення біомаси.

Експериментальні дослідження, проведені на окремих представниках іхтіопланктону, полягали у вимірюванні максимальної швидкості плавання, або критичної швидкості течії (КШТ), личинок та мальків. За цим показником встановлено гідродинамічні межі планктон–нектон для досліджуваних риб, що є важливим фундаментальним питанням гідробіології. Експериментальні дані отримано для молоді плітки, краснопірки, верховодки *Alburnus alburnus* L., плоскирки *Blicca bjoerkna* L., гірчака, коропа *Cyprinus carpio* L. та окуня.

Встановлено, що реореакція у досліджуваних видів проявляється вже на найбільш ранніх етапах розвитку: у пелагічної молоді окуня – на етапі А₂, з початком горизонтальних переміщень, у личинок коропових – на етапі В, одразу після відкріплення від субстрату. Експериментами показано, що ранні личинки досліджуваних риб характеризуються близькою КШТ, що пов'язано зі схожістю форми їх тіла. У процесі перетворення у мальків молодь набуває характерних для свого виду пропорцій, що обумовлює різницю у їх плавальній здатності: швидшою виявилась молодь з видовженою формою тіла (верховодка, плітка), повільнішою – більш округла молодь (короп, гірчак).

Досягнення значень числа Рейнольдса порядку $5,0 \cdot 10^3$, що вказує на перехід до нектонної форми існування, у всіх досліджуваних видів риб відбувалось при довжині тіла 15–23 мм, залежно від величини КШТ. Згідно з цим гідродинамічним критерієм, у більшості видів перехід до нектону відбувався на

етапі повністю сформованого малька з лусковим покривом і лише у найбільш швидких, верховодки та плітки, на етапі переходу від личинки до малька, коли лусковий покрив починає формуватись. Перехідний період "планктон–нектон" у личинок досліджуваних риб супроводжувався морфологічними змінами, спрямованими на зниження гідродинамічного опору тіла, а саме: зникненням личинкової плавцевої складки, появою лускового покриву, підвищенням обтічності тіла.

Одержані у дисертаційній роботі результати вказують на важливу роль малих приток Дніпра у відтворенні багатьох видів риб, зокрема промислово цінних. Вони можуть слугувати основою для визначення найбільш придатних місць для відновлення популяцій риб, а також правильного планування заходів, спрямованих на охорону, збереження та відновлення іхтіофауни малих річок та пов'язаних з ними водойм. Крім того, експериментальні дані щодо КШТ можуть мати практичне застосування у питаннях захисту молоді риб від потрапляння у водозабори, оскільки, згідно з ДБН України (СНиП 2.06.07-87), КШТ молоді промислових риб розміром від 12 мм повинна враховуватись при проектуванні рибозахисних пристроїв.

Ключові слова: іхтіопланктон, структура, чисельність, біомаса, покатна міграція, малі річки.

ABSTRACT

Abramiuk I. Structure of ichthyoplankton in small plain rivers. – Manuscript.

Thesis for obtaining the Doctor of Philosophy degree (PhD) in Biological Sciences, specialty 03.00.10 «Ichthyology». – Institute of Hydrobiology, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv, 2018.

The work deals with patterns of structural changes in early young fish communities (ichthyoplankton) during spring-summer season in small plain rivers, by

example of the Vita and the Koturka rivers, which are both located within the boundaries of Kyiv city and, at the same time, flow in different natural zones of Ukraine: the first in the forest-steppe, the second in the mixed forests (Ukrainian Polissya). These rivers also have different character of anthropogenic channel transformation. The Vita in its lower reaches is practically unregulated, but as it flows into the Dnipro in front of the Kaniv reservoir, it undergoes some backwater effect. Unlike the Vita, the Koturka River has been transformed into a cascade of ponds, being more known as "Pushcha-Voditsa ponds (lakes)". Undoubtedly, the location of the rivers in different natural zones and the peculiarities of their hydrologic regime have the influence on structure and migration possibilities of ichthyoplankton.

In the Vita River the littoral ichthyoplankton during May-July mostly consisted of limnophilic fish larvae belonging to *Cyprinidae* family. In the river channel and the backwater at the beginning of the period larvae of *Rutilus rutilus* prevailed, later they were substituted by larvae of more thermophilic species, among which *Scardinius erythrophthalmus* was the most abundant. In the oxbow lakes and temporarily flooded areas in spring the coastal ichthyoplankton was mainly structured by larvae of *Carassius sp.* and *S. erythrophthalmus*, in summer the larvae assemblages of oxbow lakes were quantitatively dominated by *Leucaspis delineatus*. In areas covered with vegetation the larvae of invasive *Perccottus glenii* were firstly found, which is a very undesirable invader, as it intensively competes with native fishes for food, as well as may eat their eggs and fry. Rheophilic species among young fish were absent, which indicates unfavorable conditions for their spawning at present hydrologic regime of the river. The downstream migration was observed in most of the identified species. The bulk of young fish drifted along the channel at night. In spite of fluctuations in the reservoir water level and the periodic occurrence of the reverse flow at the Vita mouth area, the drift of larvae and juveniles to the Dnipro River generally prevailed.

Ichthyoplankton structure in the Koturka River was marked by poorer species composition compared to the Vita, but was also dynamic: the larvae of early spawning species, as *Perca fluviatilis* and *R. rutilus*, appeared firstly, then being substituted by later spawning species, as *Rhodeus amarus* and *L. delineatus*. The majority fishes'

larvae were caught in the littoral zone of ponds constructed on the river, while some species were distributed in the pelagic area and drifted along the channel to the lower located ponds, realizing the downstream migration even under regulation of the river. However, the species richness of migrating young fish and its maximum body length were much lower than in the Vita, which indicates that the migration possibilities of young fish in the obstructed river channel are significantly confined.

Based on the research, the role of a river channel and backwaters in reproduction of certain fishes, particularly the industrial ones, has been shown. For example, according to the research results, the inundated areas of floodplain as well as oxbow lakes serve as the main spawning grounds for *Carassius sp.*, while *Tinca tinca* and *Abramis brama* prefer calm backwaters. It has been established that the change in species and age composition of young fish communities is a direct indicator of breeders' spawning terms, thus the information about fish reproduction can be derived from the ichthyoplankton structure.

The Vita River, which is relatively well preserved in its natural state and characterized by diversity of habitats and large number of spawning grounds, had significantly higher species diversity than the Koturka, where the construction of ponds might have affected the diversity of ichthyofauna. The Shannon index in the Vita River reached the value of 1.43, while in the Koturka it did not exceed 0.91.

Ichthyoplankton abundance, calculated by catch per unit effort, fluctuated during the season. The largest number of larvae was observed in spring, at the peak of hatching from eggs. During summer, the number of ichthyoplankton significantly decreased (by 5–7 times) due to natural elimination. Despite this, the biomass of ichthyoplankton increased by an average of 6–12 times due to the growth of young fish. It indicates that even under high mortality, the ichthyoplankton assemblages accumulate their biomass significantly.

Experimental studies, conducted on certain representatives of ichthyoplankton, were aimed at measuring the critical swimming speed (CSS) of larvae and juveniles. According to this indicator, the hydrodynamic boundaries of plankton–nekton for the investigated fishes have been determined, which is an important fundamental issue of

hydrobiology. Experimental data were obtained for *R. rutilus*, *S. erythrophthalmus*, *Alburnus alburnus*, *Blicca bjoerkna*, *R. amarus*, *Cyprinus carpio* and *P. fluviatilis*.

It was found that the studied species manifest the rheoreaction at the very early yolk-sac stage. In particular, reaction to the flow in *P. fluviatilis* was observed when its larvae shifted to horizontal movement, the *Cyprinidae* larvae counteracted the flow immediately after leaving the substrate and starting to float freely. Experiments have shown that early larvae of investigated fishes are characterized by rather close values of CSS, which is related to the similarity of their body shape. In the process of transformation to juveniles they acquire the species' characteristic proportions, which causes the difference in their CSS: the juveniles with an elongated shape (*A. alburnus*, *R. rutilus*) turned out to be faster than the more rounded ones (*C. carpio*, *R. amarus*).

All the investigated species achieved the *Reynolds number* of $5.0 \cdot 10^3$ (the hydrodynamic boundary between plankton and nekton) when the body length reached 15–23 mm, depending on the values of CSS. Most species by this hydrodynamic criterion turned to nekton at the stage of a fully developed juvenile with scales, and only the fastest ones, *A. alburnus* and *R. rutilus*, at the transformation stage from larva to juvenile, when the scaling cover begins to form. The transition from plankton to nekton implied morphological changes which reduce hydrodynamic resistance of the fish body: the fin fold disappears, the scale develops, and the body becomes more streamlined.

The results obtained in the thesis point out the important role of small tributaries of the Dnipro in reproduction of many fishes, particularly the industrial ones. They can serve as a basis for identifying the most suitable places for restoration of fish populations, as well as for proper planning of measures aimed at protection, conservation and restoration of ichthyofauna in small rivers and waters associated with them. Besides it, the experimental data on CSS may have practical application in protection of young fish from entering the water intakes, because, according to the Ukrainian legislation, the CSS of industrial fishes with the length of 12 mm and more has to be taken into account while designing the fish protection devices.

Key words: ichthyoplankton, structure, abundance, biomass, downstream migration, small rivers.

СПИСОК ПУБЛІКАЦІЙ ЗДОБУВАЧА ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

Статті у фахових виданнях

1. **Абрам'юк І. І.**, Афанасьєв С. О. Застосування гідродинамічного критерію для виокремлення іхтіопланктону (на прикладі молоді коропових риб). *Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту. Сер. Біологія*. 2015. № 3–4 (64). С. 25–29. (участь у проведенні експериментів, обробці даних та написанні статті).
2. **Abramiuk I. I.**, Afanasyev S. A. Swimming Performance of Juveniles of Some Freshwater Fishes as Index of Transition to Nekton Mode of Life. *Hydrobiological Journal*. 2017. Vol. 53, Iss. 4. P. 36–42. (проведення експериментів, участь в аналізі даних та написанні статті).
3. **Abramiuk I. I.**, Afanasyev S. A., Gupalo Ye. A. Structural Characteristics of Ichthyoplankton of the Small Regulated River in the Kyiv Polissya. *Hydrobiological Journal*. 2018. Vol. 54, Iss. 2. P. 55–63. (відбір та обробка матеріалу, аналіз даних та участь у написанні статті).
4. **Abramiuk I.**, Afanasyev S. Structural characteristic of ichthyoplankton in a small river flowing within a bar plain of the Dnipro River. *Ribogospod. nauka Ukr.* 2017. № 3(41). P. 5–16. (відбір та обробка матеріалу, аналіз даних та участь у написанні статті).
5. **Абрам'юк І. І.**, Афанасьєв С. О., Прімачов М. Т. Особливості плавальної здатності ранньої молоді коропових риб у зв'язку з формою їх тіла. *Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту. Сер. Біологія*. 2017. №4 (71). С. 78–84. (участь у проведенні експериментів, аналіз даних та участь у написанні статті).

Матеріали та тези доповідей конференцій

6. **Абрам'юк І. І.** Молодь риб гирлової ділянки р. Віта. *Сучасні проблеми теоретичної та практичної іхтіології* : матеріали VI Міжнародної іхтіологічної науково-практичної конференції, 9–12 жов. 2013 р. Тернопіль : Вектор, 2013. С. 20–23.

7. **Абрам'юк І. І.** Покатна міграція молоді риб в р. Віта. *Актуальні проблеми сучасної гідроекології* : збірник матеріалів науково-практичної конференції, присвяченої 95-річчю заснування Національної академії наук України. Київ : СПД Андрієвська Л. В., 2013. С. 8–9.

8. **Абрам'юк І. І.** Умови розмноження та характеристика молоді краснопірки *Scardinius erythrophthalmus* (Cyprinidae) в річці Віта (басейн Дніпра). *Фундаментальні та прикладні дослідження в біології* : матеріали III Міжнародної наукової конференції студентів, аспірантів та молодих учених, 24–27 лют. 2014 р. Донецьк : Ноулідж, 2014. С. 43–44.

9. **Абрам'юк І. І.**, Афанасьєв С. О. Опірність течії молоді прісноводних риб як критерій для визначення меж планктону і нектону. *Сучасні проблеми теоретичної і практичної іхтіології* : матеріали VII Міжнародної іхтіологічної науково-практичної конференції, 10–13 вер. 2014 р. / ред. В. О. Демченко, Ю. В. Пилипенко, Н. А. Демченко, М. Ю. Ткаченко. Херсон : Грінь Д. С., 2014. С. 12–15. (участь у проведенні експериментів, обробці даних та написанні матеріалів).

10. **Абрам'юк І. І.** Іхтіопланктон верхньої течії Прип'яті та її приток Стохід та Стир. *Сучасна гідроекологія: місце наукових досліджень у вирішенні актуальних проблем* : збірник матеріалів науково-практичної конференції, присвяченої 75-річному ювілею Інституту гідробіології НАН України. Київ, 2015. С. 11–12.

11. **Абрам'юк І. І.** Динаміка чисельності та біомаси іхтіопланктону р. Віта. *Біологічні дослідження – 2016* : Збірник наукових праць. Житомир : ПП "Рута", 2016. С. 81–82.

12. Долинский В. Л., Афанасьев С. А., **Абрамюк И. И.**, Гупало Е. А., Кирилук О. П., Трылис В. В. Метод оценки абсолютной численности массовых видов рыб. *Сучасні проблеми теоретичної і практичної іхтіології*: матеріали IX Міжнародної іхтіологічної науково-практичної конференції. Одеса : ТЕС, 2016. С. 79–82. (участь у відборі і обробці матеріалу та аналізі даних).

13. **Абрам'юк І. І.** Весняний іхтіопланктон руслової частини р. Котурка. *Сучасна гідроекологія: місце наукових досліджень у вирішенні актуальних*

проблем : збірник матеріалів III науково-практичної конференції для молодих вчених. Київ : Логос, 2016. С. 7–9.

14. **Абрам'юк І. І.** Скочування ікри та личинок деяких видів риб у р. Ріка (басейн Тиси). *Сучасна гідроекологія: місце наукових досліджень у вирішенні актуальних проблем* : збірник матеріалів IV науково-практичної конференції для молодих вчених, присвяченої 100-річчю Національної академії наук України. Київ : Логос, 2017. С. 7–8.

ЗМІСТ

ВСТУП.....	14
РОЗДІЛ 1. СТАН ВИВЧЕННЯ ІХТІОПЛАНКТОНУ ЯК СКЛАДОВОЇ ВОДНОЇ ЕКОСИСТЕМИ.....	19
1.1. Планктон як екологічне угруповання гідробіонтів	19
1.2. Іхтіопланктон як складова планктону	21
1.3. Розмежування планктону і нектону	22
1.4. Історія досліджень іхтіопланктону.....	28
1.5. Іхтіопланктон морських екосистем	29
1.6. Іхтіопланктон прісноводних екосистем.....	31
1.7. Методи вивчення іхтіопланктону у водоймах різного типу.....	36
1.8. Значення іхтіопланктонних досліджень	39
РОЗДІЛ 2. МАТЕРІАЛ І МЕТОДИКА ДОСЛІДЖЕНЬ	42
2.1. Фізико-географічна характеристика району досліджень.....	42
2.1.1. Малі рівнинні річки в межах мегаполісу.....	42
2.1.2. Річка Віта	45
2.1.3. Річка Котурка.....	47
2.1.4. Місця відбору проб	48
2.2. Методика відбору та обробки матеріалу	51
2.2.1. Характеристика матеріалу	51
2.2.2. Відбір проб молоді риб.....	51
2.2.3. Експериментальні дослідження.....	53
2.2.4. Обробка матеріалу	55
РОЗДІЛ 3. СТРУКТУРА ТА ВИДОВЕ РІЗНОМАНІТТЯ ІХТІОПЛАНКТОНУ ...	58
3.1. Річка Віта.....	58
3.1.1. Іхтіофауна р. Віти.....	58

3.1.2. Структурна характеристика іхтіопланктону р. Віти	61
3.2. Річка Котурка	73
3.2.1. Характеристика іхтіофауни р. Котурки.....	73
3.2.2. Структурна характеристика іхтіопланктону р. Котурки	75
3.3. Характеристика видового різноманіття іхтіопланктону, індекси домінування	80
РОЗДІЛ 4. КІЛЬКІСНІ ПОКАЗНИКИ ІХТІОПЛАНКТОНУ, ОСОБЛИВОСТІ ПРОСТОРОВОГО РОЗПОДІЛУ, ПОКАТНА МІГРАЦІЯ.....	87
4.1. Динаміка чисельності та біомаси іхтіопланктону	87
4.2. Динаміка розмірно-вікової структури молоді найбільш масових видів, особливості розподілу	93
4.3. Покатна міграція	98
4.3.1. Покатна міграція молоді риб у незарегульованій річці	98
4.3.2. Покатна міграція молоді риб у зарегульованій річці	101
4.4. Визначення термінів нересту за структурою іхтіопланктону	104
РОЗДІЛ 5. ШВИДКІСТЬ ПЛАВАННЯ МОЛОДІ РИБ ЯК КРИТЕРІЙ МЕЖІ МІЖ ПЛАНКТОННОЮ ТА НЕКТОННОЮ ФАЗАМИ ІСНУВАННЯ.....	107
5.1. Гідродинамічний критерій для розмежування планктону та нектону	107
5.2. Особливості поведінки риб у потоці води при проведенні експериментів	109
5.3. Швидкість плавання досліджуваної молоді риб, вплив форми тіла.....	111
5.4. Значення числа Рейнольдса, отримані в експерименті для досліджуваних риб, та їх біологічне пояснення	120
5.5. Оцінка характеру покатної міграції молоді риб за її плавальною здатністю у досліджуваних річках	123
ВИСНОВКИ.....	127
СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ	129
ДОДАТОК. СПИСОК ПУБЛІКАЦІЙ ЗДОБУВАЧА ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ	153

ВСТУП

Обґрунтування вибору теми дослідження. При вивченні структурно-функціональної організації водних екосистем необхідним є детальне дослідження окремих їх компонентів. Важливу нішу у гідробіоценозах займають угруповання організмів, що мешкають у товщі води, серед яких виділяють нектон – переважно великі організми, які активно плавають і здатні до тривалих і далеких переміщень, та планктон – переважно дрібні організми, що часто стають об'єктами пасивного переносу течіями і нездатні до тривалих і далеких активних переміщень. Серед представників планктону одну із верхніх ланок трофічного ланцюга гідробіоценозу займає іхтіопланктон – складова зоопланктону, представлена рибоподібними та рибами. Здебільшого це пелагічна ікра та рання молодь риб, вирішальну роль у міграціях якої відіграють різні типи течій.

Дослідження іхтіопланктону беруть свій початок ще у ХІХ ст., коли уряд Норвегії доручив морському біологу Г. О. Сарсу дослідити біологію тріски атлантичної для з'ясування причин коливання її промислових виловів в районі Лофотенських островів. Тоді Сарс вперше детально вивчив повний життєвий цикл тріски від пелагічної ікри та личинок до молоді та дорослих особин. Піонерська робота Сарса викликала зацікавленість дослідників до пелагічної ікри та личинок риб, фактично поклавши початок іхтіопланктонним дослідженням. Пізніше виявилось, що більшість промислових риб мають планктонну ікру та личинок. Наразі дослідження іхтіопланктону у багатьох морях та океанах проводяться регулярно і мають практичну спрямованість, оскільки є основою для оцінки відтворювальних можливостей популяцій цінних промислових риб, розрахунку чисельності маточних стад, прогнозування кількості рибних запасів та раціонального ведення рибного промислу.

У прісних водах – річках та озерах, дослідження іхтіопланктону є не менш важливими, однак їх значно менше. Такі дослідження проводяться на водосховищах Волги, існують також праці стосовно деяких озер Азії, річок Австралії, Північної і Південної Америки. На території України дослідження

молоді риби проводились лише на водосховищах Дніпра, а відтворення окремих видів – на деяких його притоках. До теперішнього часу комплексне вивчення угруповань іхтіопланктону у малих річках, які часто відіграють значну роль у відтворенні риби, залишалося поза увагою дослідників.

Об'єктом дослідження даної роботи є іхтіопланктон як сезонне екологічне угруповання гідробіонтів у малих рівнинних річках, **предметом** – структура іхтіопланктону у малих річках різного типу, видове багатство та різноманіття, міграційна поведінка молоді риби, динаміка чисельності та біомаси, межа між планктонним і нектонним періодом існування молоді прісноводних риби та її біологічне значення.

Мета роботи – встановити особливості структурної організації іхтіопланктону у малих річках з різним характером зарегульованості русла.

Для здійснення мети було поставлено такі **завдання**:

- визначити видовий склад та структуру іхтіопланктону на різних ділянках модельних малих річок;
- з'ясувати закономірності зміни структури та видового різноманіття іхтіопланктонних угруповань досліджуваних річок протягом сезону;
- дослідити динаміку чисельності та біомаси іхтіопланктону протягом сезону;
- визначити міграційні можливості молоді риби у річках з різним характером трансформації русла;
- встановити відмінності у плавальній спроможності молоді риби різних видів;
- визначити межі планктонного періоду існування для молоді масових видів риби на підставі дослідження їх швидкості плавання.

Методи дослідження. У роботі використано загальноприйняті методи якісного і кількісного відбору іхтіопланктонних проб, мікроскопічної обробки, аналізу та математичної обробки матеріалу, а також оригінальні методи відбору проб та експериментальних досліджень.

Положення, що виносяться на захист:

1. Видове багатство та різноманіття іхтіопланктону притоки, яка безперешкодно сполучається з головною річкою, буде вищим, ніж у

зарегульованій притоці третього порядку, яка містить штучні перешкоди у вигляді гребель, що відрізають міграційні шляхи плідників. Більша кількість різних біотопів, таких як русло, затока, заплавні озера, періодично залита заплава тощо, також створюють умови для більшого видового багатства іхтіофауни та іхтіопланктону, відповідно.

2. Структура іхтіопланктону характеризується динамічністю впродовж сезону, що пов'язано з різним часом настання та тривалістю нересту плідників. За видовим складом та віковою структурою іхтіопланктону можна визначити періоди нересту визначених видів риб.

3. Угрупування личинок протягом сезону зазнають суттєвої елімінації, однак, незважаючи на зниження чисельності, загальна біомаса іхтіопланктону внаслідок росту личинок та перетворення їх у мальків буде зростати.

4. Пасивна покатна міграція риб на ранніх етапах розвитку (дрифт) можлива не лише у річках з природним плином, а й у зарегульованих. Видове багатство та максимальні розміри мігруючої молоді через наявність штучних перешкод на шляху міграції у зарегульованій річці будуть нижчими, ніж у річці з природними руслом.

5. Для молоді більшості прісноводних риб планктонний період існування завершується при появі лускового покриву – перетворенні личинки у малька.

Наукова новизна. Вперше досліджено структуру іхтіопланктону малих приток Дніпра, що відрізняються за ступенем антропогенного порушення. Показано динамічність структури іхтіопланктону протягом сезону, визначено часові рамки існування угруповання іхтіопланктону у досліджуваних річках; встановлено закономірності розподілу та особливості покатної міграції молоді риб у різні періоди, показано коливання чисельності та біомаси іхтіопланктонних угруповань впродовж сезону. Експериментально досліджено плавальну здатність молоді різних видів риб та за гідродинамічним критерієм встановлено межі їх планктонної фази існування, що дозволяє оцінити міграційні можливості личинок та мальків у річках з різною швидкістю течії.

Особистий внесок здобувача. Автором опановано методику досліджень, здійснено планування відбору матеріалу, опрацьовано світову фахову літературу з питань обраної тематики. Відбір проб на основних водних об'єктах, обробка матеріалу, його аналіз, а також експериментальні дослідження проведено особисто автором. Друковані праці за матеріалами дисертації підготовлено безпосередньо автором, а також у співавторстві з науковим керівником та колегами по роботі.

Апробація результатів дисертації. Основні результати дисертаційної роботи було представлено та обговорено на десяти конференціях та з'їздах: VI Міжнародна іхтіологічна науково-практична конференція «Сучасні проблеми теоретичної та практичної іхтіології» (Тернопіль, 2013); Науково-практична конференція «Актуальні проблеми сучасної гідроекології» (Київ, 2013); III Міжнародна наукова конференція студентів, аспірантів та молодих учених «Фундаментальні та прикладні дослідження в біології» (Донецьк, 2014); VII Міжнародна іхтіологічна науково-практична конференція «Сучасні проблеми теоретичної та практичної іхтіології» (Мелітополь-Бердянськ, 2014); VIII з'їзд Гідроекологічного товариства України (Київ, 2015); Науково-практична конференція «Сучасна гідроекологія: місце наукових досліджень у вирішенні актуальних проблем» (Київ, 2015); VII Всеукраїнська науково-практична конференція «Біологічні дослідження – 2016» (Житомир, 2016); IX Міжнародна іхтіологічна науково-практична конференція «Сучасні проблеми теоретичної і практичної іхтіології» (Одеса, 2016); III та IV Науково-практичні конференції «Сучасна гідроекологія: місце наукових досліджень у вирішенні актуальних проблем» (Київ, 2016; Київ, 2017).

Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами. Роботу виконували в рамках держбюджетних наукових тем Інституту гідробіології НАН України №112 «Біотичні потоки речовини та енергії як основа функціонування річкових систем» (державний реєстраційний № 011U000078) та № 131 «Розробка наукових засад концепції структурно-функціональної організації лотичних екосистем» (державний реєстраційний № 0116U003099).

Практичне значення отриманих результатів. Інформація щодо структури, розподілу, динаміки чисельності та біомаси планктонної молоді риб у річках може застосовуватись у природоохоронній та рибогосподарській галузях для оцінки відтворювальної можливості популяцій риб, ефективності малих річок та їх заплавних водойм як нерестовищ, раціонального планування рибальства, а також для виявлення видів, які потребують першочергової охорони. Дані щодо плавальної спроможності молоді промислових риб потрібно використовувати при проектуванні рибозахисних споруд, про що зазначено у Державних будівельних нормах України (СНиП 2.06.07-87 “Подпорные стенки, судоходные шлюзы, рыбопропускные и рыбозащитные сооружения”).

Структура та обсяг дисертації. Дисертаційна робота складається із анотації, вступу, п'яти розділів, висновків, списку використаної літератури та одного додатку. Загальний обсяг дисертації становить 155 сторінок машинопису, з яких основний текст викладено на 115 сторінках, додаток – на 3 сторінках. Текст ілюстровано 28 рисунками і 20 таблицями. Список використаних літературних джерел налічує 256 найменувань, з яких 58 – англійською мовою.

РОЗДІЛ 1. СТАН ВИВЧЕННЯ ІХТІОПЛАНКТОНУ ЯК СКЛАДОВОЇ ВОДНОЇ ЕКОСИСТЕМИ

1.1. Планктон як екологічне угруповання гідробіонтів

Планктон був першим виділеним екологічним угрупованням гідробіонтів; термін і саме поняття ввів німецький дослідник В. Гензен у 1887 р. [40]. Мабуть, не випадково, оскільки планктон є своєрідним угрупованням організмів, що не має аналогів на суші [162].

Е. Геккель у 1890 р. розділив населення водойм, яке він називав «холобіос», на планктон і бентос, пов'язуючи перший з водною товщою, а другий – з дном водойм [162]. При цьому серед організмів, що мешкають у товщі води, він виділяє групу «нектон» – активних плавців, які протистоять течії [11]. Отже, Геккель виділяв три види угруповань – планктон, нектон і бентос.

Класифікація екологічних угруповань Ю. Г. Алєєва виглядає дещо інакше. Він поділяє гідробіоту на дві великих системи – пелагобійон і контуробійон. Пелагобійон включає дві групи – планктон і нектон, а контуробійон включає комплекс бентос з двома групами – епібентос і ендобентос і комплекс плейстон з двома групами – еуплейстон і нейстон [13].

О. О. Протасов [162] пропонує деякі уточнення до класифікації екологічних угруповань гідробіонтів. На його думку, поділ гідробіонтів на два класи – контуробійон (угруповання, що мешкають на розділі фаз вода – дно і вода – атмосфера), і пелагобійон (або емфібійон, що означає внутрішній, тобто угруповання, які заселяють суцільне середовище) можна доповнити наступним чином (табл. 1.1). Наприклад, емфібійон включає одне угруповання пелагос з двома угрупованнями наступного рівня – нектон і планктон. Система контуробіона більш складна: він включає чотири топологічні угруповання III рівня, основні з яких – нейстон, бентос і перифітон. На думку вченого, до угруповань цього рівня варто віднести і пагон – комплекс організмів, пов'язаних в своїй життєдіяльності з льодом. Далі йдуть угруповання IV рівня. Їх виділення пов'язане із ще більш окремими топічними характеристиками.

Класифікація екологічних угруповань гідробіонтів (за О. О. Протасовим, 2008)

I	II	III	IV
Гідробіос	Контуробіон	Нейстон	Епінейстон
			Гіпонејстон
		Бентос	Епібентос
			Інбентос
		Перифітон	Епісклерон
			Інтрасклерон
		Пагон	Епіпагон
			Інпагон
	Емфібіон	Пелагос	Планктон
			Нектон

Таким чином, планктон слід розглядати як одне з угруповань пелагосу, тобто гідробіонтів, що населяють суцільне середовище.

Планктон – це угруповання організмів, що населяють товщу води морів, океанів і поверхневих водних об'єктів суші (мікроводорості, бактерії, коловертки та інші організми, які не можуть протидіяти течії води через відсутність або недорозвиненість органів руху). Основною ознакою планктонних гідробіонтів (або планктонів) є їх пасивне перебування у вільному плаванні, або "паріння" у воді, повна залежність їх перенесення у товщі води від динаміки водних мас [100, 168].

Планктонні організми можуть усе своє життя перебувати в товщі води (голопланктон), а деякі з них знаходяться у водній товщі лише на окремих стадіях розвитку (меропланктон) [168].

За основними типами водних об'єктів розрізняють планктон океанічний, морський, або таласопланктон (від грецького слова "таласса" – море), озерний, або лімнопланктон, планктон ставків, боліт і калюж – гелеопланктон, та річковий – потамопланктон. За переважним розміщенням у товщі води розрізняють також

пелагічний і придонний планктон, хоча межа між ними досить умовна, бо зоопланктонні організми здатні до добових вертикальних міграцій і в різні періоди доби можуть перебувати на більшій чи меншій відстані від поверхні чи дна водойм, залежно від рівня освітленості, наявності корму тощо [153, 154, 168].

За групами організмів планктон поділяють на фітопланктон, бактеріопланктон та зоопланктон [100].

1.2. Іхтіопланктон як складова планктону

Практично всі дорослі риби активно плавають і, відповідно, належать до нектону, тому зазвичай термін "іхтіопланктон" розглядають у вузькому розумінні, маючи на увазі лише пелагічні ембріональні і ранні онтогенетичні стадії розвитку личинок і молоді риб [117]. Однак, у широкому розумінні сюди відносять також і всіх морських пелагічних риб, не здатних здійснювати активних горизонтальних переміщень [151].

У класичному розумінні іхтіопланктоном є різновид зоопланктону, що являє собою сукупність пелагічної ікри, пелагічних личинок і молоді риб, а також дорослих риб, що постійно мешкають в товщі води – пелагіалі, і не здатні протистояти течії [62, 233].

Твердження про планктон як організми, які не можуть протидіяти течіям і пересуваються разом з водними масами, загалом є правильним, проте недостатньо точним. Адже планктонні організми також здатні до активного руху. Наприклад, у ранніх личинок риб вже спостерігається активний рух назустріч потоку води [8–10, 201]. Так само активно рухаються більшість морських планктонів (ракоподібні, медузи, пелагічні личинки риб). Різниця між угрупованнями планктону і нектону насамперед полягає в тому, що для планктонів максимальна швидкість руху є низькою, тому вони часто стають об'єктами пасивного переміщення течіями; нектонти – швидкі плавці, які переміщуються власними силами і можуть активно мігрувати у напрямку, протилежному течії, і тому практично ніколи не бувають об'єктами пасивного переносу водними масами. У результаті досліджень гідродинаміки руху різних організмів у воді Ю.Г.

Алеєвим [12] було показано, що виділення в пелагосі планктону і нектону ґрунтується на важливих біогідродинамічних характеристиках, а саме: перебування першого в умовах ламінарного, а другого – в умовах турбулентного обтікання. Розрахунки Алеєва, про які буде сказано у наступному розділі, пояснюють фізичну обумовленість морфологічних ознак планктону і нектону, а також дають більш чітке розуміння межі між цими угрупованнями.

Морфологічні ознаки, за якими відрізняються планктон і нектон, здебільшого добре помітні: у планктонтів переважно необтічне або слабо обтічне тіло, часто з виступаючими частинами, які збільшують його площу поверхні. У нектонних організмів, навпаки, тіло обтічне, видовжене, що полегшує рух у в'язкому середовищі води [12, 14].

Більшість риб проходить в онтогенезі одну планктонну фазу (фазу личинки) і лише деякі види проходять дві планктонні фази (фазу ікринки і фазу личинки). Наприклад, у Чорному морі, за даними Т. В. Дехник [62], лише 23 види риб (із 103-х описаних) мають пелагічну ікру. У прісних водах пелагофілів ще менше. До прикладу, у річках та озерах України лише 2 види риб мають пелагічну ікру: чехоня *Pelecus cultratus* L. і тюлька *Clupeonella cultriventris* Nordmann. Планктонна ікра характерна і для деяких інтродукованих далекосхідних риб, таких як товстолобик білий амурський *Hypophthalmichthys molitrix* Valenciennes, товстолобик строкатий південнокитайський *Aristichthys nobilis* Richardson та білий амур східноазіатський *Ctenopharyngodon idella* Valenciennes. Однак, ці види у водоймах України не знаходять умов для природного відтворення [130].

1.3. Розмежування планктону і нектону

Для уточнення межі між планктоном і нектоном Ю. Г. Алеєв [12] вперше запропонував застосувати гідродинамічний критерій.

При визначенні гідродинамічних показників плаваючого у рідині тіла незалежно від того, рухається яке-небудь тіло в умовно нерухомій рідині чи, навпаки, потік обтікає умовно нерухоме тіло, суттєвим є один і той же параметр – швидкість течії рідини відносно поверхні обтікання [14].

У даному випадку розглядається так званий примежовий шар, який являє собою безпосередньо прилеглу до тіла область потоку, в межах якої в'язкість рідини впливає на характер течії, тоді як за межами цієї області, в зовнішньому потоці, рідину можна розглядати текучою без тертя [198].

Структура течії у примежовому шарі закономірно змінюється зі зміною співвідношення сил інерції і сил в'язкості в потоці, яке може бути охарактеризоване числом Рейнольдса:

$$Re = \frac{lV}{\nu} \quad (1.1)$$

де l – характерний лінійний розмір, що характеризує процес руху, V – швидкість потоку, що обтікає організм, ν – кінематична в'язкість рідини.

З теорії гідро- і аеромеханіки відомо, що як у водному, так і в повітряному середовищі при малих значеннях Re форма тіла, що рухається, чинить дуже слабкий вплив на величину його сумарного опору, оскільки в даному випадку він визначається переважно дією сил тертя, і тільки при збільшенні числа Рейнольдса вище певного рівня з'являється помітна різниця в цьому відношенні між тілами добре і погано обтічними [208, 172]. Різниця у величині опору між кулею і добре обтічними тілами обертання стає помітною лише в інтервалі величин Re від 10^3 до 10^4 . На думку Ю. Г. Алєєва [12, 14], з достатнім приближенням можна прийняти, що ця різниця стає суттєвою при умові $Re > 5,0 \cdot 10^3$.

З цього випливає, що при $Re \leq 5,0 \cdot 10^3$ немає передумов для формування добре обтічної, нектонної форми тіла, оскільки в цьому діапазоні величин Re при будь-якій формі тіла різко домінує опір тертя. На цих підставах величину $Re = 5,0 \cdot 10^3$ логічно вважати нижньою межею нектону. За рідкісними винятками, ця величина Re приблизно відповідає абсолютній довжині нектонта близько 2–3 см, з чого випливає, що абсолютна довжина нектонних тварин зазвичай не буває меншою 2 см [12, 14].

Для великих і швидких тварин (великі значення Re) вирішальне значення будуть мати сили інерції, для дрібних і повільних (малі значення Re) – сили в'язкості. Очевидно, що при малих значеннях Re тварина має бути пристосована

до руху в умовах переважного впливу сил в'язкості, тобто до руху у відносно в'язкому середовищі при порівняно малій інерційності процесу руху. І навпаки, при великих значеннях Re тварина повинна бути пристосована до руху в умовах переважного впливу сил інерції, тобто до руху у відносно в'язкому середовищі при порівняно великій інерційності процесу руху. Ці відмінності в спрямуванні комплексу адаптацій, пов'язаних з рухом, здебільшого і формують відмінності між планктоном і нектоном [12].

Плавання планктону, за даними Ю. Г. Алєєва, відбувається в режимі $Re \leq 2,0 \cdot 10^7$ (переважно $Re \leq 5,0 \cdot 10^5$), а нектону – в режимі $Re > 5,0 \cdot 10^3$ (переважно $Re > 10^5$), причому перший випадок відповідає пристосуванню до існування в умовах ламінарних потоків води, а другий – в умовах турбулентних течій. Отже, при $Re \leq 5,0 \cdot 10^3$ існує тільки планктон, в діапазоні Re від $5,0 \cdot 10^3$ до $2,0 \cdot 10^7$ – планктон і нектон, при $Re > 2,0 \cdot 10^7$ – тільки нектон.

З урахуванням кількісних критеріїв у розділенні даних екологічних груп організмів Ю. Г. Алєєв дає такі визначення планктону і нектону [12]:

1. Планктон – еколого-морфологічний тип біонтів, що об'єднує вільноживучих гідробіонтів – рослин і тварин, які постійно чи протягом більшої частини часу знаходяться у завислому стані в товщі води або плавають під самою поверхнею води, у деяких випадках – в напівзануреному стані і не здатні до тривалих напрямлених активних переміщень у горизонтальному напрямку та плавають в режимі $Re \leq 2,0 \cdot 10^7$ (переважно в режимі $Re \leq 5,0 \cdot 10^5$), загальна конструкція тіла яких переважно визначається розвитком комплексу пристосувань, функціонально пов'язаних зі збільшенням гідродинамічного опору і забезпеченням можливості пасивного паріння в товщі води з найменшою затратою енергії.

2. Нектон – еколого-морфологічний тип біонтів, який об'єднує вільноживучих гідробіонтів – тварин, які постійно чи протягом більшої частини часу знаходяться у завислому стані в товщі води і здатні до тривалих напрямлених активних переміщень у горизонтальному напрямку та плавають в режимі $Re > 5,0 \cdot 10^3$ (переважно в режимі $Re > 10^5$), загальна конструкція тіла яких

переважно визначається розвитком комплексу пристосувань, функціонально пов'язаних із зменшенням гідродинамічного опору і забезпеченням можливості активного руху в товщі води з найменшою затратою енергії.

І хоча гідродинамічний критерій дуже вдало ілюструє межу між двома угрупованнями пелагіалі, відомий дослідник морів та океанів іхтіолог М. В. Парін [151] все ж наголошує на тому, що розмежування планктону і нектону залишається дуже умовним. Він вважає, що ні розміри, ні крейсерні швидкості, ні числа Рейнольдса самі по собі недостатні для розмежування цих життєвих форм. Треба враховувати просторовий масштаб біотопу – нектон невеликого озера і нектон відкритого океану не можуть, на його думку, мати однакові характеристики.

За даними М. В. Паріна, у відкритому океані мінімальні розміри нектонних риб можуть знаходитись в межах від 15 до 20–30 см. Незважаючи на не завжди чітке розмежування планктону і нектону, реальність існування і відносна відокремленість даних угруповань, на думку вченого, не викликає сумнівів. Ці угруповання являють собою дві окремі життєві форми пелагічного населення – пасивну і активну, кожна з яких по-своєму добре пристосована до життя в товщі води.

Для нектонної форми загалом характерні: досить велике відносне видовження, загальна згладженість контурів, відсутність виступаючих частин, що забезпечує низькі величини опору під час руху у воді (кальмари, пелагічні риби, китоподібні) [12]. Форма тіла нектонних риб відповідає їх активному способу життя. Найбільш швидким і рухливим хижакам – тунцям, акулам та ін. властива торпедоподібна форма тіла, що виникла конвергентним шляхом. У деяких риб (меч риба, марліни) воно обладнане спереду особливим рострумом-обтікачем, який, як гадає В. В. Овчинніков [143], турбулізує зустрічний потік і, подібно до виступу в підводній частині носа сучасних швидких суден, сильно зменшує лобовий опір. Важливу роль у забезпеченні можливості швидкого руху мають і хвостові кілі, які збільшують поперечну твердість хвостового стебла і виконують роль горизонтальних стабілізаторів. Для нектонних риб доволі звичним є

симетрично стиснуте з боків тіло, більшою чи меншою мірою витягнуте в довжину, або стріловидне тіло із зміщеними до хвоста спинним і анальним плавцями [151]. Подібні пристосування ми бачимо й у прісноводних хижаків, таких як, наприклад, щука і судак. А стиснуте з боків і витягнуте в довжину тіло характерне практично для всіх представників прісноводної іхтіофауни України [130].

Планктонна форма організму, навпаки, характеризується розчленованістю загального контуру, значною кількістю виступаючих частин і поганою обтічністю, що забезпечує високий парашутний ефект і в той же час створює високий опір при поступальному русі (планктонні ракоподібні, медузи, личинки поліхет та ін.) [11, 12]. Планктонні риби мають досить обмежені можливості для активного плавання на всіх стадіях життєвого циклу. До цієї групи належать не тільки карликові (довжина 2–5 см) риби, що населяють глибокі шари пелагіалі – циклотони та інші представники гоностомових (*Gonostomatidae*), мелаμφаєві риби (*Melamphaidae*), анчоуси-світлячки (*Myctophidae*) тощо, але й значна кількість більш великих (до 30–50 см в довжину) малоактивних мешканців цього біотопу – ниткохвості вугрі *Nemichthys*, мішкороти *Saccopharynx*, хауліоди *Chauliodontidae* та ін. До планктону (частково до нектопланктону) належать і всі риби, які рухаються за допомогою ундулюючих (коливальних) рухів плавців – вудильники, риби-місяці, оселедцеві королі. Деякі з них досягають значних розмірів – декількох метрів (оселедцевий король *Regalecus glesne* з ряду ременетілих *Regalecidae* сягає 5,5 м в довжину). Такі риби майже не здатні протистояти зустрічному руху води, що робить їх об'єктом пасивного горизонтального переносу течіями [151].

У просторовому розподілі всіх організмів планктону, зокрема планктонних риб, вирішальну роль відіграє пасивне перенесення течіями. Нектонні тварини активно переміщуються впродовж свого життєвого циклу, мігруючи в межах районів, що характеризуються необхідними для виду в той чи інший період умовами існування [100, 151].

Важливим морфологічним критерієм, що відрізняє нектон від планктону, є наявність чи відсутність спеціальних парашутних систем. У нектонтів таких систем не буває ніколи, оскільки їх наявність завжди погіршує обтічність тіла. Натомість, планктонним організмам спеціальні парашутні системи майже завжди притаманні, оскільки вони сприяють пасивному парінню в товщі води. Відсутні вони тільки у дуже дрібних форм (довжиною менше 1 мм) і форм, які мають плавучість близьку до нейтральної (планктонна ікра риб тощо). За будовою парашутні системи надзвичайно різноманітні – від парасольок медуз до різних типів антен, щетинок, видовжених променів плавців тощо. Наявність чи відсутність спеціальних парашутних систем може слугувати дуже хорошим критерієм при визначенні моменту переходу від планктонної стадії до нектонної в онтогенезі окремих видів. В абсолютній більшості випадків редукція спеціальних парашутних систем у нектонних риб закінчується при довжині близько 2,0–5,0 см, що приблизно відповідає величинам Re від $5,0 \cdot 10^3$ до $2,5 \cdot 10^4$ [11–14].

Своєрідним варіантом парашутної системи у риб є сильно видовжена стрічковидно-нитковидна (ниткохвості вугрі і т. п.) або стрічковидна (оселедцевий король, вогмер *Trachipterus taenia* та ін.) форма тіла, яка забезпечує велику питому поверхню S_0 (у *Regalecus glesne* $S_0=4,70$, у *Trachipterus taenia* – 4,80). Той же ефект має місце і у личинок всіх риб – первинна плавцева складка (облямівка) у всіх випадках сприяє збільшенню питомої поверхні. Одним із способів створення парашутних систем у ранніх мальків риб є латеральне сплюснення і різке збільшення висоти тіла у поєднанні з появою спеціальних парашутних шипів на зябровій кришці, що характерно для багатьох пелагічних видів, зокрема для більшості ставридових *Carangidae* [11]. У ембріонів і личинок окуня *Perca fluviatilis* L. грудні плавці дуже великі і значно ширші відносно тіла, ніж у дорослих особин. Останнє, а також наявність жирової краплі, яка зберігається у ембріона навіть після зникнення жовткового міхура, сприяє утриманню тіла на плаву. У зв'язку з пелагічним способом життя у личинки хвіст дуже видовжений і в 1,8 раза довший від тулуба. Преанальна непарна плавцева

складка зберігається довго, вона зникає лише при переході до малькового періоду життя, при цьому хвіст поступово скорочується [104].

1.4. Історія досліджень іхтіопланктону

Дослідження іхтіопланктону беруть свій початок ще у ХІХ ст., коли британські та німецькі вчені, експериментуючи з дрібновічковими сітками різної конфігурації, почали описувати величезний масив дрібних організмів, виловлених в морі [233]. У 1865 р. уряд Норвегії доручив морському біологу Г. О. Сарсу дослідити біологію тріски атлантичної *Gadus morhua* для того, щоб вияснити причини коливання її промислових виловів в районі Лофотенських островів. Тоді Сарс вперше детально вивчив повний життєвий цикл тріски від пелагічної ікри та личинок до молоді та дорослих особин. Піонерна робота Сарса викликала зацікавленість дослідників щодо пелагічної ікри і личинок риб, фактично поклавши початок іхтіопланктонним дослідженням. Пізніше виявилось, що більшість промислових риб мають планктонну ікру та личинок [240].

Вивчення ікри риб з метою систематики було розпочате німецьким планктологом Віктором Хенсенем. Хенсен розробив спеціальні планктонні сітки для кількісного відбору пелагічної ікри [240]. Впродовж останніх двох декад ХІХ ст. риб'ячу ікру та ранніх личинок вирощували в контрольованих умовах для того, щоб визначити основні ознаки, які дадуть змогу ідентифікувати їх у пробах планктону. Ці ранні роботи здебільшого проводились в Англії, Італії та Німеччині [235, 242].

На рубежі ХХ ст. зацікавленість у вивченні іхтіопланктону набула більшого розмаху, коли з'ясувалося, що кількісний відбір іхтіопланктону дає змогу оцінити розмір та масштаби промислових запасів риби [205]. До прикладу, стрімке зростання виловів перуанської сардини *Sardinops sagax* у Каліфорнії (США) у 1920–1930 р.р. викликало стурбованість щодо можливостей її відтворення та відновлення промислових запасів. Тоді біологи з CDFG (California Department of Fish and Game) виявили, що для раціонального управління рибальством бракує знань щодо ранніх стадій розвитку даного виду. Після цього розпочалась серія

планктонно-океанографічних досліджень, спрямованих на вивчення раннього періоду розвитку сардини. Ці дослідження дали першу інформацію щодо ікри сардини та її личинок на акваторії від північної Каліфорнії до Кабо-Сан-Лукас (Мексика) і поклали початок іхтіопланктонним дослідженням в районі Каліфорнійської течії [244].

З огляду на історію досліджень, вивчення ікри та личинок риб можна розділити на два основних періоди: 1) вирощування з ікринки з метою опису ранніх стадій розвитку, не кількісний відбір проб в морях переважно з метою визначення ікри та личинок, вивчення життєвого циклу і загального розподілу ікри та ранніх личинок; 2) кількісні дослідження для оцінки рясноти іхтіопланктону як показника величини батьківського стада і його подальшого поповнення, дослідження екології ікри та личинок риб у морях та експериментальні роботи з вивчення фізіології ранніх стадій розвитку риб [240].

Отже, іхтіопланктонні дослідження, розпочавшись ще наприкінці XIX ст., дещо змінили свій напрямок від простого вивчення ікри та личинок риб до оцінки біомаси та розподілу плідників, визначення впливу чинників навколишнього середовища на рясність інших видів з метою регулювання чисельності окремих популяцій риб. Чинники, що впливають на відтворення риб, зокрема ті, що визначають виживання ікри та личинок, у цьому контексті відіграють ключову роль.

1.5. Іхтіопланктон морських екосистем

Стан вивчення. Іхтіопланктонні дослідження в морях та океанах є невід'ємною складовою вивчення іхтіофауни, оцінки рибних запасів та рибопродуктивності акваторій. Спостереження за ікринками і мальками риб дають цінні матеріали з біології риб, сприяють успішному виявленню їх нерестових скупчень, допомагають визначати чисельність і стан запасів, давати прогнози можливих виловів.

Опублікованих результатів іхтіопланктонних досліджень у морях надзвичайно багато, оскільки вони, окрім суто наукового значення, наділені

практичною необхідністю для рибного промислу і на більшості морів проводяться на регулярній основі. Тому зазначимо лише найважливіші роботи радянських, українських та російських дослідників, які зробили великий внесок у вивчення морського іхтіопланктону.

На Чорному морі вивчення ікринок і личинок риб вперше було почато В. А. Водяницьким у 1927 р. [46–48]. Пізніше дослідження в цій галузі проводились різними науково-дослідними закладами. Широкий розвиток вони отримали на Новоросійській [49, 101, 120, 121, 163], Севастопольській [55, 65, 70, 71, 164, 175], Карадазькій [41, 141, 184] та Одеській [78–80] біологічних станціях, в АзЧерНИРО [66, 166, 176] і ВНИРО [86, 87]. Всеохоплюючим зведенням даних з іхтіопланктону Чорного моря є робота Т. В. Дехник [62].

Дослідження іхтіопланктону у морях та океанах активно проводяться і в останні два десятиліття, зокрема у Тихому та Атлантичному океані [16–18, 20–22, 73, 75], Чорному морі [15, 33, 56, 85, 92, 93, 173, 179], Білому морі [39, 72, 74], Охотському та Японському морях [57–59] та ін.

Розподіл та міграції. На личинковому етапі розвитку більшість морських риб здатні лише до незначних вертикальних переміщень в товщі води. Тільки пізніше, в процесі росту, вони набувають здатності до активних горизонтальних міграцій [64, 171, 205]. В морських водах міграція іхтіопланктону здійснюється як в межах шельфу і зовнішньої шельфової зони, так і у відкритому океані і над океанічними підводними підняттями шляхом дрейфу з водними масами прибережних і великих океанічних течій [151, 208].

Розподіл ікри та личинок морських пелагічних риб значною мірою залежить від розміщення їх нерестових популяцій, а також від низки біотичних та абіотичних чинників, зокрема і від солоності моря. У даному аспекті цікаву закономірність було виявлено для шпрота *Sprattus sprattus Phalericus* Risso: в морях з низькою солоністю (Чорне і Балтійське) ікра і личинки шпрота широко розподіляється по всьому простору, а нерест його відбувається як у відкритому морі, так і на незначній відстані від берегів; у морях з високою солоністю

(Середземне і Північне) шпирот нереститься здебільшого поблизу берегів, там же і сконцентровуються його ікра та личинки [62].

Внаслідок дії течій, що особливо характерно для океанів, у процесі пасивного перенесення ікра та личинки можуть доставлятися далеко від місць нересту плідників. У 2010 р. групою вчених на прикладі жовтої зебрасоми *Zebrasoma flavescens* Bennett було виявлено, що личинки риб шляхом дрейфу океанічними течіями здатні поповнювати рибні запаси у віддалених місцях. Враховуючи те, що молодь зебрасоми, знайшовши підходящий риф, залишається в даному місці на все своє життя, мігрувати на значні відстані від місця їх народження ці риби можуть лише шляхом дрейфу личинок. До кінця 1990-х років популяції даного виду зазнали сильного виснаження, тому для порятунку риб було створено дев'ять морських охоронюваних районів (МОР) біля берегів Гавайських островів. Тепер, в процесі дрейфу личинок, риби з МОР успішно відновлюють свої популяції в різних місцях [227].

Завдяки планктонному етапу існування відбувається розселення і низки інших морських риб, які у дорослому стані ведуть малоактивний донний спосіб життя. Яскравими прикладами є пелагічні личинки бичків роду *Gobio*, морських собачок *Blennidae*, а також планктонна ікра та личинки камбал *Pleuronectiformes* [73, 130].

1.6. Іхтіопланктон прісноводних екосистем

Стан вивчення. Публікацій на тему прісноводного іхтіопланктону, на перший погляд, дуже мало. Однак, детальніший розгляд цього питання проливає світло на дану проблему: насправді робіт досить багато, тільки в них дуже рідко вживається сам термін "іхтіопланктон". Автори публікацій переважно обходяться поняттями "личинки" або "молодь" риб. Це пов'язано з тим, що поняття іхтіопланктону закріпилося переважно для морів та океанів. Дійсно, в морях та океанах у личинок багатьох риб (хоча і далеко не у всіх видів) морфологічні пристосування до планктонного способу життя – нитковидні придатки, різноманітні вирости, що збільшують питому поверхню тіла – значно більш

яскраво виражені. Однак, збільшення питомої поверхні тіла спостерігається і у личинок практично всіх прісноводних риб. Таким пристосуванням, як зазначав Ю. Г. Алєєв, є плавцева складка навколо тіла личинки. Окрім того, тіло личинки позбавлено луски, яка є "ламінаризатором", характерним для нектонтів, і розвивається при переході до малькової стадії. Нашими експериментами було доведено [9, 201], що досягнення критичних значень числа Рейнольдса, при яких навколо тіла риби починає виникати турбулентність потоку, у молоді коропових та окуневих риб спостерігається здебільшого під час або після формування лускового покриву, тобто при перетворенні личинки у малька. Тобто, з певним наближенням можна прийняти, що в цей момент закінчується планктонна стадія, і тому личинок та ранніх мальків практично всіх прісноводних риб, які мешкають у товщі води, цілком справедливо можна відносити до екологічного угруповання іхтіопланктону.

Вивчення іхтіопланктону неможливе без розуміння особливостей біології риб на ранніх етапах розвитку. Окремі публікації з морфології личинок прісноводних риб з'явилися у 20–40 роки завдяки дослідженням В. І. Казанського [88–90]. Розвитку риб окремих систематичних груп присвячено значну кількість статей і низку монографій. Зокрема, монографії С. Г. Крижановського [104–106], в яких розглядалися ембріогенез і ранні личинкові стадії розвитку представників *Cyprinidae*, *Cobitidae*, *Siluridae*, *Clupeidae* і деяких інших родин. Розвиток осетрових риб представлено в монографіях Т. А. Детлаф і А. С. Гінзбург [60], Т. А. Детлаф зі співавторами [61], лососів роду *Oncorhynchus* – у монографії А. І. Смирнова [176], роду *Salmo* – в роботі Д. А. Павлова [145], роду *Coregonus* – у публікаціях О. А. Лебедевої [113, 114], В. Д. Богданова [31]. Таблиці для визначення личинок деяких видів риб були опубліковані М. М. Мешковим [128]), З. В. Красюковою [103], В. Д. Богдановим [32]. Більш повні визначники личинок прісноводних риб виконані А. Ф. Коблицькою [94, 95]. Перша книга включала 44, друга 64 види, які мешкають в прісних водах басейнів Каспійського, Чорного і Азовського морів.

В низці публікацій подані відомості з методики відлову молоді риб [37, 69, 109, 112, 152, 237]. Великий матеріал щодо складу іхтіопланктону та біології покатної молоді риб приведено в роботах низки дослідників [27, 54, 81, 147, 157, 181, 210, 211, 213, 228].

Слід також відзначити роботи К. С. Бугая [34] О. Ф. Ляшенка [115], Г. Л. Мельничука [124, 125], Н. В. Коваля [97], В. А. Кундієва [110]; В. Л. Долинського [67, 68], які вивчали молодь риб у водосховищах дніпровського каскаду. Зокрема, розглядалась проблема засмоктування молоді риб у системи водозабору, яка є актуальною до сьогоднішнього дня [96, 99].

За останні два десятиліття серед робіт, присвячених вивченню прісноводної молоді риб, можна зазначити праці Ю. В. Федорця [187], О. Н. Мухаметової [133–137], Д. С. Павлова [54], О. С. Воскобойникової [50], В. І. Таразанова [183, 249], К. В. Кузищина зі співавторами [132, 155], П. В. Вещева [38] та багатьох інших [82, 169, 193].

Низка англомовних робіт присвчені вивченню складу, розподілу, чисельності та динаміки іхтіопланктону річок, озер та естуаріїв Північної Америки [200, 212, 214, 224, 225, 236, 241, 245, 247, 255], а також річок Південної Америки [216, 246] та Австралії [222]. Окрема увага приділялась дослідженню молоді лососевих риб та її міграціям у річках та озерах Північної Америки [217, 218, 223].

Закономірності розподілу та міграції. У прісних водотоках та водоймах іхтіопланктон розподіляється як у відкритій частині – пелагіалі озер та водосховищ, медіалі річок, так і у прибережжі – літоралі озер та водосховищ, рипалі річок. Принцип розподілу залежить насамперед від особливостей поведінки різних видів риб на ранніх етапах розвитку. Наприклад, рання мододь більшості риб родини Коропові утворює скупчення в прибережжі, оскільки їх передличинки після виходу з ікри здебільшого приклеюються до рослинності та інших підводних предметів спеціальними органами прикріплення, розташованими на голові, а після переходу до активного плавання не покидають місць нересту [94, 111, 116, 182, 191]. У рівнинних річках та їх водосховищах основні скупчення

личинок корошових спостерігаються в зоні заростей водної рослинності. Перш за все це обумовлено тим, що зарості мілководь відіграють роль природних риборозплідників, де відбувається нерест, інкубація ікри і нагул молоді. Окрім того, зарослі ділянки водойм багаті на кормову базу: концентрація зоопланктону у заростях в десятки і навіть в сотні разів вища, ніж на ділянках, позбавлених рослинності [67]. Ще однією особливістю прибережної частини річок є сповільнення течії порівняно з середньою частиною (медіаллю) та стрижнем ріки [168]. Для інших видів, наприклад, риб родини окуневих *Percidae* (судак, окунь, частково йорж), бичків роду *Knipowitschia*, а також осетрових риб *Acipenseridae*, характерний пелагічний або частково пелагічний спосіб життя молоді. Після виходу з ікри їх личинки здійснюють вертикальні переміщення (так звані "свічки") і досить рівномірно розносяться по акваторії водойм на різних глибинах, надаючи перевагу або верхнім шарам води (окунь, судак), або тримаючись ближче до дна (осетрові) [38, 107, 130, 215, 254]. Через деякий час, при досягненні певного етапу розвитку, більша частина молоді повертається до прибережної зони, при цьому деякі види залишаються в пелагіалі (що особливо характерно для судака) [148], інші види, такі як йорж, бичкові та осетрові, в міру підростання і перетворення в мальків переходять до донного способу життя [61, 147, 190, 250, 254].

Розподіл іхтіопланктону у річках залежить також від змін їх гідрологічного режиму. Дослідження О. А. Фомичева [188, 189] на р. Волзі та її притоках показали, що під час водопілля при підвищених швидкостях течії, слабкому розвитку макрофітів і переважанні вузької прибережної зони молодь корошових риб мешкає поблизу укриттів та орієнтирів переважно біля урізу води чи у місцях зі зниженими швидкостями течії біля краю затоплених рослин. На відміну від корошових, молодь окуневих риб в цей період веде пелагічний спосіб життя, надаючи перевагу відкритим ділянкам. Зі зниженням рівня води від водопілля до межень формування закритого прибережжя на малих водотоках відбувається значно швидше, ніж на великих, і молодь тут починає освоювати інші ділянки прибережжя, віддалені від урізу води. В межень основна частина молоді

коропових і окуневих риб (більш підрослої) мешкає переважно в закритому прибережжі, вкритому вищою водяною рослинністю. Вдень вони зазвичай тримаються укриттів та орієнтирів, вночі частина молоді мігрує в русловому потоці вниз за течією, а інша розпливається по всіх біотопах прибережжя.

В озерах іхтіопланктон так само, як і в річках, залежно від особливостей біології видів, розподіляється як у пелагіалі на різних глибинах, так і у прибережній зоні. Наприклад, іхтіопланктонні лови у лагунних озерах південно-східної частини острова Сахалін [133, 134] показали, що середня концентрація личинок риб у протоках та прибережних зарослих рослинністю ділянках суттєво перевищує таку у відкритій частині озера. Такий розподіл личинок пояснюється особливостями розмноження риб, які мешкають в системі озер. Переважаючи представники родини коропових і колючкових відкладають ікру на водяну рослинність у прибережній зоні озер та в протоках. Їх личинки невдовзі після виходу розподіляються в заростях рослин. Чим вища щільність рослинності, тим відповідно вища концентрація личинок. Власне пелагічні личинки у досліджуваних озерах характерні для родини корюшкових і бичкових. Вони складали основу чисельності іхтіопланктону і зустрічалися по всій акваторії озер, щоправда, основні скупчення личинок корюшки тяжіли до пригирлових ділянок крупних рік з піщаними і гравійно-галечними ґрунтами, а личинки бичкових – до прибережної зони озер, а також проток, переважно над піщаними ґрунтами. Максимальне видове різноманіття іхтіопланктону спостерігалось в кінці весни – на початку літа.

Чисельність іхтіопланктону, як і його видове різноманіття, тісно пов'язана з нерестом риб. Дослідження В. І. Таразанова [183] на озері Ханка (Далекий Схід, басейн Амуру) показали, що пік чисельності іхтіопланктону в озері відмічався в липні місяці і фактично співпадав з піком нересту більшості риб, що населяють озеро, а до жовтня чисельність іхтіопланктону суттєво знижувалась внаслідок елімінації та підростання молоді.

Таким чином, структура та розподіл іхтіопланктону в озерах багато в чому схожі з такими у річках. Просторовий розподіл личинок визначається

екологічними групами плідників по відношенню до нерестового субстрату (фітофіли, пелагофіли), поведінковими особливостями ранньої молоді (розсіювання в пелагіалі чи концентрування у прибережній зоні), а також гідрологічними умовами, наявністю заростей тощо. У процесі розвитку прибережної молоді її чисельність в літоралі поступово знижується, оскільки зі збільшенням розмірів та активності вона віддаляється від берега і заселяє глибші ділянки медіалі. Тим часом, для власне пелагічних личинок характерна зворотна закономірність розподілу: підросла молодь поступово мігрує з пелагіалі у прибережні ділянки [183, 216].

Для річкових екосистем характерне переміщення іхтіопланктону внаслідок дії течії [148, 167, 210]. Це явище також називають покатною міграцією [146] або іншомовним терміном "дрифт" [211]. Пасивний характер міграцій риб на личинковій, малоактивній, стадії, був показаний, зокрема, дослідженнями М. Д Білого на притоці Дніпра ще у 1972 р. [27]. Його спостереження за скочуванням личинок судака показали, що найбільш інтенсивне скочування ембріонів відбувається одразу після їх виходу з ікри. Із ростом личинок судака кількісні показники їх скочування знижуються, оскільки підрослі особини виключаються з дрифту і розселяються в малопроточних місцях. Було виявлено, що личинки, і особливо мальки, не прямують до місць з проточною водою, а навпаки, уникають її. Це свідчить про те, що причиною скочування судака є не біологічна необхідність, а результат дії течії. В той час як скочування ранніх личинок та мальків здебільшого має пасивний характер, існує також активна покатна міграція, характерна для багатьох лососевих, а також прохідних корошових та осетрових риб, і навіть багатьох жилих видів. Дана форма міграції відбувається на більш зрілих стадіях життєвого циклу [132, 147, 161, 174, 218].

1.7. Методи вивчення іхтіопланктону у водоймах різного типу

Знаряддя для збору іхтіопланктону здебільшого не стандартизовані, тому в світі існує безліч конструкцій, які розробляються відповідно до специфіки водного об'єкта, наявності плавзасобів, можливості транспортування тощо.

Загалом, іхтіопланктонні знаряддя лову можна поділити на два типи: активні і пасивні. Активні знаряддя застосовуються у морях і океанах, а також у прісних водоймах зі стоячою або слабопроточною водою. Це різноманітні трали, ікорні сітки, іхтіопланктонні конічні сітки (ІКС), ткани, волокни, сачки. Пасивні знаряддя застосовуються в умовах течії, для цього можуть використовуватись ті ж самі іхтіопланктонні сітки, тільки в даному випадку вони не тягнуться за судном, а встановлюються стаціонарно проти течії.

Для збору іхтіопланктону в океані використовують дрібновічкові іхтіопланктонні сітки. Науково-дослідні судна або буксирують сітки через море, або закачують морську воду на борт і потім пропускають її крізь сітку.

Сітки, що тягнуться за судном, називають також планктонними буксирами, або тралами. Виділяють три основних типи буксирів:

1) Буксир “PaigoVET”, який використовується для збору ікри, опускає сітку в море на глибину близько 70 метрів від стаціонарного науково-дослідного судна, а потім витягує її назад на судно [252].

2) Буксир “бонго” являє собою конічну сітку, яка за формою нагадує барабани бонго. Сітка опускається на глибину близько 200 метрів, а потім піднімається на поверхню під час буксирування. Таким чином, проба може бути зібрана по всій фотичній зоні, де зосереджена найбільша кількість іхтіопланктону [232].

3) Трал “манта” являє собою конічну сітку з “крилами” по боках, завдяки яким сітка тримається біля поверхні води. Трал тягнеться за судном, збираючи ікру та личинок, які живуть на поверхні (атерина-груніон, корифена, летюча риба та ін.) [243].

Після буксирування планктон змивають шлангом до кулю (дна) сітки для збору. Потім пробу вміщують в консервуючу рідину, після чого розбирають і визначають в лабораторії під мікроскопом.

Ще один метод збору іхтіопланктону полягає у використанні так званого безперервного пробовідбірника рибної ікри (англ. – Continuous Underway Fish Egg Sampler (CUFES)). Вода з глибини близько трьох метрів закачується на судно і

фільтрується сіткою. До вказаної системи також входить оптичний планктонний лічильник, який дає точну оцінку кількості ікринок [199].

Методи відбору іхтіопланктону в прісних водоймах за принципом дії аналогічні морським, здебільшого відрізняючись значно меншими розмірами [94, 165].

У зарослих стоячих та слабопроточних водоймах також використовуються оригінальні методи відбору молоді риби, серед яких варто зазначити так звану спливаючу сітку Бедженала [206], яка була реалізована в Україні співробітниками Інституту гідробіології НАН України В. Л. Долинським та О. І. Кудринською [69]. Дана сітка зручна для кількісного відбору молоді риби у зарослих рослинністю водоймах.

Окрему увагу у іхтіопланктонних дослідженнях приділяють його міграціям у водоймах. Для цього використовують різноманітні способи мічення риби. Слід вказати, що фізичні методи маркування, які часто застосовуються для дорослих риби – різноманітні значки, які чіпляються до тіла ззовні або вводяться під шкіру – для личинок і мальків непридатні [256]. Для мічення риби на ранніх стадіях розвитку переважно застосовують хімічні методи, принцип дії яких полягає у витримуванні впродовж певного часу у розчинах хімічних речовин, які забарвлюють тіло риби. Позитивним виявився досвід застосування барвника нейтральрот: Н. В. Коваль [98] при дослідженні міграцій молоді риби у пониззі Дніпра показав, що для короткочасного мічення цьогорічок і дворічок розміром менше 100 мм ефективним є вміщення риби у розчин барвника концентрацією 1:1000 впродовж 10 хвилин при температурі 22–23°C і щільності посадки без додаткової аерації для цьогорічок 15–17 екз./л, для дворічок – 5–7 екз./л. Забарвлена у такий спосіб молодь в природних умовах розрізняється протягом шести діб.

Для мічення ікри та личинок риби також можна застосовувати деякі харчові барвники, наприклад, брильянтовий блакитний FCF і β -каротин. Японські іхтіологи показали, що перший можна успішно використовувати для фарбування: за умов правильного підбору концентрації ікра та личинки забарвлюються у

зеленувато-блакитний колір, і барвник не чинить негативного впливу на їх розвиток. Другий з барвників також не виявився шкідливим для ікри та личинок, однак ефект зафарбовування від нього майже непомітний [234].

Для дослідження низхідної (покатної) міграції молоді мічення не обов'язкове, достатньо провести облік риб, які пройшли разом з потоком води крізь заданий переріз [1]. Для цього використовують ікорні, або іхтіопланктонні конічні сітки (ІКС), які встановлюються стаціонарно на різних глибинах проти течії річки. Конструкція таких сіток може бути різною. Спільною для них всіх є конічна форма і дрібновічковий матеріал – зазвичай це млинове сито № 10–11 [157] або москітна сітка з вічком 0,5 мм [228]. Тривалість експозиції встановлюють в залежності від швидкості течії, чисельності іхтіопланктону та низки інших чинників: за умов швидкої течії та високої чисельності молоді, а також при значній кількості наносів, сітку витримують не більше 1–5 хв, при повільній течії та незначних наносах експозицію можна збільшувати до 20–30 хв [37, 155, 157, 212].

Проби іхтіопланктону здебільшого фіксуються на місці для подальшого визначення в лабораторії за допомогою спеціалізованих визначників. Якщо дозволяють умови, виловлених личинок можна підрощувати в акваріумах до малькового етапу, що значно спрощує ідентифікацію виду [228]. Такий спосіб також ефективний при визначенні ікри – живу ікру інкубують у лабораторних умовах до виходу личинок, що дає більш достовірне визначення виду [6].

1.8. Значення іхтіопланктонних досліджень

Перші дослідження іхтіопланктону проводились з метою визначення ікри та личинок, їх просторового розподілу, а також вивчення життєвого циклу риб. Однак, в міру накопичення знань про терміни і райони розмноження промислових риб іхтіопланктонні зйомки набули практичної спрямованості.

Дослідження іхтіопланктону проводяться з трьох основних причин. По-перше, іхтіопланктонні дослідження часто спрямовані на один досліджуваний вид (чи групу близько розташованих видів) з метою використання інформації щодо

розподілу та кількості пелагічної ікри для оцінки біомаси популяції дорослих риб, що нерестяться. По-друге, личинки досліджуваних видів вивчаються з метою оцінки успішності нересту риб, що дає можливість визначити чинники, які впливають на виживання та відтворення риб. По-третє, дослідження іхтіопланктону можна використовувати для оцінки рибних ресурсів загалом, оскільки планктонні знаряддя лову зазвичай не є селективними і збирають ікру та личинок всіх видів риб з пелагічною ікрою та личинками. По суті, за деякими виключеннями, іхтіопланктонні лови надають інформацію про весь спектр риб на досліджуваній ділянці [205].

Окрім того, дослідження іхтіопланктону сприяють вирішенню низки важливих проблем іхтіології і рибного господарства. Серед цих проблем можна відмітити такі, як визначення ефективності відтворення, динаміка чисельності риб, стан водних екосистем, розробка рибоохоронних і більш широких природоохоронних заходів [117].

За домінуванням певних видів у іхтіопланктоні на досліджуваних ділянках моря чи океану можна оцінити значення цих ділянок для розмноження і формування їх популяцій. До прикладу, дослідження північно-східного узбережжя Чорного моря у 2000–2007 р.р. показали, що найбільш важливим районом для розмноження і формування чисельності популяції султанки є узбережжя Сочі, морського карася і ставриди – відкрите узбережжя Новоросійської бухти, хамси – Керченська передпротокова зона [33].

Надзвичайно цінними результати іхтіопланктонних досліджень можуть бути для рибного промислу. Наприклад, за даними Т. М. Климової зі співавторами [93], зменшення частки личинок раніше домінуючих промислових видів-мігрантів та збільшення малоцінних осілих видів у прибережній акваторії Севастополя у 2002–2008 р.р. порівняно з 1960-ми р.р. вказує на зниження значення вказаної ділянки Чорного моря у формуванні поколінь промислових видів риб.

Іхтіопланктонні методи дають змогу оцінити біомасу нерестового стада риб [19, 63]. За кількістю ікри розраховують кількість плідників, що брала участь у

нересті. Розрахунки проводяться на підставі даних щодо плодючості видів та співвідношення статей в популяції. В результаті отримують оцінку віднерестованої до моменту зйомок частини запасу риби. Наприклад, для двох видів камбал Карагинської та Олюторської заток Берингового моря у травні 1993 і 1994 р.р. було встановлено, що кількість віднерестованих плідників складає: для чотирибугрової камбали – відповідно 26,7 і 16,5 млн. риби, або 16 і 10 тис. т; для палтусовидної камбали – 10,3 і 35 млн. риби або 4 і 14 тис. т [25]. Таким чином, іхтіопланктонні зйомки можуть використовуватись для визначення ресурсів окремих видів риби.

Лише декілька вище зазначених прикладів достатньо для усвідомлення надзвичайної важливості іхтіопланктонних досліджень. У морях та океанах такі дослідження вже давно проводяться на комерційній основі, оскільки фактично є невід'ємною складовою для ведення раціонального рибного промислу.

Велике практичне значення іхтіопланктонні дослідження мають і у прісних водоймах – озерах, річках, водосховищах. Недавніми дослідженнями показано, що у водозабірних спорудах через їх встановлення без врахування особливостей розподілу риби гине величезна кількість молоді – до 10,6 млн особин на рік [183]. Тому, за рекомендацією О. О. Фомичева [188], оголовки водозаборів необхідно розміщувати не в прибережній зоні, де розміщуються максимальні скупчення молоді риби, а у русловому потоці, причому забір води проводити у світлу пору доби, коли кількість дрейфуючих по руслу за течією личинок найменша.

Не менш перспективними є подальші комплексні іхтіопланктонні дослідження у прісних водоймах з метою розрахунку чисельності плідників цінних промислових риби. Це стосується не лише великих річок та озер, а й малих річок, які відіграють не менш важливу роль у відтворенні риби.

РОЗДІЛ 2. МАТЕРІАЛ І МЕТОДИКА ДОСЛІДЖЕНЬ

2.1. Фізико-географічна характеристика району досліджень

Дослідження проводились на річках Віті і Котурці, що розташовані у межах м. Києва і, в той же час, протікають у різних природних зонах України: перша – у лісостеповій зоні, друга – у зоні мішаних лісів (Українське Полісся). Вони є частиною густої мережі малих водотоків, якими пронизаний Київ та більшість великих міст. Розташування у межа мегаполісів обумовлює значну антропогенну трансформацію таких водотоків, яка проявляється у спрямленні русел, одамбуванні, заведенні у колектори тощо. Крім того, водотоки у мегаполісах часто зазнають значного забруднення неочищеними дощовими стоками з автошляхів, територій промислових підприємств, а також несанкціонованими зливами побутової каналізації. Досліджувані річки характеризуються різним характером антропогенної зміни русла, а також різним ступенем урбанізованості водозбору та об'ємом надходження забруднюючих речовин [77].

2.1.1. Малі рівнинні річки в межах мегаполісу

Малі річки – найбільш поширений і численний тип водних об'єктів на Землі. Вони містять у собі основну масу запасів прісних вод України і відіграють величезну роль в економіці населення, що проживає у їх басейнах. За оцінками спеціалістів, вони формують 60% сумарних водних ресурсів України. На Поліссі і в Лісостепу зосереджено 60% водних ресурсів цих річок, у Карпатах – близько 25%, у Степу – близько 12%. Малі річки є верхніми ланками більш великих водних систем, визначають своєрідність їх біоценозів, а також особливості гідрологічного і гідрохімічного режимів [51–53, 83, 119, 150, 159].

Відповідно до ст. 79 Водного кодексу України, до категорії “мала річка” віднесено річки з площею водозбору до 2000 км² [44]. Таких річок в Україні величезна кількість, водночас лише деякі з них є достатньо відомими і вивченими.

Малі притоки відіграють надзвичайно важливу роль у відтворенні іхтіофауни великих річок. Вони слугують нерестовищами для різних видів риб та місцями

нагулу їх молоді. Найбільш ефективними в даному аспекті є незарегульовані притоки, які не містять бар'єрів на шляху нерестових міграцій риби [216, 220]. Однак, дуже мало річок на сьогоднішній день збережені у природному стані. Зокрема, у зоні м. Києва більшість приток Дніпра перетворено на каскади ставків чи закуто у колектори та бетонні жолоби [42, 43]. Крім того, низка приток водосховищ Дніпра внаслідок різниці в рівнях води перекачується насосними станціями з одамбованих територій і повністю втратила свою функцію як місця відтворення риби.

Район міста Києва пронизаний численними річками і струмками, найбільшими з яких є Либідь, Сирець, Нивка, Горенка, Котурка і Віта в правобережній частині міста, а також Дарниця – в лівобережній [43].

Більшість малих річок Києва сильно змінені людиною. Наприклад, річки Либідь, Дарниця, Нивка, Сирець, Глибочиця, Любка, Коноплянка у багатьох місцях мають штучно забетоноване русло і значну частину своєї довжини течуть під землею, фактично являючи собою частину зливової каналізації. Така ж сама ситуація і з найменшими річками, або струмками. До прикладу, струмок Кирилівський, що тече у Бабиному яру, і струмок Наводничий, який тече в одноіменному яру, по всій довжині заховані в колектори. А на струмках Голосіївський (інша назва – Дідорівський) і Китаївський, що течуть у Голосіївському лісі, влаштовано по кілька ставків, а у нижній течії ці річечки також течуть у колекторах. Як бачимо, переважна більшість річок і струмків міста штучно спрямлена в колектори та бетонні жолоби. Здебільшого такі річки слугують водоприймачами зливових вод. Вони також приймають велику кількість скидів з розташованих поряд підприємств. Значна частка стічних вод у стоці малих річок спричинює їхнє значне забруднення [42, 77].

Ще одна особливість більшості малих річок міста полягає в тому, що вони практично не замерзають навіть у сильні морози. Це пов'язано з тим, що частина їх течії знаходиться досить глибоко під землею, де температура близька до середньорічної. Крім того, до річок іноді потрапляє гаряча вода з побутовими та промисловими стоками. На льодовий режим також впливає досить велика

швидкість течії – вона більша, ніж за природних умов, оскільки русла багатьох річок штучно спрямлено [42].

У басейнах малих річок Києва знаходяться об'єкти природно-заповідного фонду, що мають загальнодержавне або місцеве значення, зокрема, в басейні р. Горенки – заказник "Пуща-Водиця" площею 31,15 км²; у басейні р. Сирець – Сирецький дендропарк, парки-пам'ятки садово-паркового мистецтва "Нивки" і "Сирецький гай" загальною площею 0,85 км²; у басейні р. Нивки – парк-пам'ятка садово-паркового мистецтва "Святошинський лісопарк" площею 0,56 км²; у басейні р. Либідь – Ботанічний сад ім. академіка О. Фоміна, Київський зоопарк, регіональний ландшафтний парк "Лиса гора", парки-пам'ятки садово-паркового мистецтва ім. О. Пушкіна та ім. Т. Шевченка загальною площею 0,44 км²; у басейні р. Віти – ділянки Національного природного парку "Голосіївський", заказник "Лісники", регіональний ландшафтний парк "Голосіїв" загальною площею 11,71 км² [23, 76, 77].

До басейнів річок Горенки і Віти, на яких здійснювали дослідження в рамках даної роботи, приурочені найбільші площі як ділянки рекреації, відповідно 53,54 тис км² (77,82% загальної площі басейну) та 92,71 тис км² (42,24% площі басейну). В той же час, для Віти, порівняно з іншими малими річками Києва та його передмістя, характерна найбільша площа агровиробничих ділянок – 121,5 тис км², або 53,35% площі басейну. Басейни обох річок практично не урбанізовані. Освоєння площ на салітебні та промислово-транспортні потреби становить для басейну Горенки всього 4,61 тис км² (6,7% площі басейну), для Віти – 5,29 тис км² (2,41% площі басейну). Для порівняння, у р. Либідь на дані потреби сумарно зайнято 47,37 тис км², або 65,04% площі її басейну [76, 77].

Басейни річок Віти і Горенки завдяки невисоким індексам урбанізації характеризуються відносно незначними об'ємами надходження забруднених стічних вод та хорошою здатністю до самоочищення. Об'єм річного надходження стічних вод, об'єм річного стоку в маловодний рік і співвідношення цих показників становлять для гідромережі р. Горенки, відповідно: 0,04; 0,84 і 0,048

млн м³; р. Віти: 1,065, 4,73 і 0,255 млн м³. Для порівняння, у р. Либідь ці показники становлять 4,142; 0,96 і 4,314 млн м³ [76, 77].

2.1.2. Річка Віта

Найбільш збереженою у природному стані малою річкою Києва на сьогоднішній день можна вважати річку Віту [91]. За переказами місцевих мешканців, коректна назва не Ві́та, а Вита́ (з наголосом на останній склад) від слова «витися», тобто «річка, яка в'ється» [43]. І хоча на її середній течії русло частково спрямлене, на нижній ділянці річки немає жодної греблі. Нижня течія річки знаходиться в межах великогирвистої заплави Дніпра [122]. Після будівництва каскаду водосховищ цей рідкісний тип ландшафту зберігся лише на деяких ділянках Прип'яті в зоні відчуження та на невеликій ділянці: на лівому березі від Києва до Бортничів, на правому – в гирловій ділянці Віти. Унікальність великогирвистої заплави обумовлена своєрідною будовою: для неї характерний складногирвистий рельєф, а також виключно піщаний склад ґрунтів, внаслідок чого береги і власне заплава розмиваються глибокими вимоїнами, на основі яких формується мережа мілководних, але відносно малозарослих заплавлених водойм [118, 180, 203].

Віта бере початок за 2 км на північний захід від с. Підгірці і впадає у Дніпро в районі с. Чапаєвка. Басейн р. Віти знаходиться на південній околиці Києва (Феофанія, селище Хотів, Пирогів, Чапаєвка). Тече Віта частково за межами міста, тому річка загалом зберегла природний гідрологічний режим з вираженими водопіллям і меженню. Р. Віта відрізняється найменшою урбанізованістю водозборів серед усіх малих річок Києва – всього 11,5%. В той же час, басейн річки має найбільшу розораність, яка сягає 51,6% від загальної площі [43, 91].

Важлива особливість річки Віти полягає в тому, що вона тече у північному напрямку – у бік, протилежний течії Дніпра. Тому річка має дуже малий перепад між витоків і гирлом: загальне падіння Віти найменше серед усіх малих водотоків Києва і становить лише 2,3 м. Довжина Віти становить 13,9 км при найбільшій площі водозбору серед усіх водотоків у районі Києва – 233 км².

Пояснюється це тим, що Віта має три значних притоки, Петіль, Сіверку і струмок Віта, довжина яких значно перевищує довжину головної річки. Найбільшою з них є р. Сіверка, яка є найдовшою із усіх малих річок даного району і має протяжність 29,2 км при площі водозбору 129 км². Ця притока бере початок від с. Тарасівка, проходить під Обухівським шосе і далі губиться у заболоченому лісі, що розташований на схід від с. Лісники. У цьому ж лісі порівняно неподалік бере початок і Віта. Ще одна важлива ліва притока Віти – однойменний струмок, що тече від с. Хотів. Простягається від вул. Комунальної до вул. Заболотного та уздовж вул. Червонопрапорної. Його ширина – 1,0–1,2 м, максимальна глибина – 0,4–0,5 м [42, 43, 77, 91].

Ширина Віти коливається від 5 до 25 м, а глибина становить від 0,1 м біля витоку до 1,3 м у середній і нижній ділянках річки. Пересічна ширина долини становить 2,5 км. Швидкість течії незначна протягом року (внаслідок малих похилів) і коливається від 0,01–0,1 м/с в межень, до 0,3–0,4 м/с під час водопілля. Дещо інша картина щодо швидкісного режиму спостерігається на притоках Віти. Через значні похили (усі притоки стікають із Київського плато і мають падіння 92–99 м) швидкість течії у межень на них дещо більша, ніж на головній річці і становить 0,01–0,6 м/с, але під час водопілля вона може зростати до 0,8 м/с [91].

Маючи найбільшу площу водозбору, р. Віта характеризується і найбільшою водністю: середня багаторічна витрата води на ній становить 0,58 м³/с, що перевищує подібні показники на всіх малих річках в районі Києва. А найвищі прогнозовані витрати можуть становити 75,0 м³/с. Відносно повноводні також і притоки Віти. Слід лише вказати, що р. Сіверка йде другою за водністю (середньобагаторічна витрата дорівнює 0,31 м³/с) серед вищезазначених водотоків. Наразі, на Віті зафіксовано і найбільші об'єми твердого стоку – $1,64 \times 10^3$ м³/рік, хоча її каламутність незначна і складає 75 мг/дм³ [91].

Окремої уваги заслуговує гирлова область річки. Ще здавна вона слугувала центром нагулу, розмноження та розселення риб середнього Дніпра. У 1921 р. більшу частину цієї території було включено до державного іхтіологічного заповідника “Конча Заспа” [142, 195]. Являючи собою систему водних об'єктів

різного типу (руслові ділянки, затони, плеса і заплавні озера), дельта Віти в своїй основі складається з двох проток. Протока "Коник" відшнурована від Дніпра дамбою в районі житлового масиву Корчувате. На сьогоднішній день це малопроточна водойма, яка по системі заплавних озер, з'єднаних рукавами і каналами, сполучається через шлюз із Дніпром. Протока "Віта" після проходження шлюзу в дамбі Чапаєвка–затока Старик плавно переходить в Дніпро, омиваючи з західного боку острови Козачий і Ольгин [24]. Гирлова область Віти територіально розміщена в урочищах Жуків острів і Конча-Заспа. Сьогодні ці місця інтенсивно використовуються мешканцями міста Києва для відпочинку на природі, зокрема і для любительського рибальства.

Після створення Канівського водосховища Віта зазнала підпору. Це призвело до ще більшого уповільнення течії і сильного заростання русла. Крім того, через зміни рівня води у Дніпрі, пов'язані з роботою Київської і Канівської ГЕС, річка на даний час має досить нетиповий гідрологічний режим: рух води у гирлі Віти часто змінюється на зворотній [24].

2.1.3. Річка Котурка

Велика кількість малих річок та території України зарегульована і фактично являє собою каскади ставків, не є винятком і річка Котурка [202]. Вона розташована в околицях м. Києва та омиває з південно-західного боку історичну місцевість Пуща-Водиця. Має значний похил, на ній створено кілька великих і глибоких ставків, найбільші з яких сягають довжини 1 км. Ставки загалом впорядковані, на багатьох влаштовано пляжі, а також рибні господарства [42]. З цієї причини річка більше відома мешканцям Києва як "ставки (озера) Пущі-Водиці".

Зарегулювання Котурки, відбулось, мабуть, більше 100 років тому, оскільки про найбільший її ставок, Горащиха, згадує Е. В. Шарлемань ще в 1916 р. [196]. Ще на початку 20 ст. на річці було влаштовано риборозплідник, який функціонує тут і сьогодні. На рибгоспі розводять різноманітні види риб, зокрема і райдужну форель, що є унікальним для рівнинної частини України. Це стало можливим

завдяки наявності значної кількості джерел, з яких в річку стікають холодні, насичені киснем струмки [129, 186].

Впадає Котурка у р. Горенку, яка, у свою чергу, є притокою р. Ірпінь. Проте, що Котурка є лівою притокою Горенки, а не навпаки, як це показано на деяких картах, свідчить саме таке положення річок на старих картах Києва, зокрема на картах 1902 і 1911 р.р. Однак, необхідно зауважити, що на карті 1911 р. річку, яка утворюється після злиття Горенки з Котуркою, підписано як Котурка. З іншого боку, на більшості сучасних карт позначено "Горенка" [42]. Вірогідно, дві річки мають дуже близькі показники водності, що ускладнює встановлення їх порядку відносно річки Ірпінь.

2.1.4. Місця відбору проб

Під час відбору проб іхтіопланктону в р. Віті намагались охопити якомога більше різних за екологічними особливостями біотопів. Дослідження проводили переважно на основному руслі та сполученій з ним постійній затоці, а також на тимчасово затоплених ділянках заплави та відокремлених від русла заплавних озерах. Тимчасово залиту ділянку заплави між руслом та затокою досліджували у повноводний 2013 рік з червня місяця до зниження рівня води та остаточного осушення берега, яке відбулось у першій половині липня (рис. 2.1).

Зважаючи на особливості гідродинамічного режиму р. Віти, пов'язані з підпором річки Канівським водосховищем, зокрема, на повільну течію, для дослідження переміщення іхтіопланктону за руслом, або його покатної міграції, було обрано ділянку річки під невеликим містком, де вона протікає у жолобі шириною всього 2 м. Завдяки такому "лійковому" ефекту швидкість течії тут висока і під час досліджень сягала 2,62 м/с, що дозволило провести дослідження за стандартною методикою пасивного відбору. В ході досліджень було проведено 5 добових станцій протягом літа 2013 року: у I декаді червня, II декаді червня, I декаді липня та II декаді серпня. Окрім швидкості, течія періодично змінювала і напрямок, при цьому сітка завжди встановлювалась проти руху течії.

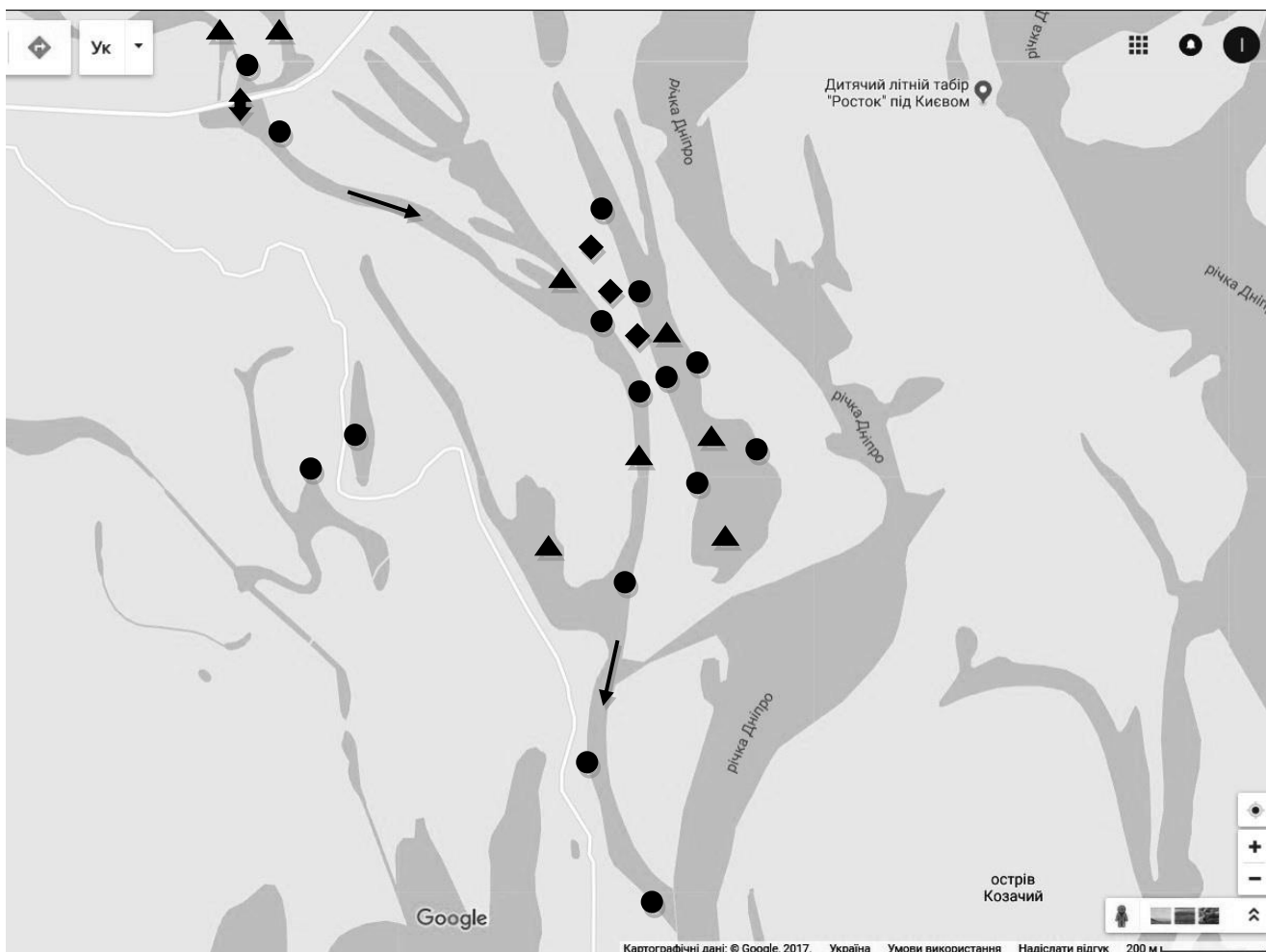


Рис 2.1. Досліджувана ділянка р. Віти та місця відбору проб. ▲— іхтіофауна; ●— прибережний іхтіопланктон; ◆— русловий іхтіопланктон (покатна міграція); ◆— затоплювані ділянки заплави; —> — основний напрямок течії.

Іхтіопланктонні проби в Котурці відбирали на ставку "Двірець", а також на руслових ділянках вище і нижче досліджуваного ставка. На даних ділянках русла також проводили лови дорослих риб. (рис 2.2).

Ставок "Двірець" є третім за рахунком водоймищем Котурки після ставків "Міський" та "Горащиха". Вище ставу непідперта частина русла має ширину 2–5 м і глибину не більше 0,3–0,4 м, для неї характерне незначне меандрування. У зоні підпору, в міру наближення до ставка, русло поступово розширюється і набирає глибину, зрештою плавно переходячи в ставок. На даній ділянці, близько 50 м вище ставу, також існує невисока боброва загата, яка незначною мірою додатково підпирає русло перед ставком. Нижче ставу розташоване рибне

господарство, яке являє собою систему невеликих водоймищ по обидва боки русла, наповнення яких відбувається з підведених із ставка "Двірець" труб, а також невеликих бічних струмків та джерел. Русло в зоні рибгоспу каналізоване, являє собою бетонний жолоб шириною близько 1,5 м і глибиною близько 0,5 м. Нижче рибгоспу русло річки повертається до свого природного стану і приблизно через 150 м переходить у четвертий став під назвою "Карачун".

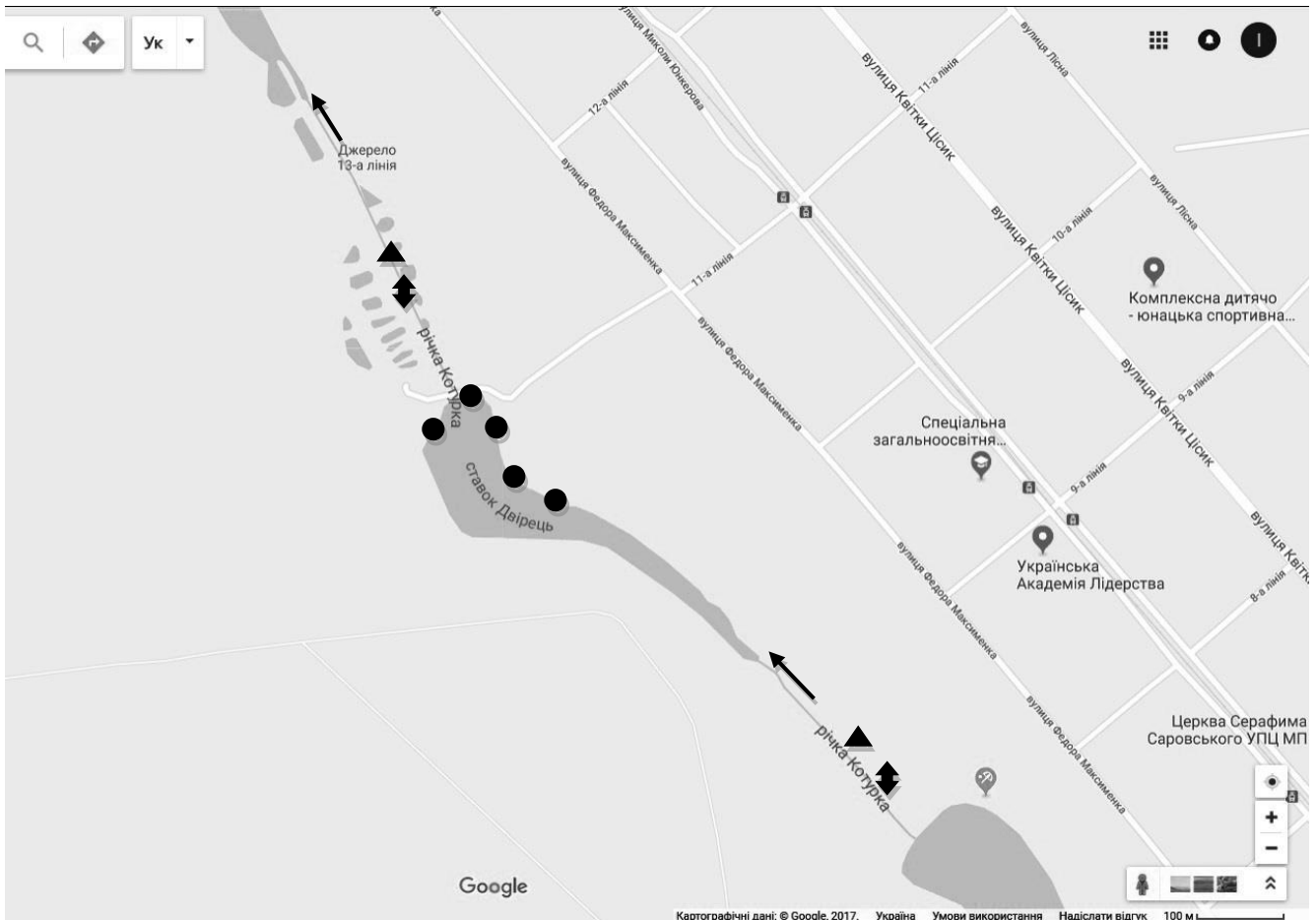


Рис 2.2. Досліджувана ділянка р. Котурки та місця відбору проб. ▲ – іхтіофауна; ● – прибережний іхтіопланктон; ◆ – русловий іхтіопланктон (покатна міграція). —→ – напрямок течії.

2.2. Методика відбору та обробки матеріалу

2.2.1. Характеристика матеріалу

Основою даної роботи послуговував матеріал, зібраний автором у весняно-літній період протягом 2011–2016 р.р. на двох малих річках, що протікають в межах м. Києва – Віті і Котурці. Крім того, додаткові порівняльні матеріали відбирались у русловій частині Дніпра та басейнах великих рівнинних річок Прип'яті і Десни. Личинок та мальків для експериментів з визначення швидкості плавання відловлювали у Віті, Дніпрі та Десні, деякі види одержували з ікри у лабораторних умовах. Окрім іхтіопланктонних ловів, на річках Віті і Котурці проводились традиційні іхтіологічні облови з метою вивчення видового складу риби. Лови здійснювали на тих же станціях, на яких відбирався іхтіопланктон. За період досліджень відібрано та опрацьовано 232 проби іхтіопланктону, проведено 32 серії експериментів, в обробленому матеріалі загалом налічено 10334 екземпляри личинок та мальків.

2.2.2. Відбір проб молоді риби

Дорослих риби у р. Віті відловлювали протягом весни-осені 2011–2012 р.р. з використанням ставних та рамкових сіток (за дозволами Держрибагентства № 001 від 31.04.2011 та № 001 від 29.03.2012 на здійснення науково-дослідного лову на Канівському водосховищі, виданих Інституту гідробіології НАН України), а також гачкових знарядь лову (поплавкові вудки, спінінги). У Котурці рибу відловлювали на руслових ділянках у весняно-літній період 2014–2015 р.р. дозволеними знаряддями лову (сачками); також використовували дані місцевих рибалок і працівників рибгоспу.

Для відбору молоді риби у прибережній зоні використовували стандартні малькові сачки з діаметром кільця 0,35 м (площа круга 0,1 м²) та конусом із млинового сита №22 та №14, а також спливаючі сітки конструкції В. Л. Долинського [69] з площею круга 0,5 м² та конусом із млинового сита №12. На кожну пробу, залежно від рясності молоді, здійснювали від 1 до 5 підйомів сачка.

Відбір проб розпочинали з моменту масової появи у літоральній зоні вільно плаваючих личинок (I–II декади травня) до перетворення більшості з них у мальків (II–III декади липня) з частотою два рази на місяць.

На руслових ділянках річок молодь риб відбирали за допомогою ікорних сіток різної конструкції – з прямокутним та круглим вхідним отвором. Параметри першої: ширина входу 1 м, висота 0,25 м, площа 0,25 м²; фільтруючий конус довжиною 1,6 м із млинового сита №11. Параметри другої: діаметр вхідного отвору 0,55 м, площа 0,24 м², конус довжиною 1,5 м з млинового сита №12. На р. Віті проведено 5 добових станцій протягом літнього періоду, під час кожної з яких проби відбирались через кожні 2–3 години як вдень, так і вночі. На р. Котурці проведено 4 денних станції, під час яких проби відбирались щогодини. Тривалість експозиції ікорної сітки встановлювали керуючись виявленими раніше закономірностями: уловистість іхтіопланктонної конічної сітки з сита №11 навіть при високих концентраціях планктону за 20 хв не зменшується, з 20 до 30 хвилин спостерігається зовсім незначне зниження швидкості фільтрації, а після 30 хвилин сітка суттєво забивається і фільтраційна здатність її падає, що робить неточними подальші розрахунки [147]. Тому у наших дослідженнях тривалість експозиції ікорної сітки становила від 10 до 30 хвилин.

Відібрані проби фіксували за стандартною методикою у підготовлених ємностях шляхом додавання 1/10 об'ємної частки 40% розчину формальдегіду.

Під час кожного відбору проб вимірювали температуру води за допомогою ртутного гідробіологічного термометра з точністю до 0,1 °C, а також її прозорість за допомогою диску Секкі.

За іхтіопланктон у даному дослідженні приймали всю ранню молодь до етапу раннього малька включно (зникнення плавцевої складки та початок формування лускового покриву) без диференціації за лінійними розмірами. Після відокремлення іхтіопланктону від нектону за допомогою гідродинамічного критерію було уточнено межі планктонної фази для масових видів риб та враховано довжину особин.

2.2.3. Експериментальні дослідження

Для експериментальних досліджень плавальної активності личинок та мальків, базуючись на попередніх розробках [123, 146], було сконструйовано експериментальну установку, яка дає можливість виміряти максимальну швидкість плавання риб на ранніх етапах розвитку (рис. 2.3).

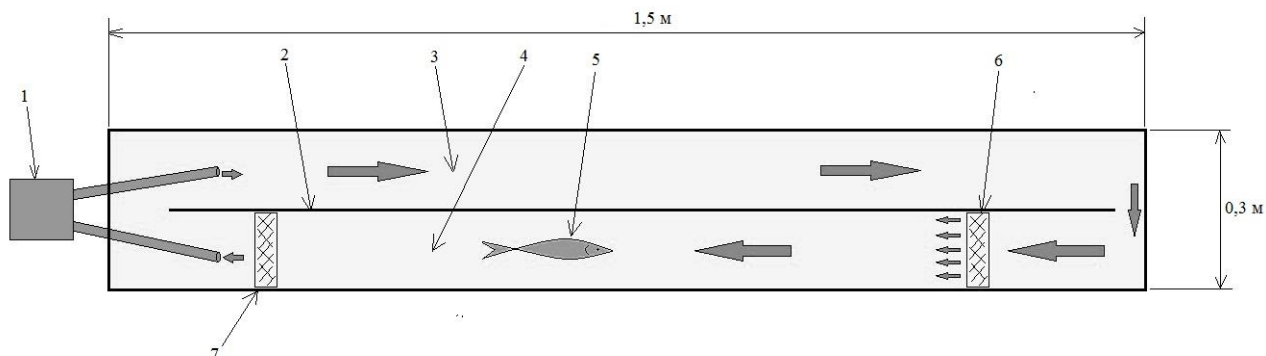


Рис. 2.3. Схема експериментального акваріума (вид зверху): 1 – насос; 2 – перегородка; 3 – технічний відсік; 4 – експериментальний (робочий) відсік; 5 – об'єкт експерименту; 6 – перфорована пластина-"ламінаризатор"; 7 – захисна сітка; ➡ – напрямок потоку.

Установка являє собою видовжений акриловий каркасний акваріум довжиною 1,5 м, шириною 0,2 м і висотою 0,3 м, в якому течія створюється насосом регульованої потужності. Акваріум розділений на два поздовжніх відсіки перегородкою з оргскла; розташування вхідного і вихідного отвору насоса по різні боки перегородки забезпечує циркуляцію води, створюючи течію. Експеримент проводили у відсіку з боку вхідного отвору насоса, де турбулізацію потоку зводили до мінімуму за допомогою перфорованої акрилової пластини. Потрапляння риб у насос перешкоджала обмежувальна сітка з млинового сита №11. Личинок за допомогою склянки пересаджували безпосередньо у робочий відсік установки. Після вмикання насоса і рефлекторної орієнтації личинки проти течії її швидкість поступово нарощували то того моменту, коли личинка вже не здатна була протидіяти потоку води або переходила в режим кидкової швидкості. Загальний час експерименту не перевищував 1–2 хвилини для запобігання втомі

личинок та викривленню результату. Критичну швидкість течії замірювали поплавковим методом. Кожну личинку одразу після досліду виловлювали за допомогою маленького акваріумного сачка, поміщували за допомогою піпетки в індивідуальний пакет-зіппер та фіксували спиртом та 4%-м розчином формальдегіду.

Матеріал для експериментів отримували різними способами. Наприклад, личинок окуня було виведено у лабораторних умовах. Плідників у кількості 2 самців і 1 самки було виловлено у р. Десні за допомогою гачкових знярядь лову у переднерестовий період. Нерест плідників, ініційований ін'єкціями гіпофізу, відбувся в акваріумі об'ємом 70 л на штучний субстрат при температурі 12°C. Личинки вийшли з ікри через 10 днів після її відкладання при температурі 13°C. Годували личинок спочатку коловертками, а згодом, зі збільшенням їх розміру, дрібними дафніями. В акваріумі підтримували цілодобову аерацію, а через день здійснювали часткову підміну води, очищення скла від водоростей та прибирання детриту з дна. Личинки коропа були люб'язно надані працівниками аквакомплексу, де були виведені шляхом інкубації ікри у апаратах Вейса. Личинок регулярно годували різними видами сухого та живого корму. Молодь інших видів риб відбирали у природних водоймах у певні періоди, які визначали на основі відомостей про домінуючі види іхтіофауни, орієнтовні терміни нересту риб та характерні біотопи їх розмноження, а також видовий склад прибережних угруповань молоді риб в окремі періоди. Наприклад, личинок плітки та білизни відбирали у травні-червні, верховодки – у липні-серпні у прибережній мілководній зоні руслової ділянки р. Дніпро, а молодь краснопірки, гірчака, плоскирки та карася – у липні в прибережній зоні р. Віти біля заростей вищої водної рослинності. Лов здійснювали за допомогою малькового сачка та невеликої пластикової кювети. Не виймаючи сачок із води, личинок зачерпували кюветою і обережно переливали у пляшки для транспортування, щоб виключити можливість їх травмування, яке могло б призвести до невірогідності результатів досліджень. Личинок перевозили у лабораторію у пластикових герметичних пляшках об'ємом 1–1,5 л, де їх поступово адаптували до температури води у

приміщенні (різниця зазвичай не перевищувала 1–2°C), після чого переливали у ємності із заздалегідь підготовленою водою (кристалізатори, відра, тази). За потреби молодь підгодовували дрібними дафніями, а також різноманітним планктоном, процідженним планктонною сіткою з тієї ж водойми, з якої були взяті личинки. Експерименти над основними об'єктами (короп, плітка, краснопірка, верховодка) здійснювали у 4–5 підходів впродовж періоду в 4–6 тижнів, відбираючи кожного наступного разу більш підрослу молодь до досягнення нею довжини 18–30 мм (етапи F–G).

Число Рейнольдса розраховували на підставі виміряної в експерименті критичної швидкості течії за формулою:

$$Re = \frac{lV}{\nu} \quad (2.1)$$

де: l – стандартна довжина тіла личинки; V – визначена експериментально максимальна швидкість плавання личинки (критична швидкість течії), $\nu=0,01$ см²/с – кінематична в'язкість води у температурному діапазоні 20–25°C і тиску 1 атм (умови експерименту).

2.2.4. Обробка матеріалу

Визначення личинок та мальків проводили під бінокулярним мікроскопом МБС–9 за визначниками та допоміжними матеріалами [50, 94, 251]. Біологічний аналіз пійманої молоді проводили за стандартною методикою [112]. Довжину личинок та мальків вимірювали за допомогою окуляр-мікрометра та міліметрового паперу з точністю до 0,5 мм; у разі необхідності визначення точних пропорцій для видової ідентифікації (довжина і висота голови, ширина лоба, висота тіла, довжина хвостового стебла і т. п.) використовували окуляр-мікрометр точністю до 0,1 мм. Зважували личинок на електронних вагах *OHAUS Scout SE* з порогом чутливості 0,01 г та торсійних вагах *Techniprot WT 1000* з порогом чутливості 0,001 г. Періоди і етапи розвитку молоді риб визначали за загальноприйнятою в Україні системою В. В. Васнецова [35, 36]. Таксономія і номенклатура риб подається за Ю. В. Мовчаном [130].

Чисельність (концентрацію) покатої молоді (C , екз./м³) визначали за формулою:

$$C = \frac{Q}{V} = \frac{Q}{S \times v \times t} \quad (2.2)$$

де Q – кількість личинок, які потрапили в сітку (екз.), V – об'єм профільтованої через сітку води (м³), S – площа вхідного отвору сітки (м²), v – швидкість течії (м/с), t – час експозиції (с).

У руслі р. Котурки, де невелика глибина (0,19–0,22 м) унеможлилювала повне занурення ікорної сітки, площу вхідного отвору S для формули (1) розраховували як площу сегмента, висота якого дорівнювала глибині занурення сітки:

$$S = R^2 \arccos\left(\frac{R-h}{R}\right) - (R-h)\sqrt{2Rh-h^2} \quad (2.3)$$

де R – радіус вхідного отвору сітки, h – висота сегмента (глибина).

Кількісний облік молоді здійснювали методом перерахунку на одиницю зусилля: один сачок або одну спливаючу сітку, а потім – на 1 м² площі водойми [192]. Спливаюча сітка при спрацюванні обловлює площу водойми, яка дорівнює площі кільця – 0,5 м². При одному підйомі сачка з певним наближенням обловлюється площа водойми, яка дорівнює площі круга, утвореного кільцем сачка: $S = \pi R^2 = 3.14 \cdot 0,175^2 \approx 0,1$ (м²).

Для характеристики видового різноманіття іхтіопланктону використовували інформаційний індекс Шеннона [127, 168, 197]:

$$H = - \sum_{i=1}^k \frac{N_i}{N_s} \log_2 \frac{N_i}{N_s} \quad (2.4)$$

де: N_i – кількість особин i -го виду, N_s – загальна кількість особин у біоценозі, k – кількість видів.

Оцінку подібності видового складу різних ділянок річки виконували на основі коефіцієнтів Сьєренсена [127, 168, 197]:

$$K = \frac{2c}{a+b} \quad (2.5)$$

де: a і b – кількість видів, які виявлені у кожному із порівнюваних гідробіоценозів, c – кількість спільних видів для обох біоценозів.

Для оцінки домінування видів в угрупованнях використовували індекс центричного значення (індекс домінування) Мордухай-Болтовського [131]:

$$D_i = p_i \sqrt{B_i/B_s} \quad (2.6)$$

де: $p_i = m_i/M$ – зустрічальність виду i , m_i – кількість проб, в яких було знайдено вид i , M – загальна кількість проб, B_i – біомаса i -го виду, B_s – загальна біомаса особин у біоценозі. До домінантів відносили види з індексом $<0,1$.

Обробку даних, побудову таблиць та графіків здійснювали за допомогою програми Microsoft Office Excel 2007.

Всі середні значення в роботі статистично оброблено і подано з похибкою середнього арифметичного, яку визначали за стандартною формулою:

$$m = \pm \frac{\sigma}{\sqrt{n}} \quad (2.7)$$

де: σ – стандартне відхилення; n – кількість значень ознаки.

Картографічний матеріал для ілюстрації району досліджень та точок відбору проб взято із загальнодоступних в мережі Інтернет карт "Google".

РОЗДІЛ 3. СТРУКТУРА ТА ВИДОВЕ РІЗНОМАНІТТЯ ІХТІОПЛАНКТОНУ

3.1. Річка Віта

Досліджувана ділянка Віти характеризувалась високим видовим багатством іхтіофауни та іхтіопланктону, оскільки являє собою систему з проток, заплавних озер, заток та стариць, які під час водопілля з'єднуються з Дніпром, що створює надзвичайно сприятливі умови для нересту та нагулу різних видів риби. Перед характеристикою іхтіопланктону наведемо результати досліджень іхтіофауни.

3.1.1. Іхтіофауна р. Віти

За даними наших досліджень 2011–2015 рр. [4, 5, 7, 29] іхтіофауна р. Віти налічує 20 видів риби, що належать до 9 родин – коропові *Cyprinidae*, в'юнові *Cobitidae*, сомові *Siluridae*, щукові *Esocidae*, колючкові *Gasterosteidae*, голкові *Syngnathidae*, окуневі *Percidae*, головешкові *Odontobutidae* та бичкові *Gobiidae* (табл. 3.1). Найбільш масовими представниками іхтіофауни є такі фітофільні види, як плітка, краснопірка, плоскирка і карась сріблястий. Один вид занесений до Червоної книги України – карась звичайний [194]; траплявся поодинокими особинами у тих самих біотопах, що і сріблястий карась.

Відмічається суттєве зниження видового багатства іхтіофауни порівняно з попередніми даними. Наприклад, Д. Белінг у 1928 р. надає список з 41 виду риби. У цей список, зокрема, входили представники деяких прохідних риби, які не зустрічаються тут сьогодні – осетер, оселедець, вугор [26].

Після заповнення у 1974–1976 рр. Канівського водосховища [45] річка Віта зазнала підпору, що обумовило зміну її гідрологічного режиму: на сьогоднішній день при піднятті рівня водосховища у її гирловій ділянці може навіть виникати зворотна течія [91]. З одного боку, це створює сприятливі умови для нересту багатьох видів риби, особливо представників фітофільної іхтіофауни, багато з яких є цінними для рибальства та промисловості. З іншого боку, для типових річкових

видів риб умови розмноження погіршали, що відобразилось на значному зниженні їх чисельності.

Таблиця 3.1.

Іхтіофауна р. Віти

№	Таксони
Cyprinidae – коропові	
1	<i>Idus idus</i> L. – В'язь звичайний
2	<i>Rutilus rutilus</i> L. – Плітка звичайна
3	<i>Scardinius erythrophthalmus</i> L. – Краснопірка звичайна
4	<i>Alburnus alburnus</i> L. – Верховодка звичайна
5	<i>Blicca bjoerkna</i> L. – Плоскирка європейська
6	<i>Abramis brama</i> L. – Лящ звичайний
7	<i>Ballerus ballerus</i> L. – Синець звичайний
8	<i>Rhodeus amarus</i> Bloch – Гірчак європейський
9	<i>Carassius carassius</i> L.* – Карась звичайний
10	<i>Carassius gibelio</i> Bloch – Карась сріблястий
11	<i>Tinca tinca</i> L. – Лин звичайний
Cobitidae – в'юнові	
12	<i>Cobitis taenia</i> L. – Щипавка звичайна
Siluridae – сомові	
13	<i>Silurus glanis</i> L. – Сом європейський
Esocidae – щукові	
14	<i>Esox lucius</i> L. – Щука звичайна
Gasterosteidae –колючкові	
15	<i>Pungitius platygaster</i> Kessler – Багатоголкова колючка південна
Syngnathidae – голкові	
16	<i>Syngnathus nigrolineatus</i> Eichwald – Морська голка пухлощока
Percidae – окуневі	
17	<i>Sander lucioperca</i> L. – Судак звичайний
18	<i>Perca fluviatilis</i> L. – Окунь звичайний
Odontobutidae –головешкові	
19	<i>Perccottus glenii</i> Dybowski – Головешка ротань
Gobiidae – бичкові	
20	<i>Proterorhinus semilunaris</i> Heckel – Тупоносий бичок західний

Примітка: "*" – вид занесено до ЧКУ

У 1995–1997 р.р. було здійснено перше після довгої перерви іхтіологічне дослідження [24]. У результаті проведеної роботи на різних ділянках річки було загалом зареєстровано 29 видів риб з 13 родин. Дещо пізніше, в результаті інвентаризації іхтіофауни гирлової ділянки р. Віта у 2006–2007 р.р., список знайдених видів скоротився до 21, що автори пояснюють зниженням чисельності типових річкових видів риб – головня, білизни, чехоні, клепця. Основу іхтіокомплексів склали фітофільні риби – плітка, краснопірка і плоскирка [84].

Таким чином, видове багатство іхтіофауни Віти поступово знижується. Зокрема, на сьогоднішній день зникли прохідні та значно скоротили чисельність реофільні види риб. Разом з тим, спостерігається перебудова іхтіофауни в бік переважання лімнофільних видів риб, а також деяких інтродуцентів. Зокрема, на тлі загального збіднення видового складу відмічено появу таких видів, як багатоголкова колючка, морська голка та головошка ротань.

Завдяки широкій, вкритій луговою та болотною рослинністю заплаві, густим заростям водної рослинності, наявності мілководь, які добре прогріваються, у р. Віта створюються сприятливі умови для нересту риб. Незважаючи на значну роль малих приток Дніпра як нерестовищ, вивченню молоді риб у таких річках, на відміну від водосховищ, в які вони впадають, приділялось дуже мало уваги.

Зважаючи на зміну гідрологічного режиму р. Віти та пов'язаний з цим перерозподіл видового складу іхтіоценозів, особливої актуальності набувають подальші дослідження іхтіофауни річки, важливою складовою яких є вивчення угруповань молоді риб. З'ясування особливостей структури та сезонної динаміки угруповань іхтіопланктону на різних ділянках р. Віти дозволить отримати цінну інформацію стосовно періодів нересту різних видів риб, визначити роль русла та заплавної водойми у їх відтворенні, виявити найбільш придатні місця для відновлення популяцій цінних видів риб, розробляти заходи, спрямовані на охорону, збереження та відновлення іхтіофауни.

3.1.2. Структурна характеристика іхтіопланктону р. Віти

У іхтіопланктоні р. Віти виявлено личинок та мальків 13 видів риб (65% іхтіофауни річки), які належать до 5 родин. Найбільш численною була родина коропові *Cyprinidae*, яка налічувала 9 видів. По одному виду були представлені родини щукові *Esocidae*, голкові *Syngnathidae*, головешкові *Odontobutidae* та бичкові *Gobiidae* (табл. 3.2). Крім того, у пробах зрідка траплялись пуголовки земноводних та гібридна молодь плоскирки і краснопірки, яка характеризувалась проміжними ознаками обох видів.

Таблиця 3.2.

Якісний склад іхтіопланктону р. Віти у 2011–2014 р.р.

№	Вид	Русло	Затока	Заплавні озера	Тимчасові водойми
Cyprinidae					
1	<i>Rutilus rutilus</i> L.	+	+	-	-
2	<i>Scardinius erythrophthalmus</i> L.	+	+	+	+
3	<i>Alburnus alburnus</i> L.	+	+	-	-
4	<i>Leucaspis delineatus</i> Heckel	-	-	+	-
5	<i>Blicca bjoerkna</i> L.	+	+	+	+
6	<i>Abramis brama</i> L.	+	+	-	-
7	<i>Rhodeus amarus</i> Bloch	+	+	-	-
8	<i>Carassius</i> sp.	+	+	+	+
9	<i>Tinca tinca</i> L.	+	+	-	-
Esocidae					
10	<i>Esox lucius</i> L.	+	-	-	-
Syngnathidae					
11	<i>Syngnathus nigrolineatus</i> Eichwald	+	-	-	-
Odontobutidae					
12	<i>Perccottus glenii</i> Dybowski	+	+	-	-
Gobiidae					
13	<i>Proterorhinus semilunaris</i> Heckel	+	-	-	-
Всього видів:		12	9	5	3

Примітки: "*" – визначали до рівня роду; "***" – відмічена тільки серед покатної молоді

Найбільшу кількість видів знайдено у русловій частині річки, найменше – у тимчасових заплавних водоймах. Лише три види траплялись на всіх досліджуваних ділянках – краснопірка, плоскирка та карась. Винятково у русловій частині знайдено личинок морської голки та тупоносого бичка західного, де вони траплялись поодинокими особинами, а також мальків щуки, які зрідка скочувались по руслу. Личинки вівсянки *Leucaspius delineatus* Heckel траплялись тільки у замкнених заплавних озерах, де були досить масовими.

Аналіз подібності загального видового складу іхтіопланктону показав, що найбільш близькими виявились русло і затока, а також озера та тимчасові водойми, коефіцієнт Сьєренсена для яких склав 0,9 і 0,75 відповідно. При цьому структура іхтіопланктону у всіх досліджуваних біотопах постійно змінювалась впродовж весняно-літнього періоду (табл. 3.3, 3.4).

Перші личинки у прибережній зоні русла та затоки з'являлись приблизно одночасно, переважно у I декаді травня при температурі води 15–19°C. Основу іхтіопланктону русла у цей період складали личинки плітки, які траплялись у великій кількості практично у кожній пробі. Їх відносна чисельність у різні сезони становила близько 98%. У цей же період у незначній кількості траплялись також личинки ляща та плоскирки, їх сумарна частка не перевищувала 2%. У затоці у цей період також переважали личинки плітки, однак їх частка була дещо нижчою (близько 92%) внаслідок більшої, ніж у руслі, частки молоді ляща (3,2%) та появи перших личинок краснопірки (4,0%). Це вказує на те, що у заплаві нерест останньої відбувається дещо раніше, ніж у руслі, і починається у період масового нересту плітки.

Через значну невирівняність угруповань в силу переважання плітки початок періоду характеризувався відповідно найнижчими значеннями індексу Шеннона – від 0,13 у руслі до 0,52 у затоці.

Таблиця 3.3.

Видовий склад прибережного іхтіопланктону руслової ділянки р. Віти у 2011–2014 р.р.

Вид	Відносна чисельність, %														
	Травень					Червень						Липень			
	1		2			1		2				1			2
	2012	2014	2012	2013	2014	2013	2014	2011	2012	2013	2014	2012	2013	2014	2014
Плітка звичайна	98,1	97,6	10,0	0,3	64,0	-	1,3	-	3,0	-	-	-	-	-	-
Краснопірка звичайна	-	-	68,0	78,8	28,3	100	60,7	61,8	88,1	86,7	89,8	60,0	62,5	93,8	90,8
Верховодка звичайна	-	-	-	-	-	-	-	5,9	1,2	0,5	0,5	1,7	-	-	-
Плоскирка європейська	1,9	0,4	8,0	20,9	-	-	2,1	-	0,6	3,8	0,9	-	27,5	1,2	0,8
Лящ звичайний	-	2,0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Гірчак європейський	-	-	14,0	-	7,5	-	35,5	32,4	7,1	9,0	7,9	36,7	7,5	1,7	2,5
Карась	-	-	-	-	-	-	0,4	-	-	-	-	-	2,5	-	0,8
Лин звичайний	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1,7	-	2,9	3,3
Морська голка пухлощока	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,5	-	-	-	-
Головешка ротань	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,4	0,8
Тупоносий бичок західний	-	-	-	-	0,2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Примітки: "1", "2" – перша та друга половини місяця

Таблиця 3.4.

Видовий склад прибережного іхтіопланктону затоки р. Віти у 2011–2014 р.р.

Вид	Відносна чисельність, %										
	Травень			Червень						Липень	
	1	2		1			2			1	2
	2014	2013	2014	2011	2013	2014	2012	2013	2014	2014	2014
Плітка звичайна	92,2	-	1,4	-	-	-	-	-	-	-	-
Краснопірка звичайна	4,0	96,8	97,0	82,9	53,6	65,2	74,8	96,9	90,6	74,3	61,0
Верховодка звичайна	-	-	-	-	42,9	-	-	0,6	-	-	-
Плоскирка європейська	0,7	-	0,8	2,4	-	0,4	0,7	-	-	-	2,4
Лящ звичайний	3,2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Гірчак європейський	-	-	-	14,6	-	30,8	23,0	0,6	-	22,9	29,3
Карась	-	3,2	0,4	-	-	1,8	0,7	1,9	9,4	-	-
Лин звичайний	-	-	-	-	3,6	0,4	-	-	-	-	2,4
Головешка ротань	-	-	-	-	-	-	0,7	-	-	2,9	4,9

Примітки: "1", "2" – перша та друга половини місяця

У другій половині травня з прогріванням води до 20–24°C у прибережних угрупованнях іхтіопланктону русла відбувалось поступове заміщення плітки краснопіркою, чисельність якої у різні сезони коливалась. Наприклад, у 2012 та 2013 р.р. у цей період краснопірка практично повністю заміщувала плітку (68% та 79%); у 2014 р. частка личинок плітки зменшувалась, однак вони все ще переважали (64% плітки і 28% краснопірки). Досить масовими були личинки плоскирки, складаючи у цей період до 21% іхтіопланктону. Спостерігалась поява перших вільноплаваючих личинок гірчака, які складали до 14% чисельності. Також у незначній кількості траплялись личинки тупоносого бичка західного. Відомо, що личинки бичків роду *Proterorhinus* ведуть донний спосіб життя, але поява їх в іхтіопланктоні свідчить про те, що іноді вони піднімаються в товщу води. У затоці спостерігалось значно більше переважання краснопірки, ніж у руслі, її відносна чисельність тут складала близько 97%, при цьому чисельність плітки становила лише 1,4%. Характерним видом, який з'являвся у цей період лише у затоці, був карась. Його личинки траплялись у невеликій кількості (до 3,2% у 2013 р.).

У першій половині червня при подальшому прогріванні води до 24–25°C плітка практично повністю заміщувалась більш пізньо нерестуючими краснопіркою та гірчаком, відносна чисельність яких у 2014 р. складала 61% і 36% відповідно. У 2013 р., який характеризувався низькою чисельністю гірчака протягом всього сезону, частка краснопірки у цей період сягала 100%. Траплялись також личинки плоскирки (2%), з'являлись перші личинки карася (менше 1% за чисельністю). У затоці плітка повністю виключалась зі складу іхтіопланктону, при цьому основу його чисельності складали краснопірка (від 53% до 83%) та гірчак (до 31%). У 2013 р. у цей період відмічено появу личинок верховодки у досить значній кількості (близько 43%). У невеликій кількості траплялись плоскирка та карась, з'являлись перші личинки лина, які у цей період у руслі не зустрічались, їх частка складала від 0,4% у 2014 р. до 3,6% у 2013 р.

У цей проміжний період, який припадав на кінець травня–початок червня, завдяки більшій вирівняності угруповань та зростанню видового багатства

індекси видового різноманіття прибережного іхтіопланктону суттєво підвищувались – від 1,18 у затоці до 1,40 у русловій частині.

У другій половині червня плітка практично повністю виключалась зі складу іхтіопланктону, лише на найбільш проточних ділянках русла зрідка траплялись її сформовані мальки. Відносна чисельність краснопірки при цьому сягала 90%. Далі за чисельністю слідував гірчак, максимальна його чисельність спостерігалась у 2011 р. (32,4%). У 2012–2014 р.р. відносна чисельність гірчака була приблизно однаковою (від 7 до 9%). Відмічено появу личинок верховодки, чисельність яких була невисокою і сягала максимуму 5,9% у 2011 р. Плоскирка була менш численною (до 3,8% у 2013 р.). Крім того, у цей період серед прибережної молоді у 2014 р. знайдено 1 екземпляр личинки голки, також зрідка траплялись личинки-гібриди плоскирки з краснопіркою. У затоці у даний період співвідношення видів було схожим, у іхтіопланктоні переважали краснопірка (до 97%) та гірчак (до 23%). На відміну від русла, протягом всіх сезонів у затоці в даний період траплялись личинки карася, які іноді були досить численними – до 9,4% у 2014 р. Також поодинокими особинами, переважно у заростях, з'являлись личинки головешки ротаня.

Впродовж липня основу прибережних угруповань молоді русла та затоки продовжувала складати краснопірка. У першій половині місяця у руслі її відносна чисельність складала від 60,0% у 2012 р. до 93,8% у 2014 р. У цей період у русловій частині було зафіксовано найбільшу чисельність плоскирки (до 27,5%), гірчака (до 36,7%) та карася (2,5%). Вперше з'являлись личинки лина (2,9%) та головешки ротаня (менше 1%). У затоці основу іхтіопланктону в даний період складали краснопірка (74,3%) та гірчак (22,9%), дещо більшою порівняно з руслом була частка личинок головешки ротаня (2,9%), які очевидно, надають перевагу більш стоячим і зарослим ділянкам річки.

У другій половині липня у руслі видовий склад принципово не змінювався, було лише відмічено зростання чисельності деяких другорядних лімнофільних видів: лина (3,3%) та ротаня (0,8%). Крім того, поодинокими особинами, переважно у заростях, ловилась гібридна молодь плоскирки та краснопірки. У

затоці у даний період відмічалась більша порівняно з руслом чисельність молоді гірчака (29,3%) та ротаня (4,9%). Більша частина молоді масових видів у кінці періоду була на зрілих етапах розвитку – пізніх личинок (D₂, E) та мальків (F, G).

Незважаючи на переважання краснопірки, через наявність личинок інших теплолюбних видів індекси Шеннона влітку були практично на рівні з перехідним весняно-літнім періодом, сягаючи у руслі значень 1,34, у затоці – 1,42.

Таким чином, загальні зміни структури угруповань молоді у руслі та затоці були схожими і відображали періоди розмноження видів з раннім і щільним (плітка, лящ) та пізнім і розтягнутим у часі нерестом (краснопірка, гірчак, верховодка, карась) (рис. 3.1). В той же час, у прибережному іхтіопланктоні затоки, порівняно з руслом, відмічалась дещо менша частка плітки та коротший період її перебування в іхтіопланктоні, разом з тим чисельність краснопірки та інших типових лімnofілів, таких як карась, лин та ротань, була вищою.

Такі відмінності, очевидно, пов'язані з різними гідрологічними умовами даних ділянок річки, оскільки руслова частина характеризується проточністю, в той час як затока являє собою практично стоячу водойму, внаслідок чого вона більш замулена, практично відсутні ділянки з піщаним або ракушняковим дном, більше заростання вищою водною рослинністю, що створює умови для розмноження лімnofільних видів риб фітофільної групи. Примітно, що нерест краснопірки у затоці розпочинався дещо раніше, ніж у руслі, оскільки її перші личинки з'являлись уже у першій половині травня.

Личинок інвазивного виду, головешки ротаня, знаходили переважно на тиховодних ділянках русла та затоки, густо зарослих рослинністю. Наявність його личинок вказує на сприятливі умови для розмноження даного виду у р. Віті. Як відомо, головешка надає перевагу ділянкам із незначною течією або стоячою водою та замуленим ґрунтом, густо вкритим підводною рослинністю. Такі умови характерні для більшої частини басейну Віти. Про наявність даного виду у попередніх дослідженнях не повідомлялось [24, 84], тому на даний час можна констатувати про його появу та стабільне відтворення у р. Віті. Оскільки головешка характеризується значною витривалістю до несприятливих умов,

зокрема дефіциту кисню, а також великою ненажерливістю, поїдаючи ікру і молодь риб, підвищення його чисельності у р. Віті може мати негативні наслідки для її аборигенної іхтіофауни у майбутньому.

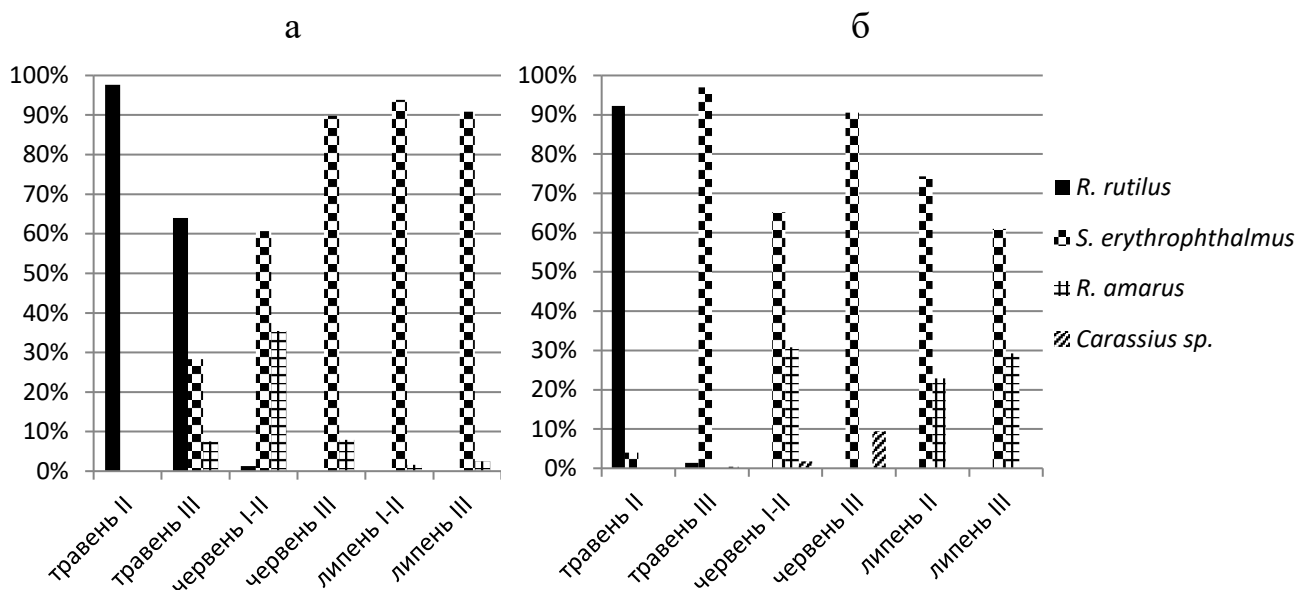


Рис 3.1. Динаміка співвідношення масових видів у іхтіопланктоні русла (а) та затоки (б) р. Віти у 2014 р.

Завдяки природним особливостям рельєфу у великогиривистій заплаві Дніпра, де знаходиться гирлова ділянка Віти, виникла велика кількість заплавних озер. Такі озера здебільшого відрізані від основного русла, але під час високого водопілля можуть мати з ним гідрологічний зв'язок. Крім того, у повноводні роки під час весняного водопілля затоплюються окремі ділянки заплави, внаслідок чого формуються значні площі нерестовищ для риб. Дані ділянки басейну Віти помітно відрізнялись від русла та затоки за складом іхтіопланктону (рис. 3.2).

Тимчасово залита ділянка заплави між руслом та затокою характеризувалася низьким видовим багатством іхтіопланктону. У відібраному матеріалі було виявлено личинок всього трьох видів риб. Основу іхтіопланктону тут протягом всього періоду існування водойми складали карась та краснопірка. Поодинокими особинами траплялись також личинки плоскирки, яких знаходили у другій половині червня та липні. Протягом сезону співвідношення видів дещо змінювалось. У першій декаді червня чисельність карася та краснопірки була

практично однаковою. У третій декаді червня краснопірка переважала за чисельністю (75%), але вже у першій декаді липня, коли водойма була близькою до повного висихання, у окремих калюжах, що залишились у заглибленнях берега, основу чисельності молоді знову складав карась (62%). У першій декаді червня траплялись личинки краснопірки на етапах D₂ (84%) та E (16%), молодь карася у цей період була представлена личинками D₂ (29%), E (42%) та ранніми мальками F (29%), вік останніх, за даними дослідників [185], складає близько 3 тижнів. Це вказує на те, що нерест карася та краснопірки у даній водоймі відбувся приблизно одночасно у I декаді травня, під час піку водопілля, а перші личинки з'являлись у II декаді місяця, у період масової появи личинок плітки у руслі та затоці. Характерно, що на піку водопілля (кінець квітня–початок травня) досліджувана ділянка річки мала гідрологічний зв'язок із затокою та частково з руслом. З падінням рівня води зв'язок із руслом втрапився і зберігся лише з затокою. При подальшому падінні рівня води у затоці досліджувана водойма через наявність заглиблень на поверхні берега залишила після себе невеликі калюжі, які зрештою повністю висохли, ставши смертельною пасткою для тієї частини молоді, що не встигла при зниженні рівня води мігрувати у затоку. Індекс видового різноманіття, попри досить хорошу вирівняність угруповань, через невелику кількість видів тут не перевищував 1,0.

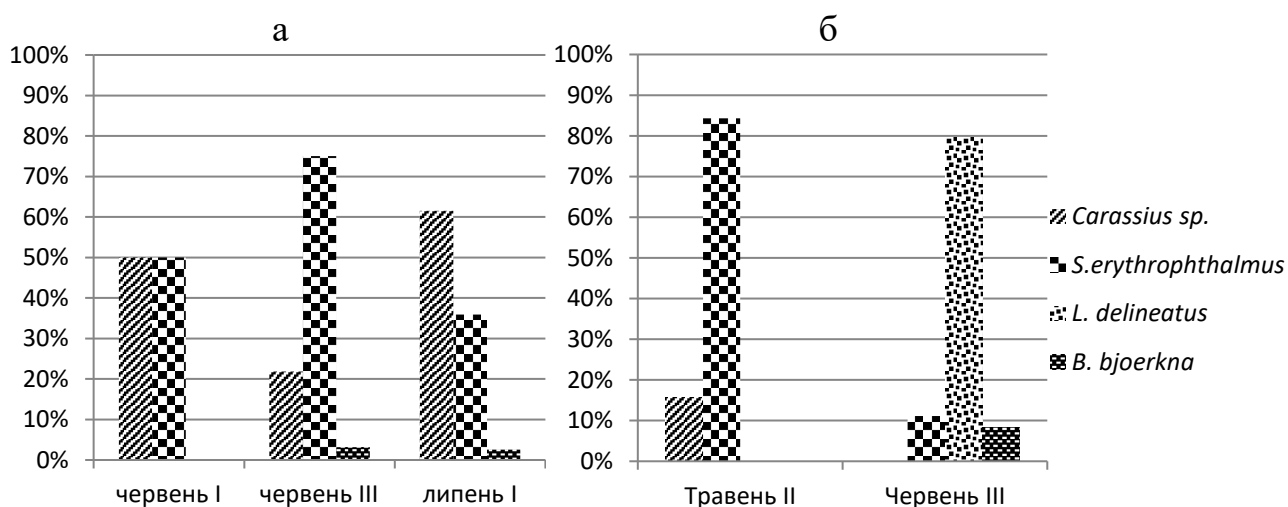


Рис. 3.2. Динаміка структури іхтіопланктону тимчасових заплавних водойм (а) та заплавних озер (б) р. Віти

У досліджуваних лугових заплавних озерах перші личинки з'являлись у другій декаді травня при температурі 15–18°C, тоді у прибережному іхтіопланктоні було виявлено личинок краснопірки та карася. Личинки краснопірки у загальному улові, який складався з рівної кількості проб, взятих на чистоводді та у глибині заростей, кількісно переважали (84,3%) над личинками карася (15,7%). При цьому відмічалась чітка приуроченість личинок карася до зони заростей: на чистоводді 100% уловів складала краснопірка, в той час як у заростях ловився переважно карась (92,9%). Личинок плітки, які у цей період складали основу іхтіопланктону у руслі та затоці, у замкнутих озерах не виявлено. У червні на чистоводних ділянках прибережжя кількісно переважали личинки вівсянки (79,6%), далі за зниженням чисельності слідували краснопірка (11,1%) та плоскирка (8,3%), також поодинокими особинами траплялись гібридні личинки двох останніх видів (0,9%). У даний період прибережна зона озера щільно заросла різакон алоєвидним *Stratiotes aloides*, зарості якого, вірогідно, могли стати схованкою для личинок карася, через що вони могли бути відсутні в пробах. Максимальне значення індексу Шеннона у заплавних озерах за період досліджень не перевищувало 0,98 через низьку кількість видів.

Отримані результати щодо складу іхтіопланктону заплавних озер та тимчасових водойм вказують на те, що карась і краснопірка при розмноженні надають перевагу слабопроточним мілководним місцям. Їх нерест на таких ділянках відбувається дещо раніше, ніж у руслі та затоці, що може бути пов'язаним з швидшим прогріванням води до нерестової температури, а також з відсутністю чи низькою чисельністю ранньонерестуючої плітки, яка на піку водопілля масово нереститься у руслі і затоці. Висока чисельність молоді карася у таких водоймах вказує на те, що вони відіграють ключову роль у відтворенні даного виду у басейні Віти, слугуючи для нього основними нерестовищами, з яких підросла молодь потім мігрує в річку. Характерним видом, що траплявся винятково у заплавних озерах, була вівсянка звичайна, для якої такі водойми є звичним середовищем існування [149].

За увесь період досліджень у р. Віті не було виявлено жодної личинки реофільних видів риб, які раніше зазначались у складі іхтіофауни Віти (головень *Squalius cephalus* L., клепець *Ballerus sapa* Pallas, білизна *Aspius aspius* L.). Хоча на прилеглих до гирла ділянках Дніпра, де було проведено кілька контрольних обловів прибережних ділянок, траплялись у незначній кількості личинки білизни *Aspius aspius* L. Вони ловились у травні поодинокими особинами серед личинок плітки, загалом складаючи незначну частку прибережного іхтіопланктону – 8,6% (табл. 3.5).

Таблиця 3.5.

Деякі дані щодо прибережного іхтіопланктону руслової ділянки Дніпра вище Канівського водосховища.

Вид	Відносна чисельність, %				
	Травень		Червень	Липень	
	II	III	I	II	III
Плітка звичайна	91,4	75,0	74,1	-	-
Краснопірка звичайна	-	10,0	7,4	2,9	3,5
Верховодка звичайна	-	15,0	14,8	94,3	78,9
Плоскирка європейська	-	-	3,7	-	10,5
Білизна європейська	8,6	-	-	-	-
Гірчак європейський	-	-	-	-	5,3
Карась	-	-	-	-	1,8
Бичок пісочник	-	-	-	2,9	-

Примітка: I, II, III – декади місяця

Досліджувані ділянки р. Дніпро характеризувались переважно піщаним та кам'янистим дном і хорошою проточністю, завдяки чому умови розмноження реофільних видів тут більш сприятливі. У р. Віті ділянок з подібними умовами дуже мало, основна частина русла замулена і менш проточна, тому типові річкові види риб, вірогідно, на даний час тут не знаходять придатних місць для нересту. Характерно, що у Дніпрі протягом червня–липня, з прогріванням води,

спостерігалось заміщення плітки переважно верховодкою, яка складала основу прибережного іхтіопланктону, на відміну від Віти, де основу іхтіопланктону у теплий період складала краснопірка. Очевидно, це пов'язано з тим, що остання надає перевагу слабопроточним і добре зарослим рослинністю біотопам, які характерні для більшої частини басейну річки Віти. Примітно також, що серед прибережної молоді у Дніпрі траплялись личинки бичка пісочника *Neogobius fluviatilis* Pallas – чутливого до дефіциту кисню виду, що надає перевагу проточним водам з піщаним субстратом і уникає заростей рослинності, в той час як у Віті знайдено личинок тупоногого бичка західного *Proterorhinus semilunaris* Heckel – виду бичків, який надає перевагу місцям з уповільненою течією або без неї, піщано-мулистим або замуленим черепашковим ґрунтом і підводною рослинністю [130]. Таким чином, видовий склад угруповань молоді риб досить добре відображає гідрологічні умови досліджуваних ділянок басейну Дніпра.

Одержані дані показують, що прибережний іхтіопланктон русла та затоки протягом сезону проявляє чітку зміну структури: навесні основу угруповань личинок складала плітка; влітку, з прогріванням води – краснопірка. При цьому у заплавних водоймах личинки краснопірки, карася та інших теплолюбних лімnofільних видів з'являлись дещо раніше, ніж у руслі. Серед другорядних видів траплялись і промислово цінні, такі як лящ, карась та лин, відносна чисельність яких у заплавної частині була дещо вищою порівняно з руслом.

Відокремлені заплавні озера та залиті ділянки заплави характеризувались нижчим видовим багатством і принципово відмінним співвідношенням видів. В окремі періоди основу угруповань іхтіопланктону досліджуваних водойм складали личинки карася, що вказує на ключову їх роль у відтворенні даного промислового виду в межах великогирвистої заплави Дніпра.

Терміни перебування виявлених видів у іхтіопланктоні суттєво відрізнялись. Найкоротший період існування в іхтіопланктоні у плітки – виду з одноразовим нерестом, найдовший – у риб з порційним ікрометанням та розтягнутим у часі нерестовим періодом, таких як краснопірка, карась, плоскирка тощо.

Через особливості геологічної будови заплави, а також внаслідок підпору Віти Канівським водосховищем на сьогоднішній день як у її руслі, так і у заплавних водоймах створюються сприятливі умови для відтворення переважно лімnofільних видів риб, в той час як типові річкові риби не знаходять умов для нересту.

Вкрай важливим доповненням до одержаних даних повинні стати дослідження іхтіопланктону відкритих ділянок річки. Це дозволить отримати інформацію щодо відтворення риб родини окуневі *Percidae*, личинки більшості з яких ведуть пелагічний спосіб життя.

Вважаємо за доцільне проводити подібні дослідження на інших притоках Дніпра, що дозволить оцінити їх роль у відтворенні популяцій різних видів риб.

3.2. Річка Котурка

У р. Котурці видове багатство іхтіопланктону виявилось суттєво нижчим, ніж у Віті, що вірогідно пов'язано з багатьма факторами, зокрема й із зарегулюванням русла. Крім того, її іхтіофауна характеризувалась очевидним впливом рибного господарства, який відображався у наявності "домашніх" порід риб та промислових інтродуцентів, які не здатні до природного відтворення у водах України.

3.2.1. Характеристика іхтіофауни р. Котурки

Сучасний склад іхтіофауни р. Котурки налічує 19 видів риб, що належать до 8 родин – коропові, в'юнові, сомові, лососеві, щукові, окуневі, головешкові та бичкові (табл. 3.6). За результатами власних ловів сачком на руслових ділянках річки вище і нижче ставу Двірець нами зареєстровано 10 видів риб, що належать до 5 родин – коропові *Cyprinidae*, лососеві *Salmonidae*, окуневі *Percidae*, головешкові *Odontobutidae* та бичкові *Gobiidae*, а саме: плітка звичайна, товстолобик білий амурський, пічкур звичайний, короп звичайний, карась

китайський, карась сріблястий, микіжа прісноводна, окунь звичайний, головешка ротань та бичок пісочник; основу уловів складали плітка та окунь.

Таблиця 3.6.

Сучасний склад іхтіофауни р. Котурки

№	Таксони
Cyprinidae – коропові	
1	<i>Rutilus rutilus</i> L. – Плітка звичайна
2	<i>Leucaspis delineatus</i> Heckel – Вівсянка звичайна
3	<i>Hypophthalmichthys molitrix</i> Valenciennes – Товстолобик білий амурський
4	<i>Rhodeus amarus</i> Bloch – Гірчак європейський
5	<i>Gobio gobio</i> L. – Пічкур звичайний
6	<i>Ctenopharyngodon idella</i> Valenciennes – Білий амур східноазіатський
7	<i>Cyprinus carpio</i> L. – Короп звичайний
8	<i>Carassius auratus</i> L. – Карась китайський
9	<i>Carassius gibelio</i> Bloch – Карась сріблястий
10	<i>Tinca tinca</i> L. – Лин звичайний
Cobitidae – в'юнові	
11	<i>Cobitis taenia</i> L. – Щипавка звичайна
Siluridae – сомові	
12	<i>Silurus glanis</i> L. – Сом європейський
Salmonidae – лососеві	
13	<i>Parasalmo mykiss</i> Walbaum – Микіжа прісноводна
Esocidae – щукові	
14	<i>Esox lucius</i> L. – Щука звичайна
Percidae – окуневі	
15	<i>Sander lucioperca</i> L. – Судак звичайний
16	<i>Perca fluviatilis</i> L. – Окунь звичайний
17	<i>Gymnocephalus cernuus</i> L. – Йорж звичайний
Odontobutidae – головешкові	
18	<i>Perccottus glenii</i> Dybowski – Головешка ротань
Gobiidae – бичкові	
19	<i>Neogobius fluviatilis</i> Pallas – Бичок пісочник

Серед коропів та карасів траплялись також їх кольорові варіації, які потрапляли у русло зі ставків рибгоспу. Є також достовірні відомості про

наявність у ставках Котурки йоржа звичайного [160]. Крім вищевказаних видів, заданими працівників рибгоспу і місцевих рибалок, у річці також водяться вівсянка звичайна, гірчак європейський, білий амур східноазіатський, лин звичайний, щипавка звичайна, сом європейський, щука звичайна, судак звичайний. Микіжу прісноводну, або райдужну форель, яка іноді траплялась нам у руслі в районі рибгоспу, успішно розводять на рибному господарстві Пущі-Водиці ще з початку минулого століття [129]. Існують відомості про те, що у ставку Карачун, розташованому нижче риборозплідника, можливо сформувалась її місцева популяція, дуже нечисленна, але здатна до самовідтворення [186].

У складі іхтіофауни наявні види-вселенці, зокрема промислові – товстолобик, білий амур та микіжа. Крім того, трапляються і небажані види, наприклад ротан, який імовірно міг потрапити сюди із зарибком промислових риб. Наявність інтродукованих видів безумовно є наслідком діяльності риборозплідника та періодичного зариблення ставків.

В іхтіофауні Котурки, подібно до Віти, спостерігається переважання озерних видів риб, що пояснюється антропогенною зміною гідрологічного режиму. Адже відомо, що зарегулювання річок призводить до перебудови річкової реофільної іхтіофауни в бік переважання лімнофільних видів [102, 178].

3.2.2. Структурна характеристика іхтіопланктону р. Котурки

Серед молоді риб у Котурці загалом виявлено 6 видів риб, що складає 33% загального видового складу (табл. 3.7). Серед них у іхтіопланктоні траплялись 5 видів – плітка звичайна, вівсянка звичайна, плоскирка європейська *Blicca bjoerkna* L., гірчак європейський та окунь звичайний. На дні руслових ділянок влітку (червень–липень) зареєстровано також невеликі скупчення личинок пічкара, однак його рання молодь є типовим представником бентосу і жодного разу не потрапляла у іхтіопланктонні проби. Тому при подальшому аналізі складу іхтіопланктону даний вид не враховується, а розглядається лише в аспекті оцінки складу іхтіофауни та можливостей її відтворення.

Таблиця 3.7.

Видовий склад молоді риб досліджуваних ділянок р. Котурки

№	Таксони	Ділянка річки, де було знайдено личинок	
		Русло	Ставок
Cyprinidae – коропові			
1	<i>Rutilus rutilus</i> L	+	+
2	<i>Leucaspis delineatus</i> Heckel		+
3	<i>Blicca bjoerkna</i> L.		+
4	<i>Rhodeus amarus</i> Bloch		+
5	<i>Gobio gobio</i> L.	+	
Percidae – окуневі			
6	<i>Perca fluviatilis</i> L.	+	

Перших личинок у Котурці виявлено у другій половині квітня на руслових ділянках, тоді було зафіксовано скочування окуня та плітки, які зносились у русло зі ставкової ділянки. При цьому окунь з'являвся приблизно на тиждень раніше, ніж плітка. Аналіз складу іхтіопланктону у руслі подано у наступному розділі, де розглядається покатна міграція молоді риб у досліджуваних річках.

У травні скочування личинок припинялось, тим часом у прибережній зоні ставкової ділянки (ставок Двірець) реєструвались перші личинки. Серед них виявлено личинок чотирьох видів риб: плітки, вівсянки, плоскирки та гірчака. Структура прибережних угруповань молоді постійно змінювалась впродовж сезону (рис. 3.3). Перші личинки з'являлись у II декаді травня при температурі води 14–15°C. Основу іхтіопланктону у цей період складала плітка, яка серед перелічених видів характеризується найбільш раннім нерестом. Її відносна чисельність становила 90%. Личинки вівсянки та плоскирки зустрічались у значно менших кількостях, 8% і 2%, відповідно. Всі личинки були на ранніх етапах розвитку (табл. 3.8).

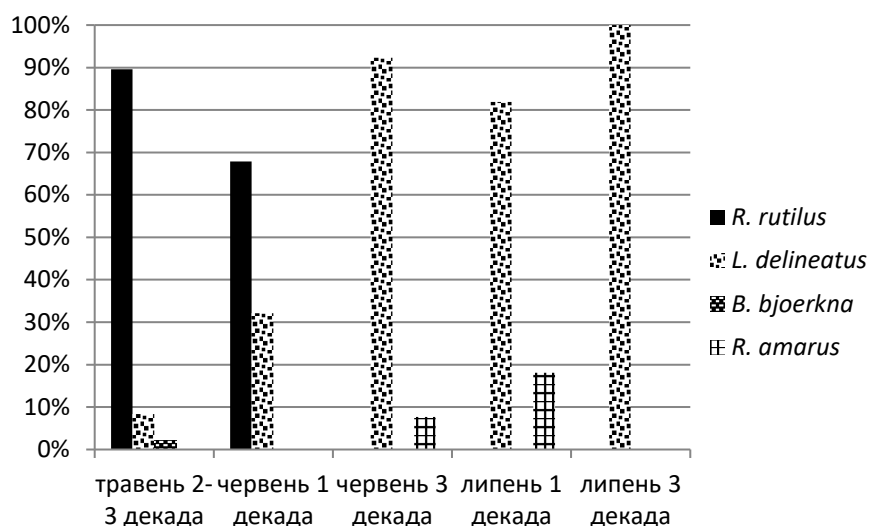


Рис 3.3. Динаміка структури прибережного іхтіопланктону ставкової ділянки р. Котурки

Наприклад, молодь плітки складалась з передличинок етапу В розміром 6,0–6,5 мм та ранніх личинок C_1 розміром 6,0–8,0 мм, при цьому останні чисельно переважали. На цих же етапах була і вівсянка, у якої переважали ранні личинки C_1 розміром 6,5–7,0 мм. Виловлена в одиничному екземплярі плоскирка була на етапі ембріона А розміром 5,0 мм, який щойно вийшов з ікринки. Примітно, що протягом сезону личинки плоскирки більше не ловились, що може свідчити про низьку чисельність цього виду в досліджуваних місцях.

На початку червня при підвищенні температури води до 18–19°C у іхтіопланктоні зросла кількість вівсянки, що свідчить про підвищення інтенсивності її нересту внаслідок прогрівання води. Її відносна чисельність збільшилась до 32%, при цьому 68% все ще припадало на плітку, молодь якої у цей період вже була представлена здебільшого пізніми личинками на етапах D_2 розміром 11–12 мм та Е розміром 12–13 мм. У меншій кількості траплялись ранні личинки C_2 розміром 8,5 мм та D_1 розміром 9,5–10 мм. Вівсянка була представлена личинками, передличинками, а також ембріонами, які щойно вийшли з ікри. При цьому найбільше було передличинок етапу В розміром 5,0–5,5 мм та ранніх личинок на етапі C_1 розміром 5,5–6,0 мм.

Таблиця 3.8.

Динаміка вікової структури прибережного іхтіопланктону ставу р. Котурки

Період		Вид	Частка в іхтіопланктоні, %								
Місяць	Декада		A	B	C ₁	C ₂	D ₁	D ₂	E	F	G
Травень	II–III	Плітка		12	88						
		Вівсянка		20	80						
		Плоскирка	100*								
Червень	I	Плітка				5	10	53	32		
		Вівсянка	12	38	25	13	12				
	III	Вівсянка		50	42	8					
		Гірчак					100				
Липень	I	Вівсянка	1	8	14	10	6	48	13		
		Гірчак						74	21	3	2
	III	Вівсянка		1	5	10	26	45	11	2	<1

Примітка: "*" – виловлена в одиничному екземплярі

У третій декаді червня при подальшому прогріванні води до 21–24°C плітка повністю виключалась із прибережного іхтіопланктону, що пов'язано з перетворенням личинок у мальків і переходом їх на більшу глибину та відстань від берега. Натомість, значно зростала доля вівсянки – її личинки складали основу іхтіопланктону (92%). Разом з вівсянкою наприкінці червня починали траплятись поодинокими особинами личинки гірчака, які нещодавно вийшли з мантийної порожнини двостулкових молюсків і перейшли до активного способу життя (етап D₁ – 8,0 мм). Їх частка в іхтіопланктоні складала 8%. Вівсянка була представлена переважно передличинками B розміром 4,5–5,0 мм та ранніми личинками C₁ розміром 5,0–6,0 мм.

У липні прибережні угруповання молоді ставу Двірець також були представлені тільки вівсянкою та гірчаком. У першій декаді місяця прогрівання

води не спостерігалось, температура навіть дещо знижувалась і трималась на рівні 21–22°C. Відносна чисельність вівсянки та гірчака у іхтіопланктоні складала 82% і 18% відповідно. Вівсянка була представлена личинками практично всіх етапів розвитку, від ембріонів до пізніх личинок, при цьому кількісно переважали останні, а наявність ембріонів свідчила про продовження її нересту. Сумарна частка пізніх личинок етапів D₂ розміром 9,5–11,5 мм та E розміром 11–13 мм становила 61,1%. Гірчак у цей період вже був представлений переважно пізніми личинками D₂ довжиною 8,0–10,5 мм та E розміром 10,5–12,5 мм, а також мальками F розміром 12,5–13 мм та G довжиною 15,5 мм. Наприкінці липня при черговому підвищенні температури води до 23–24°C молодь риб практично не траплялась, лише в окремих місцях знаходили зграйки, представлені винятково вівсянкою; гірчак виключився зі складу іхтіопланктону. Зграйки вівсянки включали практично повний спектр личинок різних етапів розвитку (A–E) та мальків (F–G). Основу іхтіопланктону у цей період складали личинки на етапах D₂ розміром 9,0–11,5 мм, D₁ (8,0–9,5 мм) та E (10,5–13,0 мм).

У серпні прибережного іхтіопланктону на досліджуваних ділянках виявлено не було. Це може свідчити про закінчення нересту риб та завершення планктонного періоду їх молоді, коли сформовані мальки розселяються на більш глибоких ділянках.

Одержані дані показують, що іхтіопланктон р. Котурки має динамічну структуру: першою з'являється молодь ранньонерестуючих видів (окунь, плітка), згодом вона заміщується личинками риб з більш пізнім нерестом (гірчак, вівсянка). Розмірно-вікова структура угруповань іхтіопланктону з плином часу змінюється в бік переважання пізніх личинок та мальків, при цьому у риб з розтягнутим у часі порційним нерестом, таких як вівсянка, період існування в іхтіопланктоні суттєво довший, ніж у видів з одноразовим нерестом і коротким нерестовим періодом, таких як окунь і плітка.

3.3. Характеристика видового різноманіття іхтіопланктону, індекси домінування

Видове різноманіття угруповань гідробіонтів тісно пов'язане із впливом чинників оточуючого середовища. Зміна структури угруповань відбувається як під впливом природних, так і антропогенних чинників. До останніх можна віднести евтрофікацію та забруднення водойм, зарегулювання стоку річок та гідротехнічне будівництво, які ведуть за собою різку зміну умов та здебільшого обумовлюють зниження видового різноманіття гідробіонтів. Скорочується кількість видів, зростає домінування окремих видів, для яких характерні короткі життєві цикли, проявляється раннє настання статевої зрілості, збільшення біомаси та продукції. При евтрофуванні і забрудненні водойм перевагу отримують еврібіонтні види з г-стратегією, в той час як в оліготрофних умовах незабруднених водойм, де різноманіття високе і домінування менш різко виражене, навпаки, більше значення мають стенобіонтні види з тривалими циклами розвитку і К-стратегією [144, 197].

Оскільки більшість малих річок у великих містах зазнають значного антропогенного навантаження, це безумовно відображається на структурі їх біоти [77]. Зокрема, структура іхтіофауни як однієї із верхніх трофічних ланок буде перебувати у безпосередньому взаємозв'язку із чинниками оточуючого середовища. Яскравим прикладом є перебудова іхтіофауни Дніпра після спорудження водосховищ, а також деяких інших річок внаслідок зарегулювання їх стоку, що обумовило зниження чисельності або зникнення реофільних видів, вибагливих до вмісту кисню, та зростання домінування витривалих лімнофільних риб, які змогли пристосуватись до нових умов.

Успішне відтворення риб та його ефективність, яка проявляється насамперед у рясності ранньої молоді та її виживанні, можна вважати одним із основних показників пристосування виду до зміни умов середовища. В той же час, сильне домінування окремих видів на тлі нікчемного функціонального внеску в біоценоз другорядних представників може свідчити про несприятливі умови, які

обумовлюють зростання плодючості та лідируюче положення витривалих видів, найбільш пристосованих до нових умов.

У річці Віті, яка вважається найбільш збереженою у природному стані серед численних малих річок Кива, індекси видового різноманіття були відносно невисокими, хоча і вищими, ніж у Котурці, яка є зарегульованою (табл. 3.9).

Таблиця 3.9.

Характеристика видового різноманіття (за індексом Шеннона)
досліджуваних річок (максимальні значення за період досліджень)

Річка	Ділянка	Індекс Шеннона (H)					
		Травень		Червень		Липень	
		I	II	I	II	I	II
Віта	Русло	0,18	1,40	1,20	0,71	1,35	0,65
	Затока	0,50	0,25	1,18	0,96	0,95	1,43
	Тимчасові водойми	—	—	1,00	0,79	0,96	—
	Заплавні озера	0,63	—	—	0,98	—	—
Котурка	Став "Двірець"	—	0,62	0,91	0,39	0,68	0,00
Дніпро		0,42	1,05	1,18	—	0,37	1,11

Примітки: "I", "II" – перша та друга половини місяця.

За індексами видового різноманіття досліджуваний став Котурки досить подібний до заплавних озер та тимчасових водойм річки Віти, які так само характеризувались низьким видовим багатством – не більше 3–4 видів. Тим часом, у русловій частині та з'єднаній з руслом затоці індекси Шеннона були вищими, що пов'язано як з більшим видовим багатством, так і з більш рівноцінним внеском кожного виду в екосистему за відносною чисельністю в угрупованнях. Зміна індексів протягом сезону свідчить про високу динамічність структури іхтіопланктону, заміщення одних видів іншими, високі коливання їх відносної чисельності у біоценозах. До прикладу, у р. Віті на початку періоду низькі значення індексу різноманіття обумовлені значним кількісним переважанням в іхтіопланктоні плітки на тлі низької кількості інших видів та їх

чисельності. Однак, у кінці травня – на початку червня індекси Шеннона зростають, оскільки з'являються личинки краснопірки та інших видів з більш пізнім нерестом (гірчак, плоскирка карась, лин та ін.), відтак зростає видове багатство, угруповання стають більш вирівняними за відносною чисельністю різних представників.

Серед 13 виявлених у іхтіопланктоні річки Віти видів домінуючу позицію за індексами ценотичного значення Мордухай-Болтовського ($ІЦЗ \geq 0,1$) у досліджуваних ділянках басейну в різні періоди сезону посідали 9 видів: плітка, краснопірка, гірчак, лин, карась, головешка ротань, вівсянка, плоскирка, верховодка. Зокрема, у руслі та затоці виділялись 2 види з високими індексами домінування (від 0,79 до 0,99) – плітка та краснопірка, які також характеризувались найбільшою відносною чисельністю. Перший переважав навесні, другий – в літній період (рис. 3.4). У затоці кількість видів-домінантів за сезон була більшою, ніж у руслі. Зокрема, вище ценотичне значення порівняно з руслом мали такі лімнофільні види, як лин, карась та ротань.

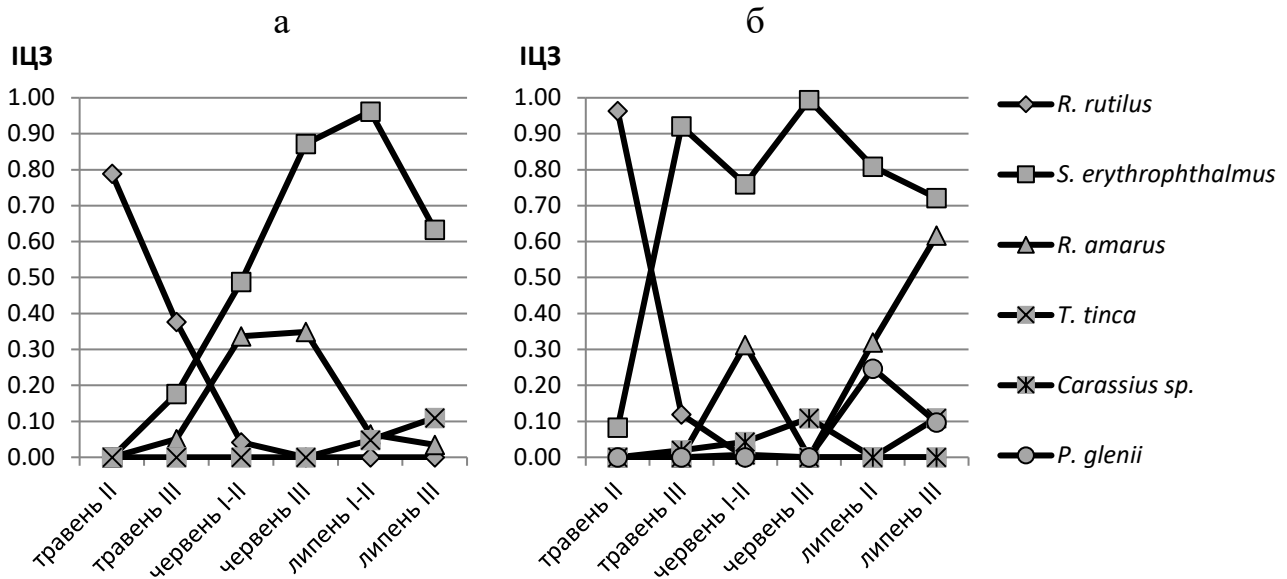


Рис. 3.4 Структура домінування іхтіопланктону на русловій (а) та заплавної (б) ділянках р. Віти (види з $ІЦЗ \geq 0,1$)

У заплавних озерах та тимчасово залитих ділянках заплави структура домінування була іншою. Найвищі індекси ценотичного значення у даних

водоймах спостерігалась у карася (від 0,21 до 0,95), краснопірки (від 0,31 до 0,68) та вівсянки (0,40) (рис 3.5). З одного боку, низьке видове багатство іхтіопланктону негативно характеризує дані ділянки річки з точки зору біорізноманіття, однак нами було показано, що окремі ділянки басейну слугують нерестовищами для певних видів риб, які знаходять для себе необхідні умови для відтворення. До прикладу, якщо у русловій частині Віти та її затоці індекси домінування молоді карася не перевищували 0,1, то у тимчасових водоймах його личинки та мальки були абсолютними домінантами протягом всього сезону (ІЦЗ 0,84–0,95). Тому оцінювати роль таких водойм у збереженні біорізноманіття річки на основі одних лише індексів видового різноманіття недостатньо, необхідно знати склад іхтіофауни та особливості відтворення досліджуваних видів риб, а також внесок кожної з ділянок у загальне видове різноманіття річкового басейну.

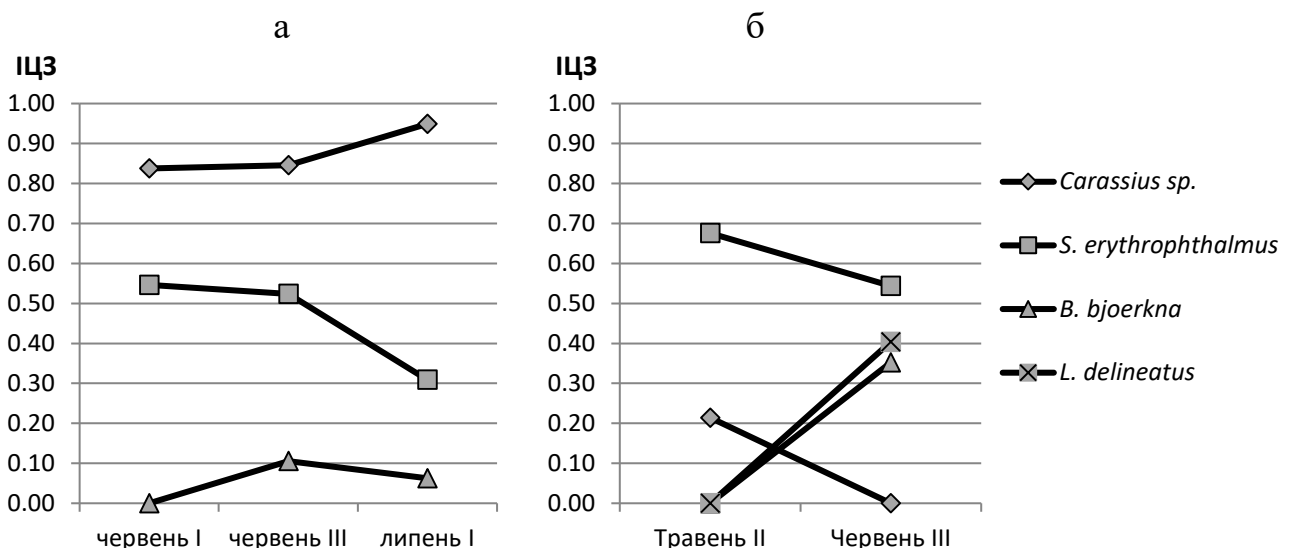


Рис 3.5. Структура домінування іхтіопланктону тимчасових заплавних водойм (а) та заплавних озер (б) р. Віти

У ставковій частині р. Котурки із знайдених чотирьох три види сягали домінантних значень ІЦЗ (рис. 3.6). Отримані показники досить негативно характеризують досліджувану ділянку річки з точки зору різноманіття, вказуючи на те, що інші представники іхтіофауни (карась, лин, короп та ін.), характеризуються незадовільними показниками відтворення. При цьому вівсянка

та гірчак, що превалюють протягом літа, можуть створювати значну харчову конкуренцію молоді промислових видів риби.

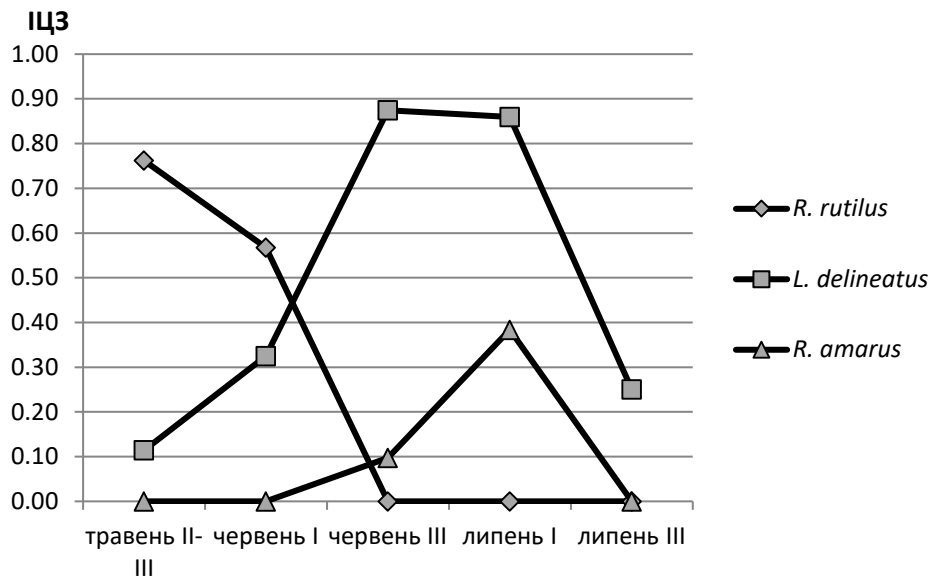


Рис. 3.6. Структура домінування прибережного іхтіопланктону ставкової ділянки р. Котурки (види з ІЦЗ $\geq$ 0,1)

Отримані результати щодо видового різноманіття іхтіопланктону та структури його домінування вказують на те, що у р. Віті умови загалом сприятливі, оскільки велика кількість видів у той чи інший період сезону виходить на домінуючу позицію у біоценозі. Тобто, структура біоценозу відносно вирівняна, а екологічні ніші видів перетинаються між собою.

Показники видового різноманіття для водотоків і водойм басейну верхньої течії Прип'яті, для якої характерний подібний до Віти видовий склад прибережної молоді [3], сильно коливались, сягаючи найвищого значення $H=2,07$ у руслі Прип'яті (табл. 3.10).

Таблиця 3.10.

Видове різноманіття прибережного іхтіопланктону деяких ділянок
верхньої Прип'яті

Ділянка річкового басейну	Період досліджень	Індекс Шеннона
р. Прип'ять	травень III декада	2,07
	липень I декада	0,93
р. Стохід	травень III декада	0,84
	липень I декада	1,39
Заплавне озеро р. Стохід	травень III декада	1,78
р. Стир	травень III декада	1,33

У кінці травня на досліджуваній ділянці Прип'яті було виявлено 7 видів риб, серед яких 4 характеризувались індексами ценотичного значення вище 0,1, а максимальний індекс домінування не перевищував 0,77 (у плітки). На початку липня кількість видів скоротилась до 5 через те, що більш рано нерестуючі плітка та лящ виключились зі складу молоді, індекси ценотичного значення лише трьох видів перевищували 0,1, а максимальне значення сягало 0,88, що свідчить про сильне домінування одного виду (верховодки); як наслідок, індекс Шеннона знизився більш ніж у 2 рази (рис. 3.7).

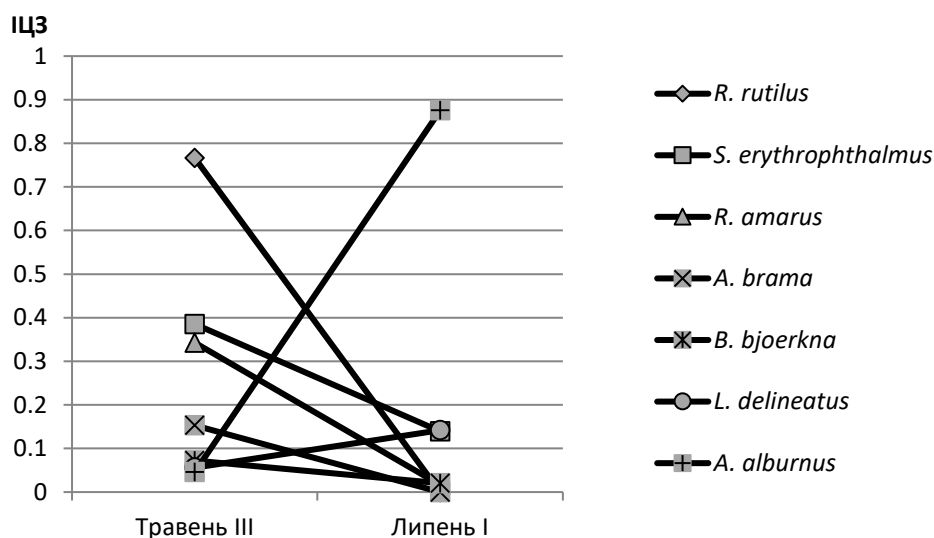


Рис. 3.7. Структура домінування прибережного іхтіопланктону верхньої Прип'яті

Втім, дані коливання індексів не обов'язково свідчать про погіршення умов середовища, а можуть бути наслідком природної почерговості нересту риб та різних показників їх плодючості. Через це в окремі періоди сезону видове різноманіття іхтіопланктону як надзвичайно динамічного угруповання може знижуватись.

Аналіз видового різноманіття іхтіопланктону у досліджуваних малих річках показав, що у р. Віті, яка відносно добре збережена у природному стані і характеризується високою біотопічною різноманітністю, видове різноманіття іхтіопланктону суттєво вище, ніж у р. Котурці, де створення ставків та рибогосподарська діяльність могли вплинути на різноманіття її іхтіофауни. Це означає, що видове різноманіття молоді риб, як і інших гідробіонтів, можна використовувати як один з індикаторів оцінки екологічного стану водних екосистем.

РОЗДІЛ 4. КІЛЬКІСНІ ПОКАЗНИКИ ІХТІОПЛАНКТОНУ, ОСОБЛИВОСТІ ПРОСТОРОВОГО РОЗПОДІЛУ, ПОКАТНА МІГРАЦІЯ

4.1. Динаміка чисельності та біомаси іхтіопланктону

У результаті росту і розмноження гідробіонтів у водних екосистемах відбувається безперервне новоутворення біомаси. Це явище називають біологічною продуктивністю, або здатністю водної екосистеми до утворення певної кількості органічної речовини (біологічної продукції) у вигляді водяних рослин, безхребетних тварин та інших гідробіонтів [30]. Ключовим механізмом формування біологічної продукції (продукційного процесу) є утворення автотрофними організмами (фотосинтетиками) первинної продукції, що надалі використовується гідробіонтами наступних трофічних рівнів. Вона визначає біотичний колообіг органічної речовини. Всі інші ланки продукційного процесу – це етапи використання й перетворення енергії первинної продукції [168].

Поняття "біомаса" і "продукція" використовують для оцінки продукційних властивостей водойм. Біомаса – це кількість живої речовини (в одиницях маси), що припадає на одиницю площі або об'єму (т/м^2 , г/м^2 , г/м^3). Біомаса може бути також виражена в енергетичних одиницях (джоулях), які містяться у відповідній одиниці маси живої речовини. Продукція – це загальна кількість біомаси, яка виробляється популяцією або угрупованням на одиницю площі (об'єму) за конкретний період часу [30].

Іхтіофауна є важливою ланкою у біотичних потоках речовини та енергії водних екосистем. Достатня кормова база та сприятливі умови для виживання ранньої молоді є передумовами формування високої рибопродуктивності водойм та водотоків [124, 125]. У зв'язку з цим, при з'ясуванні продукційних властивостей водних об'єктів необхідним є вивчення їх іхтіофауни, зокрема динаміки чисельності та біомаси ранньої молоді риб, яка є однією з перших ланок консументів у гідроекосистемі. У даному аспекті малі річки як важливі нерестовища відіграють далеко недругорядну роль у відновленні та поповненні популяцій різних видів риб [2].

Чисельність та біомаса іхтіопланктону на одиницю лову (площі) впродовж сезону на досліджуваних водних об'єктах суттєво коливаласьь.

У руслі та постійній затоці р. Віти впродовж сезону чисельність іхтіопланктону знижувалась, в той час як його біомаса зростала. До прикладу, у 2014 р. у руслі чисельність личинок у II декаді травня становила 337 ± 151 екз./м², а у III декаді липня – 67 ± 22 екз./м², тобто знизилась у 5 разів. Питома біомаса іхтіопланктону на початку періоду складала $0,57 \pm 0,24$ г/м², наприкінці періоду – $2,05 \pm 0,62$ г/м², тобто підвищилась більш ніж у 3,5 рази (рис. 4.1).

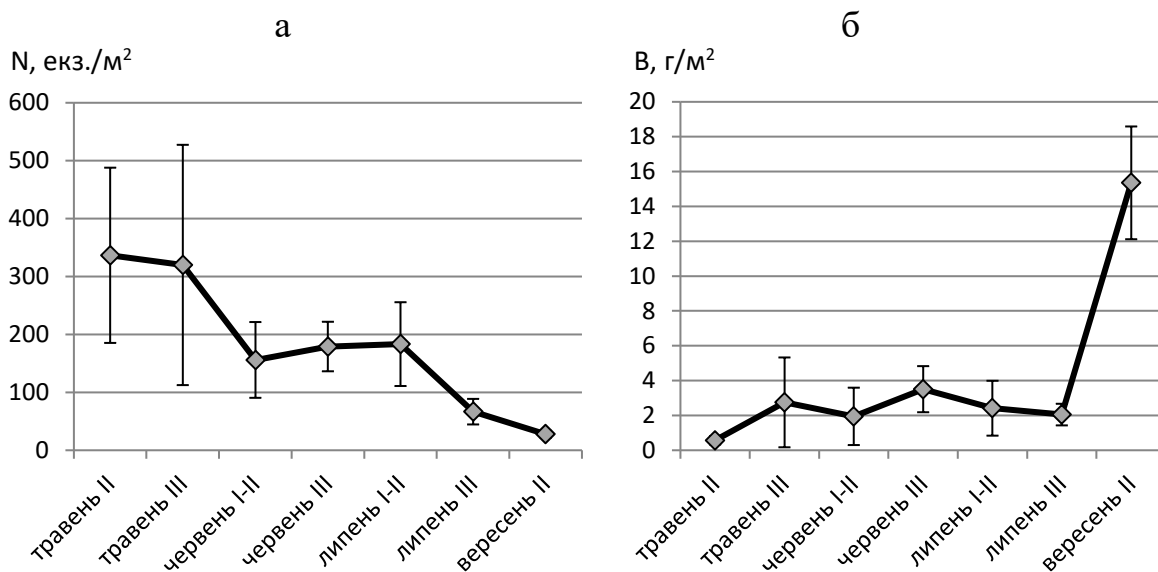


Рис. 4.1. Динаміка чисельності (а) та біомаси (б) прибережного іхтіопланктону та цьогорічок русла р. Віти у 2014 р.

Слід зазначити, що підросла молодь на етапі малька зазвичай мігрувала до глибших ділянок, а та, що залишалась у прибережжі, завдяки високій рухливості могла уникати іхтіопланктонних знарядь лову, відповідно не була врахована у наших розрахунках, тому є всі підстави вважати, що фактична продукція угруповань цьогорічної молоді риб у водоймі буде значно вищою. З метою отримання більш повної картини було проведено облови цьогоріток у прибережній зоні на початку осені за допомогою спливаючих сіток, результати яких показали, що в угрупованнях молоді відбувається подальше зниження чисельності (до 28 ± 6 екз./м²), в той час як біомаса ще більш стрімко зростає (до $15,35 \pm 3,24$ г/м²). Навіть без врахування молоді плітки, яка в цей період покидає

прибережну зону і розселяється на глибших ділянках, накопичення біомаси в угрупованнях молоді риб протягом сезону є досить суттєвим.

У затоці спостерігалась аналогічна закономірність: чисельність іхтіопланктону впродовж весняно-літнього періоду поступово знизилась від 631 ± 159 до 70 ± 43 екз./м², тобто у 9 разів, натомість біомаса зросла від $1,07 \pm 0,27$ до $3,19 \pm 0,97$ г/м², тобто майже у 3 рази (рис. 4.2).

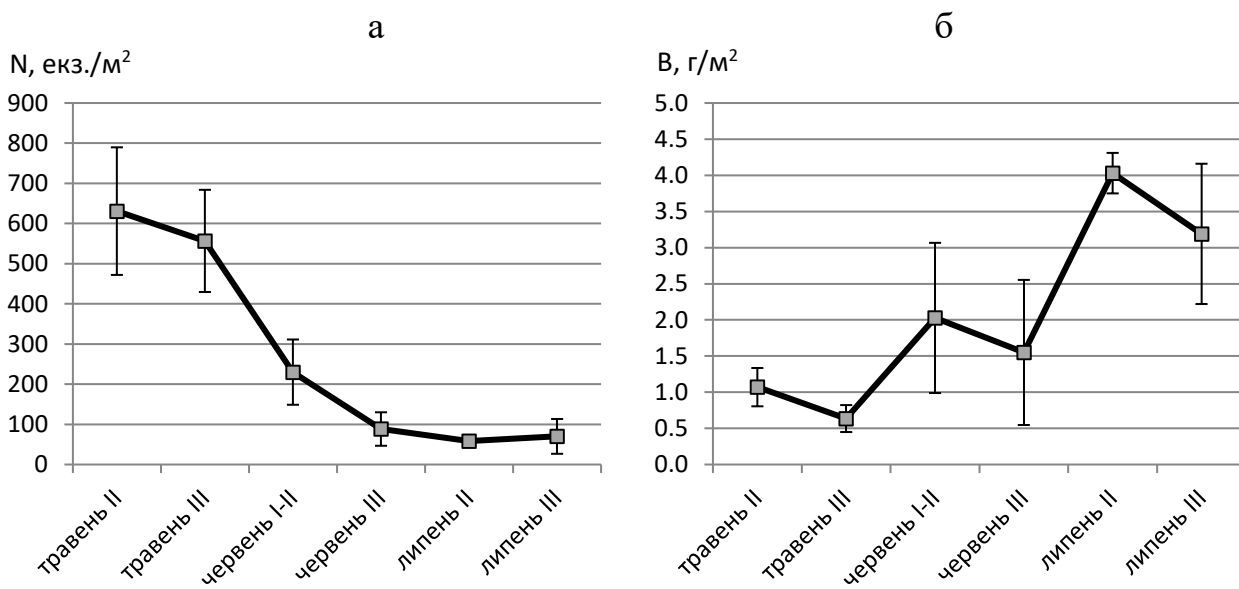


Рис. 4.2. Динаміка чисельності (а) та біомаси (б) прибережного іхтіопланктону затоки р. Віти у 2014 р.

Подібні закономірності у коливаннях чисельності та біомаси іхтіопланктону спостерігались і в інші роки (рис. 4.3, 4.4). Наприклад, у 2012 р. за період досліджень середня по руслу кількість личинок на квадратний метр зменшилась з 565 ± 284 до 187 ± 20 особин (у 3 рази); у 2013 році чисельність молоді за той самий період зменшилась з 793 ± 51 до 113 ± 54 екз./м² (у 7 разів). Це пов'язано з високим ступенем елімінації молоді на ранніх етапах розвитку внаслідок виїдання її хижаками, вразливістю до несприятливих умов водного середовища та природною загибеллю личинок.

Незважаючи на істотне зниження чисельності, біомаса іхтіопланктону зростала. За сезон 2012 р. біомаса іхтіопланктону у руслі зросла з $1,09 \pm 0,36$ до $7,10 \pm 2,22$ г/м² (у 6,5 разів); у 2013 році біомаса зросла з $1,45 \pm 0,05$ до $17,7 \pm 8,21$

г/м² (у 12,2 разів). Це пояснюється інтенсивним ростом личинок, в результаті якого сумарний показник маси незначної кількості пізніх личинок та мальків, які переважають в кінці сезону, значно перевищує сумарну масу великої кількості передличинок та ранніх личинок, які переважають навесні.

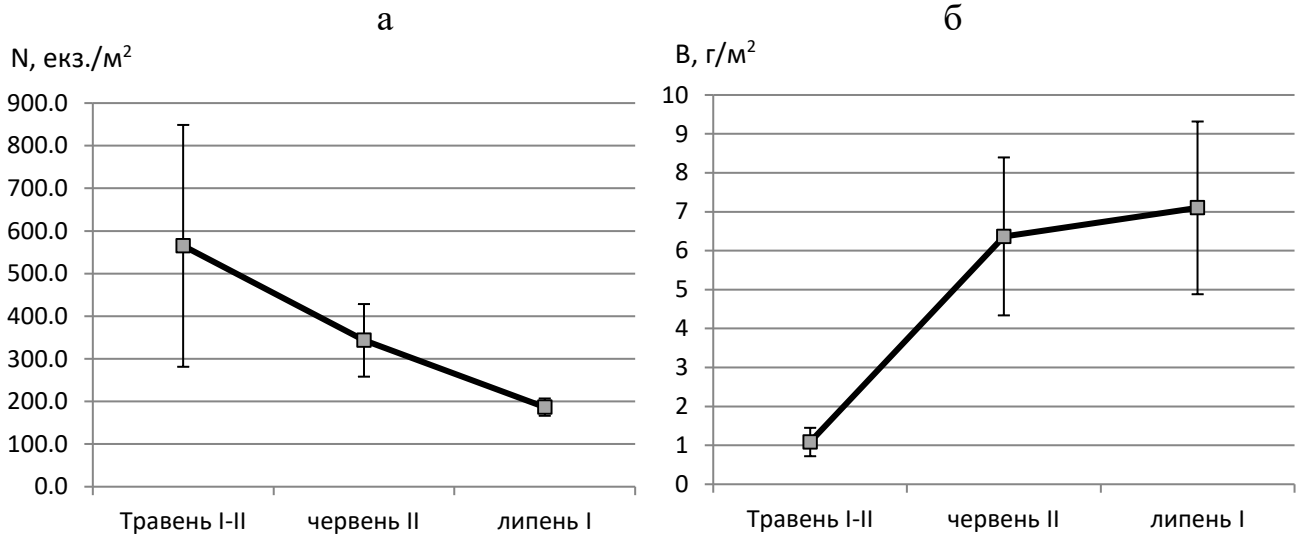


Рис. 4.3. Динаміка чисельності (а) та біомаси (б) прибережного іхтіопланктону русла р. Віти у 2012 р.

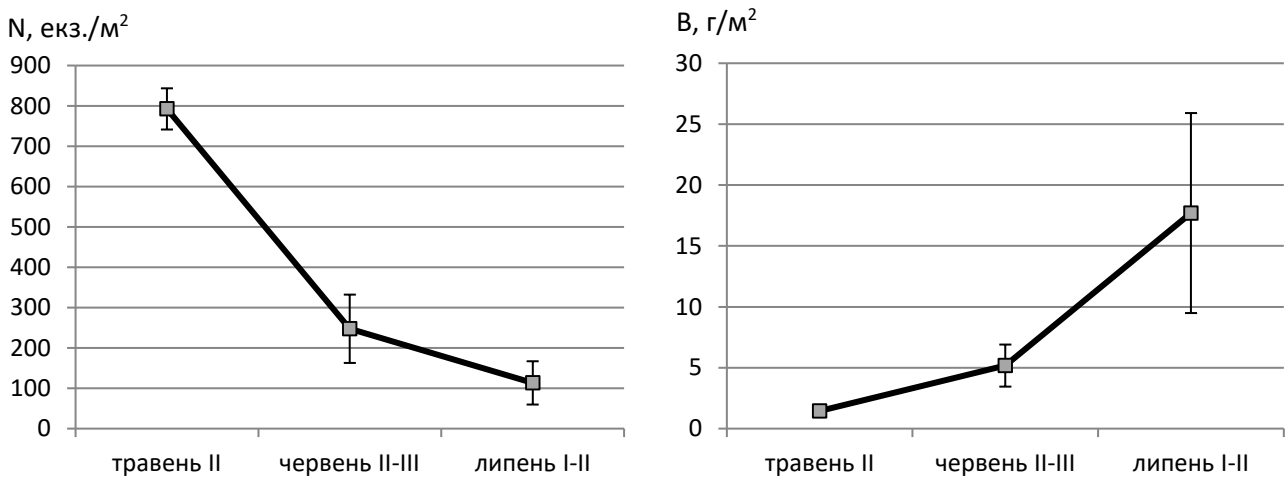


Рис. 4.4. Динаміка чисельності (а) та біомаси (б) прибережного іхтіопланктону русла р. Віти у 2013 р.

У тимчасових затоках, що утворювались внаслідок затоплення заплави під час високого водопілля, питома чисельність молоді за сезон практично не змінювалась і коливалась в межах 310–390 екз./м², в той час як біомаса

збільшилась з 9,55 до 51,4 г/м² (рис. 4.5). Відносну сталість чисельності іхтіопланктону, незважаючи на його елімінацію, можна пояснити тим, що заплавні водойми такого типу внаслідок поступового падіння рівня води у річці дуже сильно зменшуються в розмірах, тому концентрація молоді відносно об'єму води залишається високою.

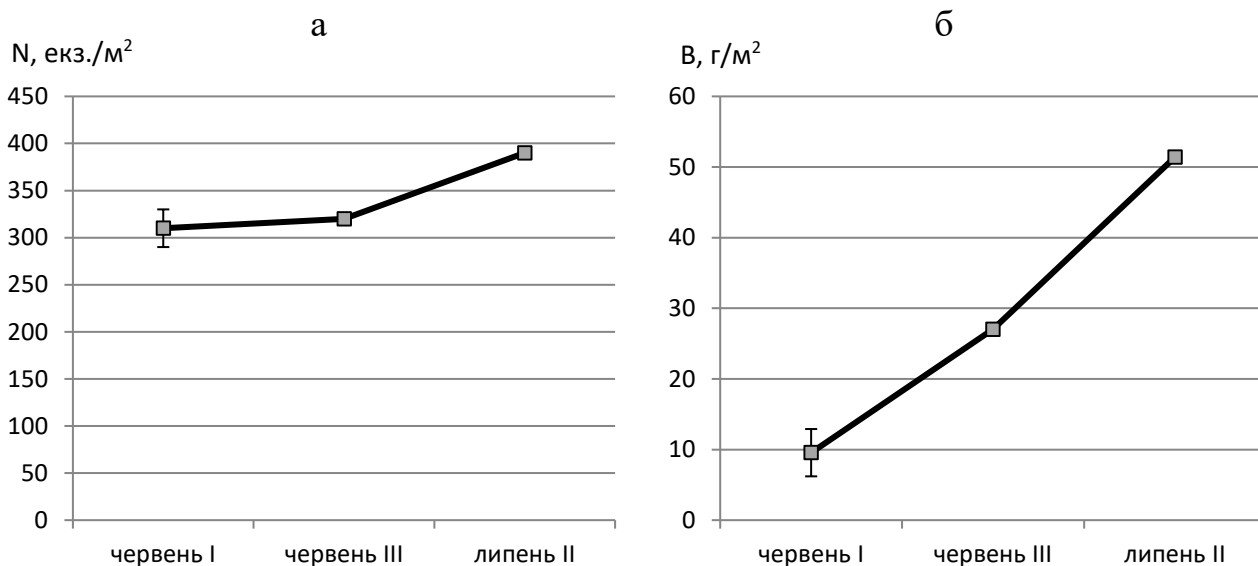


Рис. 4.5. Динаміка чисельності (а) та біомаси (б) іхтіопланктону тимчасової заплавної водойми р. Віти

У прибережній зоні ставкової ділянки р. Котурки перший пік чисельності іхтіопланктону спостерігався на початку травня, складаючи 25 ± 12 екз./м². Даний пік співпадав з виходом личинок плітки, які тоді складали основу іхтіопланктону. До кінця червня чисельність знижувалась до 7 ± 1 екз./м², протягом цього періоду спостерігалась перебудова угруповань, яка полягала у підростанні личинок плітки, перетворенні їх у мальків та переході у більш глибокі та віддалені від берега ділянки. Внаслідок підростання останніх у I декаді червня спостерігався перший пік біомаси – $0,17 \pm 0,16$ г/м². Тим часом іхтіопланктон починав формуватись виходом перших личинок вівсянки та гірчака. До початку липня вихід останніх набув масового характеру, що супроводжувалось стрімким підвищенням питомої чисельності угруповань, яка досягала чергового піку, що суттєво перевищував попередній – 286 ± 137 екз./м². До кінця липня чисельність

іхтіопланктону знову знижувалась внаслідок елімінації молоді, а також її міграцією на глибину в міру підростання. Біомаса угруповань впродовж сезону загалом зростала від $0,04 \pm 0,02$ до $3,07 \pm 2,37$ г/м². Її зниження у кінці червня (до $0,009 \pm 0,003$ г/м²) та липня (до $2,17 \pm 2,17$ г/м²) пов'язане з міграцією підрослої молоді до глибших ділянок водойми. Значні похибки середніх значень чисельності наприкінці сезону вказують на вкрай нерівномірний розподіл молоді (рис. 4.6).

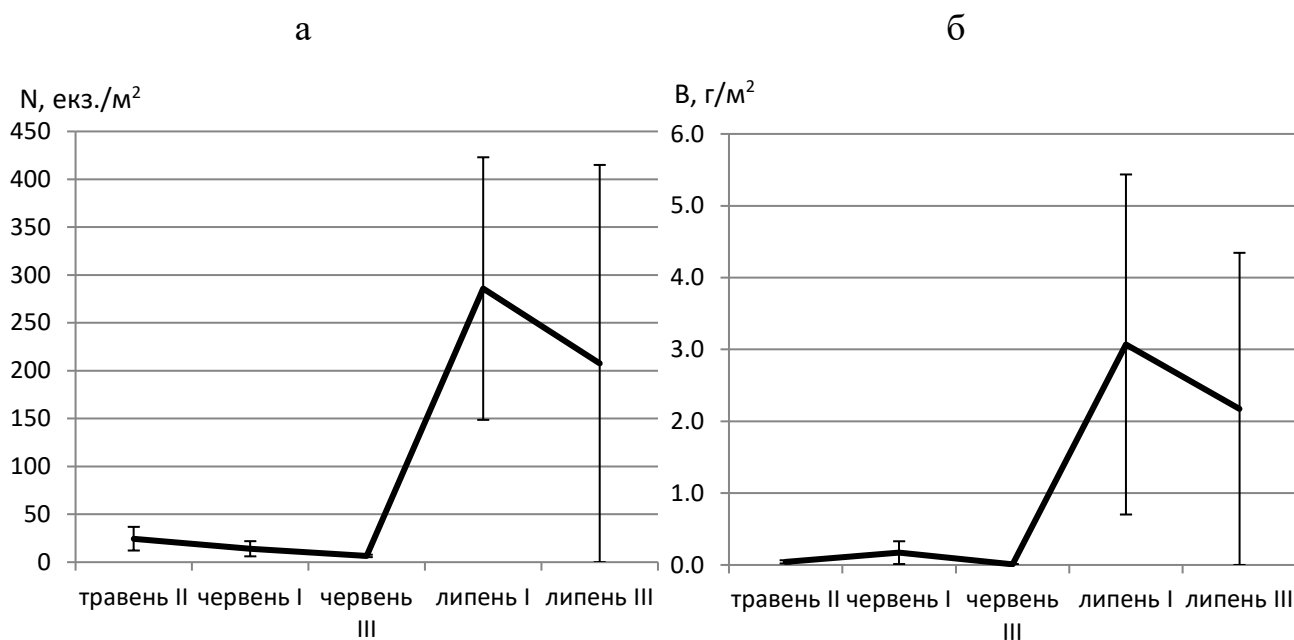


Рис. 4.6. Динаміка чисельності та біомаси прибережного іхтіопланктону ставкової ділянки р. Котурки

Таким чином, загальна біомаса іхтіопланктону у прибережній зоні завжди зростає, навіть без врахування тієї частини підрослої молоді, яка розселяється на більш глибоких ділянках і через зміну біотопу та підвищення активності вже не потрапляє у знаряддя лову. Тобто, фактична продукція угруповань молоді, вірогідно, буде суттєво вищою.

На підставі даних про питому чисельність та біомасу іхтіопланктону можна отримати абсолютні показники для конкретних ділянок водойми, якщо відома їх площа [126]. Однак, при цьому необхідно враховувати особливості розподілу молоді по акваторії, зокрема і те, що личинки більшості коропових риб тримаються прибережних ділянок або заростей рослинності і рідко трапляються у

відкритих місцях. Вірогідно, скупчення іхтіопланктону значною мірою збігаються з місцями нересту плідників, що дає можливість на основі даних про чисельність та біомасу молоді робити висновок про ефективність того чи іншого біотопу як нерестовища.

4.2. Динаміка розмірно-вікової структури молоді найбільш масових видів, особливості розподілу

Структура угруповань молоді риб характеризувалась динамікою не лише видового, а й розмірно-вікового складу. Відомо, що личинки риб характеризуються швидким розвитком і процесом метаморфозу, при якому на окремих умовно виділених етапах розвитку спостерігаються значні зміни у морфології [140]. Під час розвитку личинки разом зі збільшенням її розміру відбувається поступова редукція плавцевої складки, формуються парні та непарні плавці, на завершальному личинковому етапі та перетворенні личинки у малька починає формуватись лусковий покрив, молодь поступово набуває пропорцій, притаманних дорослим особинам [36, 94, 111, 123, 205].

Постійна зміна співвідношення личинок різних розмірів та етапів розвитку була характерна для всіх представників іхтіопланктону річок Віти і Котурки. До прикладу, у руслі та затоці річки Віти найбільш масовими видами (за відносною чисельністю) були плітка та краснопірка, перша з яких складала основу іхтіопланктону навесні, друга – в літній період.

У другій декаді травня, в період масової появи личинок плітки у прибережжі, основна їх частина була представлена ранніми личинками, у яких жовтковий мішок вже розсмоктався (етап C_1). Крім того, значну частку за чисельністю складали передличинки етапу В, які щойно перейшли до активного способу життя. У незначній кількості траплялись і ембріони А; на даному етапі розвитку вони ведуть прикріплений спосіб життя, тому в іхтіопланктоні, мабуть, траплялись ті з них, які щойно вийшли з ікри і ще не встигли прикріпитись до субстрату. У кінці травня траплялись переважно пізні личинки на етапі D_2 , які характеризуються розвитком непарних плавців та суттєвою редукцією плавцевої

складки. У незначній кількості траплялись ранні та пізні личинки на етапах D₁ та E відповідно. На початку літа в іхтіопланктоні траплялись винятково мальки плітки зі сформованим лусковим покривом. У незначній кількості мальки плітки зустрічались у прибережних угрупованнях іхтіопланктону до кінця червня, при цьому їх розміри збільшувались (табл. 4.1, 4.2).

Таблиця 4.1.

Динаміка вікової структури ранньої молоді плітки у руслі р. Віти

Період	Відносна чисельність по етапах розвитку, %								
	A	B	C ₁	C ₂	D ₁	D ₂	E	F	G
Травень II	1,2	18,3	80,5	-	-	-	-	-	-
Травень III	-	-	-	-	6,2	89,9	3,9	-	-
Червень I	-	-	-	-	-	-	-	-	100
Червень III	-	-	-	-	-	-	-	-	100

Примітка: "I", "II", "III" – тут і далі в розділі – декади місяця

Таблиця 4.2.

Динаміка розмірної структури ранньої молоді плітки у руслі р. Віти

Період	Довжина тіла (l, мм)* по етапах розвитку								
	A	B	C ₁	C ₂	D ₁	D ₂	E	F	G
Травень II	<u>6,5–6,5</u> 6,5	<u>6,0–7,0</u> 6,5	<u>6–8</u> 7	-	-	-	-	-	-
Травень III	-	-	-	-	<u>9,5–10</u> 10	<u>10–11,5</u> 10,5	<u>11,5–12,0</u> 11,5	-	-
Червень I	-	-	-	-	-	-	-	-	<u>15,0–15,0</u> 15,0
Червень III	-	-	-	-	-	-	-	-	<u>15,0–20,0</u> 19,0

Примітка: "*" – $\frac{\text{мінімум} - \text{максимум}}{\text{мода}}$

Структура молоді краснопірки, на відміну від плітки, характеризувалась значно більшою кількістю різних етапів розвитку личинок одночасно (табл. 4.3, 4.4). Це пов'язано з тим, що у плітки одноразовий нерест і досить короткий нерестовий період, в той час як краснопірка характеризується порційним нерестом і ширшим діапазоном температур, при якому він відбувається.

Внаслідок цього навіть у кінці липня у незначній кількості ще траплялись ранні личинки краснопірки (етапи C₂, D₁), хоча загалом співвідношення етапів розвитку протягом сезону змінювалось в бік переважання пізніх личинок (етапи D₂–E). Незначна частка мальків пояснюється тим, що вони стають більш активними і розселяються на глибших ділянках, внаслідок чого виключаються зі складу прибережного іхтіопланктону.

Таблиця 4.3.

Динаміка вікової структури ранньої молоді краснопірки у руслі р. Віти

Період	Відносна чисельність по етапах розвитку, %							
	B	C ₁	C ₂	D ₁	D ₂	E	F	G
Травень III	15,9	69,6	2,2	10,9	1,4	-	-	-
Червень I	7,3	13,7	37,1	25,0	16,9	-	-	-
Червень III	0,5	4,1	22,8	22,3	22,8	7,3	18,7	1,6
Липень I-II	4,4	19,8	12,8	8,4	19,8	22,5	8,4	4,0
Липень III	-	-	0,9	6,4	30,3	56,0	2,8	3,7

Таблиця 4.4.

Динаміка розмірної структури ранньої молоді краснопірки у руслі р. Віти

Період	Довжина тіла (l, мм)* по етапах розвитку							
	B	C ₁	C ₂	D ₁	D ₂	E	F	G
Травень III	<u>5,0–6,0</u>	<u>5,5–6,5</u>	<u>6,5–6,5</u>	<u>8,0–9,0</u>	<u>9,5–9,5</u>			
	5,5	6,0	6,5	8,5	9,5	-	-	-
Червень I	<u>5,0–5,0</u>	<u>5,5–6,5</u>	<u>6,0–8,0</u>	<u>7,0–8,5</u>	<u>9,0–11,0</u>			
	5,5	6,5	6,5	8,0	10,0	-	-	-
Червень III	<u>5,5–5,5</u>	<u>5,5–6,0</u>	<u>7,0–8,0</u>	<u>7,5–9,0</u>	<u>9,5–11,0</u>	<u>11,0–12,0</u>	<u>13,5–16,5</u>	<u>15,5–16,0</u>
	-	6,0	7,5	8,0	10,0	11,0	15,0	16,0
Липень I-II	<u>5,5–5,5</u>	<u>5,5–6,5</u>	<u>6,5–8,0</u>	<u>8,0–8,5</u>	<u>8,5–11,0</u>	<u>10,5–13,0</u>	<u>13,0–15,0</u>	<u>15,0–17,5</u>
	5,5	5,5	7,0	8,5	10,0	12,0	14,0	17,5
Липень III			<u>7,0–7,0</u>	<u>7,0–8,5</u>	<u>8,5–10,5</u>	<u>10,0–12,5</u>	<u>13,0–15,0</u>	<u>15,5–21,0</u>
	-	-	-	8,0	10,0	10,5	13,0	21,0

Примітка: "*" – $\frac{\text{мінімум} - \text{максимум}}{\text{мода}}$

Зміна розмірно-вікової структури молоді більшості риб супроводжувалась зміною їх розподілу, яка полягала у поступовому віддаленні підрослої молоді від берега та переміщенні її на більшу глибину. Для плітки і краснопірки

спостерігалась така закономірність: личинки на етапах А–С₂ переважно зустрічались біля самого краю берега чи заростей на ділянках з глибиною до 0,3–0,4 м, тримаючись переважно верхніх шарів води, личинки та мальки на етапах D₂–G ловились переважно на відстані 1–2 м від урізу води, на ділянках з глибиною 0,5–1,0 м, розподіляючись переважно в товщі води. Личинки на етапі D₁ у просторовому розподілі молоді займали проміжне положення (табл. 4.5).

Таблиця 4.5.

Особливості розподілу молоді плітки та краснопірка у різні періоди
залежно від зрілості личинок

Період	Відстань від берега	Вид	Етап розвитку	Відносна чисельність, %
Травень III	Біля урізу	краснопірка	B	7,9
			C1	71,1
			C2	5,3
			D1	13,2
			D2	2,6
	1,5–2 м	плітка	D1	5,9
			D2	90,2
			E	3,9
Червень III	Біля урізу	краснопірка	B	2,6
			C1	10,3
			C2	71,8
			D1	15,4
	1,5–2 м	краснопірка	D1	4,3
			D2	8,5
			F	72,3
			G	12,8
		плітка	G	2,1

Завдяки таким особливостям плітка та краснопірка практично завжди займали різні ділянки річки, зрідка трапляючись в одній пробі разом. Таке розділення біотопів забезпечувалось також суттєвою різницею у періодах нересту, і, як видно з таблиць, при масовій появі личинок краснопірки плітка була вже на більш пізніх етапах розвитку і займала глибші та більш віддалені від берега ділянки. Це

зводить до мінімуму трофічну конкуренцію між ранньою молоддю цих масових видів риб, що забезпечує їх успішний розвиток. На сегрегацію екологічних ніш у плітки та краснопірки звертали увагу й інші дослідники [226].

На розподіл молоді також впливали зарості вищих водяних рослин. За відношенням до нерестового субстрату більшість видів у іхтіопланктоні належали до групи фітофілів. Їх нересту в р. Віті сприяє значна кількість водяних рослин різних екологічних груп [170]. У русловій зоні через наявність течії та більшу глибину зарості розміщені здебільшого вздовж берегів. Натомість, у заплавних водоймах, де практично відсутня течія і менші глибини, макрофіти простягаються далі від берегів і місцями вкривають значні площі. Рослинність була представлена багатьма видами різних екологічних груп та змінювалась протягом сезону. Дослідження показали, що зарості водяних рослин є основними місцями скупчення іхтіопланктону. Личинки здебільшого збирались зграйками у "вікнах" між заростями. Окремі види, такі як лин, головешка та морська голка, у найбільших кількостях ловились у самій товщі заростей; на відміну від інших видів, їх підрослі личинки та мальки не переміщувались на глибину, а залишались у заростях. Разом з тим, під рослинами, які утворюють суцільні килими, погано проникні для сонячного світла (ряска, спіродела, сальвінія тощо), личинок майже ніколи не траплялись, за винятком поодиноких личинок краснопірки та карася у заплавних водоймах.

Взаємний розподіл прибережної молоді коропових риб залежав як від розміру личинок, так і від прозорості води. Наприклад, у ставках Котурки, де прозорість за диском Секкі не перевищувала 0,4–0,5 м, кількість личинок плітки на один сачок на етапах В–D₁ складала всього 1–5 особин, при цьому личинок отримували практично при кожному підйомі сачка. На етапах D₂–Е личинки траплялись лише в окремих місцях прибережжя, однак за один підйом сачка тоді виловлювали 16–20 особин. Подібну закономірність виявлено і для вівсянки, личинки якої на ранніх етапах (А–D₁) траплялись практично по всьому прибережжю у кількості 1–15 особин на сачок, на більш пізніх етапах (D₂–F) молодь ловилась на окремих ділянках до 50 особин на сачок. Це дає підстави

стверджувати, що у ставках Котурки ембріони та ранні личинки коропових риб (етапи A–D₁) тримаються переважно розосереджено вздовж берегів, а пізні личинки та мальки (етапи D₂–G) збираються у досить щільні зграйки. На відміну від Котурки, у р. Віті, де прозорість води сягала 1–3 м, личинки збирались у щільні зграї одразу після переходу до активного способу життя (етап В). У I–II декадах травня вони ловились у великій кількості (до 138 особин/сачок) і вкрай рідко траплялись поодинокими особинами.

4.3. Покатна міграція

Внаслідок віддалення від берегової лінії і потрапляння у потік частина молоді скочувалась за руслом, здійснюючи у такий спосіб покатну міграцію. Покатна міграція є невід'ємною складовою міграційного циклу риб і полягає у переміщенні молоді риб вниз за течією. Найбільш яскраво явище покатної міграції, особливо її пасивна форма – дрифт, виражена в ранні періоди онтогенезу. Покатні міграції характерні для молоді практично всіх видів риб – донних і пелагічних, прохідних та жилих, відрізняється лише їх протяжність [148]. Існує велика кількість робіт, присвячених вивченню скочування молоді різних видів риб як у непорушених, так і у зарегульованих річках, однак, в межах України до сьогодення такі дослідження носили епізодичний характер і проводились лише у Дніпрі та деяких його притоках [27, 28, 34, 81]. Покатна міграція ранньої молоді риб може відбуватись як за умов швидкої течії, так і при сповільненому водообміні та зарегулюванні русла [158, 204]. З огляду на це, доцільним є дослідження міграційних можливостей молоді риб у річках Віті та Котурці, які мають різний характер трансформації русла.

4.3.1. Покатна міграція молоді риб у незарегульованій річці

У р. Віті покатну міграцію реалізували 10 видів риб, що належать до 4 родин – коропові, щукові, голкові та головешкові, а саме: плітка, краснопірка, верховодка, плоскирка, лящ, карась сріблястий, лин, щука, морська голка, головешка ротань. Отже, по руслу скочувались практично всі представники його

прибережних угруповань, за винятком трьох видів – вівсянки звичайної, гірчака звичайного та тупоногого бичка західного. Вівсянка у басейні Віти траплялась тільки у заплавних озерах, які навіть під час весняного водопілля рідко сполучаються з основним руслом. Інші два види надають перевагу зарослим ділянкам і рідко виходять на відкриту воду.

У руслі Віти більша частка молоді риби, а саме 84% від загальної кількості зареєстрованих мігруючих особин, скочувалась в темну пору доби. Така закономірність пов'язана, очевидно, із зникненням зорової орієнтації в темряві, внаслідок чого молодь з мілководь переміщується у межуючі з русловим потоком ділянки прибережжя, а потім у русловий потік, де мігрує протягом ночі.

Змінювалась і інтенсивність дрейфу, яку розраховували як чисельність личинок чи мальків на об'єм води. Найбільш чітку закономірність простежено на початку періоду, у пік водопілля та масового виходу личинок більшості представників іхтіофауни р. Віти (рис. 4.7). Із наведеного графіка видно, що вдень чисельність покатників поступово зростала і досягала піку у темряві, в часовому проміжку 24⁰⁰ – 03⁰⁰. Вдень скочувалась верховодка (вік 1+, $l=55$ мм) та морська голка (1+, $l=120$ мм). В нічний період по руслу скочувалось личинки та мальки шести видів риби, а саме: плітки (етапи D₂–F, $l=9$ –15 мм), краснопірки (D₁–E $l=8$ –11 мм), плоскирки (D₂–E, $l=11$ мм), ляща (D₂–F, $l=12$ –17 мм), щуки (етап G–H, $l=65$ мм) та головешки ротаня (етап D₁, $l=5$ мм).

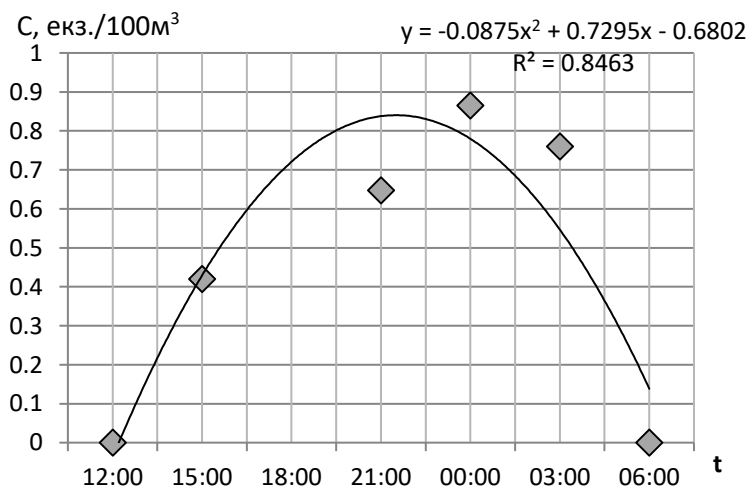


Рис 4.7. Добова динаміка чисельності покатної молоді р. Віти впродовж доби у I декаді червня 2013 р.

З настанням межені у кінці червня видове багатство покатної молоді суттєво знижувалось, що може бути пов'язано зі спільною дією таких чинників, як уповільнення течії та підростання мальків, у зв'язку з чим їх максимальна швидкість плавання наближається до швидкості течії річки. У цей період відмічено скочування лише мальків краснопірки та плоскирки (етап G, $l=16$ мм), яке відбувалось винятково вночі (00 год).

На початку липня серед іхтіопланктону виявлено морську голку ($l=140$ мм) та личинок краснопірки (етап D₁, $l=8$ мм). У даному випадку, як і у попередні періоди, очевидно, відбувалось винесення личинок із прибережної зони. Морська голка, як і у період водопілля, траплялась у світлий період доби.

На початку серпня знову спостерігалось підвищення видового багатства покатної молоді. Повторна активізація покатної міграції у молоді багатьох видів риб спостерігається після досягнення малькового етапу розвитку, що було показано попередніми дослідженнями, зокрема на Дніпрі та Волзі [81, 156, 157]. У даний період у русловому потоці зареєстровано покатну міграцію 6 видів риб – краснопірки, плоскирки, ляща, сріблясного карася, лина та головешки ротаня. Найвища концентрація мігрантів спостерігалась вночі (00 год) (рис 4.8).

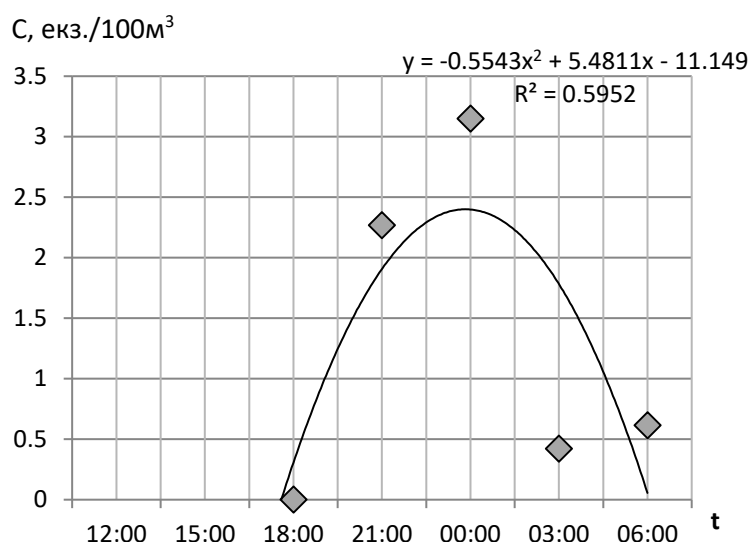


Рис 4.8. Динаміка чисельності покатної молоді русла р. Віти протягом доби у ІІ декаді серпня 2013 р.

Під час кожної добової станції річка Віта змінювала напрямок течії. Скочування молоді риб фіксувалось як при прямій, так і при зворотній течії. Слід зазначити, що за увесь період дослідів 84% від загальної кількості зареєстрованих риб скочувались у напрямку вниз до гирла і лише 16% – у зворотному напрямку. Тобто, незважаючи на нетиповий гідрологічний режим річки, більша частина молоді риб скочувалась в напрямку до гирла.

4.3.2. Покатна міграція молоді риб у зарегульованій річці

У р. Котурці за руслом відмічено скочування личинок лише двох видів риб – окуня та плітки. Покатна міграція спостерігалась лише у квітні місяці. Максимальна кількість личинок спостерігалась 22 квітня – 5–12 екз./лов або 53 ± 6 личинок на 100 м^3 води. 29 квітня кількість личинок значно знизилась: 1–7 екз./лов або 13 ± 2 екз./ 100 м^3 . Біомаса іхтіопланктону у руслі 22 квітня коливалась в межах 0,046 до 0,140 (в середньому $0,084 \pm 0,012$) г/ 100 м^3 , 29 квітня – 0,007–0,053 (в середньому $0,023 \pm 0,003$) г/ 100 м^3 (рис. 4.9).

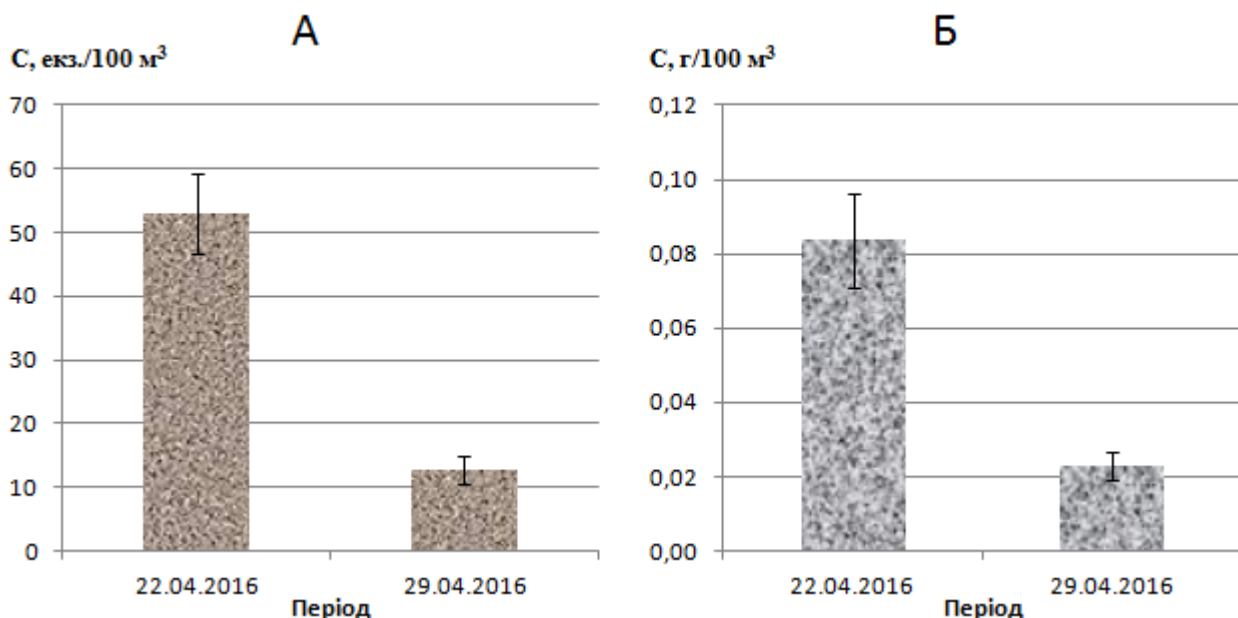


Рис. 4.9. Динаміка чисельності (а) та біомаси (б) іхтіопланктону русла р. Котурки.

22 квітня скочувались винятково личинки окуня, 29 квітня в іхтіопланктоні з'явилися також личинки плітки. Личинки обох видів у кінці квітня скочувались приблизно в однаковій кількості з незначним переважанням окуня (52% окуня і

48% плітки). Структура іхтіопланктону та співвідношення личинок різних етапів протягом періоду досліджень істотно змінювалась (табл.4.6).

Таблиця 4.6.

Структура руслового іхтіопланктону р. Котурки

Дата	Вид	Частка в іхтіопланктоні, %				
		Загальна	A ₁	A ₂ (A)*	B	C ₁
22.04	Окунь	100	9	34	21	36
29.04	Окунь	52	-	8	15	77
	Плітка	48		83	17	-

Примітка: "*" – етап A₂ – для окуня, A – для плітки

22 квітня основу іхтіопланктону складали ембріони окуня на етапах A₁ і A₂ розміром 5,0–7,0 мм та його личинки з наповненим повітрям плавальним міхуром (етап C₁) розміром 6,5–7,0 мм. Також зустрічалась невелика кількість личинок з ненаповненим плавальним міхуром (етап B). 29 квітня серед молоді окуня переважали личинки етапу C₁ розміром 6,5–8,0 мм, у меншій кількості траплялись ембріони A₂ та личинки на етапі B.

Молодь плітки, що скочувалась, була представлена винятково передличинками з жовтковим мішком (етапи A, B), серед них переважали ембріони A, незначну частку в іхтіопланктоні складали передличинки з наповненим повітрям плавальним міхуром (етап B). Слід відмітити, що ембріони плітки A на момент відбору проб були більшими за розмірами (6,0–7,0 мм), ніж передличинки B (5,0–6,5 мм). Це можна пояснити більш пізнім їх виходом з ікри при вищій температурі води. Така закономірність розвитку, при якій вища температура води обумовлює формування більших за розміром ембріонів, виявлена не тільки у плітки [111], а й у деяких інших риб, зокрема, карася золотого *Carassius carassius* L. [229]. Також характерно, що в період масової появи молоді плітки у ставках, скочування її личинок не фіксувалось ні нижче ставу Горащиха, ні нижче Двірця. Вірогідно, відсутність дрефту плітки у період

масового виходу її личинок можна пояснити розвитком прибережної водяної рослинності, в результаті чого знижується роль відкритих нерестовищ, із яких скоріш за все і відбувається вихід личинок у пелагіаль.

Максимальний розмір дрейфуючих личинок окуня сягав 8,0 мм, плітки – 7,0 мм. Перші, за системою В. В. Васнецова для окуневих риб [35, 36], відповідають етапу C_1 , на якому уже відсутній жовтковий мішок, а плавальний міхур заповнений повітрям; другі, згідно з етапністю розвитку коропових, – етапу В, що характеризується заповненням плавального міхура та залишками жовткового мішка.

Скочування молоді окуня зі ставка у русло пов'язане з пелагічним способом життя його личинок на ранніх етапах розвитку, який також характерний для багатьох інших окуневих риб [107, 191, 148]. Це дає їм можливість легко переноситись течією через водостоки ставків. Цілодобове скочування личинок окуневих риб в період їх перебування у пелагіалі спостерігалось багатьма дослідниками [34, 27, 147, 157]. Вірогідно, при досягненні розмірів 8,0 мм і більше личинки стають прудкішими і не потрапляють у водоскидні колодязі. Відсутність більших личинок окуня в іхтіопланктоні може також вказувати на поступовий перехід його молоді з пелагіалі у літораль [250, 254]. На відміну від окуня, ембріони плітки, як і більшості коропових риб, після виходу з ікри прикріплюються до рослин, на яких висять до наповнення плавального міхура і досягнення першого личинкового етапу В, після чого вони відкріплюються і переходять до вільного плавання, тримаючись зграйками біля берега. Однак, показано, що невелика частка ембріонів плітки після виходу з ікри здійснює вертикальні переміщення (подібно до личинок окуня) у пошуках субстрату для прикріплення [111]. Очевидно, внаслідок цього цього невелика частина личинок плітки також потрапляє в пелагіаль, що було показано, зокрема, для водосховищ ріки Волги [191, 192]. Наявність личинок в пелагіалі може бути також пов'язана з тим, що для плітки характерні і відкриті нерестовища, розміщені на глибинах вдалині від берега [108, 138]. Оскільки максимальний розмір дрейфуючих

личинки плітки складав 7,0 мм, є підстави вважати, що більші за розміром личинки покидають пелагіаль і мешкають винятково у прибережній зоні.

Отримані результати щодо покатної міграції ранньої молоді риб у Котурці слугують яскравою ілюстрацією того, що навіть у зарегульованих річках з перепадом висот між ставами у декілька метрів, де греблі повністю відрізають шляхи міграцій дорослих риб, цілком можливе низхідне розселення риб шляхом скочування на етапі їх планктонного розвитку через водоскидні колодязі ставків у русловій ділянці, а звідти – уже в розташовані нижче ставки. Однак, варто відмітити значно бідніший видовий склад покатної молоді р. Котурки порівняно з р. Вітою, що значною мірою може бути пов'язано із зарегулюванням її стоку.

Отримані дані є підґрунтям для подальших досліджень іхтіопланктону та іхтіофауни річки Котурки на інших її ділянках. Зокрема, відкритим залишається питання щодо можливості розмноження реофільних видів риб.

4.4. Визначення термінів нересту за структурою іхтіопланктону

За показниками іхтіопланктону можна отримати інформацію про нерест плідників. Відомо, що найбільш важливим чинником, який визначає настання нересту риб та його тривалість, є температура води [139]. У Котурці протягом весняно-літнього сезону спостерігалось поступове прогрівання води з піком у кінці червня та поступовим зниженням у серпні, при цьому на русловій ділянці температура зазвичай була на 1–2°C нижчою (табл. 4.7), що може бути пов'язано з підживленням русла холодними струмками, які витікають з численних джерел, а також розташуванням досліджуваних руслових ділянок річки переважно у лісовій зоні, де сонячні промені перекриваються кронами дерев.

На підставі одержаних даних про структуру іхтіопланктону та наукової інформації щодо термінів інкубації ікри і дозрівання личинок до певних етапів при різній температурі [149, 185] ми змогли визначити орієнтовні терміни нересту досліджуваних видів риб.

Таблиця 4.7.

Температура води руслової та ставкової ділянок р. Котурки впродовж
весняно-літнього сезону

Період		Температура, °С	
Місяць	Декада	Став	Русло
Квітень	I	7–8	6–7
	II	10–11	9–10
	III	12–13	11–12
Травень	I	14–15	13–14
	II–III	15–17	14–16
Червень	I	18–19	17–18
	II	20–21	19–20
	III	23–24	22–23
Липень	I	21–22	20–21
	III	23–24	21–22
Серпень	II	19–20	18–19

Окунь. На початку періоду (22 квітня) в іхтіопланктоні траплялись не тільки ембріони окуня, але й личинки на етапі C_1 , вік яких, за різними даними, становить близько 10–11 днів після виходу з ікри [104]. Отже, перші ембріони окуня, очевидно, вийшли з ікри на 10–11 днів раніше – на початку другої декади квітня при температурі води близько 10°C, а перші плідники розпочали нерест на початку місяця при температурі води близько 7°C, оскільки розвиток ікри окуня, за нашими даними [201], триває щонайменше 10 днів. Поява окремих ембріонів окуня наприкінці місяця вказувала на продовження нересту до початку третьої декади квітня при температурі 10–11°C. Отже, нерест окуня в Котурці тривав близько 20 днів, з початку квітня при 7°C до початку третьої декади місяця при 10–11°C.

Плітка. Перші ембріони плітки, які щойно вийшли з ікри, були знайдені серед дрейфуючого іхтіопланктону 29 квітня. Разом з ембріонами скочувались і передличинки етапу В. Відомо, що наповнення плавального міхура повітрям у передличинок плітки та перехід їх до активного плавання відбувається через 3–4 доби після виходу з ікри [111]. Отже, перші ембріони плітки скочувались на 3–4 дні раніше. За літературними даними, інкубаційний період її ікри приблизно

рівний такому у окуня і триває близько 10–11 діб, а це вказує на те, що плітка почала нереститись у другій декаді квітня при температурі води близько 10°C. Співставлення отриманих орієнтовних термінів розмноження обох видів показало, що нерест перших плідників плітки у Котурці проходив одночасно з нерестом більш пізніх плідників окуня. Поява великої кількості личинок плітки у прибережній зоні ставка у II декаді травня вказує на те, що масовий нерест її припадає на третю декаду квітня – першу декаду травня і температурний діапазон 13–15°C.

Аналогічно було визначено, що нерест гірчака розпочався у першій декаді червня при температурі 18–19°C, а його масове розмноження відбувалося приблизно в другій декаді червня при температурі близько 20–21°C.

Вівсянка почала нереститись у першій декаді травня при температурі 14–15°C і продовжувала розмноження до середини липня. При цьому найбільш масове розмноження вівсянки відбувалось у середині червня одночасно з гірчаком при температурі 20–21°C.

Отже, ретроспективний аналіз періодів нересту досліджуваних видів за складом іхтіопланктону показав, що окунь у р. Котурка розпочинає нерест при температурі близько 7°C і закінчує при 10–11°C; плітка – при 10°C, найбільш масово її нерест проходить при 13–15°C; вівсянка починає відкладати ікру при 14–15°C, найбільш масово нерестить при 20–21°C; початок нересту гірчака – при 18–19°C, масове розмноження відбувається одночасно з вівсянкою при 20–21°C. Найбільш стислі періоди нересту у окуня та плітки, а найбільш розтягнутий у часі нерестовий період характерний для вівсянки.

Можливість визначення термінів нересту риб за структурою угруповань їх молоді, реалізована нами на р. Котурці, може стати альтернативою трудомістким методам відлову дорослих риб і дозволить раціонально планувати любительське та промислове використання рибних запасів.

РОЗДІЛ 5. ШВИДКІСТЬ ПЛАВАННЯ МОЛОДІ РИБ ЯК КРИТЕРІЙ МЕЖІ МІЖ ПЛАНКТОННОЮ ТА НЕКТОННОЮ ФАЗАМИ ІСНУВАННЯ

З метою більш чіткого розмежування планктонної і нектонної фази існування та розуміння міграційних можливостей молоді риб у досліджуваних річках нами було проведено експериментальні дослідження швидкості плавання личинок та мальків різних видів риб, зокрема, масових для досліджуваних річок.

5.1. Гідродинамічний критерій для розмежування планктону та нектону

Відомо, що більшість риб впродовж онтогенезу проходять планктонну фазу. Однак, рамки планктонного періоду і момент переходу до нектонного часто важко окреслити за морфологічним критерієм, тому виникає потреба у більш чіткому, кількісному критерії розмежування цих угруповань. Як такий Ю. Г. Алєєвим [12] було запропоновано гідродинамічний критерій – число Рейнольдса (Re), що являє собою відношення сил інерції до сил тертя і вказує на режим обтікання об'єкта потоком – ламінарний чи турбулентний:

$$Re = lV\nu^{-1} \quad (1)$$

де: l – характерний лінійний розмір, що характеризує процес руху, V – швидкість потоку, що обтікає організм, ν – кінематична в'язкість рідини.

Було експериментально доведено, що у ламінарному режимі обтікання перебувають планктонні організми, а у турбулентному – нектонні. На багатьох гідробіонтах показано, що такий перехід відбувається приблизно на межі значень Re порядку 5×10^3 [12]. Нижче цього значення за будь-якої форми тіла буде домінувати опір тертя, внаслідок чого немає передумов для формування обтічної його форми. Тому для планктонних організмів характерна необтічна форма тіла та наявність різних листоподібних чи ниткоподібних придатків, які забезпечують паріння у товщі води та дрейф за її потоками. Вище $Re=5000$ рух об'єкта характеризується переважанням сил інерції, тому біологічно доцільною та енергетично вигідною буде видовжена, обтічна форма тіла без виступаючих частин. Такі пристосування характерні для нектонтів [11].

Таким чином, встановити межу між планктоном і нектоном для молоді риб можна, обчисливши значення Re для особин різного розміру. Для цього, окрім розміру об'єкта, необхідно також знати швидкість обтікаючого потоку, що фактично дорівнює швидкості плавання об'єкта. Останню можна визначити різними методами, найбільш поширеним та практичним з яких є експериментальний, який ґрунтується на так званій реореакції – поведінковому пристосуванні, при якому риба, опинившись у потоці води, зазвичай спрямовується проти руху течії. Для характеристики реореакції і здатності риб чинити опір потоку було введено показник критичної швидкості течії (англ. – *Critical Swimming Speed*), що дорівнює мінімальній швидкості потоку, при якій риб зносить течією. При дослідженні критичної швидкості риб поміщають в потік води і, плавно збільшуючи швидкість течії, знаходять таку, при якій потік починає зносити риб. За відсутності сторонніх чинників (переляк, зміна освітлення, переслідування хижаком) критична швидкість течії фактично дорівнює максимальній швидкості руху риби. Показником досягнення критичної швидкості є перехід риб в режим плавання на кидковій швидкості (англ. – *burst speed*) [148].

Описані нижче дослідження були спрямовані на встановлення меж між планктоном і нектоном для прісноводних риб шляхом експериментального дослідження максимальної швидкості плавання її личинок та мальків.

Експериментальні дані отримано для молоді плітки звичайної *Rutilus rutilus* (L.), краснопірки звичайної *Scardinius erythrophthalmus* (L.), верховодки звичайної *Alburnus alburnus* (L.), плоскирки європейської *Blicca bjoerkna* (L.), гірчака європейського *Rhodeus amarus* (Bloch), коропа звичайного *Cyprinus carpio* L. та окуня звичайного *Perca fluviatilis* L. При відборі матеріалу для експериментів у прилові в невеликій кількості траплялись також личинки вівсянки звичайної *Leucaspis delineatus* (Heckel), білизни європейської *Aspius aspius* L., та карася *Carassius sp.*, з яких під час експериментів також було отримано дані.

Перед аналізом результатів експериментів коротко розглянемо деякі важливі особливості поведінки риб у потоці води, які враховувались під час виконання дослідів.

5.2. Особливості поведінки риб у потоці води при проведенні експериментів

Низка поведінкових особливостей молоді риб спричиняла деякі складнощі під час проведення експериментів. Незважаючи на те, що внаслідок реотаксису личинки риб здебільшого спрямовувались проти течії самі по собі, дуже часто вони відмовлялись триматись у центральному потоці води і притулялись до стінок акваріума, де у прилягаючому до скла шарі води створюється зона зі сповільненою течією. Іноді молодь риб замість того, щоб продовжувати рух проти течії, пасивно скочувалась або навіть активно прямувала за напрямком течії. Тобто, паралельно з рефлексом реотаксису, у риб задіювались поведінкові механізми, спрямовані на знаходження більш спокійних, повільніших зон водного потоку. У таких випадках доводилось штучно спрямовувати піддослідних личинок у потік води, постукуючи по стінках акваріума чи занурюючи проти їх руху предмети для відлякування і спрямування у потрібному напрямку. Такі особливості роботи з живими об'єктами обумовили і досить значний розкид результатів вимірювань.

Насамперед варто вказати, що риби дуже добре відчують потік води та його неоднорідність, тому обирають місця, де потрібно менше затрат енергії. У річках риби живуть в умовах гетерогенних швидкостей течії та турбулентності і успішно користуються ними, обираючи ділянки, які врівноважують витрати енергії на утримання на обраному місці, і в той же час максимізуючи отримання енергії через можливості живлення. Дослідження британських вчених на прикладі рибок гуппі *Poecilia reticulata* у експериментальному жолобі, закладеному перешкодами у вигляді півсферичних валунів, показали, що поведінкові реакції риб на швидкість течії та турбулентність залежать від їх розміру та статі. Зі збільшенням довжини тіла риби плавали на більші відстані, переважно рухаючись між валунами. Більші риби проводили більше часу на

ділянках зі швидкою течією та в районах з низькою турбулентністю, поза валунами, в той час як менші гуппи здебільшого тримались ділянок з повільною течією та високою турбулентністю, безпосередньо за перешкодами. Самці обирали ділянки з повільною течією, що, вірогідно, вказує на знижену плавальну здатність через гідродинамічний опір їх довгих плавців [221].

Крім того, хаотичні течії з широкими коливаннями швидкості можуть відлякувати рибу, в той час як течії з елементом передбачуваності можуть їх приваблювати. Риби в умовах турбулентності зберігають енергію двома різними механізмами, що взаємно виключають один одного: уникання (пошук ділянок з повільнішою течією) та вловлювання вихрів (використання енергії окремих вихрів). Турбулентні потоки також можуть створювати нестабільність і негативно впливати на рибу, наприклад, знижувати критичну швидкість плавання та підвищувати споживання кисню [230].

Також показано, що локальні неоднорідності потоку у водоймах використовуються рибами для захисту та забезпечують можливість їх живлення. В умовах швидких потоків риба рухається до більш спокійних зон, створених у вихрах за валунами, корчами та іншими неоднорідностями. Різні умови потоку дозволяють рибі пересуватись на бистрині короткими ривками між спокійними ділянками води або ж кидками через перешкоди за напрямленими вверх по річці поверхневими течіями [231].

У процесі проведення експериментів нами було помічено, що личинки риби рухаються у потоці води неоднорідно, часто ривками, що іноді ускладнювало вимірювання і зумовило досить значні коливання отриманих результатів. Аналіз наукової літератури з даного питання показав, що рух риби у воді є складним і при визначенні швидкості їх руху потрібно розрізняти кидкові, максимальні, крейсерські та проміжні швидкості риби [146, 148, 238].

Слід зазначити, що лабораторні експерименти з вивчення плавальної активності та фізіології плавання риби здебільшого проводяться в установках, які дають відносно однорідний потік, в той час як у природних умовах практично скрізь утворюються складні потоки, такі як хвилі і вихрі, тому течії у природних

водотоках далеко не однорідні і переважно турбулентні. Згідно з останніми дослідженнями вчених, лабораторні експерименти можуть давати дещо занижені показники [238, 237, 248]. Втім, через методологічну зручність та у більшості випадків достатню точність, критична швидкість течії (КШТ) є стандартними показником для оцінки плавальної здатності риб. Тому саме цей показник ми вимірювали в експериментах

Під час дослідів ми не враховувати прояви кидкової швидкості, виміряти яку у наших умовах було практично неможливо. Разом з тим, велику увагу приділяли візуальним спостереженням за особливостями плавання риб, про результати яких буде вказано під час аналізу окремих видів.

Наперед зазначимо, що показники максимальної швидкості плавання личинок риб сильно коливались навіть у межах однієї розмірної групи. Такі коливання, вірогідно, обумовлені не лише особливостями поведінки риб, а й такими чинниками, як фізіологічний стан личинки та плідників, період та умови розвитку ікри, час і місце нересту та виходу личинок, температура середовища, тиск, освітленість та ін.

5.3. Швидкість плавання досліджуваної молоді риб, вплив форми тіла

Серед виведеної молоді окуня, експериментам були піддані личинки на етапах A_2 – D_1 , довжина яких становила від 5,0 до 11,0 мм. Мінімальна критична швидкість течії становила 2,4 см/с, максимальна – 10,8 см/с. Відомо, що личинки окуня одразу після виходу з ікри на етапі A_1 ведуть пелагічний спосіб життя. Однак, на цьому етапі личинки ще не проявляли чіткого реотаксису і рухались здебільшого у вертикальному напрямку (так звані свічки), саме тому експерименти проводились над личинками, починаючи від етапу A_2 .

Середня критична швидкість течії між розмірними групами відрізнялась, маючи загальну тенденцію до підвищення зі збільшенням довжини тіла личинок (рис. 5.1).

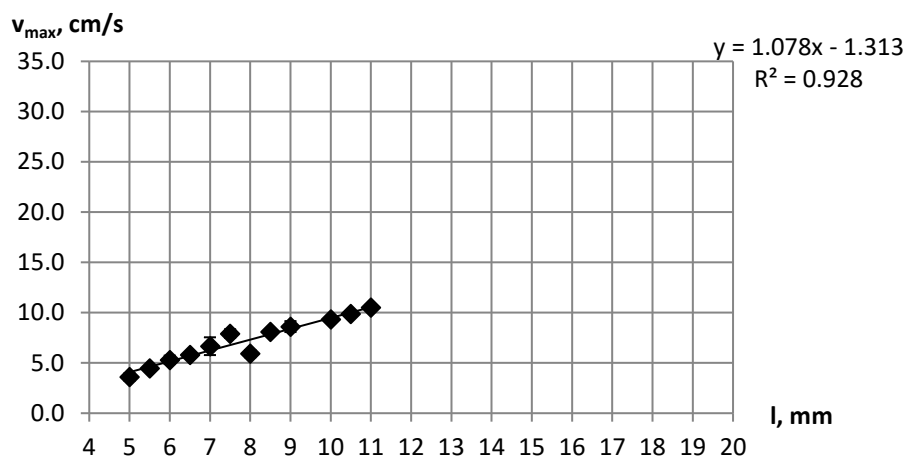


Рис. 5.1. Залежність критичної швидкості течії від розміру личинок у окуня

Личинки окуня рухались здебільшого з рівномірною швидкістю, зрідка проявляючи кидкову швидкість. Стрімкі ривки проти течії спостерігались лише в окремих екземплярів розміром від 9,0 мм після досягнення критичної швидкості. Даний розмір тіла відповідає етапу C_2 , на якому починається формування непарних плавців. Візуальні спостереження в акваріумі показали, що личинки також здійснюють кидки при полюванні на здобич та внаслідок переляку. Ловити здобич личинки окуня починали вже на найбільш ранніх етапах розвитку (етап A_2 , середня довжина 5,0 мм), при цьому вони спочатку згинали тіло у вигляді букви S , після чого стрімко розпрямлялись, подібно до пружини, захоплюючи поживу. У такий спосіб вони ловили коловерток та інший дрібний зоопланктон. Однак, для боротьби з течією личинки на ранніх етапах розвитку кидки не використовували і при досягненні критичної швидкості плавно зносились течією, при цьому зберігаючи орієнтацію проти потоку і свою максимальну швидкість плавання.

Личинки коропових рухались ривками значно частіше. Ривки проти течії вони здійснювали на значно раніших етапах розвитку, вже починаючи від розмірів 6–7 мм (етапи C_1 , C_2). Причому спостерігались вони практично у всіх піддослідних личинок. Як і у личинок окуня, кидкова швидкість у коропових задіювалась при нарощуванні швидкості потоку до критичної. На відміну від

личинок окуня, для молоді коропових риб не були характерні виражені кидки на здобич у процесі живлення.

За візуальними спостереженнями, кидкова швидкість у личинок окуня суттєво перевищувала таку у коропових, оскільки за один ривок личинки окуня переміщувались на більшу відстань.

Плавальна здатність риб залежить від низки чинників, серед яких важливу роль відіграє форма тіла [14, 143, 148]. Ранні личинки досліджуваних коропових риб морфологічно дуже схожі і починають помітно змінюватися тільки при переході до стадії малька, коли поступово формуються видоспецифічні ознаки, притаманні дорослим особинам [94]. Пізні личинки та мальки верховодки характеризуються найбільш прогонистою формою тіла. Далі в ряду від "прогонистої" до "видовженої" та "округлої" форми тіла ідуть плітка, краснопірка, плоскирка, короп та гірчак; останній у процесі розвитку, на етапах E–G, набуває найбільш округлих форм. Розглянемо результати експериментальних досліджень швидкості плавання молоді риб в цьому порядку.

Молодь верховодки на етапах B–F мала довжину від 5,5 до 17,5 мм. Визначені експериментально показники критичної швидкості течії становили від 6,7 см/с на етапі B до 38,4 см/с на етапі F. Апроксимація результатів показала пряму залежність між довжиною тіла і максимальною швидкістю плавання личинок (рис. 5.2). Розраховані значення числа Рейнольдса у личинок верховодки коливались від 371 до 6714.

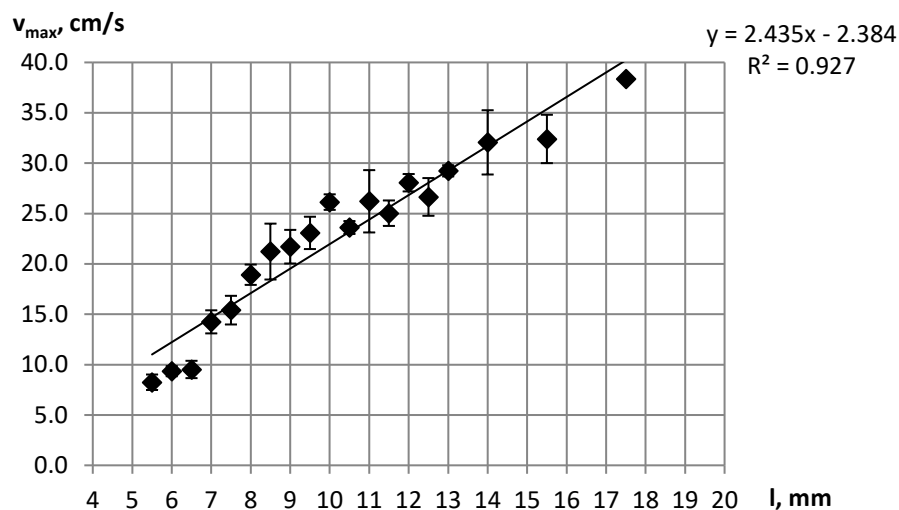


Рис. 5.2. Залежність $v_{max}(l)$ у верховодки *Alburnus alburnus*

Досліджувана молодь плітки мала розміри від 6,5 до 18,0 мм (етапи C₁–G).

Максимальна швидкість плавання личинок та мальків коливалась у межах 5,8–32,7 см/с, розраховані значення Re становили 248–5863 (рис. 5.3).

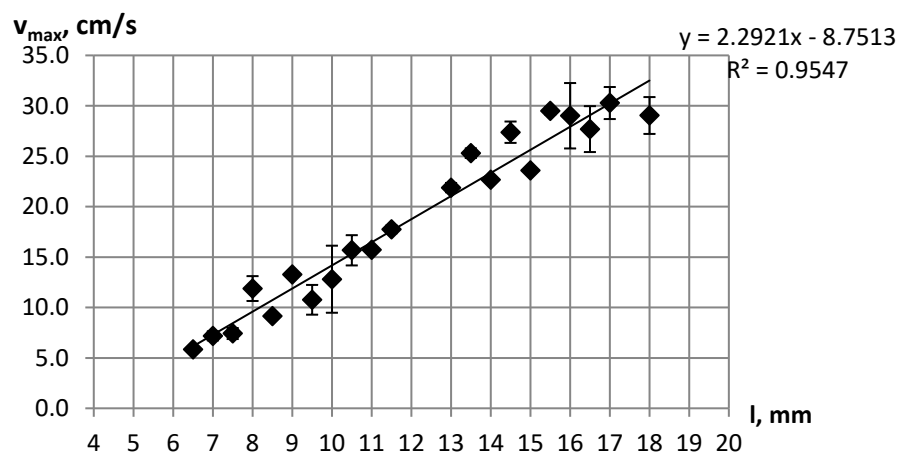


Рис. 5.3. Залежність $v_{max}(l)$ у плітки *Rutilus rutilus*

Для личинок та мальків краснопірки розміром від 5,0 до 19,5 мм (етапи В–G) критична швидкість течії становила від 4,2 до 26,3 см/с, розраховані значення Re – від 212 до 5132 (рис. 5.4).

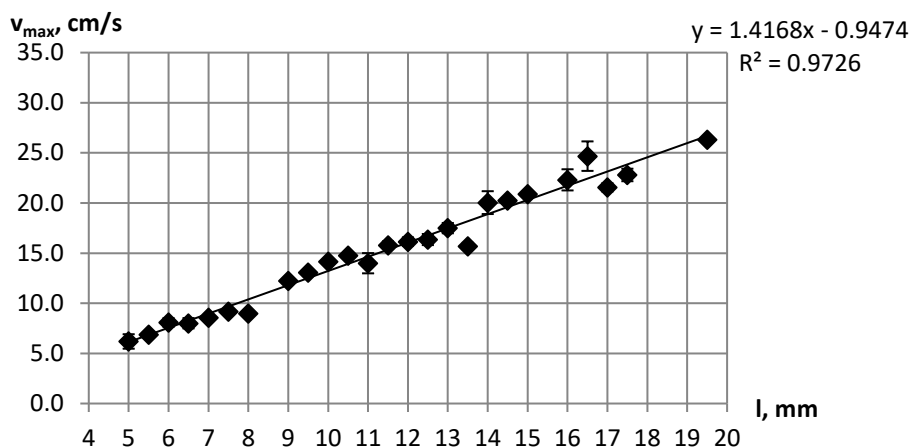


Рис. 5.4. Залежність $v_{max}(l)$ у краснопірки *Scardinius erythrophthalmus*

Личинки та мальки плоскирки розміром 5,0–17,0 мм (етапи В–Г) досягали під час експериментів критичної швидкості 7,0–26,1 см/с (рис. 5.5). Обчислені значення Re коливались у межах 385–4315.

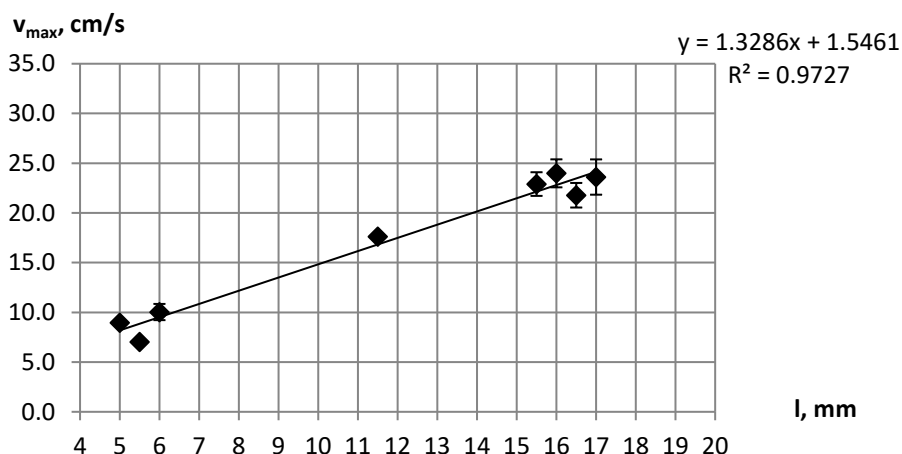


Рис. 5.5. Залежність $v_{max}(l)$ у плоскирки *Blicca bjoerkna*

Личинки та мальки коропа, задіяні в експериментах, мали розміри від 6,0 до 30,0 мм (етапи C_1 –Г). Отримані значення максимальної швидкості плавання становили 4,6–31,9 см/с, розраховані значення числа Рейнольдса – від 325 до 9585 (рис. 5.6).

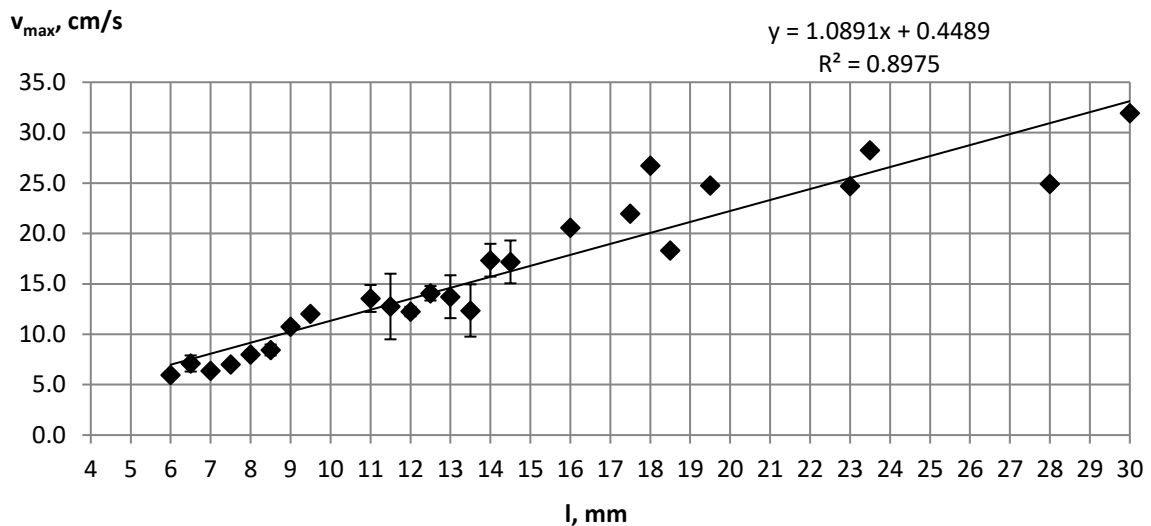


Рис. 5.6. Залежність $v_{max}(l)$ у коропа *Cyprinus carpio*

Молодь гірчака розміром 7,5–17,5 мм (етапи D₁–G) досягала максимальної швидкості плавання від 8,9 до 22,6 см/с та значень Re 711–3612 (рис. 7).

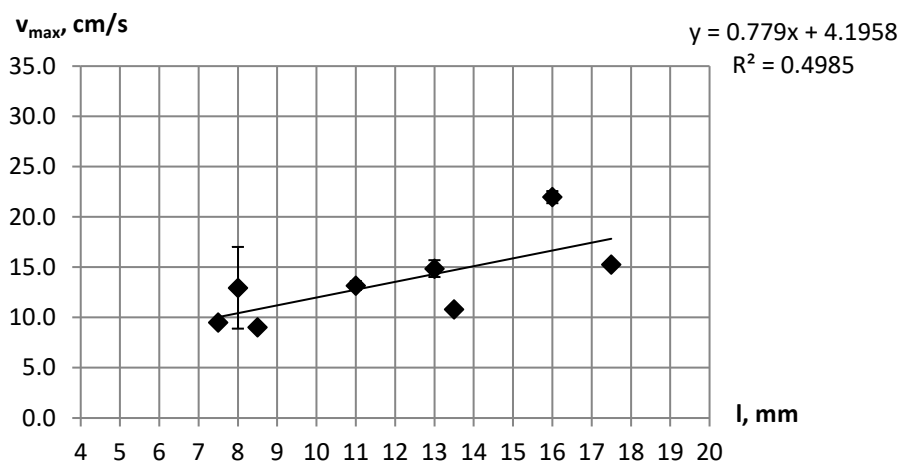


Рис. 5.7. Залежність $v_{max}(l)$ у гірчака *Rhodeus amarus*

Фрагментарні дані отримано для личинок вівсянки, білизни та карася. Максимальна швидкість плавання личинок вівсянки довжиною 7,5 мм (етапи С₂, D₁) складала 7,9–8,3 см/с, Число Рейнольдса – від 591 до 624. Для личинок білизни розміром 12,0–12,5 мм (етап D₁) критична швидкість течії складала 12,8–20,1 см/с, число Рейнольдса – 1603–2410. Максимальна швидкість плавання молоді карася розміром 8,0–26,0 мм становила 10,1–25,3 см/с, значення Re – від 808 до 6582.

Досліджувані види риб помітно відрізнялись між собою за максимальною швидкістю плавання. Для зручності порівняння розмістимо залежність $v_{\max}(l)$ для молоді всіх досліджуваних риб на одному графіку (рис. 5.8). З об'єднаного графіка видно, що при малих розмірах (5–7 мм) швидкість плавання личинок мало відрізняється між видами – лінії залежності практично сходяться або пересікаються між собою. Близькі значення швидкості плавання на найбільш ранніх етапах онтогенезу можна пояснити двома чинниками. По-перше, форма тіла ранніх личинок у багатьох видів дуже схожа, і суттєво відрізняється за формою молодь починає у процесі підростання, коли поступово формуються ознаки схожості на дорослих особин. По-друге, при малих розмірах тіла та за наявності широкої плавцевої складки форма личинки мало впливає на її гідродинамічний опір, тому максимально можлива швидкість плавання дрібних личинок не буде помітно відрізнятися.

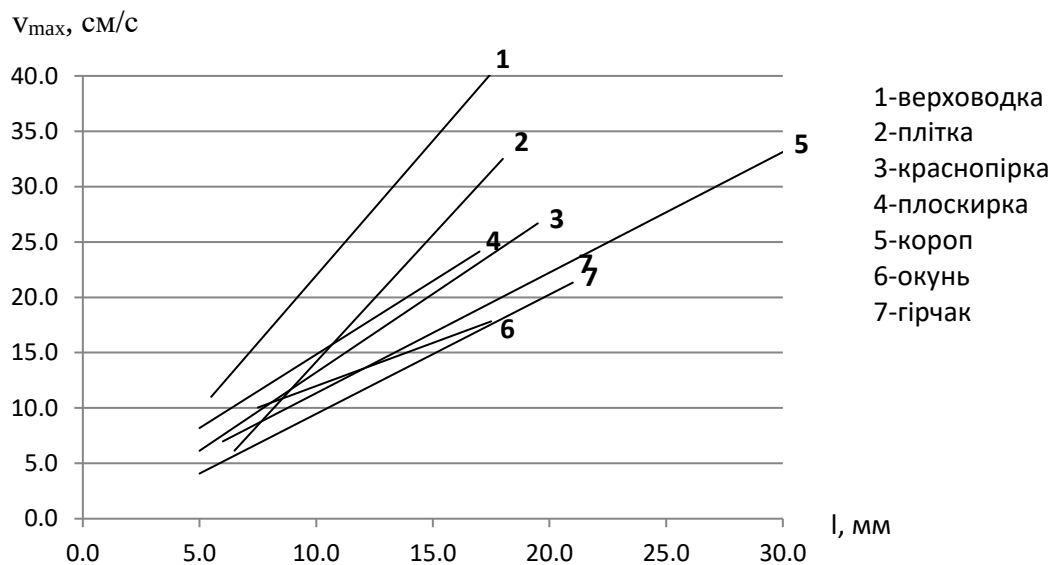


Рис. 5.8. Залежність $v_{\max}(l)$ для молоді деяких видів коропових риб та окуня

В міру підростання личинок на набуття характерної для кожного виду форми тіла з'являється помітна різниця у їх плавальній активності: у одних видів швидкість плавання зі збільшенням довжини зростає швидше, у інших – повільніше, про що на графіку свідчить кут нахилу прямої $v_{\max}(l)$. Чим він

більший, тим стрімкіше зростає швидкість плавання личинок зі збільшенням їх розміру.

За вказаним критерієм досліджувана молодь у порядку зменшення кутового коефіцієнту розмістилась у ряду верховодка-плітка-краснопірка-плоскирка-короп-окунь-гірчак.

Личинки та мальки верховодки, які виявились найшвидшими порівняно з іншими видами, характеризуються найбільш прогонистою формою тіла, що підвищує його обтічність, знижуючи гідродинамічний опір і дозволяючи личинкам розвивати більшу швидкість.

Найбільш близькою до молоді верховодки за критичною швидкістю виявилась плітка, форма тіла якої досить видовжена, але меншою мірою, ніж у верховодки. Плавальна активність молоді краснопірки і плоскирки була дуже скожа, що можна пояснити високою подібністю форми їх тіла, яка є більш округлою і короткою порівняно з верховодкою та пліткою. Молодь коропа та гірчака у процесі розвитку набуває більш округлих форм, через що гідродинамічний опір їх тіла є досить високим, що перешкоджає швидкому плаванню. Молодь окуня, яка за швидкістю плавання зайняла проміжне положення між коропом та гірчаком, слід розглядати окремо, оскільки було помічено, що при опорі течії личинки окуня не докладають надмірних зусиль і практично не роблять різких кидків назустріч потоку. При цьому рідкісні кидки окуня були значно стрімкішими, ніж у будь-якого іншого досліджуваного виду риби. Таким чином, молодь окуня характеризувалась одним з найнижчих показників за максимальною швидкістю плавання і, разом з тим, мала найбільшу кидкову швидкість, що скоріш за все пов'язано з хижим способом життя, при якому поведінкові пристосування риби направлені на максимальне збереження енергії при плаванні та її максимальне використання при ловлі здобичі та втечі.

Для порівняння плавальної активності молоді риби різних видів можна також використовувати не прямі показники критичної швидкості течії, а відносні – l/c , де l – довжина тіла [209]. Залежність відносної критичної швидкості від розміру тіла личинок зображено на рис 5.9.

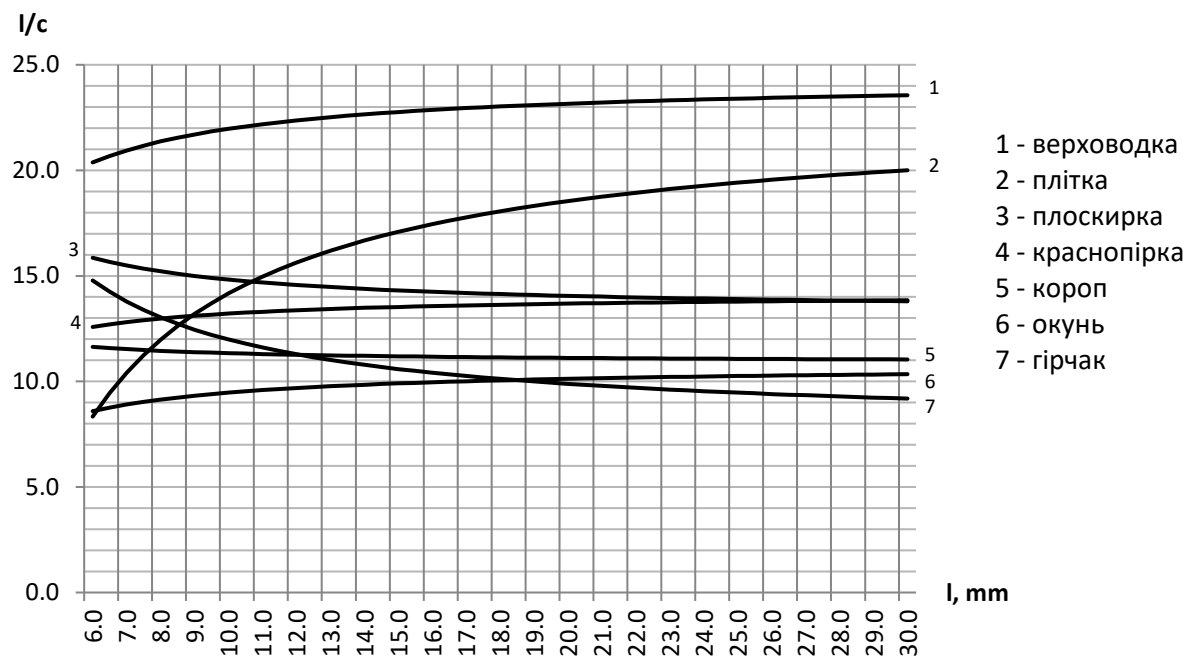


Рис 5.9. Залежність відносної критичної швидкості від розміру тіла риби

З діаграми видно, що найвищі показники відносної швидкості плавання по всіх розмірних групах характерні для молоді верховодки. Інші види у порядку зниження відносної швидкості плавання розмістились по-різному залежно від розмірної групи. Наприклад, при розмірі 6,5 мм найнижча відносна швидкість плавання у плітки, проте вже при 12,0 мм вона переважає інші види за цим показником. Досить високі показники l/c спостерігаються у ранніх личинок плоскирки, оскільки за формою тіла вони сильно видовжені і нагадують личинок верховодки. Однак, зі збільшенням розміру показники l/c плоскирки падають і стають близькими до показників краснопірки, що пояснюється збільшенням округлості тіла і схожістю форми тіла обох видів на більш пізніх етапах розвитку. Загалом, всі досліджувані види розбились на дві категорії: у першій зі збільшенням довжини тіла відносна швидкість зростає, у другій – спадає. До першої потрапили верховодка, краснопірка, окунь і плітка, до другої – плоскирка, гірчак і короп. Перша група об'єднала види, у яких зі збільшенням довжини тіла висота його залишається відносно сталою, до другої групи потрапили види, тіло яких у процесі розвитку помітно круглішає. Очевидно, саме зменшення видовженості тіла обумовлює зниження величини показника l/c .

Отже, швидшими виявились личинки з більш прогонистою формою тіла, повільнішими – більш округлі. З цього випливає, що основним гідродинамічним чинником, який визначає плавальні можливості личинок риб, є форма їх тіла. Чим вона видовженіша, тим вищу швидкість здатна розвивати риба. Крім того, плавальна активність залежить від особливостей біології та способу життя риб. Наприклад, окунь характеризувався досить низькою критичною швидкістю і водночас найбільшою кидковою швидкістю плавання, що може бути пов'язано з хижим способом його життя.

5.4. Значення числа Рейнольдса, отримані в експерименті для досліджуваних риб, та їх біологічне пояснення

Нами було встановлено, що молодь більшості досліджуваних риб переходить межу $Re=5000$ ($5,0 \cdot 10^3$) переважно на етапах пізньої личинки–малька. Розрахунок теоретичних значень Re показав, що для кожного виду цей перехід буде відбуватись при різній довжині, і чим більша швидкість його плавання, тим перехід від планктону до нектону буде відбуватись раніше. Теоретичні значення критичної швидкості та числа Рейнольдса, розраховані за отриманими рівняннями залежності $v(l)$ для кожного з видів, показано в таблиці 5.1. Виділено та підкреслено значення Re , які знаходяться на межі $5,0 \cdot 10^3$.

З таблиці видно, що найраніше, тобто при найменших розмірах, перехід гідродинамічної межі $Re = 5,0 \cdot 10^3$ відбувається у молоді верховодки при довжині тіла 14,5–15,0 мм, найпізніше – у гірчака при розмірах 22,5–23,0 мм. Тобто, чим більша швидкість плавання і чим швидше вона наростає зі збільшенням розміру, тим при менших розмірах риба переходить від планктонного періоду існування до нектонного. Звідси випливає, що у швидко плаваючих риб з прогонистою формою тіла планктонний період існування коротший, ніж у повільних риб з більш округлою формою тіла. Розглянемо окремо морфологічні особливості молоді кожного виду у момент переходу від одного екологічного угруповання до іншого.

Верховодка при довжині 14,5–15,0 мм є раннім мальком на етапі F: у багатьох особин починає з'являтися лусковий покрив на хвості і вздовж бічної

лінії, сформовані усі плавці, поступово зникає преанальна плавцева складка і до кінця етапу редукується повністю.

Плітка при розмірах 16,5–17,0 мм знаходиться на етапах розвитку F (ранній мальок) та G (мальок). Сформовані усі плавці, зникає плавцева складка, лускою вкривається все тіло.

Краснопірка довжиною 18,5–19,0 мм та плоскирка розміром 19,0–19,5 мм є цілком сформованими мальками, у яких все тіло вкрите лускою, воно стає більш високим і молодь починає нагадувати дорослих риб.

Короп розміром 21,0–21,5 мм за пропорціями і ознаками дуже схожий на дорослу рибу, тіло досить високе.

Гірчак і окунь при розмірах відповідно 22,0–22,5 мм та 22,5–23,0 мм є повністю сформованими мальками і за пропорціями тіла мало відрізняються від дорослих особин.

Таким чином, у досліджуваних риб перехід від планктону до нектону, залежно від швидкості плавання, відбувається на малькових етапах розвитку – F або G. Загалом, простежується досить чіткий зв'язок гідродинамічного критерію та морфологічних особливостей досліджуваних риб: після досягнення значення $Re = 5,0 \cdot 10^3$, яке характеризує перехід до плавання у режимі турбулентного обтікання, зникає плавцева складка і з'являється лусковий покрив, тіло риб стає більш обтічним. Тобто, зникнення планктонних морфологічних ознак значною мірою збігається зі збільшенням розміру та швидкості плавання і переходом до існування у режимі турбулентного обтікання, при якому обтічна форма тіла є найбільш енергетично вигідною. У риб зі швидкими личинками (верховодка, плітка) цей перехід відбувається на початку малькового періоду, у риб з більш повільною молоддю (краснопірка, плоскирка, короп, гірчак, окунь) перехід до нектону починається суттєво пізніше від моменту переходу "личинка-мальок" і припадає на мальковий етап розвитку, коли риба за формою та пропорціями тіла мало відрізняється від дорослої особини.

Таблиця 5.1.

Розрахункові значення числа Рейнольдса для молоді досліджуваних видів риб

Вид	Короп		Плітка		Краснопірка		Плоскирка		Гірчак		Окунь		Верховодка	
$\nu(l)$	$\nu = 1,089l + 0,448$		$\nu = 2,292l - 8,751$		$\nu = 1,416l - 0,947$		$\nu = 1,328l + 1,546$		$\nu = 0,779l + 4,195$		$\nu = 1,078l - 1,313$		$\nu = 2,435l - 2,384$	
l, mm	V	Re	V	Re	V	Re	V	Re	V	Re	V	Re	V	Re
11,0	12,4	1367	16,5	1811	14,6	1609	16,2	1777	12,8	1404	10,5	1160	24,4	2684
11,5	13,0	1492	17,6	2025	15,3	1764	16,8	1934	13,2	1513	11,1	1275	25,6	2946
12,0	13,5	1622	18,8	2250	16,0	1925	17,5	2098	13,5	1625	11,6	1395	26,8	3220
12,5	14,1	1758	19,9	2487	16,8	2094	18,1	2268	13,9	1742	12,2	1520	28,1	3507
13,0	14,6	1899	21,0	2736	17,5	2270	18,8	2445	14,3	1862	12,7	1651	29,3	3805
13,5	15,1	2045	22,2	2996	18,2	2453	19,5	2629	14,7	1986	13,2	1787	30,5	4116
14,0	15,7	2197	23,3	3267	18,9	2643	20,1	2819	15,1	2114	13,8	1929	31,7	4439
14,5	16,2	2355	24,5	3550	19,6	2840	20,8	3016	15,5	2246	14,3	2076	32,9	4774
15,0	16,8	2517	25,6	3844	20,3	3044	21,5	3220	15,9	2382	14,9	2229	34,1	5121
15,5	17,3	2686	26,8	4150	21,0	3255	22,1	3430	16,3	2522	15,4	2386	35,4	5481
16,0	17,9	2860	27,9	4467	21,7	3473	22,8	3647	16,7	2665	15,9	2550	36,6	5852
16,5	18,4	3039	29,1	4796	22,4	3699	23,5	3871	17,0	2813	16,5	2718	37,8	6236
17,0	19,0	3223	30,2	5136	23,1	3931	24,1	4101	17,4	2964	17,0	2892	39,0	6632
17,5	19,5	3413	31,4	5488	23,8	4171	24,8	4338	17,8	3120	17,6	3072	40,2	7040
18,0	20,1	3609	32,5	5851	24,5	4417	25,5	4581	18,2	3279	18,1	3256	41,4	7460
18,5	20,6	3810	33,7	6225	25,2	4671	26,1	4831	18,6	3442	18,6	3447	42,7	7893
19,0	21,1	4016	34,8	6611	26,0	4932	26,8	5088	19,0	3609	19,2	3642	43,9	8337
19,5	21,7	4228	35,9	7009	26,7	5200	27,4	5351	19,4	3780	19,7	3843	45,1	8794
20,0	22,2	4446	37,1	7418	27,4	5475	28,1	5621	19,8	3955	20,2	4049	46,3	9263
20,5	22,8	4668	38,2	7838	28,1	5757	28,8	5898	20,2	4134	20,8	4261	47,5	9744
21,0	23,3	4897	39,4	8270	28,8	6046	29,4	6181	20,6	4316	21,3	4478	48,8	10238
21,5	23,9	5130	40,5	8713	29,5	6342	30,1	6471	20,9	4503	21,9	4701	50,0	10743
22,0	24,4	5369	41,7	9168	30,2	6645	30,8	6768	21,3	4693	22,4	4929	51,2	11261
22,5	25,0	5614	42,8	9634	30,9	6955	31,4	7071	21,7	4888	22,9	5162	52,4	11791
23,0	25,5	5864	44,0	10112	31,6	7273	32,1	7381	22,1	5086	23,5	5401	53,6	12333
23,5	26,0	6119	45,1	10601	32,3	7597	32,8	7697	22,5	5288	24,0	5645	54,8	12887

Одержані результати показали, що максимальна швидкість плавання – важливий показник плавальної здатності риб, який значно змінюється протягом онтогенезу. Ранні личинки риб характеризуються близькими значеннями швидкості плавання, однак у процесі перетворення у мальків та набуття характерної форми тіла з'являється помітна різниця у плавальній активності різних видів.

Дослідженнями встановлено, що більшу швидкість здатні розвивати риби з більш прогонистою формою тіла (верховодка, плітка). Молодь округлої форми (короп, гірчак) характеризувалась меншими значеннями критичної швидкості. Найбільш значні відмінності у швидкості плавання між різними видами спостерігаються на пізніх етапах розвитку, коли молодь набуває характерної для свого виду форми тіла.

Загалом, досягнення критичних значень числа Рейнольдса порядку $5,0 \cdot 10^3$, що вказує на перехід до нектонної форми існування, у досліджуваних видів риб відбувається, у залежності від швидкості плавання молоді, при довжині тіла 15–23 мм. У більшості видів перехід до нектону відбувається на етапі повністю сформованого малька з лусковим покривом, і лише у найбільш швидких – верховодки та плітки – на етапі переходу від личинки до малька, коли лусковий покрив починає формуватись.

5.5. Оцінка характеру покатної міграції молоді риб за її плавальною здатністю у досліджуваних річках

Одержані в результаті експериментів дані дозволили оцінити характер міграцій молоді риб у досліджуваних річках (табл 5.5).

Наприклад, у р. Віті на початку червня скочування верховодки зафіксовано при швидкості течії 0,35 м/с, в той час як її максимальна швидкість при такому розмірі перевищує 0,5 м/с [146]. А з урахуванням того, що верховодка є частково пелагічним видом, то її переміщення в цьому випадку мало активний характер. Морська голка скочувалась при швидкості течії 0,54 м/с, яка суттєво перевищує її швидкість плавання [253], тому в даному випадку міграція пасивна. Під час

скочування личинок та мальків плітки, краснопірки, плоскирки, ляща, щуки та головешки ротаня швидкість течії була високою, коливаючись в межах 1,79–2,62 м/с. Згідно з результатами наших експериментальних досліджень [10, 201], а також даних фахової літератури [146, 148], така швидкість течії для риб вказаних видів та розмірних груп перевищує їхню максимальну швидкість плавання майже на порядок. Винесена з прибережжя молодь зовсім не здатна чинити опір течії такої швидкості. Саме тому у період водопілля та підвищення швидкості течії до максимальних значень скочування молоді має здебільшого пасивний характер, а його інтенсивність найвища.

У кінці червня, з настанням межені, швидкість течії знизилась до 0,51–0,61 м/с. Критична швидкість течії для мальків краснопірки та плоскирки (етап G, $l=16$ мм), за нашими даними, становить відповідно 0,22 та 0,23 м/с. Такі значення значно ближчі до швидкості течії річки порівняно з попереднім періодом.

На початку липня ранні личинки краснопірки (етап D₁, $l=8$ мм) скочувались вночі за швидкості течії 0,52 м/с, яка значно перевищувала їх критичну швидкість (близько 0,1 м/с). У даному випадку, як і у попередні періоди, очевидно відбувалось винесення личинок із прибережної зони. Скочування морської голки по руслу є пасивним, оскільки швидкість течії (0,5 м/с) значно перевищувала її невисоку плавальну здатність. Адже відомо, що через особливості будови та способу плавання всі голки *Syngnathidae* здатні лише до різких бокових рухів і не спроможні швидко плисти у фронтальному напрямку [253]. Тим не менше, оскільки у всіх випадках дрейф морських голок спостерігався вдень, їхній вихід з прибережної зони у русло скоріш за все є активним і спрямованим на реалізацію міграції, яка на наступному етапі вже є пасивною. Такий тип покатних міграцій називають змішаним, або активно-пасивним [147].

На початку серпня всі види, що скочувались, були на етапі повністю сформованих мальків (G, H) з довжиною тіла l від 23 до 45 мм. Швидкість течії коливалась в межах 0,10–0,54 м/с, і в даному випадку її значення були здебільшого нижчими за максимальну швидкість плавання мальків. Ці дані вказують на активне їх переміщення за руслом, особливо тих видів, скочування

яких спостерігалось вдень – лина, карася і головешки ротаня. Для тих видів, які скочувались вночі, а саме: краснопірки, плоскирки та ляща, у даному випадку скоріш за все характерна активно-пасивна форма міграції.

У Котурці максимальний розмір дрейфуючих личинок сягав 8,0 мм для окуня і 7,0 мм для плітки, визначена експериментально максимальна швидкість їх плавання була нижчою за швидкість течії, що вказує на винятково пасивний характер їх міграції.

Таблиця 5.5.

Показники швидкості плавання молоді риб та швидкості течії річок

Період	Вид	l(max), мм	v(max), м/с	v(течії), м/с
Річка Віта				
І декада червня	морська голка	120	0,02**	0,54
	верховодка	55	0,50*	0,35
	щука	65	0,49*	1,79
	плітка	15	0,26	1,79–2,62
	краснопірка	11	0,15	2,62
	плоскирка	11	0,16	1,79–2,62
	лящ	17	0,28*	2,62
	головешка	5	-	2,62
ІІІ декада червня	краснопірка	16	0,22	0,55
	плоскирка	16	0,23	0,55
І декада липня	краснопірка	8	0,10	0,52
	морська голка	140	0,02**	0,50
ІІ декада серпня	лин	45	0,42*	0,10
	краснопірка	23	0,32	0,36
	плоскирка	33	0,45	0,36–0,37
	лящ	33	0,34*	0,36
	ротань	33	-	0,36
	карась сріблястий	35	0,31*	0,54
Річка Котурка				
ІІІ декада квітня	окунь	8	0,07	0,16–0,22
	плітка	7	0,07	0,16

Примітки: "*" – літературні дані [146, 219]

З результатів досліджень примітно те, що у р. Віті розміри мігруючої молоді суттєво більші, ніж у Котурці. Це вказує на те, що покатна міграція більших за розміром личинок та мальків малоймовірна внаслідок зарегулювання стоку річки, при якому водоскидні колодязі ставків, де відкладає ікру більшість риб, перешкоджають проходженню молоді.

Результати роботи можуть мати також практичне застосування при захисті молоді риб від потрапляння у водозабори, оскільки згідно з Державними будівельними нормами України [177], критична швидкість течії молоді промислових риб розміром від 12 мм повинна враховуватись при проектуванні рибозахисних споруд.

ВИСНОВКИ

На підставі багаторічних досліджень встановлено, що угруповання іхтіопланктону, які складаються з личинок та ранніх мальків риб, характеризуються постійною зміною таксономічної структури, просторового розподілу та кількісних показників, а міграційні можливості ранньої молоді залежать від характеру антропогенної трансформації русла річки.

1. За період досліджень в іхтіопланктоні малих річок басейну Дніпра, Віти і Котурки, виявлено молодь 14 видів риб, що належать до шести родин. В іхтіопланктоні досліджуваних річок представлено відповідно 65 і 33% їх сучасної іхтіофауни. Найбільш масовою як за кількістю видів, так і за відносною чисельністю молоді, в обох річках виявилась родина коропових *Cyprinidae*.

2. Видове багатство та видове різноманіття іхтіопланктону незарегульованої р. Віти значно вище, ніж у Котурці, яка містить штучні перешкоди у вигляді гребель, що відрізають міграційні шляхи плідників. Більша кількість різних біотопів, характерних для Віти, також створює умови для більшого видового багатства та різноманіття іхтіопланктонних угруповань.

3. Структура іхтіопланктону впродовж сезону постійно змінюється, що пов'язано з різними періодами та тривалістю нересту плідників: першими з'являються личинки ранньонерестуючих видів, згодом вони заміщуються личинками риб з більш пізнім нерестом. Найкоротший період існування в іхтіопланктоні характерний для видів з одноразовим нерестом, найдовший – у риб з порційним ікрометанням та розтягнутим у часі нерестовим періодом.

4. Рання молодь риб впродовж сезону зазнає суттєвої елімінації, однак, незважаючи на зниження чисельності, загальна біомаса іхтіопланктону внаслідок росту личинок та мальків завжди зростає.

5. Покатна міграція риб на ранніх етапах розвитку можлива не лише у річках з природним плином, а й у зарегульованих. Видове багатство та максимальні розміри мігруючої молоді внаслідок наявності штучних перешкод на шляху міграцій у зарегульованій річці суттєво нижчі, ніж у річці з природним плином.

6. Одержані показники максимальної швидкості плавання молоді масових видів вказують на те, що у незарегульованій р. Віті покатна міграція має пасивний та активно-пасивний характер, у зарегульованій р. Котурці – винятково пасивний.
7. Дослідженнями плавальної здатності молоді риб встановлено, що найбільш значні відмінності у швидкості плавання між різними видами спостерігаються на пізніх етапах розвитку, коли молодь набуває характерних для свого виду пропорцій.
8. Перехід до нектонної форми існування (досягнення значень числа Рейнольдса порядку $5,0 \cdot 10^3$) у досліджуваних видів риб відбувається при досягненні довжини тіла 15–23 мм, що здебільшого відповідає переходу до малькового етапу розвитку, коли енергетично вигідною стає обтічна форма тіла з якомога меншою питомою поверхнею та гідродинамічним опором.

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Абрам'юк І. І. Весняний іхтіопланктон руслової частини р. Котурка. *Сучасна гідроекологія: місце наукових досліджень у вирішенні актуальних проблем* : збірник матеріалів III науково-практичної конференції для молодих вчених. Київ : Логос, 2016. С. 7–9.
2. Абрам'юк І. І. Динаміка чисельності та біомаси іхтіопланктону р. Віта. *Біологічні дослідження – 2016* : Збірник наукових праць. Житомир : ПП "Рута", 2016. С. 81–82.
3. Абрам'юк І. І. Іхтіопланктон верхньої течії Прип'яті та її приток Стохід та Стир. *Сучасна гідроекологія: місце наукових досліджень у вирішенні актуальних проблем* : збірник матеріалів науково-практичної конференції, присвяченої 75-річному ювілею Інституту гідробіології НАН України. Київ, 2015. С. 11–12.
4. Абрам'юк І. І. Молодь риб гирлової ділянки р. Віта. *Сучасні проблеми теоретичної та практичної іхтіології* : матеріали VI Міжнародної іхтіологічної науково-практичної конференції, 9–12 жов. 2013 р. Тернопіль : Вектор, 2013. С. 20–23.
5. Абрам'юк І. І. Покатна міграція молоді риб в р. Віта. *Актуальні проблеми сучасної гідроекології* : збірник матеріалів науково-практичної конференції, присвяченої 95-річчю заснування Національної академії наук України. Київ : СПД Андрієвська Л. В., 2013. С. 8–9.
6. Абрам'юк І. І. Скочування ікри та личинок деяких видів риб у р. Ріка (басейн Тиси). *Сучасна гідроекологія: місце наукових досліджень у вирішенні актуальних проблем* : збірник матеріалів IV науково-практичної конференції для молодих вчених, присвяченої 100-річчю Національної академії наук України. Київ : Логос, 2017. С. 7–8.
7. Абрам'юк І. І. Умови розмноження та характеристика молоді краснопірки *Scardinius erythrophthalmus* (Cyprinidae) в річці Віта (басейн Дніпра). *Фундаментальні та прикладні дослідження в біології* : матеріали III Міжнародної

наукової конференції студентів, аспірантів та молодих учених, 24–27 лют. 2014 р. Донецьк : Ноулідж, 2014. С. 43–44.

8. Абрам'юк І. І., Афанасьєв С. О. Застосування гідродинамічного критерію для виокремлення іхтіопланктону (на прикладі молоді корокових риб). *Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту. Сер. Біологія*. 2015. № 3–4 (64). С. 25–29.

9. Абрам'юк І. І., Афанасьєв С. О. Опірність течії молоді прісноводних риб як критерій для визначення меж планктону і нектону. *Сучасні проблеми теоретичної і практичної іхтіології* : матеріали VII Міжнародної іхтіологічної науково-практичної конференції, 10–13 вер. 2014 р. / ред. В. О. Демченко, Ю. В. Пилипенко, Н. А. Демченко, М. Ю. Ткаченко. Херсон : Грінь Д. С., 2014. С. 12–15.

10. Абрам'юк І. І., Афанасьєв С. О., Прімачов М. Т. Особливості плавальної здатності ранньої молоді корокових риб у зв'язку з формою їх тіла. *Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту. Сер. Біологія*. 2017. №4 (71). С. 78–84.

11. Алеев Ю. Г. Нектон. Киев: Наукова думка, 1976. 391 с.

12. Алеев Ю. Г. О биогидродинамических различиях планктона и нектона. *Зоол. журн*. 1972. Т. 51, вып. 1. С. 5–12.

13. Алеев Ю. Г. Топологические категории и экоморфы гидробионтов. *Гидробиол. журн*. 1990. Т. 26, № 1. С. 3–7

14. Алеев Ю. Г. Экоморфология. Киев : Наукова думка, 1986. 424 с.

15. Анализ современного состояния ихтиопланктона Черного моря с позиций оценки перспектив рыбного промысла / Гордина А. Д. и др. *Вопр. ихтиол.* 2004. Т. 44, № 1. С. 118–123.

16. Архипов А. Г. Зависимость распределения и численности ихтиопланктона у северо-западного побережья Африки от факторов внешней среды. *Вопр. ихтиол.* 2003. Т. 43, № 6. С. 812–821.

17. Архипов А. Г. Сезонная и межгодовая изменчивость ихтиопланктона у побережья северного Марокко. *Вопр. ихтиол.* 2011. Т. 51, № 1. С. 105–112.

18. Архипов А. Г. Сезонная и межгодовая изменчивость ихтиопланктона у побережья Мавритании. *Вопр. ихтиол.* 2009. Т. 49, № 4. С. 519–527.

19. Архипов А. Г., Ершова О. В., Чашин А. К. Оценка нерестового запаса промысловых летненерестующих рыб Чёрного моря методом ихтиопланктонной съёмки. *Рыбное хозяйство*. 1987. № 7. С. 36–37.
20. Архипов А. Г., Мамедов А. А. Ихтиопланктон Азорских подводных возвышенностей. *Вопр. ихтиол.* 2008. Т. 48, № 2. С. 246–254.
21. Архипов А. Г., Мамедов А. А. Ихтиопланктон подводных возвышенностей Роколл-Хаттон. *Вопр. ихтиол.* 2007. Т. 47, № 4. С. 506–514.
22. Архипов А. Г., Симонова Т. А. Видовой состав и особенности распределения ихтиопланктона южной части Тихого океана. *Вопр. ихтиол.* 2012. Т. 52, № 3. С. 328–345.
23. Атлас "Київ": Щорічне довідкове картографічне видання. Вип. 16. Київ : ДНВП "Картографія", 2013. 168 с.
24. Афанасьев С. А., Цыбульский А. И. Ихтиофауна водоемов рекреационной зоны Киева в устьевой области р. Вита. *Экология городов и рекреационных зон : материалы Международной научно-практической конференции, 25–26 июня 1998 г. Одесса: Астропринт, 1998. С. 13–17.*
25. Балыкин П. А., Балыкина Н. В. Ихтиопланктон Карагинского и Олюторского заливов в мае. *Известия Тихоокеанского науч.-исслед. рыбохоз. центра*. 2000. Т. 128. С. 751–760.
26. Белінг Д. До характеристики рибного населення заповідника “Конча-Заспа”. *Збірник праць державного рибного заповідника “Конча-Заспа”*. 1928. Т. 1. С. 84–101.
27. Белый Н. Д. Скот судака *Lucioperca lucioperca* (L.) и его питание в низовье Днепра на ранних стадиях развития. *Вопр. ихтиол.* 1972. Т. 12, № 3. С. 513–520.
28. Белый Н. Д. Скот судака на ранних стадиях развития в реке Ольшанке. *Вопр. ихтиол.* 1960. Вып. 16. С. 164–174.
29. Біологічна структура популяцій домінуючих видів риб гирлової ділянки р. Віти та їх живлення / Кирилюк О. П., Гупало О. О., Низовська Л. В., Мантурова О. В. *Сучасні проблеми теоретичної і практичної іхтіології :*

матеріали VII Міжнародної іхтіологічної науково-практичної конференції, 10–13 вер. 2014 р. Херсон: Грінь Д. С., 2014. С. 116–119.

30. Біопродуктивність водних екосистем. Методичний посібник для підготовки магістрів за спеціальністю 207–«Водні біоресурси та аквакультура» / укладачі М. І. Хижняк, М. Ю. Євтушенко. Київ : Центр учбової літератури, 2017. 224 с.

31. Богданов В. Д. Видовые особенности личинок некоторых сиговых (Coregonidae) рыб на стадии вылупления. *Вопр. ихтиологии*. 1983. Т. 23, вып. 3. С. 449–459.

32. Богданов В. Д. Морфологические особенности развития и определитель личинок сиговых рыб р. Оби. Екатеринбург: Инст. экол. раст. и животных Урал. отд. РАН, 1998. 54 с.

33. Болгова Л. В., Студиград Н. П. Летний ихтиопланктон прибрежной зоны северо-восточного побережья Черного моря. *Экология моря*. 2009. Вып. 78. С. 16–21.

34. Бугай К. С. Про деякі особливості розмноження окуня в пониззі Дніпра. *Дніпровсько-Бузький лиман: Вплив гідробудівництва на гідрохімію лиману, біологію водяних організмів та їх чисельність* / відп. ред. О. І. Іванов, К. С. Бугай. Київ : Наукова думка, 1971. С. 395–412.

35. Васнецов В. В. Еремеева Е. Ф., Ланге Н. О. Этапы развития промысловых полупроходных рыб Волги и Дона – леща, сазана, воблы, тарани и судака. *Труды ИМЖ АН СССР*. 1957. Вып. 16. С. 7–76.

36. Васнецов В. В. Этапы развития костистых рыб. *Очерки по общим вопросам ихтиологии*. Москва-Ленинград, 1953. С. 207–217.

37. Веремьев Ю. Е. Влияние конструкции ихтиопланктонных орудий лова на их уловистость. *Покатная миграция рыб*. Москва : Изд. ИЭМЭЖ АН СССР, 1985. С. 180–195.

38. Вещев П. В. Размерный, возрастной состав и пространственное распределение личинок севрюги *Acipenser stellatus* в Нижней Волге. *Вопросы ихтиологии*. 2000. Т. 40, № 4. С. 498–507.

39. Видовой состав и распределение ихтиопланктона Белого моря в июле 2003 г. / Евсеенко С. А., Андрианов Д. П., Мишин А. В., Наумов А. П. *Вопр. ихтиол.* 2006. Т. 46, № 5. С. 672–685.
40. Винберг Г. Г. Гидробиология. *История биологии (с начала XX века до наших дней)*. Москва : Наука, 1975. С. 231–248.
41. Виноградов К. О. Іхтіофауна північно-західної частини Чорного моря : монографія. Київ : Вид-во АН УРСР, 1960. 114 с.
42. Вишневський В. І. Малі річки Києва : Наукове видання. Київ : Інтерпрес ЛТД, 2013. 84 с.
43. Вишневський В. І. Малі річки Києва. Київ : Інтерпрес ЛТД, 2007. 28 с.
44. Водний Кодекс України. Постанова ВР № 214/95 – ВР від 06.06.95. URL: <http://zakon.rada.gov.ua/laws/show/213/95-%D0%B2%D1%80> (дата звернення: 09.09.2018).
45. Водний фонд України: Штучні водойми — водосховища і ставки: Довідник / за ред. В. К. Хільчевського, В. В. Гребеня. Київ : Інтерпрес ЛТД, 2014. 164 с.
46. Водяницкий В. А. К изучению биологии пелагической области Черного моря. *Природа*. 1939. № 4. С. 69–71.
47. Водяницкий В. А. Наблюдения над пелагическими яйцами рыб Черного моря. *Тр. Севастоп. биол. ст.* 1936. № 5. С. 3–40.
48. Водяницкий В. А. Пелагические яйца и личинки рыб в районе Новороссийской бухты. *Работы Новоросс. биол. ст.* 1930. Т. 1, вып. 4. С. 111–185.
49. Водяницкий В. А., Казанова И. И. Определитель пелагических икринок и личинок рыб Черного моря. *Тр. ВНИРО*. 1954. Т. 28. С. 240–323.
50. Воскобойникова О. С., Павлов Д. А. Личиночное развитие ротаноголовешки *Percottus glenii* (Perciformes, Gobioidae, Odontobutidae) в связи с происхождением рыб подотряда Gobioidae. *Вопросы ихтиологии*. 2006. Т. 46, № 6. С. 826–841.

51. Географічна енциклопедія України: в 3-х т. / відп. ред. О. М. Маринич. Київ : Українська Радянська Енциклопедія ім. М. П. Бажана, 1989. Т. 1. 416 с.
52. Географічна енциклопедія України: в 3-х т. / відп. ред. О. М. Маринич. Київ : Українська Радянська Енциклопедія ім. М. П. Бажана, 1990. Т. 2. 480 с.
53. Географічна енциклопедія України: в 3-х т. / відп. ред. О. М. Маринич. Київ : Українська Радянська Енциклопедія ім. М. П. Бажана, 1993. Т. 3. 480 с.
54. Гидроакустические исследования миграции *Salmo salar* в р. Шуя (бассейн Онежского озера) / Павлов Д. С., Борисенко Э. С., Мочек А. Д., Дегтев Е. И. *Вопр. ихтиол.* 2011. Т. 51, № 5. С. 670–676.
55. Горбунова Н. Н. Эмбриональное и раннее личиночное развитие губанов *Crenilabrus tinca* (L.) и *Crenilabrus quinquemaculatus* Bloch. *Тр. Севастоп биол. ст.* 1959. Т. 11.
56. Гордина А. Д., Ткач А. В., Севрикова С. Д. Реакция ихтиопланктона портовых зон Черного моря на антропогенное воздействие (на примере Севастопольской бухты). *Гидробиол. журн.* 1999. Т. 35, № 4. С. 88–95.
57. Давидова С. В. Видовой состав и распределение ихтиопланктона в Японском море осенью 1995 и 2001 гг. *Вопр. ихтиол.* 2006. Т. 46, № 2. С. 252–261.
58. Давидова С. В., Черкашин С. А. Ихтиопланктон восточного шельфа острова Сахалин и его использование как индикатора состояния среды. *Вопр. ихтиол.* 2007. Т. 47, № 4. С. 494–505.
59. Давидова С. В., Шебанова М. А., Андреева Е. Н. Летне-осенний ихтиопланктон Охотского и Японского морей и особенности питания личинок и мальков рыб в 2003–2004 гг. *Вопр. ихтиол.* 2007. Т. 47, № 4. С. 515–528.
60. Детлаф Т. А., Гинзбург А. С. Зародышевое развитие осетровых рыб (севрюги, осетра и белуги) в связи с вопросами их разведения. Москва : Изд-во АН СССР, 1954. 216 с.

61. Детлаф Т. А., Гинзбург А. С., Шмальгаузен О. И. Развитие осетровых рыб. Москва : Наука, 1981. 224 с.
62. Дехник Т. В. Ихтиопланктон Черного моря. Киев : Наукова думка, 1973. 236 с.
63. Дехник Т. В. Применение ихтиопланктонных методов для оценки биомассы нерестового стада рыб. *Тр. Ин-та океанологии АН СССР*. 1986. Т. 116. С. 103–125.
64. Дехник Т. В. Развитие и экология икринок и личинок азовской хамсы. *Вопр. ихтиол.* 1967. Т. 7, вып. 6.
65. Дехник Т. В. Этапы эмбрионального развития и суточный ритм размножения некоторых рыб Черного моря. *Тр. Севастоп. биол. ст.* 1961. Т. 14.
66. Дехник Т. В., Павловская Р. М. Распределение икры и личинок рыб Черного моря. *Тр. АзЧерНИРО*. 1950. вып. 14.
67. Долинский В. Л. Молодь рыб в зарослях воздушно-водной растительности. *Гидробиол. журн.* 1983. Т. 19, № 3. С. 96–100.
68. Долинский В. Л. Молодь рыб как компонент фитофильных биоценозов днепровских водохранилищ. *Сб. науч. тр. Гос НИИ оз. и реч. рыб. хоз. НПО по пром. и тепловод. рыбовод.* 1988. № 288. С. 72–73.
69. Долинский В. Л., Кудринская О. И. Всплывающая сеть для лова молоди рыб *Гидробиол. журн.* 1981. Т. 17, № 4. С. 99–101.
70. Дука Л. А. Количественные показатели питания личинок черноморской хамсы. *Тр. Севастоп. биол. ст.* 1964. Т. 15.
71. Дука Л. А. Питание личинок черноморской хамсы. *Тр. Севастоп. биол. ст.* 1961. Т. 14.
72. Евсеенко С. А. Мишин А. В., Кожеурова Г. Л. О пространственном распределении личинок беломорской сельди (*Clupea pallasii marisalbi*) в эстуариях Кандалакшского залива Белого моря. *Вопр. ихтиол.* 2009. Т. 49, № 6. С. 842–847.
73. Евсеенко С. А. Распределение и пути дрейфовых миграций личинок трех видов камбал рода *Bothus* (*Bothidae*) в открытых водах северной Атлантики. *Вопр. ихтиол.* 2008. Т. 48, № 6. С. 825–843.

74. Евсеенко С. А., Мишин А. В. О распределении личинок и локализации нерестовых стад беломорской сельди *Clupea pallasii marisalbi*. *Вопр. ихтиол.* 2011. Т. 51, № 6. С. 809–821.
75. Евсеенко С. А., Штаут М. И. О видовом составе и распределении ихтиопланктона и микронектона в зоне Костариканского Купола и сопредельных районах тропической восточной Пацифики. *Вопр. ихтиол.* 2005. Т. 45, № 4. С. 512–524.
76. Екологічний атлас Києва. Київ : ТОВ "Агентство Інтермедіа", 2003. 60 с.
77. Екологічні проблеми київських водойм і прилеглих територій / О. В. Романенко, О. М. Арсан, Л. С. Кіпніс, Ю. М. Ситник. Київ : Наукова Думка, 2015. 191 с.
78. Зайцев Ю. П. Ихтиопланктон Одеської затоки і суміжних ділянок Чорного моря. Київ : Вид-во АН УРСР, 1959. 96 с.
79. Зайцев Ю. П. Приповерхностный пелагический биоценоз Черного моря. *Зоол. журн.* 1961. Т. 40, вып. 6. С. 818–825.
80. Зайцев Ю. П. Про нерест луфаря (*Pomatomus saltatrix* L.) в північно-західній частині Чорного моря. *Наук. зап. Одеськ. біол. ст.* 1960. Вип. 2.
81. Залумі С. Г. Про деякі особливості скочування цьоголітків тарані, ляща та рибця у пониззях Дніпра в умовах зарегулювання стоку. *Дніпровсько-Бузький лиман: Вплив гідробудівництва на гідрохімію лиману, біологію водяних організмів та їх чисельність* / відп. ред. О. І. Іванов, К. С. Бугай. Київ : Наукова думка, 1971. с. 438–457.
82. Зданович В. В., Пушкарь В. Я., Келехсаев М. З. Особенности роста и энергетики молоди радужной форели *Parasalmo* (*Oncorhynchus*) *mykiss* при постоянной температуре и ее кратковременных периодических отклонениях в верхнюю субоптимальную зону. *Вопросы ихтиологии.* 2011. Т. 51, № 4. С. 494–501.

83. Зуб Л. М., Карпова Г. О. Малі річки України: характеристика, сучасний стан, шляхи збереження. URL: <http://www.twirpx.com/file/500562/> (дата звернення: 09.09.2018).
84. Инвентаризация ихтиофауны устьевой области реки Вита / Афанасьев С. А. и др. *Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды* : материалы III Международной научной конференции, 17–22 сент. 2007 г. Минск-Нарочь, 2007. С. 275–276.
85. Ихтиопланктон Феодосийского залива в декабре 2006 г. / Климова Т. Н., Вдодович И. В., Загородная Ю. А., Доценко В. С. *Вопр. ихтиол.* 2009. Т. 49, № 2. С. 233–239.
86. Казанова И. И. Определитель икры и личинок рыб Балтийского моря и его заливов. *Тр. ВНИРО.* 1953. Т. 26. С. 221–265.
87. Казанова И. И., Перцева-Остроумова Т. А. Исследования размножения и развития рыб в северных морях. *Советские рыбохозяйственные исследования в морях европейского севера.* Москва, 1960.
88. Казанский В. И. К морфологии и систематике личиночных стадий карповых рыб типа воблы *Rutilus rutilus caspicus* (Jak.). *Тр. Астрахан. науч. рыбохоз. ст.* 1928. Т. 6, вып. 3. С. 1–27.
89. Казанский В. И. Материалы по развитию и систематике личинок карповых рыб. *Тр. Астрахан. ихтиол. лаб.* 1915. Т. 3, вып. 7. С. 1–23.
90. Казанский В. И. Схема для определения молоди карповых рыб (Cyprinidae) от стадии выклеывания до десятидневного возраста. *Бюл. рыбн. хоз-ва.* 1924. № 6–7. С. 21–22.
91. Київ як екологічна система: природа – людина – виробництво – екологія / В. В. Стецюк та ін. Київ : Центр екологічної освіти та інформації, 2001. 259 с.
92. Климова Т. Н. Ихтиопланктон северо-западной части Черного моря. *Гидробиол. журн.* 2004. Т. 40, № 1. С. 31–42.

93. Климова Т. Н., Вдодович И. В. Аннинский Б. Е. Ихтиопланктон в планктонном сообществе западного сектора Черного моря в октябре 2005 г. *Вопр. ихтиол.* 2010. Т. 50, № 3. С. 349–355.
94. Коблицкая А. Ф. Определитель молоди пресноводных рыб. Москва : Лег. и пищ. пром-сть, 1981. 208 с.
95. Коблицкая А. Ф. Определитель молоди рыб дельты Волги. Москва : Наука, 1966. 166 с.
96. Коваль Н. В. Динамика выноса молоди рыб в Ингулецкую оросительную систему. *Применение рыбозащитных и рыбопропускных сооружений.* Москва, 1978. С. 193–198.
97. Коваль Н. В. К экологии молоди промысловых рыб Кременчугского водохранилища. *Гидробиол. журн.* 1979. Т. 15, № 5. С. 44–48.
98. Коваль Н. В. Опыт применения красителя нейтральрот для мечения молоди рыб. *Гидробиол. журн.* 1969. Т. 5, № 6. – С. 113–114.
99. Коваль Н. В., Шевченко П. Г., Колесников В. Н. Экология молоди рыб в зонах влияния водозаборных систем. Киев: Ред. гидробиол. журн. НАН Украины, 1994. 207 с.
100. Константинов А. С. Общая гидробиология: Учеб. для студентов биол. спец. вузов: 4-е изд., перераб. и доп. Москва: Высш. шк., 1986. 472 с.
101. Косякина Е. Г. Пелагическая икра рыб в районе Новороссийска. *Тр. Новорос. биол. ст.* 1938. Т. 2, вып. 2. С. 7–30.
102. Кочет В. М. Сучасний стан іхтіофауни малих річок Дніпропетровської області. *Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту. Сер. Біол.* 2010. № 2 (43). С. 280–283.
103. Красюкова З. В. Таблицы для определения личинок и ранней молоди некоторых карповых рыб. *Уч. зап. Ленингр. ун-та, серия биол. наук.* 1962. № 311, вып. 48. С. 221–225.
104. Крижановский С. Г., Дислер Н. Н., Смирнова Е. Н. Эколого-морфологические закономерности развития окуневидных рыб (Percoidei). *Труды ИМЖ АН СССР.* 1953. Вып. 10. С. 3–138.

105. Крыжановский С. Г. Материалы по развитию сельдевых рыб. *Труды ИМЖ АН СССР*. 1956. Вып. 17. С. 1–254.
106. Крыжановский С. Г. Эколого-морфологические закономерности развития карповых, вьюновых и сомовых рыб (Cyprinoidei и Siluroidei). *Труды ИМЖ АН СССР*. 1953. Вып. 10. С. 5–332.
107. Кузнецов В. А. Места нереста, распределение личинок и эффективность размножения окуневых в Свияжском заливе Куйбышевского водохранилища. *Вопросы ихтиологии*. 1970. Т. 10, вып. 6 (65). С. 1018–1025.
108. Кузнецов В. А. Особенности воспроизводства рыб в условиях зарегулированного стока реки. Казань : Изд-во КГУ, 1978. 160 с.
109. Кузнецов В. В., Кузнецова Е. Н. Способ сбора проб молоди рыб на мелководьях. *Рыбное хозяйство*. 1987. № 8. С. 45–46.
110. Кундиев В. А. Видовой состав, количественное соотношение и поведение личинок пресноводных рыб. *Гидроб. журн.* 1981. Т. 17, № 3. С. 131–132.
111. Ланге Н. О. Этапы развития плотвы в различных экологических условиях. *Труды ИМЖ АН СССР*. 1960. Вып. 28. С. 5–40.
112. Ланге Н. О., Дмитриева Е. Н. Методика эколого-морфологических исследований развития молоди рыб. Методическое пособие. *Исследования размножения и развития рыб*. Москва : Наука, 1981. С. 68–88.
113. Лебедева О. А. Развитие икры и личинок чудского сига *Coregonus lavaretus maraenoides* Poljakov. *Изв. Гос. НИИ озер. и реч. рыбн. хоз-ва*. 1981. № 167. С. 135–166.
114. Лебедева О. А. Эмбрионально-личиночное развитие чира *Coregonus nasus* Pallas *Coregonus muksun* Pallas. *Изв. Гос. НИИ озер. и реч. рыбн. хоз-ва*. 1982. № 185. С. 92–113.
115. Ляшенко А. Ф., Иванюков Н. Г. Численность молоди рыб и заморы ее на мелководьях Кременчугского водохранилища в условиях "цветения" воды. *Гидробиол. журн.* 1970. Т. 6, № 5. С. 57–65.

116. Ляшенко О. Ф. Видовий склад, розміщення та врожайність молоді риб Кременчуцького водоймища. *Біологія риб Кременчуцького водоймища* / за ред. П. Г. Сухойван. Київ : Наук. думка, 1970. С. 119–147.
117. Макеева А. П., Павлов Д. С. Ихтиопланктон пресных вод России (Атлас). Москва : Изд-во Моск. ун-та, 1998. 216 с.
118. Макрофиты и донная фауна водоемов устьевой области р. Виты / Афанасьев С. А., Карпова Г. А., Панькова Н. Г., Куриленко О. Г. *Гидробиол. журн.* 2001. Т. 37, № 2. С. 26–35.
119. Малі річки України: Довідник / А. В. Яцик та ін. ; за ред. А. В. Яцика. Київ : Урожай, 1991. 296 с.
120. Малятский С. М. Материалы по экологии населения пелагиали Черного моря. *Тр. Новорос. биол. ст.* 1940. Т. 2, вып. 3. С. 237–258.
121. Малятский С. М. Нерест хамсы (*Engraulis encrasicolus* L.) в Черном море. *Тр. Новорос. биол. ст.* 1940. Т. 2, вып. 3.
122. Марковський Ю. М. Морфологія водойм заплави Дніпра. *Тр. Ін-ту гідробіології АН УРСР.* 1941. № 17. С. 5–38.
123. Матюхин В. А., Хаскин В. В., Столбов А. Я. Установка для комплексного изучения энергетики и физиологии плавания рыб. *Вопр. ихтиол.* 1970. Т. 10, № 5. С. 925–928.
124. Мельничук Г. Л. Экология питания, пищевые потребности и баланс энергии молоди рыб водохранилищ Днепра. *Изв. ГосНИОРХ.* 1975. Т. 101. 300 с.
125. Мельничук Г. Л., Северенчук Н. С., Оришич М. П. Энергетический принцип в количественной оценке питания молоди рыб. *Гидробиол. журн.* 1975. Т. 11, № 3. С. 80–84.
126. Метод оценки абсолютной численности массовых видов рыб / Долинский В. Л. и др. *Сучасні проблеми теоретичної і практичної іхтіології: матеріали IX Міжнародної іхтіологічної науково-практичної конференції.* Одеса : ТЕС, 2016. С. 79–82.
127. Методи гідроекологічних досліджень поверхневих вод / О. М. Арсан та ін. ; за ред. В. Д. Романенка. Київ : ЛОГОС, 2006. 408 с.

128. Мешков М. М. Морфологические черты личиночного периода карповых рыб. *Уч. зап. Ленингр. ун-та, серия биол. наук.* 1951. № 142, Вып. 29. С. 123–168.
129. Мовчан В. А. Жизнь рыб и их разведение. Москва : Колос, 1966. 349 с.
130. Мовчан Ю. В. Риби України (визначник-довідник). Київ : Золоті ворота, 2011. 444 с.
131. Мордухай-Болтовской Ф. Д. Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. Москва : Наука, 1975. 241 с.
132. Морфобиологические особенности покатной молоди микижи *Parasalmo mykiss* из некоторых рек Западной Камчатки в связи со смолтификацией / Кузищин К. В., Пустовит О. П., Павлов Д. С., Савваитова К. А. *Вопросы ихтиологии.* 2002. Т. 42, № 6. С. 751–762.
133. Мухаметова О. Н. Сравнительная характеристика ихтиопланктона лагунных озер юго-восточной части Сахалина. *Вопр. ихтиол.* 2010. № 5. С. 685–695.
134. Мухаметова О. Н. Видовой состав, особенности сезонной и межгодовой динамики ихтиопланктона в лагунном озере Изменчивое (юго-восточный Сахалин) в безледовый период. *Труды СахНИРО.* 2007. Т. 9. С. 166–183.
135. Мухаметова О. Н. Динамика численности ихтиопланктона в поверхностном слое озера Тунайча (юго-восточный Сахалин). *Чтения памяти В. Я. Леванидова: Сб. тр.* 2005. Вып. 3. С. 576–584.
136. Мухаметова О. Н. Некоторые особенности пространственного распределения и развития икры и личинок японского анчоуса *Engraulis japonicus* (Engraulidae) в водах острова Сахалина. *Вопросы ихтиологии.* 2004. Т. 44, № 2. С. 239–248.
137. Мухаметова О. Н. Некоторые результаты исследований ихтиопланктона в лагунном озере Изменчивое. *Труды СахНИРО.* 2006. Т. 8. С. 244–256.

138. Назаренко В. А. Особенности размножения плотвы в Куйбышевском водохранилище. *Зоол. журн.* 1968. Т. 67, вып. 10. С. 1575–1577.
139. Никольский Г. В. Экология рыб. Москва : Высш. шк., 1974. 367 с.
140. Новиков Г. Г. Рост и энергетика развития костистых рыб в раннем онтогенезе. Москва : Эдиториал УРСС, 2000. 295 с.
141. Овен Л. С. Выживание и развитие черноморской султанки (*Mullus barbatus ponticus* Essipov) в воде с различной соленостью. *Тр. Карадаг. биол. ст.* 1960. Вып. 16.
142. Овчинник М. До вивчення темпу росту ляща (*Abramis brama* L.) р. Дніпра Київського району. *Збірник праць державного рибного заповідника “Конча Заспа”*. 1928. Т. 1. С. 56–62.
143. Овчинников В. В. Меч-рыба и парусниковые. Калининград : АтлантНИРО, 1970. 108 с.
144. Одум Ю. Экология. В 2-х томах / пер. с англ. Ю. М. Фролова. Москва : Мир, 1986. Т. 1. 328 с; Т. 2. 376 с.
145. Павлов Д. А. Лососевые (Биология развития и воспроизводство). Москва : Изд. МГУ, 1989. 214 с.
146. Павлов Д. С. Биологические основы управления поведением рыб в потоке воды. Москва : Наука, 1979. 319 с.
147. Павлов Д. С., Лупандин А. И., Костин В. В. Покатная миграция рыб через плотины ГЭС. Москва : Наука, 1999. 255 с.
148. Павлов Д. С., Скоробогатов М. А. Миграции рыб в зарегулированных реках. Москва : Товарищество научных изданий КМК, 2014. 413 с.
149. Павлов П. И., Смирнов А. И. Верховка, или овсянка – *Leucaspius delineatus* (Heckel) – бассейна среднего течения Днепра. *Зоол. журн.* 1965. Т. 46, вып. 10. С. 1574–1577.
150. Паламарчук М. М., Ревера О. З. Нове життя малих річок. Київ : Урожай, 1991.
151. Парин Н. В. Рыбы открытого океана. Москва : Наука, 1988. 272 с.

152. Пахоруков А. М. Изучение распределения молоди рыб в водохранилищах и озерах. Методическая разработка. Москва : Наука, 1980. 65 с.
153. Планктон морей и континентальных водоёмов. Т. 1. Вводные и общие вопросы планктологии / Киселев И. А. Ленинград : Наука, 1969. 658 с.
154. Планктон морей и континентальных водоемов. Т. 2. Распределение, сезонная динамика, питание и значение / Киселев И. А. Ленинград : Наука, 1980. 440 с.
155. Покатная миграция молоди проходной камчатской микижи *Parasalmonus* в реках западной Камчатки / Кузищин К. В и др. *Вопросы ихтиологии*. 2001. Т. 41, № 2. С. 220–231.
156. Покатная миграция рыб из Иваньковского водохранилища / Павлов Д. С. и др. *Поведение и распределение молоди рыб*. Москва : ИЭМЭЖ АН СССР, 1984. С. 4–6.
157. Покатная миграция молоди рыб в реках Волга и Или / Павлов Д. С., Нездолий В. К., Ходоревская Р. П., Островский М. П. Москва : Наука, 1981. 320 с.
158. Покатная миграция рыб из водоемов с замедленным водообменом / Павлов Д. С. и др. Москва : ИЭМЭЖ АН СССР, 1985. 136 с.
159. Поліщук В. В. Малі річки України та їх охорона. Київ : Т-во “Знання” УРСР, 1988. 32 с.
160. Причепя М. В. Морфоекологічна пластичність окуневих риб за географічної ізоляції. *Науковий вісник НУБіП України. Серія Біологія, біотехнологія, екологія*. 2013. Вип. 113. С. 104–116.
161. Продолжительность обитания, распределение и миграция молоди европейского хариуса *Thymallus thymallus* в нерестовом притоке / Павлов Д. С., Нездолий В. К., Островский М. П., Фомин В. К. *Вопросы ихтиологии*. 2000. Т. 40, № 4. С. 492–497.
162. Протасов А. А. О концепции экологической группировки гидробионтов. *Морський екологічний журнал*. 2008. № 1, т. 7. С. 5–16.

163. Пчелина З. М. Личинки и мальки рыб в районе Новороссийской бухты. *Тр. Новорос. биол. ст.* 1940. Т. 2, вып. 3. С. 45–80.
164. Размножение и экология массовых рыб Черного моря на ранних стадиях онтогенеза / Дехник Т. В. и др. Киев : Наукова думка, 1970. 211 с.
165. Расс Т. С., Казанова И. И. Методическое руководство по сбору икринок, личинок и мальков рыб. Москва : Наука, 1966. 42 с.
166. Ревина Н. И. Методика количественного учета пелагической молодежи некоторых черноморских рыб. *Тр. АзЧерНИРО.* 1958. Вып. 17. С. 31–42.
167. Роль турбулентности в формировании распределения покатной молодежи рыб (ранних личинок) на широких и узких участках водотока / Павлов Д. С., Лупандин А. И., Дегтярева Н. Г., Дедов А. М. *Докл. РАН.* 1995. Вып. 341, № 6. С. 842–845.
168. Романенко В. Д. Основи гідроекології: Підручник. Київ : Обереги, 2001. 728 с.
169. Ручин А. Б. Интенсивность дыхания молодежи серебряного карася *Carassius auratus gibelio* и ее суточная ритмика при разном световом режиме. *Вопросы ихтиологии.* 2005. Т. 45, № 6. С. 837–843.
170. Савицький О. Л., Зуб Л. М. Рослини київських водоймищ. *Український ботанічний журнал.* 1999. Т. 56, № 3. С. 266–275.
171. Салехова Л. П. Эмбриональное и раннее постэмбриональное развитие носатого губана *Symphodus scina* (Forsk.). *Вопр. ихтиол.* 1965. Т. 5, вып. 3(36).
172. Світлий Ю. Г., Білецький В. С. Гідравлічний транспорт (монографія). Донецьк : Східний видавничий дім, 2009. 436 с.
173. Селифонова Ж. П. Ихтиопланктон прибрежных вод северо-восточного шельфа Черного моря и Керченского пролива. *Вопр. ихтиол.* 2012. Т. 52, № 4. С. 423–431.
174. Семенченко Н. Н., Островский В. И. Энергетические траты производителей нерки *Oncorhynchus nerka* в период нереста. *Вопросы ихтиологии.* 2000. Т. 40, № 1. С. 43–49.

175. Синюкова В. И. Питание личинок черноморской ставриды. *Тр. Севастоп. биол. ст.* 1964. Т. 15. С. 302–324.
176. Смирнов А. И. Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей. Москва : Изд-во МГУ, 1975. 335 с.
177. СНиП 2.06.07-87. Подпорные стены, судоходные шлюзы, рыбопропускные и рыбозащитные сооружения / Минстрой России. Москва : ГП ЦПП, 1996. 40 с.
178. Сондак В. В. Відновна іхтіоекологія природних водойм Західного Полісся України: монографія. Рівне : Волин. обереги, 2008. 296 с.
179. Состояние ихтиопланктонных сообществ в Севастопольской бухте (Крым) в мае-сентябре 1998 и 1999 гг. / Гордина А. Д. и др. *Вопр. ихтиол.* 2003. Т. 43, № 2. С. 184–193.
180. Стратегия сохранения биологического и ландшафтного разнообразия бассейна Днепра / Романенко В. Д. и др.; ред. В. Н. Билоконя. Киев : Ай-Би, 2004. 106 с.
181. Суточная динамика плавучести молоди карповых и окуневых рыб в связи с их покатной миграцией в дельте реки Волги / Павлов Д. С., Лупандин А. И., Тарадина Д. Г., Хара Р. *Вопр. ихтиологии.* 1996. Т. 36, № 6. С. 847–850.
182. Сухойван П. Г. Розмноження риб у Кременчуцькому водоймищі. *Біологія риб Кременчуцького водоймища* / за ред. П. Г. Сухойван. Київ : Наук. думка, 1970. С. 34–119.
183. Таразанов В. И. Динамика численности и особенности распределения молоди рыб пелагического комплекса озера Ханка в раннем онтогенезе. *Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова.* 2001. Вып. 1. С. 205–216.
184. Ткачева К. С. К биологии мальков черноморской султанки. *Тр. Карадаг. биол. ст.* 1955. Вып. 13.
185. Фауна України. В 40 т. Т. 8. Риби. Вип. 2. Частина 2. Шемая, верховодка, бистрянкa, плоскирка, абраміс, рибець, чехонь, гірчак, карась, короп, гіпофталмійхтис, аристіхтис / Мовчан Ю. В., Смірнов А. І. Київ : Наук. думка, 1983. 360 с.

186. Федоренко Н. Озера Пущи-Водицы. *Наша Пуща-Водиця. Бюлетень*. 24.05.2015. С. 4–5. URL: <http://puscha.kiev.ua/wp-content/uploads/2016/03/02-24.05.15.pdf> (дата звернення: 09.09.2018).
187. Федорец Ю. В. Видовой состав ихтиопланктона в эстуарии реки Петровка (Приморский край). *Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова*. 2011. Вып. 5. С. 551–556.
188. Фомичев О. А. Биотопное распределение молоди рыб в прибрежной зоне водотоков дельты Волги в период покатной миграции. *Научный бюллетень КаспНИРХ*. 2000. № 1. С. 157–158.
189. Фомичев О. А. Некоторые особенности перераспределения молоди рыб в реке в период их покатной миграции. *Поведение и распределение рыб* : Докл. 2-го Всерос. совещ. "Поведение рыб". Борок, 1996. С. 102.
190. Ходоревская Р. П., Рубан Г. И., Павлов Д. С. Поведение, миграции, распределение и запасы осетровых рыб Волго-Каспийского бассейна. Москва : Товарищество научных изданий КМК, 2007. 242 с.
191. Холостова Е. В. Видовой состав, численность, распределение, эколого-морфологические особенности личинок весеннее-нерестующих рыб в Свияжском заливе Куйбышевского водохранилища в период дестабилизации его экосистемы. *Вестник Татарстанского отделения Российской экологической академии*. 2005. № 4. С. 27–32.
192. Холостова Е. В., Кузнецов В. А. Относительная численность, распределение и некоторые эколого-морфологические особенности личинок плотвы *Rutilus rutilus* (L.) Свияжского залива Куйбышевского водохранилища. *Вопросы рыболовства*. 2008. Т. 9, № 3 (35). С. 608–624.
193. Христенко Д. С. Кількісний та якісний розподіл молоді риб на різних ділянках Кременчуцького водосховища. *Рибогосподарська наука України*. 2010. № 2. С. 31–36.
194. Червона книга України 2009 (III вид.), HTML. URL: <http://redbook-ua.org/> (дата звернення: 30.08.2018).

195. Шарлемань М. Державний заповідник "Конча-Заспа". *Збірник праць державного рибного заповідника "Конча-Заспа"*. 1928. Т. 1. С. 11–24.
196. Шарлемань Э. В. Краткий путеводитель по Киеву и его окрестностям для естественно-исторических экскурсий. Киев : Издание Киевского орнитологического общества имени К. Ф. Кеслера, 1916. 47 с.
197. Шитиков В. К., Розенберг Г. С., Зинченко Т. Д. Количественная гидроэкология: методы системной идентификации. Тольятти : ИЭВБ РАН, 2003. 463 с.
198. Шлихтинг Г. Теория пограничного слоя / перев. с немец. Г. А. Вольперта. Москва : Наука, 1974. 713 с.
199. A continuous, underway fish egg sampler / Checkley D. M., Ortner P. B., Settle L. R. Cummings S. R. *Fisheries Oceanography*. 1997. Vol. 6, Iss. 2. P. 58–73.
200. Able W. K. Ichtioplankton of the St. Lawrence estuary: composition, distribution, and abundance. *J. Fish. Res. Board Can.* 1978. Vol. 35, № 12. P. 1518–1531.
201. Abramiuk I. I., Afanasyev S. A. Swimming Performance of Juveniles of Some Freshwater Fishes as Index of Transition to Nekton Mode of Life. *Hydrobiological Journal*. 2017. Vol. 53, Iss. 4. P. 36–42.
202. Abramiuk I. I., Afanasyev S. A., Gupalo Ye. A. Structural Characteristics of Ichthyoplankton of the Small Regulated River in the Kyiv Polissya. *Hydrobiological Journal*. 2018. Vol. 54, Iss. 2. P. 55–63.
203. Abramiuk I., Afanasyev S. Structural characteristic of ichthyoplankton in a small river flowing within a bar plain of the Dnipro River. *Ribogospod. nauka Ukr.* 2017. № 3(41). P. 5–16.
204. Acou A., Laffaille P., Legault A. Migration pattern of silver eel (*Anguilla anguilla*, L.) in an obstructed river system. *Ecology of Freshwater Fish*. 2008. Vol. 17, № 3. P. 432–442. URL: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1600-0633.2008.00295.x> (дата звернення: 06.06.2016).

205. Ahlstrom E. H., Moser H. G. Eggs and larvae of fishes and their role in systematic investigations in fisheries. *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes*. 1976. Vol. 40, Iss. 3–4. P. 379–398.
206. Bagenal T. B. A buoyant net designed to catch freshwater fish larvae quantitatively. *Freshwater Biology*. 1974. Vol. 4, Iss. 2. P. 107–109.
207. Batchelor G. K. An Introduction to Fluid Dynamics. *Cambridge University Press*. 1967. P. 211–215.
208. Beckley L. E. The ichtioplankton assemblage of the Algoa Bay nearshore region in relation to coastal zone utilization by juvenile fish. *S. Afr. J. Zool.* 1986. Vol. 21, № 3. P. 244–252.
209. Bellwood D. R., Fisher R. Relative swimming speeds in reef fish larvae. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2001. Vol. 211. P. 299–303.
210. Brown A. V., Armstrong M. L. Propensity to drift downstream among various species of fish. *J. Freshwater Ecol.* 1985. Vol. 3, № 1. P. 3–17.
211. Carter J. G., Lamarra V. A., Ryel R. J. Drift of larval fishes in the Upper Colorado River. *J. Freshwater Ecol.* 1986. Vol. 3, № 4. P. 567–577.
212. Chubb S. L., Liston C. R. Density and distribution of larval fishes in pentwater marsh, a coastal wetland on Lake Michigan. *J. Great Lakes Res.* 1986. Vol. 12, № 4. P. 332–343.
213. Coop G. H., Cellot B. Drift of embrionic and larval fishes, especially *Lepomis gibbosus* (L.) in the upper Rhone river. *J. Freshwater Ecol.* 1988. Vol. 4. P. 414–424.
214. Cooper J. E. Extent of water lily (*Nyphar lutea*) beds and their use by larval fishes in the Roanoke River, North Carolina. *J. E. Mitchell Sci. Soc.* 1994. Vol. 110, № 2. P. 84–96.
215. Diel vertical migrations of age 0+ percids in a shallow, well-mixed reservoir / Kratochvíl M. et al. *J. Limnol.* 2010. Vol. 69, Iss. 2. P. 305–310.
216. Distribution and abundance of fish eggs and larvae in three tributaries of the Upper Uruguay River (Brazil) / Nappi Corrêa R. Hermes-Silva S. Reynalte-Tataje D., Zaniboni-Filho E. *Environ. Biol. Fish.* 2011. Vol. 91. P. 51–61.

217. Elliot J. M. Downstream movement of trout fry (*Salmo trutta*) in a Dartmoor stream. *J. Fish. Res. Board. Can.* 1966. Vol. 23, Iss. 1. P. 157–159.
218. Elliot J. M. Growth, size, biomass and production for different life-stages of migratory trout *Salmo trutta* in a lake district stream. *J. of Am. Ec.* 1985. Vol. 54. P. 985–1001.
219. Extremely fast prey capture in pipefish is powered by elastic recoil / Van Wassenbergh S. et al. *J. R. Soc. Interface.* 2008. № 5. P. 285–296.
220. Fish passes – Design, dimensions and monitoring / FAO/DVWK. Rome : FAO, 2002. 119 p.
221. Fish responses to flow velocity and turbulence in relation to size, sex and parasite load / Hockley F. A., Wilson C. A. M. E., Brew A., Cable J. *J. R. Soc. Interface.* 2014. Vol. 11. URL: <http://dx.doi.org/10.1098/rsif.2013.0814> (дата звернення: 06.11.2015).
222. Gilligan D., Schiller C. Downstream transport of larval and juvenile fish in the Murray River: NRMS Project No. R7019. *NSW Fisheries Final Report Series.* 2003. № 50. 66 p.
223. Hard J. J. Production and yield of juvenile chinook salmon in two Alaskan lakes. *Trans. of the Am. Fish. Soc.* 1986. Vol. 115, № 2. P. 305–313.
224. Holland L. E. Distribution of larly life history stages of fishes in selected pools of the upper Mississippi river. *Hidrobiologia.* 1986. Vol. 136. P. 121–130.
225. Holland L. E. Effects of barge traffic on distribution and survival of ichthyoplankton and small fishes in the Upper Mississippi River. *Trans. of the Am. Fis. Soc.* 1986. Vol. 115. P. 162–165.
226. Johansson L. Experimental evidence for interactive habitat segregation between roach (*Rutilus rutilus*) and rudd (*Scardinius erythrophthalmus*) in a shallow eutrophic lake . *Oecologia.* 1987. Vol. 73, № 1. P. 21–27.
227. Larval Connectivity in an Effective Network of Marine Protected Areas / Christie M. R. et al. *PLoS ONE.* 2010. Iss. 5(12). P. 1–8

228. Larval fish movement in the River Lohajang, Tangail, Bangladesh / De Graaf G. J., Born A. F., Uddin A. M. K., Huda S. *Fisheries Management and Ecology*. 1999. № 6. 109–120.
229. Laurila S., Piironen J., Holopainen I. J. Notes on egg development, larval and juvenile growth of crucian carp (*Carassius carassius* (L.)). *Ann. Zool. Fennici*. 1987. Vol. 24. P. 315–321.
230. Liao J. C., Cotel A. Effects of Turbulence on Fish Swimming in Aquaculture. *Swimming Physiology of Fish* / A. P. Palstra and J. V. Planas (eds.). Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 2013. P. 109–127.
231. Methods in stream ecology / edited by F. Richard Hauer and Gary A. Lamberti. 2nd ed. Academic Press. 2006. 896 p.
232. McGowan J. A., Brown D. M. A new opening-closed paired zooplankton net. *Univ. Calif. Scripps Inst. Ocean. Ref.* 1966. Vol. 66, Iss. 23. 56 p.
233. Moser H. G., Watson W. Ichthyoplankton. *Ecology of marine fishes: California and adjacent waters* / Allen L. G., Pondella D. J. and Horn M. H. University of California Press, 2006. P. 269–319.
234. Noboru O., Sayaka I., Hajime I. A marking technique for live fish eggs and larvae. *Ichthyol Res.* 2002. Vol. 49. P. 367–370.
235. Ontogeny and systematics of fishes / Moser H. G. et al. (eds.). *American Society of Ichthyologists and Herpetologists ed., Special publication*. 1984. № 1. 760 p.
236. Paller M. H. Distribution of larval fish between macrophyte beds and open channels in a Southeastern floodplain swamp. *J. of Freshwater Ecology*. 1987. Vol. 4, № 2. P. 191–200.
237. Peake S. An Evaluation of the Use of Critical Swimming Speed for Determination of Culvert Water Velocity Criteria for Smallmouth Bass. *Trans. of the Amer. Fish. Soc.* 2004. Vol. 133. P. 1472–1479.
238. Plaut I. Critical swimming speed: its ecological relevance. *Comp. Biochem. Physiol. & Mol. Integr. Physiol.* 2001. Vol. 131, Iss. 1. P. 41–50.

239. Raymond H. L., Collins Y. B. Techniques for appraisal of migrating juvenile anadromous fish populations of the Columbia River basin. *EIFAC Tech. Pap.* 1975. Suppl. 1, Vol. 2. P. 562–565.
240. Ré P., Meneses I. Early stages of marine fishes occurring in the Iberian Peninsula. IPIMAR/IMAR, 2008. 282 p.
241. Rider S. J., Margraf F. J. Dynamics of ichtioplankton in the Kanawha River, West Virginia. *J. Freshwater Ecol.* 1997. Vol. 12, № 2. P. 239–251.
242. Russell F. S. The eggs and planktonic stages of British marine fishes. London : Academic Press, 1976. 524 p.
243. Sameoto D. D., Jaroszynski L. O. Otter surface trawl: a new neuston net. *J. Fish. Res. Board Can.* 1969. Vol. 26. P. 2240–2244.
244. Scofield E. C. Early life history of the California sardine (*Sardina caerulea*), with special reference to distribution of eggs and larvae. *CDFG Fish Bulletin.* 1934. № 41. 48 p.
245. Scott M. T., Nielsen G. A. Young fish distribution in backwaters and main-channel borders of the Kanawha River, West Virginia. *J. Fish. Biol.* 1989. Vol. 35, Suppl. A. P. 21–27.
246. Spatial and temporal distribution of ichthyoplankton during an unusual period of low flow in a tributary of the Sao Francisco River, Brazil / Rosa G. R., Salvador G. N., Bialetzki A., Santos G. B. *River Res Applic.* 2017. P. 1–14. URL: <https://doi.org/10.1002/rra.3225> (Last accessed: 10.11.2017).
247. Spatial and temporal variation in ichtioplankton distributions in the Bush River / Burton W. H., Jacobs F., Holland A. F., Cummins R. A. *Estuaries.* 1985. Vol. 8, № 2B. P. 17.
248. Swimming performance of the European minnow / Holthe E. et al. *Boreal Environment Research.* 2009. Vol. 14. P. 272–278.
249. Tarazanov V. I. Species structure of ichthyoplankton on the Sungacha River. *Biodiversity of the Amur River and adjacent rivers* : Abstracts First International Conference. Khabarovsk, 2002. P. 52–53.

250. Urho L. Habitat shifts of perch larvae as survival strategy. *Annales Zoologici Fennici*. 1996. № 33. P. 329–340.

251. Urho L. Identification of perch (*Perca fluviatilis*), pikeperch (*Stizostedion lucioperca*) and ruffe (*Gymnocephalus cernuus*) larvae. *Annales Zoologici Fennici*. 1996. № 33. P. 659–667.

252. Uriarte A., Motos L. Sampling errors in anchovy egg abundance estimates using the PAIROVET net. *J. Plankton Res.* 1998. Vol. 20, Iss. 10. P. 1861–1888.

URL: https://www.dpi.nsw.gov.au/__data/assets/pdf_file/0008/137582/output-333.pdf (дата звернення: 09.09.2018).

253. Van Wassenbergh S., Aerts P. Rapid pivot feeding in pipefish: flow effects on prey and evaluation of simple dynamic modelling via computational fluid dynamics. *J. R. Soc. Interface*. 2008. № 5. P. 1291–1301.

254. Wang N., Eckmann R. Distribution of perch (*Perca fluviatilis* L.) during their first year of life in Lake Constance. *Hydrobiologia*. 1994. Vol. 277. P. 135–143.

255. Weisberg S. B., Burton W. H. Spring distribution and abundance of ichtioplankton in the tidal Delaware River. *Fish Bull.* 1993. Vol. 91, № 4. P. 788–797.

256. Wydoski R., Emery L. Tagging and marking. *Fisheries techniques* / L. Nielsen, D. Johnson (eds). Bethesda, MD: American Fisheries Society, 1983. P. 215–237.

ДОДАТОК

СПИСОК ПУБЛІКАЦІЙ ЗДОБУВАЧА ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

Статті у фахових виданнях

1. **Абрам'юк І. І.**, Афанасьєв С. О. Застосування гідродинамічного критерію для виокремлення іхтіопланктону (на прикладі молоді коропових риб). *Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту. Сер. Біологія*. 2015. № 3–4 (64). С. 25–29. (участь у проведенні експериментів, обробці даних та написанні статті).
2. **Abramiuk I. I.**, Afanasyev S. A. Swimming Performance of Juveniles of Some Freshwater Fishes as Index of Transition to Nekton Mode of Life. *Hydrobiological Journal*. 2017. Vol. 53, Iss. 4. P. 36–42. (проведення експериментів, участь в аналізі даних та написанні статті).
3. **Abramiuk I. I.**, Afanasyev S. A., Gupalo Ye. A. Structural Characteristics of Ichthyoplankton of the Small Regulated River in the Kyiv Polissya. *Hydrobiological Journal*. 2018. Vol. 54, Iss. 2. P. 55–63. (відбір та обробка матеріалу, аналіз даних та участь у написанні статті).
4. **Abramiuk I.**, Afanasyev S. Structural characteristic of ichthyoplankton in a small river flowing within a bar plain of the Dnipro River. *Ribogospod. nauka Ukr.* 2017. № 3(41). P. 5–16. (відбір та обробка матеріалу, аналіз даних та участь у написанні статті).
5. **Абрам'юк І. І.**, Афанасьєв С. О., Прімачов М. Т. Особливості плавальної здатності ранньої молоді коропових риб у зв'язку з формою їх тіла. *Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту. Сер. Біологія*. 2017. №4 (71). С. 78–84. (участь у проведенні експериментів, аналіз даних та участь у написанні статті).

Матеріали та тези доповідей конференцій

6. **Абрам'юк І. І.** Молодь риб гирлової ділянки р. Віта. *Сучасні проблеми теоретичної та практичної іхтіології* : матеріали VI Міжнародної іхтіологічної науково-практичної конференції, 9–12 жов. 2013 р. Тернопіль : Вектор, 2013. С. 20–23.

7. **Абрам'юк І. І.** Покатна міграція молоді риб в р. Віта. *Актуальні проблеми сучасної гідроекології* : збірник матеріалів науково-практичної конференції, присвяченої 95-річчю заснування Національної академії наук України. Київ : СПД Андрієвська Л. В., 2013. С. 8–9.

8. **Абрам'юк І. І.** Умови розмноження та характеристика молоді краснопірки *Scardinius erythrophthalmus* (Cyprinidae) в річці Віта (басейн Дніпра). *Фундаментальні та прикладні дослідження в біології* : матеріали III Міжнародної наукової конференції студентів, аспірантів та молодих учених, 24–27 лют. 2014 р. Донецьк : Ноулідж, 2014. С. 43–44.

9. **Абрам'юк І. І.**, Афанасьєв С. О. Опірність течії молоді прісноводних риб як критерій для визначення меж планктону і нектону. *Сучасні проблеми теоретичної і практичної іхтіології* : матеріали VII Міжнародної іхтіологічної науково-практичної конференції, 10–13 вер. 2014 р. / ред. В. О. Демченко, Ю. В. Пилипенко, Н. А. Демченко, М. Ю. Ткаченко. Херсон : Грінь Д. С., 2014. С. 12–15. (участь у проведенні експериментів, обробці даних та написанні матеріалів).

10. **Абрам'юк І. І.** Іхтіопланктон верхньої течії Прип'яті та її приток Стохід та Стир. *Сучасна гідроекологія: місце наукових досліджень у вирішенні актуальних проблем* : збірник матеріалів науково-практичної конференції, присвяченої 75-річному ювілею Інституту гідробіології НАН України. Київ, 2015. С. 11–12.

11. **Абрам'юк І. І.** Динаміка чисельності та біомаси іхтіопланктону р. Віта. *Біологічні дослідження – 2016* : Збірник наукових праць. Житомир : ПП "Рута", 2016. С. 81–82.

12. Долинский В. Л., Афанасьев С. А., **Абрамюк И. И.**, Гупало Е. А., Кирилук О. П., Трылис В. В. Метод оценки абсолютной численности массовых видов рыб. *Сучасні проблеми теоретичної і практичної іхтіології*: матеріали IX Міжнародної іхтіологічної науково-практичної конференції. Одеса : ТЕС, 2016. С. 79–82. (участь у відборі і обробці матеріалу та аналізі даних).

13. **Абрам'юк І. І.** Весняний іхтіопланктон руслової частини р. Котурка. *Сучасна гідроекологія: місце наукових досліджень у вирішенні актуальних*

проблем : збірник матеріалів III науково-практичної конференції для молодих вчених. Київ : Логос, 2016. С. 7–9.

14. **Абрам'юк І. І.** Скочування ікри та личинок деяких видів риб у р. Ріка (басейн Тиси). *Сучасна гідроекологія: місце наукових досліджень у вирішенні актуальних проблем* : збірник матеріалів IV науково-практичної конференції для молодих вчених, присвяченої 100-річчю Національної академії наук України. Київ : Логос, 2017. С. 7–8.