



УДК 591.524.12:597.551.2(28)

ИЗУЧЕНИЕ ВЕРТИКАЛЬНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ЗООПЛАНКТОНА ЗАПОРОЖСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА ДЛЯ РАСЧЁТА ЗАРЫБЛЕНИЯ ПЁСТРЫМ ТОЛСТОЛОБИКОМ^{*)}

© 2018 г. В. А. Яковенко, Е. Ю. Зайченко

Днепропетровский национальный университет имени Олеся Гончара, Днепр, Украина

E-mail: yakovenko_vla@ukr.net

Поступила в редакцию 30.12.2017; после доработки 16.06.2018;
принята к публикации 09.08.2018; опубликована онлайн 28.09.2018.

Описывается вертикальное распределение зоопланктона, что актуально для уточнения расчёта зарыбления Запорожского водохранилища пёстрым толстолобиком. Водоохранилище — водоём комплексного использования, и одним из приоритетных его назначений является вылов рыбы. Зоопланктон — важнейший компонент кормовой базы рыб. Именно поэтому для повышения эффективности использования кормовой базы водохранилища путём зарыбления необходимы точные показатели количественного развития зоопланктона. Они в значительной степени зависят от глубины участков водоёма и могут существенно изменяться на разных слоях водной толщи. В то же время практически все исследования Запорожского водохранилища направлены на изучение показателей развития зоопланктона в поверхностном слое, что может исказить точность расчётов зарыбления водоёма рыбами-планктофагами. Поэтому целью работы было не только изучение вертикального распределения зоопланктона Запорожского водохранилища, но и расчёт его продукции и соответствующих норм зарыбления водоёма пёстрым толстолобиком. В летний и осенний периоды установлено неоднородное вертикальное распределение зоопланктона в обеих частях водохранилища. В верхней части водоёма максимум показателей развития зоопланктона отмечен в поверхностном и придонном слоях, в нижней — в поверхностном слое и на глубине 10 м. Поскольку условия верхней части водохранилища неблагоприятны для пёстрого толстолобика, а расчётная величина плотности посадки ($0,3 \text{ экз.} \cdot \text{га}^{-1}$) пренебрежимо мала, зарыбление указанным планктофагом данной части водоёма не предусматривается. При расчёте зарыбления на основе продукции зоопланктона в поверхностном слое, а не во всём столбе водной толщи, полученная почти двукратная переоценка (избыток составит 246,8 тыс. экз.) приведёт к экономическим убыткам в связи с отходом зарыбляемого материала вследствие недостатка пищевых ресурсов. Для эффективного использования зоопланктона как кормовой базы целесообразно зарыбление нижней части водохранилища двухлетками пёстрого толстолобика в количестве $19,1 \text{ экз.} \cdot \text{га}^{-1}$.

Ключевые слова: зоопланктон, вертикальное распределение, Запорожское водохранилище, продукция, зарыбление, пёстрый толстолобик, *Hypophthalmichthys nobilis*

Запорожское водохранилище, образованное плотиной Днепрогэс в 1931–1934 гг., — водоём комплексного назначения, а значит, помимо обеспеченности кормовыми ресурсами, на вылов рыбы влияют такие факторы, как питьевое водоснабжение, рекреационное использование, судоходство, сброс в водоём промышленных и коммунальных сточных вод и др. Поэтому промысловый вылов рыбы осуществляется лишь в нижней части водоёма (около с. Войсковое). Особенностью русла Днепра

^{*)}Статья по материалам докладов Всероссийской конференции с международным участием «Научные чтения, посвящённые 110-летию со дня рождения д. б. н., профессора Виктора Сергеевича Ивлева (1907–1964) и 100-летию со дня рождения д. б. н. Ирины Викторовны Ивлевой (1918–1992) «Перспективы и направления развития экологии водоёмов» (11–15 октября 2017 г., Севастополь).

на месте водохранилища является наличие двух частей: верхней (от г. Днепродзержинска до устья р. Самара) и нижней, бывшей порожистой (от устья р. Самара до г. Запорожье), каньонообразной, где р. Днепр протекает по разлому украинского кристаллического щита шириной 1,5–2,5 км [3].

Верхняя часть сохранила черты реки, трансформированной затоплением, со значительным течением, подвижными песчаными грунтами, небольшой и равномерной глубиной, многочисленными островами, с широкой террасированной долиной и развитой придаточной системой (большое количество рукавов, озёр и др.). Физико-химические параметры воды этой части довольно однообразны [13]. Кроме того, для верхней части водоёма характерно большое количество промышленных и хозяйственно-бытовых сточных вод, из-за чего она значительно загрязнена [3, 13]. Промышленные стоки угнетают развитие фито- и зоопланктона, а также зообентоса водохранилища и его притоков [18, 19, 28]. Хозяйственно-бытовые стоки способствуют развитию сапрофитных бактерий и бактерий группы кишечной палочки [3, 13]. Большая численность нефтеокисляющих бактерий указывает на значительную концентрацию в воде нефтепродуктов [27].

Средняя глубина в нижней части водохранилища в 3–4 раза больше, чем в верхней (глубина в медиали возрастает с 10 м на границе частей до 60 м возле плотины Днепрогэс), скорость течения не превышает $0,5 \text{ м}\cdot\text{с}^{-1}$ даже в период весеннего половодья. Площадь островов и мелководий в нижней части очень небольшая, и эта часть не имеет разработанной террасированной долины.

Оценивая количественный состав зоопланктона, необходимо принимать во внимание его распределение во всех слоях водной толщи, а не только в поверхностном. Между тем подавляющее большинство работ посвящено исследованию количественных показателей зоопланктона водохранилищ и озёр Украины в поверхностном слое. В днепровских водохранилищах вертикальное распределение зоопланктона профундали исследовалось В. А. Яковенко [14], а литорального зоопланктона — В. М. Трохимцом с соавторами [12]. В то же время имеются многочисленные работы по вертикальному распределению зоопланктона водоёмов России [4, 11, 29] и других стран [15, 17, 21, 23, 24].

С практической точки зрения показатели численности и биомассы зоопланктона на разных глубинах водной толщи необходимы для точного расчёта зарыбления водоёма пёстрым толстолобиком *Hypophthalmichthys nobilis* (Richardson, 1845), являющимся основным зоопланктофагом и имеющим промысловое значение. Несмотря на обильные запасы зоопланктона [14, 19] в Запорожском водохранилище, вылов пёстрого толстолобика составляет в среднем $4,1 \text{ кг}\cdot\text{га}^{-1}$ (10%). В выловах доминируют карась серебряный (26%) и плотва (20%) [19]. Это свидетельствует о недостаточном использовании кормовой базы в виде зоопланктона, даже с учётом питания других зоопланктофагов. Взрослый толстолобик из-за высокой скорости плавания и требовательности к наличию большого объёма водной толщи обитает преимущественно в профундали водохранилища, тогда как молодь рыб сосредоточена и питается в литоральной зоне. Поэтому для расчёта зарыбления водохранилища пёстрым толстолобиком необходимы показатели развития зоопланктона, прежде всего в глубоководной части водоёма. Зарыбление водохранилища пёстрым толстолобиком осуществляется ежегодно в нижней части водоёма: она, вследствие большой глубины, характеризуется крайне низкой скоростью течения, что создаёт хорошие предпосылки для развития зоопланктона. Этому благоприятствует также отсутствие промышленных предприятий в данной части водоёма. Между тем наличие промышленных стоков, сосредоточенных в верхней части водохранилища, способствует снижению темпов развития толстолобика и накоплению в рыбе токсических веществ [13, 19]. Тем не менее *Hypophthalmichthys nobilis* вылавливается и в верхней части водохранилища. Поэтому для точного расчёта зарыбления пёстрым толстолобиком необходимо исследование вертикального распределения зоопланктона как в верхней, так и в нижней части водохранилища.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Пробы отбирали в апреле, июле и сентябре 2017 г. батометром Паталаса объёмом 5 л в трёх повторностях в верхней части водохранилища (о. Монастырский) ($48^{\circ}27'58''\text{N}$, $35^{\circ}04'27''\text{E}$) от поверхности до дна через 1 м, а в нижней части водохранилища (около с. Войсковое) ($48^{\circ}10'17''\text{N}$, $35^{\circ}09'57''\text{E}$) — от поверхности до дна через каждые 5 м (рис. 1).

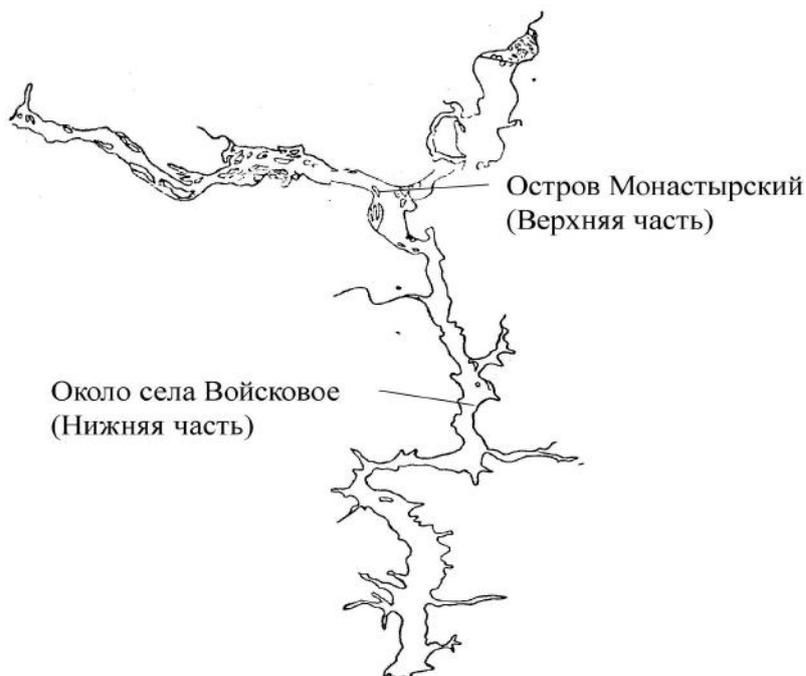


Рис. 1. Участки отбора проб зоопланктона в Запорожском водохранилище

Fig. 1. The sites of zooplankton sampling in the Zaporozhskoye Reservoir

Отобранный материал процеживали через планктонную сеть Апштейна с ячейёй размером 64 мкм и фиксировали 4%-ным формалином. Фиксированные пробы отстаивали в течение суток в мерном цилиндре для осаждения организмов зоопланктона. Количественный подсчёт и первичное определение видового состава зоопланктона проводили в камере Богорова с использованием бинокулярного стереомикроскопа МБС-1 [8]. Науплии и ювенильные стадии веслоногих ракообразных, а также молодь ветвистоусых ракообразных подсчитывали отдельно. Дальнейшее уточнение видового состава осуществляли под микроскопом МБД-1. Длину тела гидробионтов измеряли с помощью объект-микрометра. При камеральной обработке материала ветвистоусых рачков и коловраток определяли до вида по [5, 6, 7]. До вида определяли особей IV–VI копеподитных стадий веслоногих ракообразных, длина которых составляла более 70 % длины взрослых гидробионтов. При этом для циклопид использовали определитель [9], а для каляноид — [2]. Продукция зоопланктона рассчитывалась отдельно для пелагиали верхней и нижней частей Запорожского водохранилища. Продукцию отдельных групп зоопланктона рассчитывали по физиологическому методу с поправкой на температуру, согласно уравнению Вант-Гоффа [1]. Коэффициенты использования ассимилированной пищи на образование продукции составляли 0,3 для *Copepoda* и *Asplanchna* и 0,4 для *Cladocera* и *Rotifera* [1]. Общую продукцию зоопланктона определяли с учётом рациона хищников. Принимая в расчёт продукцию зоопланктона, определяли потенциальную рыбопродуктивность пёстрого толстолобика, которая может быть создана за счёт зоопланктона. Величина выедания зоопланктона рыбами принималась равной 80 %, а кормовой коэффициент — 6 [10]. Значения скорости течения взяты из [3]. Для измерения температуры использовался термометр Reuben heaton thermometer, прикреплявшийся

к батометру изнутри. Расчёт продукции зоопланктона водохранилища проведён для общепринятых площадей и глубин плёсов (профундали) верхней и нижней частей водохранилища [13].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В настоящее время в Запорожском водохранилище доминантными являются виды коловраток (Rotifera): *Brachionus calyciflorus* Pallas, 1766, *Euchlanis dilatata* Ehrenberg, 1832, *Keratella cochlearis* Gosse, 1851, *Keratella quadrata* Müller, 1786; ветвистоусых ракообразных (Cladocera): *Alona rectangula* Sars, 1861, *Bosmina longirostris* Müller, 1776, *Chydorus sphaericus* Müller, 1776, *Podonevadne trigona* Sars, 1897; веслоногих ракообразных (Copepoda): *Acanthocyclops americanus* Marsh, 1893, *Eurytemora affinis* Poppe, 1880, *Eurytemora velox* Lilljeborg, 1853, *Heterocope caspia* Sars, 1897; а также велигеры моллюсков рода *Dreissena*. Все указанные доминантные виды имеют маленький размер, и даже такие относительно крупные веслоногие ракообразные, как *Eurytemora affinis*, *Eurytemora velox* и *Heterocope caspia*, представлены преимущественно мелкими особями. Основные причины такой размерности зоопланктонных организмов — эвтрофикация и цветение синезелёных водорослей: это приводит к замещению крупных видов малыми, являющимися более адаптированными формами из-за своего короткого жизненного цикла [25]. Также в нижней части водохранилища встречались виды *Daphnia cucullata* Sars, 1862 и *Daphnia hyalina* Leydig, 1860, не обнаруженные в пробах верхней части. Это связано, вероятно, с тем, что данные виды являются лимнофилами [3, 7, 17] и получают достаточное развитие в благоприятных озероподобных условиях нижней части водоёма.

В апреле в профундали обеих частей Запорожского водохранилища было зафиксировано 19 видов зоопланктона (из них 12 видов коловраток, 4 — ветвистоусых ракообразных, 3 — веслоногих ракообразных), а также 1 вид меропланктона (стадия велигера рода *Dreissena*). На фоне цветения водоросли *Melosira islandica* Müll, 1906 и интенсивного весеннего перемешивания вертикальное распределение численности и биомассы зоопланктона в верхней части водохранилища было равномерным (рис. 2). На разных глубинах водного столба численность зоопланктона колебалась от 8,9 до 26,7 тыс. экз. \cdot м⁻³ (в среднем — $(19,2 \pm 5,6)$ тыс. экз. \cdot м⁻³), а биомасса — от 12,0 до 44,8 мг \cdot м⁻³ (в среднем — $(28,5 \pm 11,1)$ мг \cdot м⁻³). Незначительное снижение численности планктофауны наблюдалось на глубине 4 м, однако на глубине 5 м, и особенно 6 м (придонный слой), показатели развития зоопланктона возрастали за счёт развития здесь придонных форм веслоногих ракообразных *Diacyclops bicuspidatus* Claus, 1857 и *Eucyclops macruioides* Lilljeborg, 1901, а также, частично, — за счёт развития придонных коловраток *Philodina citrina* Ehrenberg, 1832 и *Rotaria rotatoria* Pallas, 1766. В придонном слое численность и биомасса зоопланктона оказались максимальными. В среднем, для всего водного столба, доли веслоногих ракообразных и коловраток от общей численности зоопланктона были сопоставимыми — 57,5 и 40,5 % соответственно. По сравнению с долей по численности зоопланктона, доля веслоногих ракообразных по биомассе возрастала до 85,8 %, а коловраток — снижалась до 9,4 % за счёт большей индивидуальной массы тела веслоногих.

Отмечена определённая степень приуроченности науплиев, ювенильных веслоногих ракообразных и доминирующих планктонных коловраток *Keratella cochlearis*, *Keratella quadrata*, *Notholca acuminata* Ehrenberg, 1832, *Notholca squamula* Müller, 1786, *Polyarthra dolichoptera* Idelson, 1925, *Synchaeta oblonga* Ehrenberg, 1832 к поверхностным слоям, а придонных коловраток и взрослых форм ракообразных — к придонным. Это не вызывало заметной разницы между показателями развития зоопланктона на разных глубинах. Равномерное распределение численности и биомассы планктофауны в данной части водохранилища объясняется не только весенним перемешиванием, но и небольшой глубиной, относительно высокой скоростью течения (до 0,3 м \cdot с⁻¹) [3, 13] и гомотермией (табл. 1). Все эти факторы исключают наличие градиентов численности или биомассы зоопланктона на разных слоях водной толщи.

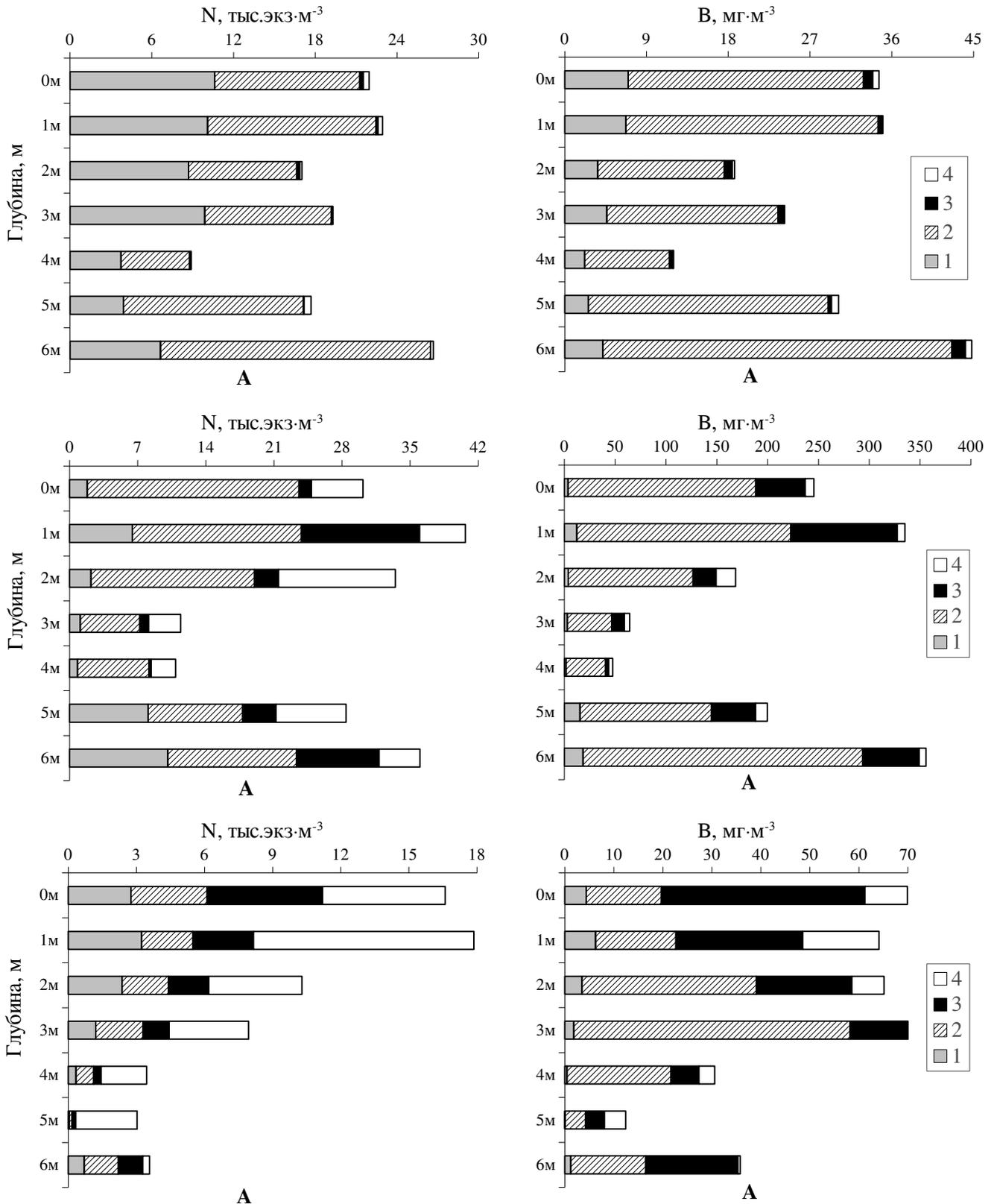


Рис. 2. Вертикальное распределение численности (N) и биомассы (B) зоопланктона верхней части Запорожского водохранилища в апреле (А–Б), июле (В–Г) и сентябре (Д–Е) 2017г. 1 — Rotifera, 2 — Copepoda, 3 — Cladocera, 4 — велигеры *Dreissena*

Fig. 2. Vertical distribution of abundance (N) and biomass (B) of zooplankton in the upper section of the Zaporozhskoye Reservoir in April (А–Б), July (В–Г) and September (Д–Е) in 2017. 1 – Rotifers, 2 – Copepoda, 3 – Cladocera, 4 – *Dreissena veligers*

Таблица 1. Температура воды (°C) на различных глубинах частей Запорожского водохранилища
Table 1. Water temperature (°C) at different depths of the Zaporozhskoye Reservoir sections

Верхняя часть водохранилища				Нижняя часть водохранилища			
Глубина, м	15 апреля	2 июля	17 сентября	Глубина, м	15 апреля	2 июля	17 сентября
0	9	25	21	0	9	26	21
1	9	25	21	5	9	25	21
2	9	24	21	10	9	21	21
3	9	23	21	15	9	19	20
4	9	22	21	20	9	18	20
5	9	22	21	25	9	16	20
6	9	22	20	30	9	16	19

В июле в профундали обеих частей Запорожского водохранилища было зафиксировано 57 видов зоопланктона (из них 25 видов коловраток, 12 — веслоногих ракообразных, 20 — ветвистоусых ракообразных), а также 1 вид меропланктона (стадия велигера рода *Dreissena*).

В верхней части водоёма численность зоопланктона в разных слоях водной толщи колебалась от 10,9 до 40,7 тыс. экз.·м⁻³ (в среднем — (27,3 ± 11,7) тыс. экз.·м⁻³), а биомасса — от 47,6 до 355,8 мг·м⁻³ (в среднем — (202,4 ± 120,5) мг·м⁻³). Максимум численности и биомассы зоопланктона отмечен в поверхностном (0–2 м) и придонном слоях (см. рис. 2). В поверхностном слое доминировали *Euchlanis dilatata*, *Keratella cochlearis*, *Keratella quadrata*, *Polyarthra dolichoptera*, *Polyarthra vulgaris* Carlin, 1943, *Bosmina longirostris*, *Chydorus sphaericus*, *Podonevadne trigona*, *Acanthocyclops americanus*, *Eurytemora affinis*, *Eurytemora velox*, *Heterocope caspia*, *Thermocyclops oithonoides* Sars, 1863, а также велигеры *Dreissena*. С увеличением глубины количественные показатели зоопланктона снижались. Высокое значение биомассы зоопланктона в придонном слое (6 м) было обусловлено наличием большого количества крупных циклопов (*Acanthocyclops americanus*, *Acanthocyclops vernalis* Fischer, 1853, *Macrocyclus albidus* Jurine, 1820, *Mesocyclops leuckarti* Claus, 1857), имеющих большую индивидуальную массу. В среднем, для всего водного столба, веслоногие ракообразные были доминирующей группой как по численности (54 %), так и по биомассе (71,8 %). Коловратки занимали второе место по численности (12,8 %), а ветвистоусые ракообразные — по биомассе (18,3 %). Вследствие малой глубины и высокой скорости течения, в верхней части водохранилища температура слабо изменяется по слоям водной толщи (см. табл. 1), а расслоение на эпи-, мета- и гипolimнион отсутствует даже в летний период, что исключает наличие градиентов численности или биомассы зоопланктона.

В осенний период в профундали обеих частей водохранилища зафиксировано 40 видов зоопланктеров (17 коловраток, 9 веслоногих ракообразных, 14 ветвистоусых ракообразных) и 1 вид меропланктона (велигеры *Dreissena*). В верхней части водоёма численность зоопланктона по слоям водного столба колебалась от 3 до 17,9 тыс. экз.·м⁻³ (в среднем — (9 ± 6,3) тыс. экз.·м⁻³), а биомасса — от 12,4 до 88,4 мг·м⁻³ (в среднем — (52,3 ± 26,6) мг·м⁻³). Максимум численности зоопланктона приходился на поверхностный слой 0–1 м, а биомасса распределялась равномерно, заметно снижаясь лишь на глубине 5 м. Если в поверхностном слое доминировали виды *Keratella cochlearis*, *Keratella quadrata*, *Alona rectangula*, *Bosmina longirostris*, *Chydorus sphaericus*, *Oxyurella tenuicaudis* Sars, 1862, а также велигеры *Dreissena*, то в средних и глубинных слоях — *Acanthocyclops americanus* и *Thermocyclops oithonoides*. По численности наибольшей была доля велигеров (47,0 %) и веслоногих ракообразных (21,5 %), по биомассе доминировали веслоногие (44,8 %) и ветвистоусые ракообразные (37,6 %). Таким образом, в осенний период наибольшая разница численности зоопланктеров между смежными слоями водной толщи отмечена для мелких ветвистоусых ракообразных, концентрировавшихся в поверхностном слое. В нижней части водохранилища в весенний период показатели развития зоопланктона были сопоставимы с таковыми в верхней части (рис. 3),

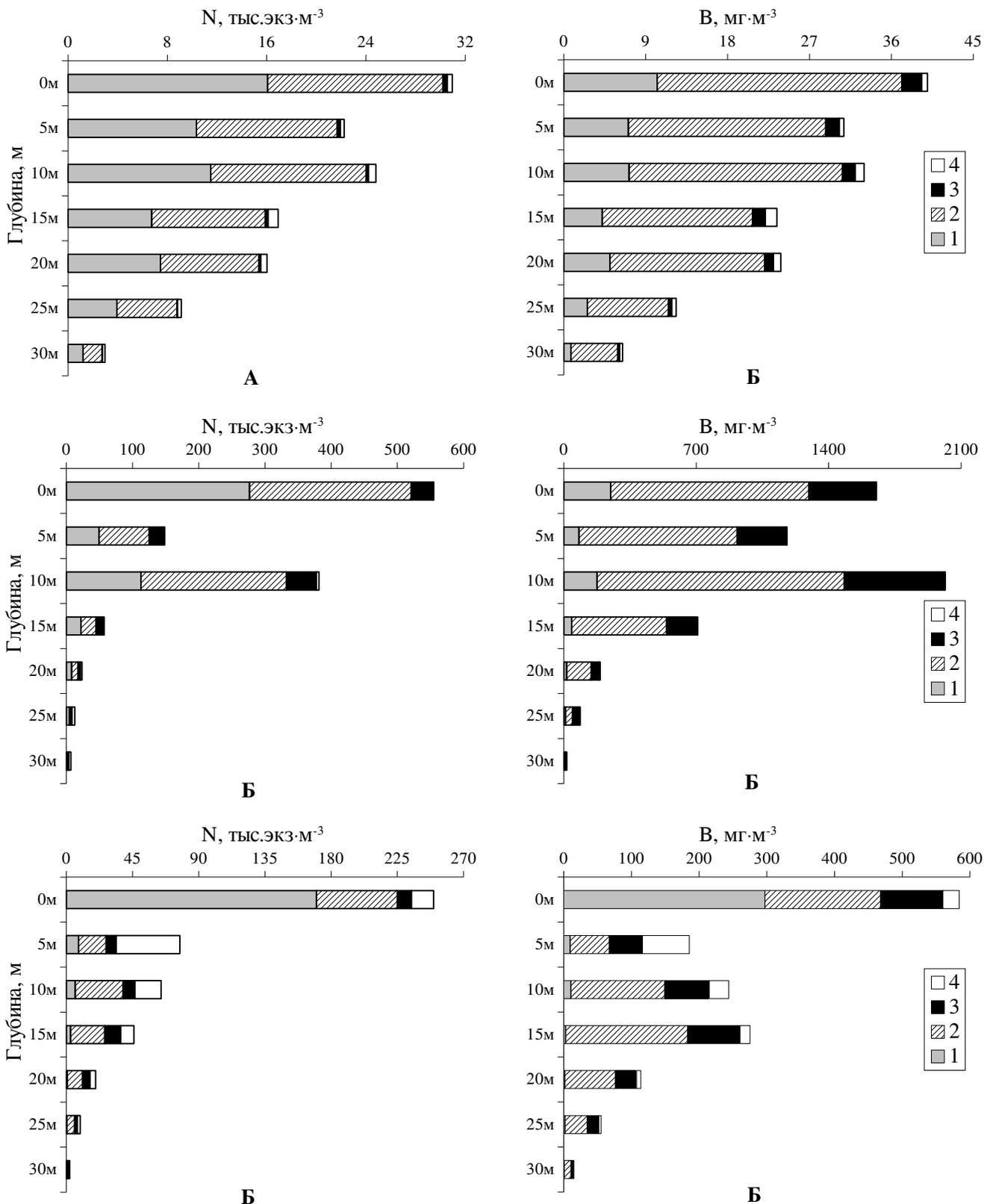


Рис. 3. Вертикальное распределение численности (N) и биомассы (B) зоопланктона нижней части Запорожского водохранилища в апреле (А–Б), июле (В–Г) и сентябре (Д–Е) 2017 г. 1 — Rotifera, 2 — Copepoda, 3 — Cladocera, 4 — велигеры *Dreissena*

Fig. 3. Vertical distribution of abundance (N) and biomass (B) of zooplankton in the lower section of the Zaporozhskoye Reservoir in April (A–B), July (B–Г) and September (Д–Е) in 2017. 1 – Rotifers, 2 – Copepoda, 3 – Cladocera, 4 – *Dreissena veligers*

однако вертикальное распределение зоопланктона в нижней части было более неравномерным, чем в верхней. Численность зоопланктона колебалась от 3 до 31 тыс. экз. \cdot м⁻³ (в среднем — (17,6 ± 9,5) тыс. экз. \cdot м⁻³), а биомасса — от 6,5 до 40 мг \cdot м⁻³ (в среднем — (24,3 ± 11,7) мг \cdot м⁻³). Основу численности зоопланктона составляли веслоногие ракообразные (50,8 %) и коловратки (45,0 %), биомассы — веслоногие ракообразные (71,8 %). На глубине 0 и частично 5 м концентрировались коловратки, науплии веслоногих ракообразных и малочисленные представители ветвистоусых ракообразных — *Bosmina longirostris* и *Chydorus sphaericus*. В более глубоких слоях водной толщи увеличивалась доля взрослых особей веслоногих ракообразных — *Acanthocyclops americanus*, *Diacyclops bicuspidatus*, *Eucyclops serrulatus* Fischer, 1851 и *Mesocyclops leuckarti*. Таким образом, в условиях равномерного распределения температуры во время цветения *Melosira islandica* всё же происходило некоторое снижение количественных показателей планктофауны в направлении от поверхности ко дну. Это явление было связано, вероятно, с уменьшением интенсивности освещения по мере увеличения глубины и с положительным фототропизмом, присущим коловраткам, кладоцерам и молодежи копепод [15, 22]. Также Гроссер и др. [21] установили явление тропизма кладоцер (color dances), обусловленное не видимым светом в целом, а узким диапазоном, соответствующим цвету скоплений водорослей.

В июле на разных глубинах в нижней части водоёма численность зоопланктона колебалась от 6,9 до 554,9 тыс. экз. \cdot м⁻³ (в среднем — (169,3 ± 215,6) тыс. экз. \cdot м⁻³), а биомасса — от 15,8 до 2016,4 мг \cdot м⁻³ (в среднем — (835,8 ± 800,4) мг \cdot м⁻³). Наибольшие численность и биомасса отмечены на глубинах от 0 до 10 м. Количественные показатели зоопланктона намного превышали таковые в верхней части в первую очередь благодаря уменьшению скорости течения в нижней, бывшей порожистой, части водохранилища (в среднем — 0,05 м \cdot с⁻¹) вследствие существенного увеличения глубины. Данный эффект отмечен как в Запорожском водохранилище, так и в других водоёмах [3, 11, 17]. Ещё одной причиной более низких показателей развития зоопланктона в верхней части водоёма может быть влияние промышленных сточных вод, насыщенных тяжёлыми металлами и нефтепродуктами [14, 19, 27]. Доля коловраток в общей численности зоопланктона снижалась в направлении от поверхности к придонному слою, а веслоногих ракообразных — наоборот, возрастала.

Наибольшего количественного развития в поверхностном слое достигали *Asplanchna brightwelli* Gosse, 1850, *Bipalpus hudsoni* Imhof, 1891, *Euchlanis dilatata*, *Polyarthra vulgaris*, *Synchaeta oblonga*, *Bosmina longirostris*, *Corniger maeoticus* Pengo, 1879, *Daphnia cucullata*, *Podonevadne trigona*, *Eurytemora affinis*, *Eurytemora velox*, а также ювенильные веслоногие ракообразные. Например, численность вида *Polyarthra vulgaris* в слое 0–5 м колебалась от 3,7 до 173 тыс. экз. \cdot м⁻³, науплиев веслоногих ракообразных — от 42,3 до 162,6 тыс. экз. \cdot м⁻³. Для нижней части водохранилища отмечена положительная корреляция численности зоопланктона и температуры в июле ($r = 0,78$). В среднем, для водного столба, доли коловраток и веслоногих ракообразных от общей численности зоопланктона были сходными — 39,3 и 36,7 % соответственно. Для всего водного столба основу биомассы зоопланктона составляли веслоногие (66,3 %) и ветвистоусые (22,1 %) ракообразные; первые доминировали во всех слоях. В придонном слое численность и биомасса зоопланктона оказались минимальными (очевидно, вследствие недостатка питания и кислорода для зоопланктона); данное явление нередко отмечается в литературе [11, 24, 29]. После незначительного спада на глубине 5 м возрастание биомассы зоопланктона на глубине 10 м связано, вероятно, с эффектом второго дна, возникающим вследствие резкого перепада температуры (см. табл. 1). Эффект второго дна также отмечается в литературе [3, 4, 11, 23], в данном слое происходит концентрация взрослых особей. Так, в 1960-е гг. резкое возрастание показателей развития зоопланктона наблюдалось на глубине 15 м [3]. Концентрацией больших по биомассе зоопланктеров на данной глубине можно объяснить отсутствие достоверной корреляции между биомассой зоопланктона и температурой ($r = -0,42$). В июле в нижней части водохранилища отмечено расслоение на эпилимнион (глубина от 0 до 5 м), металимнион (от 5 до 10 м) и гиполимнион (ниже 10 м). Для июля характерны резкие

скачки температуры, часто возникающие на глубинах 8–15 м [3]. В данном месяце в нижней части водоёма перепад температуры в этом слое приводил к заметному снижению количественных показателей зоопланктона на горизонтах ниже 10 м. Ещё одним фактором, обуславливающим более низкую биомассу зоопланктона поверхностного слоя по сравнению с таковой на глубине 10 м, может быть цветение синезелёных водорослей, токсины которых, накапливаясь, оказывают аллелопатическое угнетающее воздействие на зоопланктон [16, 20]. Несмотря на способность доминантных видов зоопланктона питаться как синезелёными водорослями, так и микроорганизмами, размножающимися в условиях детритной пищевой цепи, а также несмотря на резистентность к токсинам синезелёных водорослей [26], слишком высокая концентрация последних в условиях водохранилища летом [28] вполне может создавать токсические условия для зоопланктона в поверхностном слое водной толщи.

В осенний период в поверхностном слое нижней части водоёма доминирующими как по численности, так и по биомассе были виды *Asplanchna brightwelli*, *Bipalpus hudsoni*, *Filinia longiseta* Ehrenberg, 1834, *Keratella cochlearis*, *Polyarthra vulgaris*, *Pompholyx complanata* Gosse, 1851, *Synchaeta oblonga*, *Bosmina coregoni* Müller, 1867, *Bosmina longirostris*, *Chydorus sphaericus*, *Podonevadne trigona*, науплии и ювенальные формы веслоногих ракообразных, велигеры *Dreissena*. В литературе также есть упоминания о преобладании более мелких зоопланктонных организмов в поверхностном слое [24, 29]. Преобладание в сообществе зоопланктона мелких видов и молоди веслоногих ракообразных, которые интенсивно развивались и концентрировались в поверхностном слое, приводило к огромной разнице, прежде всего по численности, между поверхностным слоем 0 м (170 тыс. экз.·м⁻³) и нижележащими слоями водного столба (от 0,32 до 8,31 тыс. экз.·м⁻³). В среднем, вдоль всего водного столба, по численности наибольшей была доля веслоногих ракообразных (42,3%), а по биомассе доминировали веслоногие (53,6%) и ветвистоусые (25,5%) ракообразные.

Исходя из полученных показателей вертикального распределения численности и биомассы зоопланктона верхней и нижней частей Запорожского водохранилища в апреле, июле и сентябре, была рассчитана продукция зоопланктона для весеннего, летнего и осеннего сезонов соответственно (рис. 4).

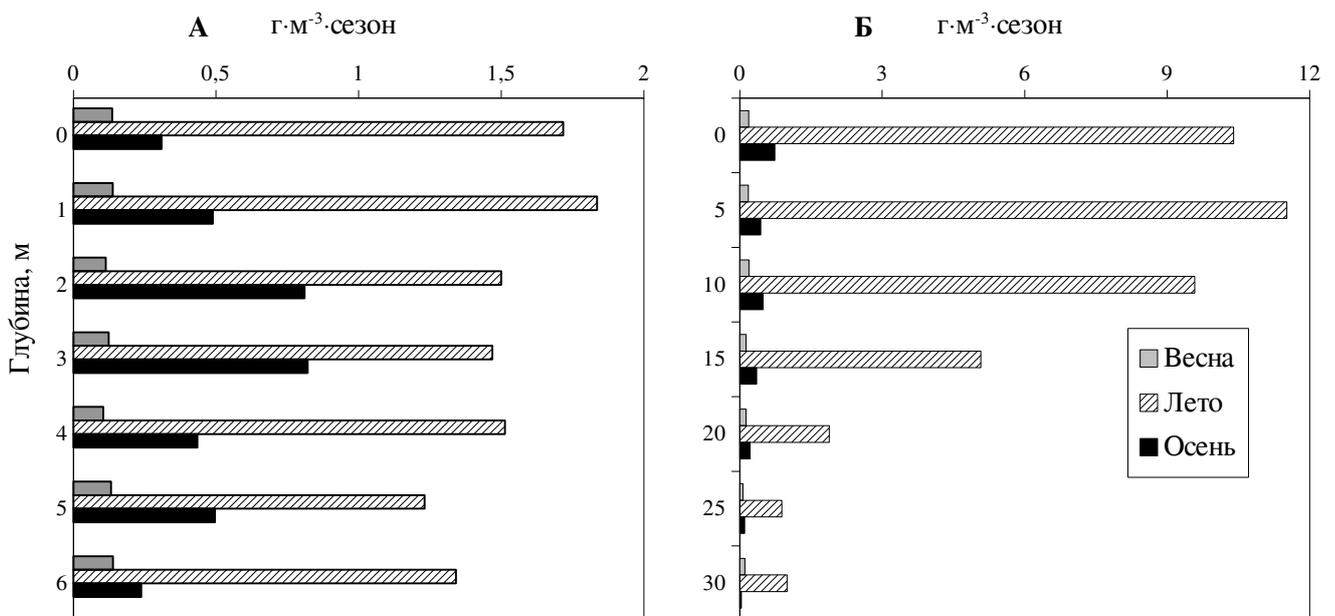


Рис. 4. Вертикальное распределение продукции зоопланктона Запорожского водохранилища. А — верхняя часть, Б — нижняя часть

Fig. 4. Vertical distribution of zooplankton production of the Zaporozhskoye Reservoir. A – upper section, Б – lower section

Для максимальной точности использован физиологический метод, который, в отличие от применения известных из литературы коэффициентов P/B , позволяет рассчитать продукцию зоопланктона с учётом конкретных средних размеров его видов, обнаруженных в водоёме. Вычисленная средняя по глубинам продукция зоопланктона верхней части водохранилища составила $0,127 \text{ г} \cdot \text{м}^{-3}$ весной, $1,515 \text{ г} \cdot \text{м}^{-3}$ летом и $0,514 \text{ г} \cdot \text{м}^{-3}$ осенью. С учётом среднего процента выедания зоопланктона (80 %) и усвоения шестой части зоопланктона [10] при средней глубине верхней части Запорожского водохранилища 5 м [3] потенциальная продукция рыб-планктофагов за счёт запасов зоопланктона верхней части водохранилища составляет $14,4 \text{ кг} \cdot \text{га}^{-1}$. В настоящее время вылов пёстрого толстолобика в водохранилище равен в среднем $4,1 \text{ кг} \cdot \text{га}^{-1}$. С учётом того, что треть от общего объёма выедания зоопланктона рыбами-планктофагами составляет его потребление толстолобиком, продукция пёстрого толстолобика за счёт запасов зоопланктона верхней части водохранилища может достичь показателя $4,79 \text{ кг} \cdot \text{га}^{-1}$. Процент выживания двухлеток толстолобика выше (в первую очередь вследствие меньшего поедания их хищными рыбами по сравнению с поеданием молоди), а значит, целесообразно зарыблять водоём именно двухлетками. С учётом того, что среднего товарного веса $2,4 \text{ кг}$ толстолобик достигает за 2 года, можно сказать, что расчётное количество двухлеток для зарыбления составит $\Pi = \frac{4,8-4,1}{2,4} = 0,3 \text{ экз.} \cdot \text{га}^{-1}$. Таким образом, полученное значение потенциальной рыбопродуктивности пёстрого толстолобика за счёт зоопланктона ($4,79 \text{ кг} \cdot \text{га}^{-1}$) очень близко к реальному объёму вылова *Hypophthalmichthys nobilis* в водоёме. Зарыбление пёстрым толстолобиком верхней части водохранилища не рекомендуется из-за её загрязнённости и из-за относительно высокой скорости течения.

Средняя продукция зоопланктона водного столба нижней части Запорожского водохранилища составила $0,144 \text{ г} \cdot \text{м}^{-3}$ весной, $5,764 \text{ г} \cdot \text{м}^{-3}$ летом и $0,342 \text{ г} \cdot \text{м}^{-3}$ осенью. Приняв в расчёт среднюю глубину нижней части водоёма (18 м [3]), а также вышеуказанные пропорции выедания зоопланктона и его усваивания, можно заключить, что потенциальная продукция рыб-планктофагов за счёт запасов зоопланктона нижней части водохранилища составляет $150 \text{ кг} \cdot \text{га}^{-1}$. С учётом того, что доля выедания зоопланктона толстолобиком составляет треть от его выедания всеми рыбами-планктофагами, продукция *Hypophthalmichthys nobilis* за счёт запасов зоопланктона нижней части водохранилища может составить $50 \text{ кг} \cdot \text{га}^{-1}$. Таким образом, в нижней части водохранилища целесообразно зарыбление двухлетками пёстрого толстолобика в количестве $\frac{50-4,1}{2,4} = 19,1 \text{ экз.} \cdot \text{га}^{-1}$.

Для сравнения: продукция зоопланктона поверхностного слоя нижней части Запорожского водохранилища составила $0,189 \text{ г} \cdot \text{м}^{-3}$ весной, $10,399 \text{ г} \cdot \text{м}^{-3}$ летом и $0,739 \text{ г} \cdot \text{м}^{-3}$ осенью. Если принимать в расчёт продукцию зоопланктона лишь в поверхностном слое, то с учётом глубины водоёма и пропорции выедания и усваивания зоопланктона потенциальная продукция всех рыб-планктофагов за счёт запасов зоопланктона нижней части водохранилища составит $271,8 \text{ кг} \cdot \text{га}^{-1}$, а потенциальная продукция пёстрого толстолобика — $90,6 \text{ кг} \cdot \text{га}^{-1}$. При этом рекомендуемая величина зарыбления толстолобиком составит $\frac{90,6-4,1}{2,4} = 36 \text{ экз.} \cdot \text{га}^{-1}$, что значительно выше средней величины зарыбления, полученной на основании средней продукции зоопланктона во всём водном столбе. При перерасчёте на площадь нижней части Запорожского водохранилища ($14\,607 \text{ га}$ [3]) разница величин зарыбления пёстрым толстолобиком оказывается существенной: 279 тыс. экз. на весь водоём (исходя из количественных показателей зоопланктона во всём столбе водной толщи) против $525,8$ тыс. экз. (исходя из численности и биомассы зоопланктона в поверхностном слое). Таким образом, избыток зарыбления пёстрым толстолобиком составит $246,8$ тыс. экз., что приведёт к экономическим убыткам в связи с отходом зарыбляемого материала вследствие недостатка кормовой базы — зоопланктона.

Выводы:

1. Видовой состав зоопланктона обеих исследованных частей водохранилища был сходным, лишь виды *Daphnia cucullata* и *Daphnia hyalina* встречались исключительно в нижней части. Весной было идентифицировано 20 видов зоопланктона и меропланктона, летом — 58, осенью — 41.

2. Весной вертикальное распределение зоопланктона обеих частей водохранилища было равномерным, с незначительным возрастанием количественных показателей в придонном слое благодаря развитию циклопид.
3. Летом в обеих частях водохранилища отмечены характерные максимумы развития зоопланктона. Более высокие показатели и более выраженная неравномерность вертикального распределения зоопланктона с колебаниями биомассы от 15,8 до 2016,4 мг·м⁻³ были отмечены в нижней (более глубокой) части водохранилища, с концентрацией организмов в поверхностном слое и на глубине 10 м. В летний период для данной части водоёма отмечена положительная корреляция между численностью зоопланктона и температурой ($r = 0,78$). В верхней части водоёма колебания биомассы зоопланктона составляли от 47,6 до 355,8 мг·м⁻³, с наибольшими показателями развития в поверхностном и придонном слоях.
4. Осенью также наблюдались высокие показатели развития зоопланктона и более значительная неравномерность его распределения в нижней части водохранилища. Наиболее сильные колебания были характерны для численности (от 0,32 до 170 тыс. экз.·м⁻³), однако корреляция численности или биомассы зоопланктона с температурой отсутствовала. В верхней части водоёма не наблюдалось выраженной неравномерности распределения, максимум численности зоопланктона приходился на поверхностный слой 0–1 м, а биомасса распределялась равномерно, заметно снижаясь лишь на глубине 5 м.
5. Во все сезоны в обеих частях водоёма мелкие организмы зоопланктона (планктонные коловратки, науплии и ювенильные веслоногие ракообразные) были приурочены к поверхностным слоям, а придонные коловратки и взрослые формы ракообразных — к придонным. Данная характерная особенность распределения в наибольшей степени проявлялась осенью.
6. Для эффективного использования кормовой базы в виде зоопланктона целесообразно зарыбление водохранилища двухлетками пёстрого толстолобика в количестве 19,1 экз.·га⁻¹ для нижней части водоёма. Из-за загрязнённости верхней части водохранилища и из-за относительно высокой скорости течения зарыбление пёстрым толстолобиком данной части водоёма не рекомендуется. Расчёт зарыбления указанным планктофагом на основе продукции зоопланктона в поверхностном слое, а не во всём столбе водной толщи нижней части водохранилища, показал: полученная почти двукратная переоценка (избыток составит 246,8 тыс. экз.) приведёт к экономическим убыткам из-за отхода зарыбляемого материала вследствие недостатка кормовой базы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Алимов А. Ф., Богатов В. В., Голубков С. М. *Продукционная гидробиология*. Санкт-Петербург : Наука, 2013. 339 с. [Alimov A. F., Bogatov V. V., Golubkov S. M. *Produktionnaya gidrobiologiya*. Sankt-Petersburg: Nauka, 2013, 339 p. (in Russ.)].
2. Боруцкий Е. В., Степанова Л. А., Кос М. С. *Определитель Calanoida пресных вод СССР*. Ленинград : Наука, 1991. 504 с. [Borutskiy Ye. V., Stepanova L. A., Kos M. S. *Opredelitel' Calanoida presnykh vod SSSR*. Leningrad: Nauka, 1991, 504 p. (in Russ.)].
3. Дворецкий А. И., Рябов Ф. П., Емец Г. П., Галинский В. Л., Загубиженко Н. И. *Запорожское водохранилище*. Днепропетровск : Днепропетр. нац. ун-т, 2000. 170 с. [Dvoretckiy A. I., Ryabov F. P., Yemets G. P., Galinsky V. L., Zagubizhenko N. I. *Zaporozhskoe vodokhranilishche*. Dnepropetrovsk: Dnepropetr. nats. un-t, 2000, 170 p. (in Russ.)].
4. Крылов А. В., Цветков А. И., Малин М. И. Вертикальное распределение зоопланктона малой реки // *Поволжский экологический журнал*. 2009. № 1. С. 47–53. [Krylov A. V., Tsvetkov A. I., Malin M. I. Vertical distribution of the zooplankton of a small river. *Povolzhskii ekologicheskii zhurnal*, 2009, iss. 1, pp. 47–53. (in Russ.)].
5. Кутикова Л. А. *Бделлоидные коловратки фауны России*. Москва : Тов-во науч. изд. КМК, 2005. 305 с. [Kutikova L. A. *Bdelloidnyye kolovratki fauny Rossii*. Moscow: Tov-vo nauch. izd. KMK, 2005, 305 p. (in Russ.)].

6. Кутикова Л. А. *Коловратки фауны СССР*. Ленинград : Наука, 1970. 744 с. [Kutikova L. A. *Kolovratki fauny SSSR*. Leningrad: Nauka, 1970, 744 p. (in Russ.)].
7. Мануйлова Е. Ф. *Ветвистоусые рачки (Cladocera) фауны СССР*. Москва ; Ленинград : Наука, 1964. 328 с. [Manuilova E. F. *Vetvistousyye rachki (Cladocera) fauny SSSR*. Moscow ; Leningrad: Nauka, 1964, 328 p. (in Russ.)].
8. *Методи гідроекологічних досліджень поверхневих вод* / ред. В. Д. Романенко. Київ, 2006. 628 с. [*Metody hidroekologichnykh doslidzhen' poverkhnevyykh vod* / V. D. Romanenko (Ed.). Kiev, 2006, 628 p. (in Ukrainian)].
9. Монченко В. І. *Щелепнороті циклоподібні, циклопи (Cyclopoidea)*. Київ : Наукова думка, 1974. 452 с. (Фауна України ; т. 27, вып. 3). [Monchenko V. I. *Shchelepnoroti tsyklopodibni, tsyklopi (Cyclopoidea)*. Kiev: Naukova dumka, 1974, 452 p. (Fauna Ukrainy; vol. 27, iss. 3). (in Ukrainian)].
10. *Про затвердження Методики розрахунку збитків, заподіяних рибному господарству внаслідок порушення законодавства про охорону навколишнього природного середовища*. Київ. Наказ № 36 від 18.05.1995. [*Pro zatverdzhennya Metodyky rozrakhunku zbytkiv, zapodiyanykh rybnomu hospodarstvu vnaslidok porushennya zakonodavstva pro okhoronu navkolyshnogo pryrodного seredovyscha*. Kiev. Nakaz no. 36 vid 18.05.1995. (in Ukrainian)].
11. Столбунова В. Н. *Зоопланктон озера Пleshchevo*. Москва : Наука, 2006. 152 с. [Stolbunova V. N. *Zooplankton ozera Pleshchevo*. Moscow: Nauka, 2006, 152 p. (in Russ.)].
12. Трохимець В. М., Алексієнко В. Р. Розподіл та поведінка зоопланктону прибережної зони Кременчуцького та Канівського водосховищ // *Вісник Київського університету (Біологія)*. 2002. Вип. 36. С. 61–63. [Trokhymets' V. M., Aleksienko V. R. Rozpodil ta povedinka zooplanktonu pryberezhnoyi zony Kremenchuts'koho ta Kanivs'koho vodoshkovyshch. *Visnyk Kyivs'koho universitetu (Biologiya)*, 2002, iss. 36, pp. 61–63. (in Ukrainian)].
13. Федоненко О. В., Яковенко В. О., Єсіпова Н. Б., Шарамок Т. С., Ананьєва Т. В., Жежеря В. А. *Сучасні проблеми гідробіології. Запорізьке водосховище*. Дніпропетровськ, 2012. 280 с. [Fedonenko O. V., Yakovenko V. O., Esipova N. B., Sharamok T. S., Ananieva T. V., Zhezherya V. A. *Suchasni problemi hidrobiologii. Zaporiz'ke vodoshkovyshe*. Dnipropetrovs'k, 2012, 280 p. (in Ukrainian)].
14. Яковенко В. О. *Зоопланктон Дніпровського водосховища в умовах антропогенного пресу*: автореф. дис. ... канд. біол. наук : 03.00.17. Київ, 2009. 21 с. [Yakovenko V. O. *Zooplankton Dniprovs'koho vodoshkovyshcha v umovakh antropohennoho presu*: avtoref. dis. ... kand. biol. nauk: 03.00.17, Kiev, 2009, 21 p. (in Ukrainian)].
15. Burris J. Vertical migration of zooplankton in the Gulf of Finland. *American Midland Naturalist*, 1980, vol. 103, no. 2, pp. 316–321.
16. Choslock M. F., Sarnelle O., Jernigan L. M., Wilson A. E. Do high concentrations of microcystin prevent *Daphnia* control of phytoplankton? *Water Research*, 2013, vol. 47, iss. 6, pp. 1961–1970. <https://doi.org/10.1016/j.watres.2012.12.038>.
17. Dodson S. I., Newman A. L., Will-Wolf S., Alexander M. L., Woodford M. P., Van Egeren S. The relationship between zooplankton community structure and lake characteristics in temperate lakes (Northern Wisconsin, USA). *Journal of Plankton Research*, 2009, vol. 31, iss. 1, pp. 93–100. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbn095>.
18. Fedonenko E., Yakovenko V. Zoobenthos of Zaporozhskoye Reservoir. *North Caucasus Ecological Herald*, 2016, vol. 12, iss. 1, pp. 14–21.
19. Fedonenko E., Yakovenko V., Ananieva T., Sharamok T., Marenkov O. Fishery and environmental situation assessment of water bodies in the Dnipropetrovsk region of Ukraine. *World Scientific News*, 2018, vol. 92, iss. 1, pp. 1–138.
20. Ghadouani A., Pinel-Alloul B., Prepas E. Effects of experimentally induced cyanobacterial blooms on crustacean zooplankton communities. *Freshwater Biology*, 2003, vol. 48, iss. 2, pp. 363–381. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2003.01010.x>.
21. Grosser B. I., Baylor E. R., Smith F. E. Analysis of geotactic responses in *Daphnia magna*. *Ecology*, 1953, vol. 34, iss. 4, pp. 804–805. <https://doi.org/10.2307/1931346>.
22. Haney J. F. Field studies on zooplankton-cyanobacteria interactions. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 1987, vol. 21, iss. 3, pp. 467–475. <https://doi.org/10.1080/00288330.1987.9516242>.
23. Karpowicz M., Ejsmont-Karabin J. Effect of metalimnetic gradient on phytoplankton and zooplankton (Rotifera, Crustacea) communities in different trophic conditions. *Environmental Monitoring and Assessment*, 2017, vol. 189, pp. 367 (13 p.).

- <https://doi.org/10.1007/s10661-017-6055-7>.
24. Lampert W., McCauley E., Manly B. Trade-offs in the vertical distribution of zooplankton: ideal free distribution with costs? *Proceedings of the Royal Society B. Biological Sciences*, 2003, vol. 270, iss. 1516, pp. 765–773. <https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2291>.
 25. Li Y., Xie P., Zhao D., Zhu T., Guo L., Zhang J. Eutrophication strengthens the response of zooplankton to temperature changes in a high-altitude lake. *Ecology and Evolution*, 2016, vol. 6, iss. 18, pp. 6690–6701. <https://doi.org/10.1002/ece3.2308>.
 26. Paes T. A. S. V., Costa I. A. S., Silva A. P. C., Eskinazi-Sant'Anna E. M. Can microcystins affect zooplankton structure community in tropical eutrophic reservoirs? *Brazilian Journal of Biology*, 2016, vol. 76, no. 2, pp. 450–460. <http://dx.doi.org/10.1590/1519-6984.21014>.
 27. Yakovenko V., Fedonenko E., Zaychenko E. Oil-Oxidizing Bacteria of Zaporozhskoye Reservoir. *International Letters of Natural Sciences*, 2016, vol. 56, pp. 65–72. <https://doi.org/10.18052/www.scipress.com/ILNS.56.65>.
 28. Yakovenko V., Melnik S., Fedonenko E. Species composition, seasonal dynamics and distribution of phytoplankton of the Zaporizke Reservoir. *International Letters of Natural Sciences*, 2017, vol. 62, pp. 1–10. <https://doi.org/10.18052/www.scipress.com/ILNS.62.1>.
 29. Zadereev E. S., Tolomeyev A. P. The vertical distribution of zooplankton in brackish meromictic lake with deep-water chlorophyll maximum. *Hydrobiologia*, 2007, vol. 576, iss. 1, pp. 69–82. <https://doi.org/10.1007/s10750-006-0294-x>.

STUDY OF VERTICAL DISTRIBUTION OF ZOOPLANKTON IN ZAPOROZHSKOYE RESERVOIR AIMING TO CALCULATE BIGHEAD CARP STOCKING^{*)}

V. A. Yakovenko & E. Yu. Zaychenko

Oles Honchar Dnipro National University, Dnipro, Ukraine

E-mail: yakovenko_vla@ukr.net

The article focuses on the vertical distribution of zooplankton because of its importance for calculation of bighead carp stocking the Zaporozhskoye Reservoir. The reservoir is a water-body of complex use with fish catching being one of the priorities of the reservoir. Zooplankton is an important component of fish forage base, so accurate quantitation of zooplankton development is necessary for improving efficiency of forage base use of the reservoir by means of appropriate stocking with fish. These indicators depend significantly on the depth of the reservoir and can vary through the vertical section. At the same time, almost all investigations of the reservoir were aimed at studying the indicators of zooplankton development in the surface layer which can lead to inaccurate calculations concerning the stocking of the reservoir with planktivorous fish. Therefore, the purpose of this work was not only to study the vertical distribution of zooplankton of the Zaporozhskoye Reservoir, but also to calculate the zooplankton production and the corresponding rates of stocking of the reservoir with bighead carp. In summer and autumn periods, the heterogeneous vertical distribution of zooplankton was found in both parts of the reservoir. In the upper part of the reservoir, the maximum values of zooplankton development were observed in the surface and near-bottom layers whereas in the lower part of the reservoir – in the surface layer and at the depth of 10 m. Since conditions of the upper part of the reservoir are unfavorable for bighead carp, and the estimated value of the stocking density ($0.3 \text{ spec} \cdot \text{ha}^{-1}$) is negligible, no stocking of this part of the reservoir with the indicated planktivorous fish is expected. When calculating the stocking based on the zooplankton production in the surface layer only, but not in the whole water column, almost double overvaluation obtained (excess would be 246.8 thousand specimens) would lead to economic losses because of the wasteful expenditure of stocked material due to a lack of food resources. For effective utilization of zooplankton as the food base it is advisable to stock the lower part of the reservoir with two-year-old bighead carps with the stocking density of $19.1 \text{ spec} \cdot \text{ha}^{-1}$.

Keywords: zooplankton, vertical distribution, Zaporozhskoye Reservoir, production, stocking with fish, bighead carp, *Hypophthalmichthys nobilis*

^{*)}Scientific communication on the materials of the reports of All-Russian conference with international participate, devoted to the 110th anniversary of Dr. Viktor Sergeevich Ivlev (1907–1964) and to the 100th anniversary of Dr. Irina Viktorovna Ivleva (1918–1992) “Prospects and directions of aquatic ecology development” (11–15 October, 2017, Sevastopol).