



Original researches

The Temporal Dynamic of Young Fish Communities in the Water Bodies of the “Dnipro-Orylskiy” Nature Reserve

D. L. Bondarev¹, M. P. Fedyushko², N. L. Gubanova³, O. V. Zhukov²

¹*“Dnipro-Orylskiy” Nature Reserve, Obukhovka, Dniprovsk district, Dnipropetrovsk region, Ukraine*

²*Bogdan Khmelnytsky Melitopol State Pedagogical University, Melitopol, Ukraine*

³*Dnipro State Agrarian and Economic University, Dnipro, Ukraine*

Received: 17 June 2020
 Revised: 30 June 2020
 Accepted: 01 July 2020

“Dnipro-Orylskiy” Nature Reserve,
 Obukhovka, Dniprovsk district,
 Dnipropetrovsk region, 52030, Ukraine

Bogdan Khmelnytsky Melitopol
 State Pedagogical University, Hetmanska Str.,
 20, Melitopol, 72318, Ukraine

Dnipro State Agrarian and Economic
 University, Serhii Efremov Str., 25, Dnipro,
 49000, Ukraine

Tel.: +38-061-944-04-64
 E-mail: ihtio72log@ukr.net
 zhukov_dnipro@ukr.net
 nlg2277@mail.com

Cite this article: Bondarev, D. L.,
 Fedyushko, M. P., Gubanova, N. L.,
 & Zhukov, O. V. (2020). The temporal dynamic
 of young fish communities in the water bodies
 of the “Dnipro-Orylskiy” Nature Reserve.
Agrology, 3(3), 145–159. doi: 10.32819/020017

Abstract. The paper identifies regularities of temporary dynamics of the communities of juvenile fish communities in different types of reservoirs of the Dnipro-Orylskiy” Nature Reserve during 1997–2015 and assesses the role of the Reserve as a factor of fish population reproduction within the water area, which is exposed to a significant anthropogenic impact. During the research period, we have identified representatives of 38 fish species. The main trends in the dynamics of synecological characteristics of the juvenile fish communities are explained by the influence of three sources of variation: controlled discharge of the Dnieper River as a result of the creation of a dam cascade, eutrophication, and the reserve regime. The first two sources of influence are negative, while the creation of a protective regime in the Reserve is a positive factor. Eutrophication in the direction of its influence coincides with the negative effects of regulated discharge and significantly enhances them. The creation of a reservoir and regulation of the Dnieper River flow manifests itself differently in different types of reservoirs in the Reserve depending on their typological characteristics. The influence of the eutrophication factor may also manifest itself differently in different types of lake systems. The results we have obtained indicate that for the studied system of reservoirs in general, there is no tendency to change the number of fish communities and this indicator is stationary over time. For the channel part of the Dnieper River and its immediate vicinity, the Orel River mouth has established a trend of increasing the number of fish fry communities, while in other types of reservoirs there is no stable trend, except for reservoirs of Obukhovskie floodplain, where the number of juvenile fish communities has been constantly decreasing. In terms of biomass, there is also an upward trend in these water bodies as well as in the water bodies of the Taromsk ledge. An increase in the number and biomass of communities is accompanied by an increase in the number of species and diversity in Shannon. We explain the decrease in the number of fry communities in the Obukhov floodplain by intensive eutrophication processes, which are most active in these very reservoirs. We attribute the greatest activation of eutrophication processes to the construction of the Orel Canal in the Obukhov floodplain reservoir system. This artificial reservoir drains the lakes of the Obukhovskaya system, eventually contributing to the accumulation of organic matter and the development of oxygen deficiency phenomena in them. In the event of flooding, which is generally less likely due to the regulated flow of the Dnieper River, a fixed level in the Obukhov floodplain is maintained due to the close proximity of the Orel Canal. Water exchange and the associated evacuation of excess organics from the lakes are significantly limited. Stagnation and constant accumulation of organic remains create unfavorable conditions for life and development of young fish. As prospects for further studies, we plan to carry out geobotanical descriptions of aquatic macrophyte communities for phytoindication of ecological regimes of living conditions of fish population in water bodies.

Keywords: population; biomass; diversity; reservoir; anthropogenic impact; eutrophication; dam construction; regulated water regime.

Часова динаміка угруповань молоді риб у водоймах природного заповідника “Дніпровсько-Орільський”

Д. Л. Бондарев¹, М. П. Федюшко², Н. Л. Губанова³, О. В. Жуков²

¹*Природний заповідник “Дніпровсько-Орільський”, Обухівка, Дніпровський район, Дніпропетровська область, Україна*

²*Мелітопольський державний педагогічний університет імені Богдана Хмельницького, м. Мелітополь, Україна*

³*Дніпровський державний аграрно-економічний університет, м. Дніпро, Україна*

Анотація. Визначено екологічні особливості формування та встановлено закономірності часової мінливості угруповань молоді риб у різних типах водойм природного заповідника “Дніпровсько-Орільський” протягом 1997–2015 рр. Оцінено роль

заповідника як репродуктивного центру для рибного населення верхньої ділянки Дніпровського (Запорізького) водосховища, яка зазнає великого антропогенного впливу. За період досліджень, під час проведення контрольних обловів молоді риб, у складі іхтіофауни прибережної зони водойм заповідника виявлено представників 38 видів риб. Головні тренди динаміки синекологічних характеристик угруповань молоді пояснені через вплив трьох джерел варіації: зарегулювання стоку р. Дніпро внаслідок створення каскаду водосховищ, евтрофікація та заповідний режим. Перші два джерела впливу є негативними, а створення охоронного режиму при заповіданні – позитивний чинник. Евтрофікація за напрямом свого впливу співпадає з негативними ефектами зарегулювання стоку та значно їх посилює. Створення водосховища та регуляція стоку р. Дніпро по-різному проявляють себе на акваторії заповідника, а ефективність впливу та направленість процесів залежать від типологічних особливостей її окремих ділянок. Фактор евтрофікації також по-різному може впливати в різних типах озерних систем. Одержані нами результати свідчать про те, що для дослідженої системи водойм, у цілому, не спостерігається тенденції змінення чисельності угруповань риб; цей показник є стаціонарним у часі. Для руслової частини р. Дніпро та безпосередньо близького до неї гирла р. Оріль встановлена тенденція збільшення чисельності угруповань молоді риб, тоді як в інших типах водойм стійкого тренду не визначено, за винятком водойм Обухівської заплави, де чисельність угруповань молоді постійно зменшувалася. За показниками біомаси також спостерігається тенденція збільшення вказаних водоймах і у водоймах Таромського уступу. Збільшення показників чисельності та біомаси угруповань супроводжується зростанням кількості видів і різноманіття за Шенноном. Зниження чисельності угруповань молоді на акваторії Обухівської заплави пояснюється інтенсивними процесами евтрофікації, які найбільш активні саме в системі цих водойм. Найбільшу активацію процесів евтрофікації саме в системі водойм Обухівської заплави пов'язуємо з будівництвом Орільського каналу (нове русло р. Оріль). Ця штучна водойма дренає озера Обухівської системи, що в кінцевому рахунку сприяє накопиченню в них органіки та розвитку явищ дефіциту кисню. З настанням явищ повені, вірогідність яких загалом знижена внаслідок зарегулювання стоку р. Дніпро, фіксований рівень в Обухівській заплаві підтримується близьким розміщенням Орільського каналу. Водообмін та пов'язана з ним евакуація надлишкової органіки з підтримкою значно обмежені. Застійні явища та постійне накопичення органічних залишків створюють несприятливі умови для життя та розвитку молоді риб. У перспективі плануються дослідження, спрямовані на виконання геоботанічних описів угруповань водних макрофітів для фітоіндикації екологічних режимів умов існування рибного населення водойм.

Ключові слова: чисельність угруповань; біомаса; кількість видів; різноманіття; антропогенний вплив; евтрофікація; будівництво дамб; регульований водний режим.

Вступ

Прісноводні екосистеми забезпечують блага і послуги, що мають найважливіше значення для людського суспільства, проте вони належать до числа найбільш значно змінених екосистем з величезною втратою біорізноманіття. До основних загроз біорізноманіттю прісноводних екосистем відносяться надмірна експлуатація ресурсів, забруднення води, фрагментація, руйнування або деградація середовища проживання їх мешканців, а також вторгнення чужорідних видів (Geist, 2011). Гідробудівництво та створення водосховищ докорінно змінюють гідрологічний режим природних водотоків. Відбувається переформатування природних екосистем та їх складових компонентів; фактично заново формуються природні угруповання їх мешканців. Саме тому гідробудівництво відіграє ключову роль в порушенні природних екосистем та їх біологічного різноманіття. (Nilsson, Reidy, Dynesius, & Revenega, 2005; Dudgeon et al., 2006; Poff, Olden, Merritt, & Pepin, 2007; Vörösmarty et al., 2010). Гідробудівництво та, як внаслідок цього, деградація довкілля призводять до фрагментації водного середовища існування для більшості мешканців, скорочення генетичного обміну і зменшення можливостей для компенсаційних міграцій, модуляції щільності популяції і повторної колонізації (Pavlova et al., 2017). Кількість та розмір гребель значно зростає. Створення водосховищ досягло свого максимуму в 60–70 роках минулого століття в регіонах бореальної та помірної зон (Rosenberg, McCully, & Pringle, 2000). Швидкість будівництва все ще збільшується в економіках, що розвиваються. Наприклад, Китай, Центральна та Південна Америка (Zhong & Power, 1996; Anderson, Freeman, & Pringle, 2006; Stickler et al., 2013; Li et al., 2013). Оцінки показують, що 85% найбільших річних систем у Сполучених Штатах, Канаді та Європі трансформовані завдяки будівництву гребель (Dynesius & Nilsson, 1994; Nilsson et al., 2005) для виробництва гідроелектричної енергії, іригації, постачання прісної води, контролю весняних паводків та відпочинку (Pringle, Freeman, & Freeman, 2000; Anderson et al., 2006). Шляхом перетворення великих річок у резервуари для зберігання води, які морфологічно стають озерами (Rosenberg et al., 2000; Renöfält, Jansson, & Nilsson, 2010), греблі змінюють природний гідрологічний режим водних екосистем і гомогенізують динаміку водотоку в глобальному масштабі

(Poff et al., 2007). У більш локальному масштабі, вгору за течією греблі, в результаті регулювання гідрологічного режиму виникають нові озерні місця проживання (Friedl & Wüest, 2002; Haxton & Findlay, 2009), а мінливість рівнів води стає значно відмінною від природних умов. Узимку рівень води значно знижується, штучно створюється затухання весняної повені (Kroger, 1973). Униз за течією від греблі сезонна та міжрічна величини і мінливість потоку води, як правило, знижуються (Friedman, Osterkamp, Scott, & Auble, 1998; Graf, 2006). Ці гідрологічні модифікації і способи управління водосховищами можуть змінювати режим температури води і динаміку покриття льоду, а також впливати на осадові процеси і кругообіг поживних речовин (Baxter, 1977; Ostrofsky, 1978). Різкий спад рівня води може спровокувати висихання, заморожування і ерозію літоральної зони (Gaboury & Patalas, 1984; Furey, Nordin, & Mazumder, 2006). У результаті створення штучних водосховищ може бути змінена загальна зв'язність річкового ландшафту через фрагментацію флювіальної мережі. Таким чином ці зміни сприятимуть виживанню певних видів порівняно з іншими (Stanford et al., 1996; Zohary & Ostrovsky, 2011) унаслідок зміни якості, розмаїття та розподілу оселили й перешкоджання руху мігруючих видів (Raymond, 1979; Jansson, Nilsson, & Renöfält, 2000; Morita & Yamamoto, 2002; Lundqvist, Rivinoja, Leonardsson, & McKinnell, 2008), а також за рахунок збільшення сприйнятливості до колонізації чужорідних видів (Gehrke, Gilligan, & Barwick, 2002; Johnson, Olden, & Vander Zanden, 2008).

Річкові угруповання риб знаходяться в різноманітних екологічних умовах (Schlosser, 1982; Cunjak, 1996; Weber, Schager, & Peter, 2009; Zhang et al., 2020). Молодь риб більш чутлива до навколишнього середовища, ніж більш дорослі риби (Schmutz, Kaufmann, Vogel, Jungwirth, & Muhar, 2000). Порівняно з молоддю угруповання дорослих риб є відносно більш стабільними (Matthews, 1986). Значні зміни в їх структурі відбуваються тільки через значний вплив середовища (Rask et al., 2020). Крім випадків жорсткого отруєння, зміни в угрупованнях дорослих риб зазвичай реєструються тільки після декількох років порушення (Matthews, Marsh-Matthews, Cashner, & Gelwick, 2013). З іншого боку, відповідь угруповань молоді на зміну середовища є відносно швидкою як на негативні, так і на позитивні впливи (Hohausová, 2000; Schmutz et al., 2000; Grift et al.,

2003). Оцінка перспектив застосування в програмах моніторингу показала, що угруповання молоді риб можуть мати високу річну мінливість щільності та більш високу чутливість до дії екологічних факторів, ніж угруповання дорослих риб. Видовий склад угруповань дорослих риб схожий на видовий склад угруповань молоді. Це вказує на те, що структура угруповання риб формується вже в ранній період індивідуального розвитку особин (Sandström & Karås, 2002). Личинкові та ювенільні фази розвитку риб є чутливими до абіотичних умов, а також індикатором успішності нересту та його ефективності на окремих акваторіях (Tucker et al., 2018).

Моніторинг молоді риб (у тому числі й цьогорічок) може бути особливо корисним у великих та середніх за розмірами річках, де репрезентативний облік представників дорослих риб практично неможливий (Casselman et al., 1990). Молодь риб легше, ніж дорослих, відібрати у великих річках, тому вважається, що фактична структура рибних угруповань в певних місцях краще може бути оцінена за допомогою обловів молоді риб (Cattanéo, 2005). Деякі види, старші одного року, живуть у більш глибоких частинах рік і/або далеко від узбережжя, але молодь збирається на мілководді, поблизу узбережжя (Schlosser, 1987; Schiemer, Spindler, Wintersberger, Schneider, & Chovanec, 1991; Jurajda, Reichard, Hohašová, & Čermý, 2001). Тут їх легше відібрати, незалежно від розміру річки. Уніфікований метод обліку і стратегію моніторингу за населенням молоді риб можна застосувати в межах усієї річки з аналогічною результативністю, але це неможливо для дорослої риби (Jurajda, Slavík, White, & Adámek, 2010). Відзначимо, що тривалість сприятливих умов для відбору проб молоді риб в кінці літа набагато коротша, ніж період для відбору проб дорослих риб; тому цю обставину враховують при розробці успішної стратегії моніторингу. Моніторинг молоді не дає прямої інформації про вікову структуру популяцій риб. Облови молоді риб є інструментом, який характеризує не тільки наявність нерестовищ на досліджуваній ділянці (Oberdorff & Hughes, 1992; Copp, 1992), а й надає характеристику екологічним функціям і цілісності всієї водойми (Oberdorff, Guilbert, & Lucchetta, 1993; Garner, 1995; Schiemer, Keckeis, & Kamler, 2003). Відбір проб молоді є корисним, хоча і недосконалим, методом для забезпечення чутливої оцінки екологічного стану водойм (Jurajda et al., 2010). Виявлено, що дрібнорозмірні види (коротша максимальна довжина тіла) є більш чутливими до втрати оселищ. Більш того, існують чіткі тенденції, які демонструють підвищену чутливість темпів зростання популяцій дрібнорозмірних видів як до втрати середовища існування, так і до змін у швидкості життєдіяльності на етапах, що передують дорослому життю. Це вказує на те, що переддорослий період являє собою критичний етап для подальшого відтворення цих видів і на посилення важливості збереження оселищ існування, які використовуються молоддю риб (van der Lee & Koops, 2016). Угруповання молоді риб були менш диверсифіковані і численні на більш змінних ділянках водойм (Latli, Michel, Lepoint, & Kestemont, 2019).

Втрата оселищ відбивається на показниках видового багатства та індикатора різноманіття угруповань риб (Emmrich, Schällicke, Hühn, Lewin, & Arlinghaus, 2014). Загальна чисельність угруповання, видове багатство та індекс різноманіття Шеннона широко застосовуються для характеристики стану угруповань молоді риб (Gozlan, Mastrorillo, Copp, & Lek, 1999). Видове багатство та різноманіття угруповань риб після виконання проєктів відновлення водойм демонструють тенденцію до зростання, але в більшості випадків не досягають рівнів, які спостерігалися до трансформації екосистем (Thomas et al., 2015). Багаторічне дослідження динаміки чисельності молоді риб у басейні р. Волга (1991–2009 рр.) показало, що на фоні скорочення чисельності молоді багатьох видів риб весняного розмноження відбувається збільшення чисельності та видового різноманіття видів з літнім розмноженням (Galanin, Ananin, Kuznetsov, & Sergeev, 2014).

Створення каскаду водосховищ на р. Дніпро значно змінило його гідрологічний режим. Інтенсивне промислове виробництво та підприємства аграрного сектору є джерелом потрапляння в річку вкрай високої кількості різноманітних токсичних забруднюючих речовин. Висока щільність населення та застарілі технології очистки побутових та промислових стічних вод значно погіршують екологічний стан р. Дніпро. Створений у 1990 р. природний заповідник “Дніпровсько-Орільський” став осередком відновлення рибного населення водойм середньої течії р. Дніпро. Систематичні дослідження іхтіофауни на території, яка згодом стала заповідником (загальнозоологічний заказник “Таромський уступ” та орнітологічний “Обухівська заплава”), були розпочаті ще в 70-х роках минулого століття під керівництвом С. Н. Тарасенко та В. Л. Булахова. Після створення заповідника моніторингові дослідження іхтіоценозу проводив науковий відділ, а з 1997 р. – науковий співробітник заповідника Д. Л. Бондарев (співавтор статті).

Мета дослідження полягала у визначенні закономірностей часової динаміки та екологічних особливостей формування угруповань молоді риб у різних типах водойм природного заповідника “Дніпровсько-Орільський” (1997–2015 рр.), а також у висвітленні ролі заповідника як репродуктивного центру для рибного населення верхньої ділянки Дніпровського (Запорізького) водосховища, яка зазнає значного антропогенного впливу.

Матеріал та методи

Відбір іхтіологічних проб проводили за стандартними методиками, які використовуються при вивченні кількісного та якісного складу угруповань риб (Arsan, Davydov, & Dyachenko, 2006). Вік риб визначали на основі робіт Н. І. Чугунової (Chugunova, 1959). Відбір проб молоді риб проводили в різних біотопах прибережної зони водойм заповідника, облови – дрібновічковою мальковою волокушею довжиною 15 м, висотою 2 м, розмір вічка в крилах 7,5 мм, у кулі – 3 мм. Глибина відбору – до 1,7 м. Разовий відбір проби відповідав площі акваторії 10–100 м².

Проби відбирали в 75 стаціонарних моніторингових полігонах, які представляють п'ять основних груп біотопів заповідника: гирло р. Оріль; водойми системи Миколаївського уступу, водойми системи Обухівської заплави, акваторія руслової частини р. Дніпро, водойми системи Таромського уступу (рис. 1). Детальний опис цих типів біотопів наведено в наших попередніх публікаціях (Zhukov, Bondarev, Yermak, & Fedushko, 2019; Bondarev, Kunah, Fedushko, & Gubanova, 2019).

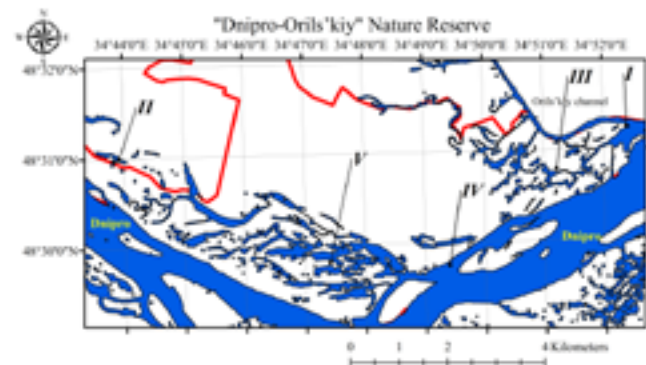


Рис. 1. Карта природного заповідника “Дніпровсько-Орільський” та розміщення типових біотопів: I – гирло р. Оріль; II – водойми системи Миколаївського уступу; III – водойми системи Обухівської заплави; IV – акваторія руслової частини р. Дніпро; V – водойми системи Таромського уступу. Червона лінія – границя заповідника

Результати

За період досліджень в контрольних облогах установлено представників 38 видів молоді риб. Основу чисельності угруповання складають такі види, як *Rhodeus sericeus* (Pallas, 1776), *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758), *Alburnus alburnus* (Linnaeus, 1758), *Scardinius erythrophthalmus* (Linnaeus, 1758) та *Blicca bjoerkna* (Linnaeus, 1758). Якщо розглядати біомасу угруповань, то до превалюючих видів також слід віднести *Esox lucius* (Linnaeus, 1758), *Carassius gibelio* (Bloch, 1782) та *Perca fluviatilis* (Linnaeus, 1758). Стабільно в облогах зустрічаються *Rhodeus sericeus* (Pallas, 1776), *Pseudorasbora parva* (Temminck & Schlegel, 1846), *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758)

та *Proterorhinus marmoratus* (Pallas, 1814). Проведений аналіз показав, що тип біотопу та рік як категоріальна змінна здатні пояснити 18% варіації чисельності прибережних угруповань молоді риб (табл. 1). Тип біотопу, рік та їх взаємозв'язок є статистично вірогідними предикторами. Це свідчить про те, що чисельність угруповань риб демонструє реальні часові патерни, а чисельність угруповань риб суттєво розрізняється між типами біотопів та за наявності загальних часових трендів чисельності кожний з типів біотопів характеризується своїми особливостями часової динаміки.

З моменту початку досліджень до 2004 р. спостерігалася стійка тенденція збільшення чисельності угруповань риб в облогах молоді риб (рис. 2). Після локального максимуму

Таблиця 1. Загальна лінійна модель (GLM) впливу типу біотопу та року на чисельність і біомасу угруповань молоді риб

Джерело впливу	SS (сума квадратів)	Ступінь вільності	MS (середня сума квадратів)	F-відношення	p-рівень
Чисельність, $R_{adj} = 0.18$, $F = 2.41$, $p < 0.001$ (“Рік” – дискретна змінна)					
Вільний член	41650	1	41650	13698	< 0.001
Біотоп	121	4	30.2	9.93	< 0.001
Рік	144	18	8.02	2.64	< 0.001
Біотоп × Рік	405	72	5.63	1.85	< 0.001
Помилка	1517	499	3.04	-	-
Біомаса, $R_{adj} = 0.11$, $F = 9.31$, $p < 0.001$ (“Рік” – континуальна змінна)					
Вільний член	1.99	1	1.99	0.60	0.44
Біотоп	53.9	3	17.97	5.44	< 0.001
Рік	3.90	1	3.90	1.18	0.28
Біотоп × Рік	116	4	28.98	8.77	< 0.001
Помилка	1929	584	3.30	-	-

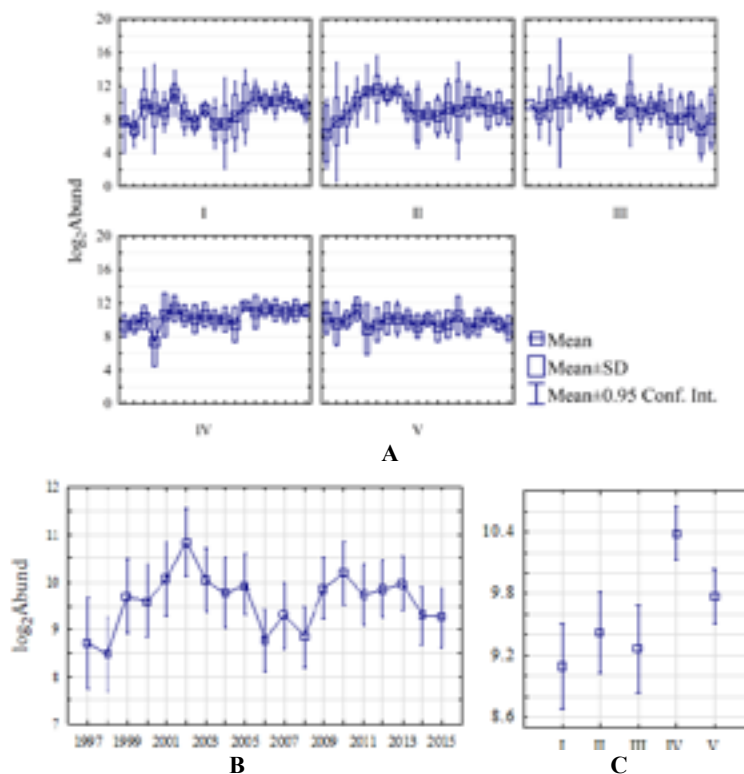


Рис. 2. Динаміка чисельності угруповань молоді риб (екз./100 м², логарифмований масштаб) у часі та залежно від типу водойми
 А – динаміка у часі по водоймах (вісь абсцис – час, 1997–2015 рр.), біотопи: I – гирло р. Оріль; II – Миколаївський уступ;
 III – Обухівські плавні; IV – руслова частина р. Дніпро; V – Таромський уступ; В – динаміка у часі по всіх водоймах,
 С – розподіл значень по водоймах

позначився тренд зниження чисельності, який відбувався до 2006–2008 рр. У подальшому чисельність угруповання дещо відновилися та знаходилася на стабільному рівні. Біотопи характеризувалися особливими відмінностями загального рівня чисельності та специфікою їх часового ходу. Найбільш високий рівень чисельності характерний для руслової частини р. Дніпро. Озерні екосистеми заплави р. Дніпро характеризуються значно меншим рівнем чисельності риб при облогах молоді риб. Серед озерних екосистем найбільша чисельність угруповань молоді встановлена для водойм Таромського уступу. Інші типи біотопів характеризуються подібним рівнем чисельності угруповань молоді.

Тип біотопу та рік, як континуальна змінна, здатні пояснити 11% варіації чисельності угруповання риб при облогах молоді риб. Взаємодія, яка позначається предиктором “Біотоп×Рік”, є статистично вірогідною. Це вказує на наявність специфічної часової траєкторії чисельності угруповання для кожного типу водойми. Базовим для порівняння програмою обрані водойми Таромського уступу. За особливостями часової динаміки чисельності рибного населення від нього не відрізняються водойми Николаївського уступу (регресійний коефіцієнт не є статистично вірогідним – 22.3 ± 16.1). Регресійні коефіцієнти для гирла р. Оріль (43.3 ± 16.1) та руслової частини р. Дніпро (62.5 ± 17.1) свідчать про тенденцію більшого зростання чисельності молоді риб протягом часу досліджень швидше, ніж в інших екосистемах. Ці результати підтверджуються попарними коефіцієнтами кореляції часу та чисельності угруповань молоді. Для гирла р. Оріль та руслової частини р. Дніпро підтверджена тенденція монотонного збільшення чисельності угруповань риб протягом періоду дослідження (коефіцієнт кореляції з часом $r = 0.31$, $p < 0.008$ та $r = 0.32$, $p < 0.001$, відповідно). У водоймах Обухівських плавнів спостерігалася стійка тенденція до скорочення чисельності угруповань молоді ($r = -0.37$, $p < 0.001$). Для інших типів водойм лінійний тренд динаміки чисельності угруповань молоді не простежується.

Між чисельністю та біомасою угруповань риб існує позитивний кореляційний зв'язок ($r = 0.73$, $p < 0.001$). Таким чином, коефіцієнт детермінації становить 0.52, тобто за наявності кореляційного зв'язку ці дві характеристики угруповання несуть значну кількість незалежної інформації. Найсильніший зв'язок між чисельністю та біомасою спостерігається для угруповань риб з Обухівських плавнів ($r = 0.82$, $p < 0.001$) та руслової частини р. Дніпро ($r = 0.77$, $p < 0.001$). Дещо менший зв'язок встановлений для угруповань з гирла р. Оріль ($r = 0.71$, $p < 0.001$) та Николаївського уступу ($r = 0.70$, $p < 0.001$). Найнижчий рівень кореляції між чисельністю та біомасою угруповань риб установлений для водойм Таромського уступу ($r = 0.61$, $p < 0.001$). Тип біотопу та рік, як дискретна змінна, здатні пояснити

14% варіації біомаси угруповання риб при облогах молоді риб (табл. 2). Тип біотопу, рік та їх взаємозв'язок є статистично вірогідними предикторами. Це свідчить про те, що біомаса угруповань риб демонструє реальні часові патерни, а біомаса угруповань риб суттєво розрізняється між типами біотопів; за наявності загальних часових трендів біомаси кожний з типів біотопів характеризується своїми особливостями часової динаміки. У період 1998–2002 рр. спостерігалася монотонна тенденція збільшення біомаси угруповань молоді (рис. 3).

Після локального максимуму 2002 р. відбулося зниження цього показника, а з 2004 р. показники біомаси стабілізувалися на постійному рівні з щорічними відхиленнями від константного стаціонарного значення. Між часом та біомасою є статистично вірогідний кореляційний зв'язок ($r = 0.10$, $p = 0.012$), який підтверджує наявність часового тренду збільшення біомаси угруповань молоді. Найбільш сильно лінійний тренд збільшення біомаси виражений для угруповань риб гирла р. Оріль ($r = 0.36$, $p < 0.002$) та для угруповань Таромського уступу ($r = 0.30$, $p < 0.001$). Відзначимо статистично вірогідний характер часового тренду біомаси для угруповань руслової частини р. Дніпро ($r = 0.27$, $p < 0.001$). Для водойм Николаївського уступу та Обухівських плавнів у 2002–2004 рр. реєстрували локальний максимум біомаси угруповань, який порушує лінійний тренд, встановлений для інших типів біотопів. Найбільша біомаса встановлена для руслової частини р. Дніпро. В озерних водоймах біомаса угруповань молоді значно менша. Видове багатство угруповань молоді риб статистично вірогідно залежить від типу біотопу та року як дискретної змінної, які разом можуть пояснити 17% варіювання цього показника (табл. 3).

Додавання до переліку предикторів чисельності та біомаси угруповання значно збільшує пояснювальну здатність моделі до 67 %, при цьому роль взаємодії року та типу біотопу стає статистично не вірогідною. Кількість видів та чисельність угруповання риб корелюють позитивно між собою ($r = 0.55$, $p < 0.001$). Графічний аналіз підтверджує наявність нелінійної залежності між кількістю видів в угрупованні та його чисельністю (рис. 4).

Кількість видів збільшується зі зростанням чисельності до певного рівня, після чого відбувається вихід на плато: зростання чисельності не супроводжується суттєвим збільшенням кількості видів в угрупованні. Кількість видів також корелює з біомасою ($r = 0.47$, $p < 0.001$), що є тривіальним результатом унаслідок кореляції біомаси та чисельності угруповання. Більш інформативним є дослідження здатності показника біомаси пояснювати варіабельність видового багатства, яке не може бути поясненим залежністю від чисельності угруповання. Для цього ми дослідили вплив біомаси на варіювання залишків регресійної моделі залежності кількості видів від чисельності

Таблиця 2. Загальна лінійна модель (GLM) впливу типу біотопу та року на біомасу угруповань молоді риб

Джерело впливу	SS (сума квадратів)	Ступінь вільності	MS (середня сума квадратів)	F-відношення	p-рівень
Чисельність, $R_{adj} = 0.18$, $F = 2.41$, $p < 0.001$ (“Рік” – дискретна змінна)					
Вільний член	53615	1	53615	24526	< 0.001
Біотоп	110	4	27.6	12.6	< 0.001
Рік	98	18	5.44	2.49	< 0.001
Біотоп × Рік	208	72	2.89	1.32	0.05
Помилка	1091	499	2.19	-	-
Біомаса, $R_{adj} = 0.12$, $F = 10.20$, $p < 0.001$ (“Рік” – континуальна змінна)					
Вільний член	12.8	1	12.75	5.88	0.02
Біотоп	22.0	3	7.34	3.39	0.02
Рік	17.7	1	17.75	8.19	< 0.001
Біотоп × Рік	39.1	4	9.77	4.51	< 0.001
Помилка	1266	584	2.17	-	-

угруповання (після лог-трансформації). Залишок моделі демонструє статистично вірогідну кореляцію з біомасою ($r = 0.11$, $p < 0.005$). Це доводить, що видове багатство угруповання буде тим більше, чим більша його чисельність, а за умов рівності чисельності різноманіття буде більшим в угрупованні з більш високою біомасою. Отже, видове багатство угруповання риб є функцією як його чисельності, так і біомаси. Між часом та

кількістю видів є позитивний кореляційний зв'язок ($r = 0.16$, $p < 0.001$), який свідчить про тенденцію до збільшення різноманіття протягом часу (рис. 5).

Між часом та залишком регресійної залежності кількості видів від чисельності, біомаси та типу біотопу встановлено кореляційний зв'язок ($r = 0.16$, $p < 0.001$). Це вказує на те, що часові патерни видового багатства являють собою певною

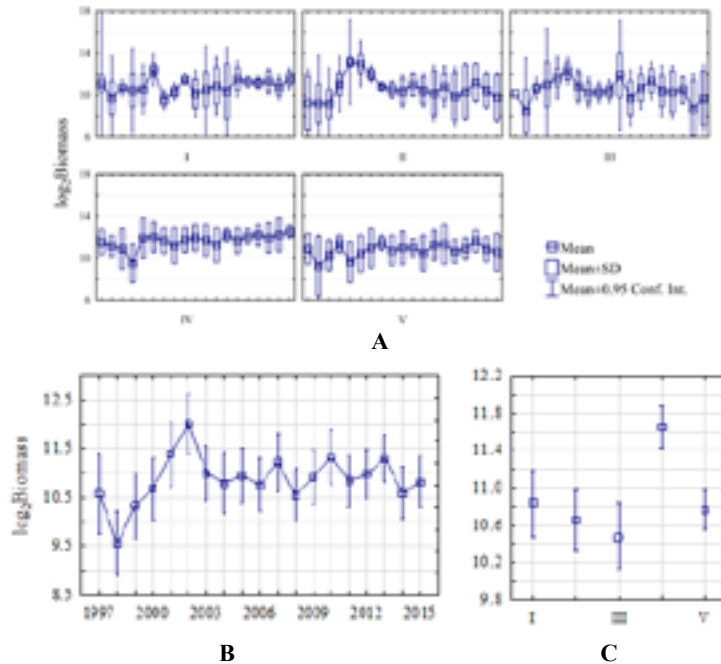


Рис. 3. Динаміка біомаси угруповань молоді риб (г/100 м² у логарифмічному масштабі) у часі та залежно від типу водойми
 А – динаміка у часі по водоймах (вісь абсцис – час, 1997–2015 рр.), біотопи: I – гирло р. Оріль; II – Миколаївський уступ;
 III – Обухівські плавні; IV – руслова частина р. Дніпро; V – Таромський уступ; В – динаміка у часі по всіх водоймах;
 С – розподіл значень по водоймах

Таблиця 3. Загальна лінійна модель (GLM) впливу типу біотопу, року, чисельності та біомаси угруповань молоді риб на кількість видів в угрупованні

Джерело впливу	SS (сума квадратів)	Ступінь вільності	MS (середня сума квадратів)	F-відношення	p-рівень
$R_{adj} = 0.21$, $F = 2.69$, $p < 0.001$ (“Рік” – дискретна змінна)					
Вільний член	41120	1	41120	5870	< 0.001
Біотоп	569	4	142.3	20.3	< 0.001
Рік	352	18	19.6	2.79	< 0.001
Біотоп × Рік	652	72	9.05	1.29	0.05
Помилка	3496	499	7.01	-	-
$R_{adj} = 0.19$, $F = 16.05$, $p < 0.001$ (“Рік” – континуальна змінна)					
Вільний член	86	1	85.73	12.00	< 0.001
Біотоп	61	3	20.33	2.85	0.04
Рік	96	1	96.48	13.51	< 0.001
Біотоп × Рік	199	4	49.69	6.96	< 0.001
Помилка	4172	584	7.14	-	-
$R_{adj} = 0.67$, $F = 13.94$, $p < 0.001$ (“Рік” – дискретна змінна)					
Вільний член	33.37	1	33.37	4233.82	< 0.001
Чисельність	3.33	1	3.33	422.94	< 0.001
Біомаса	0.10	1	0.10	12.94	< 0.001
Біотоп	0.08	4	0.019	2.45	0.05
Рік	0.26	18	0.015	1.87	0.02
Біотоп × Рік	0.67	72	0.009	1.17	0.17
Помилка	3.98	505	0.008	-	-

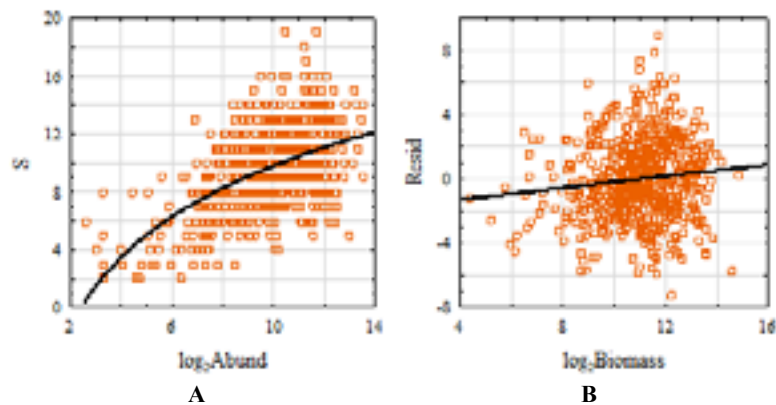


Рис. 4. Залежність кількості видів (S) від чисельності (А – логарифмовані значення $\log_2\text{Abund}$) та залишків регресійної залежності кількості видів від чисельності (Resid) від біомаси (В – логарифмовані значення $\log_2\text{Abund}$) угруповань молоді риб

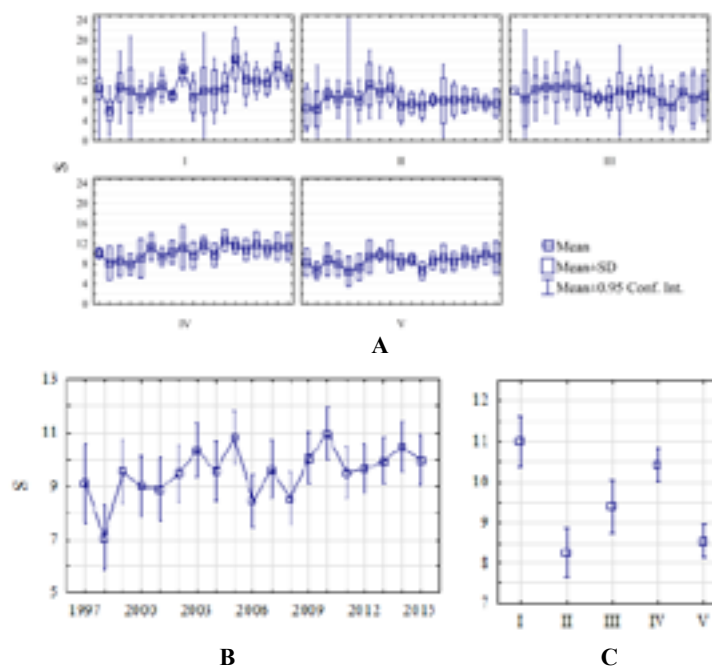


Рис. 5. Динаміка кількості видів угруповання молоді риб (ось ординат: S – кількість видів)
 А – динаміка у часі по водоймах (вісь абсцис – час, 1997–2015 рр.), біотопи: I – гирло р. Оріль; II – Миколаївський уступ;
 III – Обухівські плавні; IV – руслова частина р. Дніпро; V – Таромський уступ; В – динаміка у часі по всіх водоймах,
 С – розподіл значень по водоймах

мірою незалежний процес, хоч кількість видів також є функцією чисельності та біомаси угруповання і залежить від типу біотопу. Підкреслимо, що кореляція між залишками та часом значно відмінна для різних типів біотопів. Для гирла р. Оріль кореляція залишків від часу є найбільшою ($r = 0.37$, $p < 0.002$). Для руслової частини р. Дніпро та водойм Таромського уступу кореляція дещо менша ($r = 0.16$, $p = 0.04$ та $r = 0.26$, $p < 0.001$, відповідно). Для інших типів водойм статистично вірогідного тренда збільшення видового багатства протягом часу в деяких водоймах, який є незалежним від варіації чисельності та біомаси угруповання. Найвищим рівнем видового багатства характеризуються угруповання риб гирла р. Оріль та дещо нижчий рівень характерний для угруповань руслової частини р. Дніпро. Помірний рівень видового багатства властивий для Обухівських плавнів, а найменше видове багатство встановлено для водойм Миколаївського та Таромського уступів.

Тип біотопу та рік разом здатні пояснити 19% варіювання індексу різноманіття Шеннона (табл. 4). Взаємодія типу біото-

пу та року не є статистично вірогідним предиктором індексу Шеннона. Це вказує на наявність загального тренду варіювання різноманіття угруповань риб, який не залежить від типу біотопу. Додавання до переліку предикторів чисельності та біомаси збільшує пояснювальну здатність моделі до 29%. При цьому статистично вірогідним предиктором з доданих є тільки чисельність угруповання. Індекс Шеннона позитивно корелює з чисельністю угруповання ($r = 0.27$, $p < 0.001$). Рівень залежності індексу Шеннона від чисельності є різним для різних типів біотопів. Кореляція найбільша для угруповання з гирла р. Оріль ($r = 0.41$, $p < 0.001$). Трохи менша кореляція для угруповань Обухівських плавнів та Таромського уступу ($r = 0.32$, $p < 0.001$ та $r = 0.36$, $p < 0.001$, відповідно). Середньому по вибірці рівню відповідає кореляція для угруповання з Миколаївського уступу ($r = 0.27$, $p < 0.001$). І найменша кореляція індексу Шеннона та чисельності характерна для угруповання з руслової частини р. Дніпро ($r = 0.19$, $p < 0.001$).

Графічний аналіз розкриває нелінійний характер залежності індексу Шеннона від чисельності угруповання (рис. 6).

Таблиця 4. Загальна лінійна модель (GLM) впливу типу біотопу, року, чисельності та біомаси угруповань молоді риб на індекс різноманіття угруповання за Шенноном

Джерело впливу	SS (сума квадратів)	Ступінь вільності	MS (середня сума квадратів)	F-відношення	p-рівень
$R_{adj} = 0.13, F = 1.94, p < 0.001$ (“Рік” – дискретна змінна)					
Вільний член	1698	1	1698	4973	< 0.001
Біотоп	17	4	4.14	12.11	< 0.001
Рік	15	18	0.83	2.44	< 0.001
Біотоп × Рік	29	72	0.41	1.20	0.14
Помилка	170	499	0.34	-	-
$R_{adj} = 0.10, F = 18.50, p < 0.001$ (“Рік” – континуальна змінна)					
Вільний член	4.93	1	4.93	13.97	< 0.001
Біотоп	2.32	3	0.77	2.19	0.09
Рік	5.45	1	5.45	15.45	< 0.001
Біотоп × Рік	3.13	4	0.78	2.22	0.07
Помилка	206	584	0.35	-	-
$R_{adj} = 0.21, F = 2.63, p < 0.001$ (“Рік” – дискретна змінна)					
Вільний член	17.42	1	17.42	56.10	< 0.001
Біотоп	14.26	4	3.56	11.48	< 0.001
Рік	12.09	18	0.67	2.16	< 0.001
Біотоп × Рік	25.43	72	0.35	1.14	0.22
Чисельність	12.79	1	12.79	41.18	< 0.001
Біомаса	13.63	1	13.63	43.88	< 0.001
Помилка	154.4	497	0.31	-	-

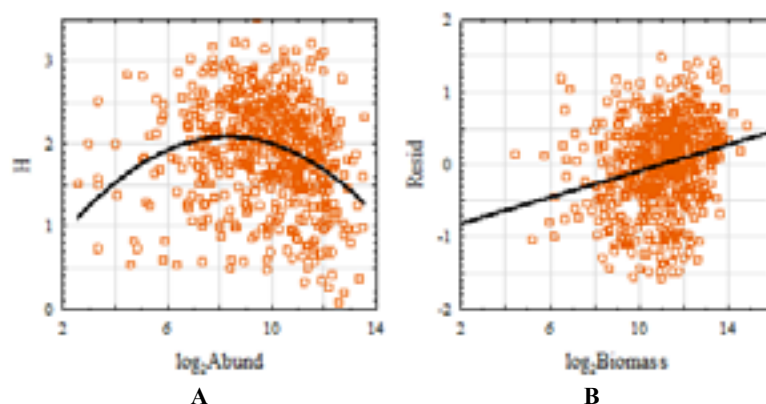


Рис. 6. Залежність індексу різноманіття Шеннона від чисельності (лінія – регресія поліномом другого порядку $H = 0.033 + 0.49 \times \log_2 Abund - 0.0296 \times (\log_2 Abund)^2$, максимального значення набуває при $\log_2 Abund = 8.28$, або 310,2 екз./100 м²) (А) та залишків цієї поліноміальної регресійної залежності від біомаси (В) угруповань молоді риб

При низьких та високих значеннях чисельності різноманіття зменшується. Оптимальне значення чисельності угруповання, за якого різноманіття набуває найбільшого значення, становить 310,2 екз./100 м². Біомаса та чисельність угруповання сильно корелюють, тому закономірним є результат, що біомаса, як і чисельність, сильно корелює з індексом Шеннона ($r = 0.15, p < 0.001$). Щоб оцінити вплив на різноманіття саме біомаси, ми дослідили кореляцію залишків поліноміальної моделі впливу на різноманіття чисельності угруповання (після лог-трансформації) з біомасою угруповання. Встановлено статистично вірогідну кореляцію ($r = 0.24, p < 0.001$). Отже, головним драйвером різноманіття угруповання риб слугує його кількісне багатство, представлене як чисельністю, так і біомасою. Вплив чисельності на різноманіття за Шенноном є нелінійним, а вплив біомаси – лінійним: збільшення біомаси сприяє збільшенню

різноманіття угруповання. Різноманіття за Шенноном демонструє тренд монотонного зростання протягом усього періоду досліджень (рис. 7). Між часом та індексом Шеннона існує статистично вірогідний кореляційний зв'язок ($r = 0.18, p < 0.001$), що підтверджує припущення про наявність часового тренда зростання різноманіття. У різних біотопах спостерігаються різні часові патерни варіювання різноманіття. У водоймах Таромського уступу та гирла р. Оріль цей часовий тренд найбільш чіткий ($r = 0.35, p < 0.001$ та $r = 0.29, p < 0.001$, відповідно). В інших водоймах флуктуації різноманіття більш високої частоти затіняють значення монотонного тренду.

За рівнем різноманіття біотопи можуть бути розділені на три групи. До першої групи включені біотопи з найбільшим рівнем різноманіття: гирло р. Оріль та Обухівські плавні. До другої групи входять біотопи з помірним рівнем різноманіття:

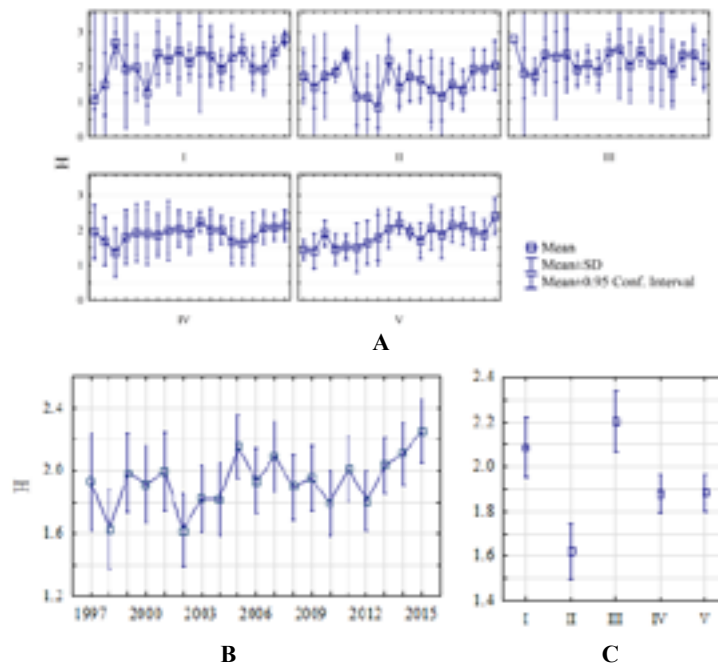


Рис. 7. Динаміка індексу різноманіття Шеннона угруповання молоді риб (ось ординат, H) у часі та залежно від типу водойми
 А – динаміка у часі по водоймах (вісь абсцис – час, 1997–2015 рр.), біотопи: I – гирло р. Оріль; II – Миколаївський уступ;
 III – Обухівські плавні; IV – руслова частина р. Дніпро; V – Таромський уступ; В – динаміка у часі по всіх водоймах,
 С – розподіл значень по водоймах

руслова частина р. Дніпро та Таромський уступ. Найнижчим рівнем різноманіття характеризуються водойми Миколаївського уступу. Тип біотопу та рік, як дискретна змінна, можуть разом пояснити 11% варіювання індексу Пієлоу (табл. 5). Взаємодія типу біотопу та року не є статистично вірогідним пре-

диктором варіювання індексу Пієлоу. Додавання чисельності та біомаси угруповання до переліку предикторів суттєво збільшує пояснювальну здатність моделі до 36%. Обидва додані предиктори є статистично вірогідними.

Між чисельністю та індексом різноманіття Пієлоу є

Таблиця 5. Загальна лінійна модель (GLM) впливу типу біотопу, року, чисельності та біомаси угруповань риб на індекс різноманіття угруповання молоді риб за Пієлоу

Джерело впливу	SS (сума квадратів)	Ступінь вільності	MS (середня сума квадратів)	F-відношення	p-рівень
$R_{adj} = 0.11, F = 1.74, p < 0.001$ (“Рік” – дискретна змінна)					
Вільний член	172	1	172	5596	< 0.001
Біотоп	1.05	4	0.26	8.54	< 0.001
Рік	1.38	18	0.08	2.51	< 0.001
Біотоп × Рік	2.65	72	0.04	1.20	0.14
Помилка	15.3	499	0.03	-	-
$R_{adj} = 0.06, F = 5.48, p < 0.001$ (“Рік” – континуальна змінна)					
Вільний член	0.17	1	0.17	5.27	0.02
Біотоп	0.19	3	0.06	1.95	0.12
Рік	0.20	1	0.20	6.24	0.01
Біотоп × Рік	0.22	4	0.06	1.74	0.14
Помилка	18.76	584	0.03	-	-
$R_{adj} = 0.36, F = 4.44, p < 0.001$ (“Рік” – дискретна змінна)					
Вільний член	5.83	1	5.83	265	< 0.001
Біотоп	0.78	4	0.20	8.90	< 0.001
Рік	0.75	18	0.042	1.89	0.01
Біотоп × Рік	1.76	72	0.025	1.11	0.26
Чисельність	4.18	1	4.18	190	< 0.001
Біомаса	0.98	1	0.98	44.6	< 0.001
Помилка	10.95	497	0.022	-	-

від’ємна кореляція ($r = -0.49, p < 0.001$). Це вказує на те, що більш вирівняними за розподілом чисельності видів є мало-чисельні угруповання риб, а збільшення чисельності відбувається за рахунок обмеженої кількості видів, або в крайньому випадку – за рахунок одного виду-домінанта. Така кореляція встановлена для всіх типів водойм. Найбільшою за модулем вона є для водойм Миколаївського уступу ($r = -0.67, p < 0.001$), трохи меншою – для Обухівських плавнів та Таромського уступу ($r = -0.50, p < 0.001$ та $r = -0.52, p < 0.001$, відповідно). Найменша кореляція встановлена для руслової частини р. Дніпро та гирла р. Оріль ($r = -0.29, p < 0.001$ та $r = -0.45, p < 0.001$, відповідно). Залишок лінійної регресії залежності індексу Пієлоу від чисельності угруповання має позитивну кореляцію з біомасою ($r = 0.21, p < 0.001$). Це свідчить про те, що вирівняність угруповання, як структурна характеристика, має тісний зв’язок з біомасою угруповання. За умов рівної чисельності більша вирівняність буде в угруповання, яке матиме більшу біомасу.

Індекс Пієлоу на початковому етапі дослідження з 1997 по 2002 рік демонстрував тенденцію до зменшення, після чого тенденція перетворилася на зростання цього показника протягом часу (рис. 8). Між часом та індексом Пієлоу існує позитивна кореляція ($r = 0.12, p < 0.001$). Відзначимо, що залишок лінійної регресії залежності індексу Пієлоу від чисельності угруповання має кореляцію з часом ($r = 0.17, p < 0.001$). Це вказує на те, що тренд до зростання індексу Пієлоу протягом часу є самостійною тенденцією різноманіття угруповання, яка не залежить від чисельності, хоч чисельність є суттєвим драйвером вирівняності чисельності видів в угрупованні. Часовий тренд збільшення індексу Пієлоу найбільше проявляє себе у водоймах Таромського уступу ($r = 0.25, p < 0.001$) та гирла р. Оріль ($r = 0.21, p = 0.05$). Дещо менше помітна ця тенденція в русловій частині р. Дніпро ($r = 0.14, p = 0.05$). Для водойм Миколаївського уступу та Обухівських плавнів спостерігається стагнація цього показника ($r = 0.15, p = 0.18$ та $r = 0.02, p = 0.89$, відповідно). Найбільше різноманіття Пієлоу встановлене для угруповань риб у гирлі р. Оріль та Обухівсь-

ких плавнів. В інших біотопах цей показник набуває менших значень.

Обговорення

“Як змінюються угруповання у часі?” і “як угруповання реагують на порушення?” – це два давніх, всеосяжних питання в екології, які виникли, принаймні, ще за часів Шелфорда (Shelford, 1911). Теоретичні підходи, які з’явилися в середині минулого століття до динаміки багатовимірного простору угруповань, забезпечили рамки, в яких екологи продовжують розглядати динаміку угруповань (MacArthur, 1955, 1960; Lewontin, 1969; May, 1973). Holling (2013) підкреслив роль випадкових подій, здатність системи поглинати збурення або повертатися до попереднього стану після збурення, а також можливість зміни угруповання раптовими кроками. Використовуючи дані за тривалий період часу по угрупованнях морських обростань, Сазерленд підкреслив реакцію на збурення і визнав наявність безлічі стабільних точок (Sutherland, 1974). Стабільність угруповання була визначена кількісно як стійкість до змін або пружність після збурення та якісно як збереження видів в угрупованні (Connell & Sousa, 1983). Грунтуючись на довгострокових дослідженнях рослинних і тваринних угруповань прерій, Коллінз представив концепцію, згідно з якою реальні угруповання можуть існувати з плином часу в глобальній, вільно стабільній рівновазі (Collins, 2000). З початку 1970-х років ключовим напрямом у дослідженні динаміки угруповань було застосування багатовимірних підходів для описання часових змін реальних угруповань (Allen & Skagen, 1973; Allen, Bartell, & Koonec, 1977). Доводиться, що для оцінки стабільності угруповань дуже результативним є дослідження траєкторії угруповання в багатовимірному просторі (Bloom, 1980; Santos & Bloom, 1980; Hughes, 1990; Vieira, Clements, Guevara, & Jacobs, 2004; Magalhães, Beja, Schlosser, & Collares-Pereira, 2007). Цей інструмент можна використовувати для виявлення альтернативних стабільних станів угруповання (Warwick et al., 2002; Daufresne, Bady, & Fruget, 2007), а також змін після пертурбації

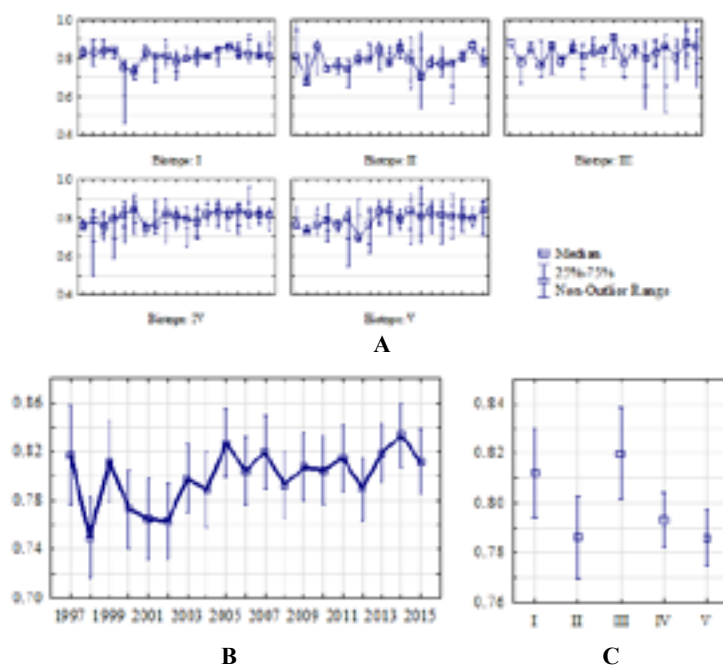


Рис. 8. Динаміка індексу різноманіття за Пієлоу угруповання молоді риб у часі та залежно від типу водойми
 А – динаміка у часі по водоймах (вісь абсцис – час, 1997–2015 рр.), біотопи: I – гирло р. Оріль; II – Миколаївський уступ;
 III – Обухівські плавні; IV – руслова частина р. Дніпро; V – Таромський уступ; В – динаміка у часі по всіх водоймах,
 С – розподіл значень по водоймах

(Boulton, Peterson, Grimm, & Fisher, 1992; Adjeroud et al., 2009; Muehlbauer, Doyle, & Bernhardt, 2011).

Для пояснення головних трендів динаміки синекологічних характеристик угруповань молоді риб у межах водойм природного заповідника “Дніпровсько-Орільський” ми розглядаємо вірогідний вплив трьох джерел варіації: зарегульований стік р. Дніпро внаслідок створення каскаду водосховищ, евтрофікацію та заповідний режим. Очевидно, перші два джерела впливу є негативними, а створення охоронного режиму при заповіданні – позитивний чинник. Евтрофікація за напрямом свого впливу співпадає з негативними ефектами регульованого стоку та значно їх підсилює. Хоч це фактори різного походження, але наяву всі підстави їх об’єднати в один фактор – антропогенний тиск. Важливою проблемою лишається оцінити роль цих факторів у динаміці рибного населення дослідженої території.

Створення водосховища та регуляція стоку р. Дніпро по-різному проявляють себе в різних типах водойм заповідника, залежно від їх типологічних особливостей. Фактор евтрофікації також характеризується кількісною специфікою залежно від типу озерних систем. Найбільш динамічні зміни, пов’язані з будівництвом гребель, відбулися відразу після їх створення; нині динаміка процесів стабілізувалася та має спрямований, але дуже повільний характер. Техногенне навантаження та забруднення, потрапляння залишків пестицидів та мінеральних добрив разом з ґрунтовими водами або поверхневим стоком, скид у водойми побутових стічних вод, які перенасичені органікою та біогенними елементами – усі ці явища збільшують свою інтенсивність останні десятиліття. Тому найвищого рівня прояву градієнти, пов’язані зі зміною водного режиму р. Дніпро та евтрофікацією, проявляють в системі озер заповідника, які мають зв’язок з річкою, але залежно від геоморфологічних особливостей озера відрізняються рівнем інтенсивності каскаду явищ, які викликані систематичною відсутністю повені, антропогенним забрудненням, добовою ритмікою рівня води, який штучно регулюється, швидкістю водотоку та інтенсивністю процесів седиментації. Очевидно, що типологічно відмінні озерні системи мають свої природні особливості рибного населення, тому сам по собі фактор “Біотоп” не може бути маркером впливу регульованого стоку р. Дніпро. Ми припускаємо, що антропогенний вплив унаслідок створення водосховища та регульованого водного режиму, а також евтрофікації має накопичувальний ефект, тому інформативним маркером цього процесу може бути взаємодія фактора “Біотоп” та континуального фактора “Рік”. Адекватна інтерпретація цього маркеру можлива за умов оцінки спрямованості відповідних ефектів, оскільки цей фактор може позначати аспекти мінливості структури населення риб, які пов’язані зі зворотними за своїм напрямом ефектами, тобто позитивним впливом заповідного режиму. Відзначимо, що він також може мати диференціальний прояв, залежно від типу озерної системи. Але найбільшу роль для маркування впливу заповідного режиму відводимо континуальній змінній “Рік”, так як вважаємо, що позитивний вплив охоронного режиму на перших етапах створення заповідника може мати тотально позитивне значення. Очевидно, що природні особливості конкретної системи водойм описує змінна “Біотоп”, а синхронні зміни в структурі населення протягом року, які викликані загальними для всіх типів водойм причинами кожного конкретного року, позначаються категоріальною змінною “Рік”. Специфіку відгуку на особливості екологічного оточення цього року рибного населення в межах конкретного типу водойм характеризує змінна “Біотоп×Рік”.

Наші результати свідчать про те, що для досліджуваної системи водойм у цілому не спостерігається тенденції зміни чисельності; цей показник є стаціонарним у часі. Тим не менш, для руслової частини р. Дніпро та безпосередньо близького до неї гирла р. Оріль встановлена тенденція збільшення чисельності угруповань молоді риб, тоді як в інших типах водойм стійкого тренду не встановлено, за винятком водойм Обухівських плавнів, де чисельність угруповань молоді постійно зменшувалася (табл. 6). За показниками біомаси також спостерігається тенденція до збільшення в указаних водоймах, а також у водоймах Таромського уступу. Збільшення показників чисельності та біомаси угруповань супроводжується зростанням кількості видів і різноманіття за Шенноном.

Підкреслимо, що іхтіорізноманіття України продовжує зазнавати значної деградації внаслідок зміни умов існування господарською діяльністю людини (Scherbukha, 2004). Ретроспективний аналіз динаміки іхтіофауни Дніпра вказує на стрімке скорочення як чисельності, так і різноманіття населення риб від 30-х років минулого століття (Verlatiy, Mezherin, & Fedorenko, 2009). Динаміка чисельності цьоголіток Кременчуцького водосховища характеризується значним їх збільшенням після злиття водосховища, коли відбулося різке зниження чисельності цьоголіток; чисельність дещо відновилася та демонструвала стагнацію з 1985 по 2005 рік на рівні 1558–1805 екз./100 м² (Kotovska, 2007). Таким чином, стійку динаміку збільшення чисельності, біомаси та різноманіття угруповань риб в русловій ділянці Дніпра та наближених до нього водоймах озерної системи природного заповідника “Дніпровсько-Орільський” ми можемо пояснити результатом дії природоохоронного режиму цієї території.

Зниження чисельності угруповань молоді в Обухівських плавнях ми пов’язуємо з інтенсивними процесами евтрофікації, які найбільш активні саме в системі цих водойм. Вплив евтрофікації на склад угруповань риб у водоймах є різноманітним. Дослідження свідчать про те, що під впливом евтрофікації зазвичай відбувається перехід у структурі угруповань риб від переважання корегонідів та окуня до домінування ципринідів (Hartmann, 1977; Persson, Diehl, Johansson, Andersson, & Hamrin, 1991). Вплив мутності води може бути пов’язаний зі зменшенням тиску хижаків та, вірогідно, забезпеченням кращим живленням молоді на мілководді. Градієнти мутності води вліт-

Таблиця 6. Тенденції зміни показників угруповань молоді риб протягом 1997–2015 рр. у водоймах природного заповідника “Дніпровсько-Орільський”

Водойма (або системи водойм)	Чисельність угруповання	Біомаса угруповання	Кількість видів угрупованні	Індекс Шеннона	Індекс Пієлоу
Гирло р. Оріль	↑	↑	↑	↑	–
Миколаївський уступ	–	–	–	–	–
Обухівські плавні	↓	–	–	–	↑
Руслова частина р. Дніпро	↑	↑	↑	–	–
Таромський уступ	–	↑	↑	↑	↑

Умовні позначки: ↑ – статистично вірогідний тренд збільшення показника протягом періоду досліджень; ↓ – статистично вірогідний тренд зменшення показника протягом періоду досліджень; – – відсутність статистично вірогідного тренду зміни показника протягом періоду досліджень.

ку можуть сприяти розвитку молоді риб. Більш мутні оселища можуть бути більш привабливими для молоді риб (Blaber & Blaber, 1980). У високоевтрофованих системах набувають переваги йорж та судак, що пояснюється результатом конкурентних алометрій, які походять від відмінностей у здатності молоді риб добувати зоопланктон (Persson et al., 1991). За низької щільності добути та відсутності зануреної рослинності циприніди є найбільш ефективними споживачами, тоді як окуні більш конкурентоспроможні в середовищах існування з високою структурною складністю (Winfield, 1986; Persson, 1988; Persson et al., 1991; Persson, Diehl, Johansson, Andersson, & Hamrin, 1992).

Найбільшу активацію процесів евтрофікації саме в системі водойм Обухівської заплави ми пов'язуємо з будівництвом Орільського каналу. Ця штучна водойма дренеє озера Обухівської системи, що в кінцевому рахунку сприяє накопиченню в них органіки та розвитку явищ дефіциту кисню. Із настанням явищ повені, вірогідність яких загалом знижена внаслідок регульованого стоку р. Дніпро загалом, фіксований рівень в Обухівській заплаві підтримується близьким розміщенням Орільського каналу. Водообмін та пов'язана з ним евакуація надлишкової органіки з озер значно обмежені. Застійні явища й постійне накопичення органічних залишків створюють несприятливі умови для життя та розвитку молоді риб. Оскільки макрофіти зазвичай пригнічуються в евтрофному середовищі, значні частини прибережних територій будуть менш укритими рослинністю. Як результат, трофічні ресурси для окуня легше виснажуються внаслідок конкуренції з ципринідами, і згодом збільшення розмірів та набуття окуном рибоїдних розмірів повинні уповільнитися. Якщо окунь не може досягти рибоїдних розмірів, то виживання молоді плотви збільшиться, а отже, і сила її конкурентної взаємодії з молоддю окуня (Persson et al., 1991). Іншим можливим поясненням зміни домінування є погіршення зорових умов в евтрофованих водних об'єктах, що надає перевагу видам, оснащеним візуальними пристосуваннями, які підвищують їхню здатність до видобутку трофічних ресурсів у темному або напівтемному середовищі, як судак та йорж. Обидва види мають відбивний шар, *tapetum lucidum*, на сітківці, який підвищує світлочутливість у похмурих умовах (Ahlbert, 1969; Ali, Ryder, & Anctil, 1977). Крім того, йорж має добре розвинений орган бічної лінії, що дозволяє йому повноцінно жевитися, навіть у темряві (Bergman, 1988; Janssen, 1997). Циприніди також можуть ефективно здобувати їжу за низької інтенсивності світла (Dabrowski, 1982; Townsend & Risebrow, 1982; Diehl, 1988).

У великих річках на успіх онтогенетичного розвитку риб в основному впливає наявність ресурсів і можливість видів розширити свій трофічний спектр живлення. Людина радикально змінила прісноводні оселища. Такі зміни можуть знизити доступність корму для ювенільних форм і, отже, вплинути на їх здатність досягати дорослого віку (Latli et al., 2019). Швидкість збільшення розмірів особин, яка залежна від конкуренції за трофічні ресурси, може призвести до смертності, яка залежна від щільності популяції. Уповільнення росту риб супроводжується збільшенням тривалості стадій розвитку риб, і смертність часто зменшується зі збільшенням розміру особин. Залежна від щільності смертність також опосередковано впливає на довгострокову стабільність популяцій (Shepherd & Cushing, 1980; Houde, 1989). Молодь риб є ефективним інструментом оцінки екологічного статусу всього рибного угруповання. Молоді особини мешкають в специфічних для даного виду середовищах, що відображають їх життєві вимоги (Copp & Peñáz, 1988). Висока плодючість риб забезпечує значну чисельність на ранніх етапах життєвого циклу. Тому динаміка чисельності цих вікових компонентів популяцій підпадає під дію як факторів контролю, що не залежать від щільності, які відповідальні за мінливість популяції, так і під дію регулюючих факторів, що залежать від щільності, які стабілізують популяції (Cushing, 1974; Cushing & Henson, 2018).

Ріст, що залежить від щільності, це не тільки обмеження темпів росту трофічними ресурсами. Скоріше мова йдеться про

ситуацію, коли швидкість живлення індивідууму знижується за рахунок присутності інших членів тієї ж популяції, когорти або вікового класу, тобто внутрішньокорторна конкуренція за трофічні ресурси зростає зі збільшенням щільності індивідуумів (Heath, 1992). Існує припущення, що динаміка ювенільних фаз має найбільш важливе значення при встановленні рівня приросту популяції прісноводних риб, того часу як динаміка личинкової стадії має більш важливе значення для динаміки приросту популяції морських видів риб (Houde, 1994). На динаміку чисельності локальних популяцій риб впливають фактори середовища та сезонні міграції нестатевозрілих особин (Drake & Arias, 1991; Akin, Winemiller, & Gelwick, 2003).

Біотичні фактори можуть викликати формування патерни динаміки угруповань (Barry, Yoklavich, Cailliet, Ambrose, & Antrim, 1996; Poulos et al., 2014). Маркерами біотичних чинників у динаміці угруповань тварин є індекси різноманіття. Наші результати свідчать про те, що індекс Шеннона та кількість видів значно корелюють з показниками багатства угруповань риб. Ця кореляція розкриває взаємозв'язок між різноманіттям та функціями угруповань. Водна рослинність також може впливати на взаємодію між видами риб завдяки створенню структурно складних оселищ (Rozas & Odum, 1988; Levin, Petrik, & Malone, 1997). Чисельність деяких видів риб тісно пов'язана з рослинністю (Killgore, Morgan, & Rybicki, 1989; West & King, 1996; King & Sheridan, 2006). Молодь окуня та коропових риб надає перевагу оселищам з великою кількістю макрофітів, тоді як молодь судака та корюшки найчастіше зустрічається у відкритій воді (Sandström & Karås, 2002). Концептуально обґрунтована позиція про те, що обмеження зростання популяцій, яке залежить від щільності, за рахунок скорочення ресурсів кормової бази, швидше за все, буде відбуватися на пізній стадії розвитку личинок або молоді як морських, так і прісноводних риб.

У подальших дослідженнях плануємо здійснити геоботанічні описи угруповань водних макрофітів для фітоіндикації екологічних режимів умов існування рибного населення водойм.

Висновки

Створення заповідних територій та підтримання в них режиму збереження риб є важливим фактором відтворення чисельності, різноманіття та стійкості рибного населення на значно більшій території, ніж сама територія заповідника. Угруповання молоді риб вважаємо чутливим показником екологічного стану водойм. Вони реагують як на негативний вплив антропогенної діяльності, так і на позитивні заходи охорони біологічного різноманіття в заповідних територіях. Часові патерни динаміки угруповань молоді риб залежать від типу озерної системи та інтенсивності антропогенного впливу. В переважній більшості водойм природного заповідника "Дніпровсько-Орільський" встановлена стійка та багаторічна тенденція зростання чисельності, біомаси та різноманіття угруповань молоді риб. Виняток становлять водойми Обухівських плавнів. У результаті високого антропогенного впливу через близькість до Орільського каналу в системі водойм Обухівських плавнів значно погіршені екологічні умови для розвитку молоді риб.

References

- Adjeroud, M., Michonneau, F., Edmunds, P. J., Chancerelle, Y., de Loma, T. L., Penin, L., ... Galzin, R. (2009). Recurrent disturbances, recovery trajectories, and resilience of coral assemblages on a South Central Pacific reef. *Coral Reefs*, 28(3), 775–780. doi: [10.1007/s00338-009-0515-7](https://doi.org/10.1007/s00338-009-0515-7)
- Ahlbert, I. B. (1969). The organization of the cone cells in the retina of four teleosts with different feeding habits (*Perca fluviatilis* L., *Lucioperca lucioperca* L., *Acerina cernua* L., *Coregonus albula* L.). *Arkiv Für Zoologie*, 22, 445–481.
- Akin, S., Winemiller, K. O., & Gelwick, F. P. (2003). Seasonal and spatial variations in fish and macrocrustacean assemblage structure

- in Mad Island Marsh estuary, Texas. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 57(1–2), 269–282. doi: [10.1016/S0272-7714\(02\)00354-2](https://doi.org/10.1016/S0272-7714(02)00354-2)
- Ali, M. A., Ryder, R. A., & Ancil, M. (1977). Photoreceptors and visual pigments as related to behavioural responses and preferred habitats of perches (*Perca* spp.) and pike-perches (*Stizostedion* spp.). *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 34(10), 1475–1480. doi: [10.1139/f77-212](https://doi.org/10.1139/f77-212)
- Allen, T. F. H., Bartell, S. M., & Koonce, J. F. (1977). Multiple stable configurations in ordination of phytoplankton community change rates. *Ecology*, 58(5), 1076–1084. doi: [10.2307/1936927](https://doi.org/10.2307/1936927)
- Allen, T. F. H., & Skagen, S. (1973). Multivariate geometry as an approach to algal community analysis. *British Phycological Journal*, 8(3), 267–287. doi: [10.1080/00071617300650301](https://doi.org/10.1080/00071617300650301)
- Anderson, E. P., Freeman, M. C., & Pringle, C. M. (2006). Ecological consequences of hydropower development in Central America: Impacts of small dams and water diversion on neotropical stream fish assemblages. *River Research and Applications*, 22(4), 397–411. doi: [10.1002/rra.899](https://doi.org/10.1002/rra.899)
- Arsan, O. M., Davydov, O. Y., & Dyachenko, T. M. (2006). Methods of hydroecological research of surface waters. Logos, Kyiv.
- Barry, J. P., Yoklavich, M. M., Cailliet, G. M., Ambrose, D. A., & Antrim, B. S. (1996). Trophic ecology of the dominant fishes in Elkhorn Slough, California, 1974–1980. *Estuaries*, 19(1), 115–138. doi: [10.2307/1352657](https://doi.org/10.2307/1352657)
- Baxter, R. M. (1977). Environmental Effects of Dams and Impoundments. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 8(1), 255–283. doi: [10.1146/annurev.es.08.110177.001351](https://doi.org/10.1146/annurev.es.08.110177.001351)
- Bergman, E. (1988). Foraging Abilities and Niche Breadths of Two Percids, *Perca fluviatilis* and *Gymnocephalus cernua*, Under Different Environmental Conditions. *The Journal of Animal Ecology*, 57(2), 443. doi: [10.2307/4916](https://doi.org/10.2307/4916)
- Blaber, S. J. M., & Blaber, T. G. (1980). Factors affecting the distribution of juvenile estuarine and inshore fish. *Journal of Fish Biology*, 17(2), 143–162. doi: [10.1111/j.1095-8649.1980.tb02749.x](https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1980.tb02749.x)
- Bloom, S. (1980). Multivariate quantification of community recovery (pp. 141–151). *Ann Arbor Science*.
- Bondarev, D. L., Kunah, O. M., Fedushko, M. P., & Gubanova, N. L. (2019). The impact of temporal patterns of temperature and precipitation on silver Prussian carp (*Carassius gibelio*) spawning events. *Biosystems Diversity*, 27(2), 106–117. doi: [10.15421/011915](https://doi.org/10.15421/011915)
- Boulton, A. J., Peterson, C. G., Grimm, N. B., & Fisher, S. G. (1992). Stability of an aquatic macroinvertebrate community in a multiyear hydrologic disturbance regime. *Ecology*, 73(6), 2192–2207. doi: [10.2307/1941467](https://doi.org/10.2307/1941467)
- Casselman, J. M., Penczak, T., Carl, L., Mann, R. H. K., Holcik, J., & Woitowich, W. A. (1990). An evaluation of fish sampling methodologies for large river systems. *Polish Archives of Hydrobiology*, 37, 521–551.
- Cattaneo, F. (2005). Does hydrology constrain the structure of fish assemblages in French streams? Local scale analysis. *Archiv Fur Hydrobiologie*, 164(3), 345–365. doi: [10.1127/0003-9136/2005/0164-0345](https://doi.org/10.1127/0003-9136/2005/0164-0345)
- Chugunova, N. I. (1959). Guidelines for the study of the age and growth of fish (Methodological guide to ichthyology). Publishing House of the Academy of Sciences of the USSR, Moscow.
- Collins, S. L. (2000). Disturbance frequency and community stability in native tallgrass prairie. *American Naturalist*, 155(3), 311–325. doi: [10.1086/303326](https://doi.org/10.1086/303326)
- Connell, J. H., & Sousa, W. P. (1983). On the evidence needed to judge ecological stability or persistence. *American Naturalist*, 121(6), 789–824. doi: [10.1086/284105](https://doi.org/10.1086/284105)
- Copp, G. H. (1992). An empirical model for predicting microhabitat of 0+ juvenile fishes in a lowland river catchment. *Oecologia*, 91(3), 338–345. doi: [10.1007/BF00317621](https://doi.org/10.1007/BF00317621)
- Copp, G. H., & Peñáz, M. (1988). Ecology of fish spawning and nursery zones in the flood plain, using a new sampling approach. *Hydrobiologia*, 169, 209–224.
- Cunjak, R. A. (1996). Winter habitat of selected stream fishes and potential impacts from land-use activity. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 53(S1), 267–282. doi: [10.1139/f95-275](https://doi.org/10.1139/f95-275)
- Cushing, D. H. (1974). The natural regulation of fish populations (pp. 399–412). Elek Science.
- Cushing, J. M., & Henson, S. M. (2018). Periodic matrix models for seasonal dynamics of structured populations with application to a seabird population. *Journal of Mathematical Biology*, 77(6–7), 1689–1720. doi: [10.1007/s00285-018-1211-4](https://doi.org/10.1007/s00285-018-1211-4)
- Dabrowski, K. R. (1982). The influence of light intensity on feeding of fish larvae and fry. II. *Rutilus rutilus* L. and *Perca fluviatilis* L. *Zoologische Jahrbücher, Abteilung Für Physiologie*, 86, 353–360.
- Daufresne, M., Bady, P., & Fruget, J. F. (2007). Impacts of global changes and extreme hydroclimatic events on macroinvertebrate community structures in the French Rhône River. *Oecologia*, 151(3), 544–559. doi: [10.1007/s00442-006-0655-1](https://doi.org/10.1007/s00442-006-0655-1)
- Diehl, S. (1988). Foraging Efficiency of Three Freshwater Fishes: Effects of Structural Complexity and Light. *Oikos*, 53(2), 207. doi: [10.2307/3566064](https://doi.org/10.2307/3566064)
- Drake, P., & Arias, A. M. (1991). Composition and seasonal fluctuations of the ichthyoplankton community in a shallow tidal channel of Cadiz Bay (S.W. Spain). *Journal of Fish Biology*, 39(2), 245–263. doi: [10.1111/j.1095-8649.1991.tb04360.x](https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1991.tb04360.x)
- Dudgeon, D., Arthington, A. H., Gessner, M. O., Kawabata, Z. I., Knowler, D. J., Lévêque, C., ... Sullivan, C. A. (2006). Freshwater biodiversity: Importance, threats, status and conservation challenges. In *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 81, 2, 163–182. doi: [10.1017/S1464793105006950](https://doi.org/10.1017/S1464793105006950)
- Dynesius, M., & Nilsson, C. (1994). Fragmentation and flow regulation of river systems in the northern third of the world. *Science*, 266(5186), 753–762. doi: [10.1126/science.266.5186.753](https://doi.org/10.1126/science.266.5186.753)
- Emmrich, M., Schällicke, S., Hühn, D., Lewin, C., & Arlinghaus, R. (2014). No differences between littoral fish community structure of small natural and gravel pit lakes in the northern German lowlands. *Limnologia*, 46, 84–93. doi: [10.1016/j.limno.2013.12.005](https://doi.org/10.1016/j.limno.2013.12.005)
- Fiedl, G., & Wüest, A. (2002). Disrupting biogeochemical cycles – Consequences of damming. *Aquatic Sciences*, 64, 1, 55–65. doi: [10.1007/s00027-002-8054-0](https://doi.org/10.1007/s00027-002-8054-0)
- Friedman, J. M., Osterkamp, W. R., Scott, M. L., & Auble, G. T. (1998). Downstream effects of dams on channel geometry and bottomland vegetation: Regional patterns in the Great Plains. *Wetlands*, 18(4), 619–633. doi: [10.1007/BF03161677](https://doi.org/10.1007/BF03161677)
- Furey, P. C., Nordin, R. N., & Mazumder, A. (2006). Littoral benthic macroinvertebrates under contrasting drawdown in a reservoir and a natural lake. *Journal of the North American Benthological Society*, 25(1), 19–31. doi: [10.1899/0887-3593\(2006\)25\[19:LBMUCD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1899/0887-3593(2006)25[19:LBMUCD]2.0.CO;2)
- Gaboury, M. N., & Patalas, J. W. (1984). Influence of water level drawdown on the fish populations of Cross Lake, Manitoba. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 41(1), 118–125. doi: [10.1139/f84-011](https://doi.org/10.1139/f84-011)
- Galanin, I. F., Ananin, A. N., Kuznetsov, V. A., & Sergeev, A. S. (2014). Changes in the species composition and abundance of young-of-the-year fishes in the upper Volga stretch of the Kuibyshev Reservoir during the period of 1991 to 2009. *Russian Journal of Ecology*, 45(5), 407–413. doi: [10.1134/S1067413614040055](https://doi.org/10.1134/S1067413614040055)
- Gamer, P. (1995). Suitability indices for juvenile 0+ roach [*rutilus rutilus* (L.)] using point abundance sampling data. *Regulated Rivers: Research & Management*, 10(2–4), 99–104. doi: [10.1002/rrr.3450100206](https://doi.org/10.1002/rrr.3450100206)
- Gehrke, P. C., Gilligan, D. M., & Barwick, M. (2002). Changes in fish communities of the Shoalhaven River 20 years after construction of Tallowa Dam, Australia. *River Research and Applications*, 18(3), 265–286. doi: [10.1002/rra.669](https://doi.org/10.1002/rra.669)
- Geist, J. (2011). Integrative freshwater ecology and biodiversity conservation. *Ecological Indicators*, 11, 6, 1507–1516. doi: [10.1016/j.ecolind.2011.04.002](https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2011.04.002)
- Gozlan, R. E., Mastrorillo, S., Copp, G. H., & Lek, S. (1999). Predicting the structure and diversity of young-of-the-year fish assemblages in large rivers. *Freshwater Biology*, 41(4), 809–820. doi: [10.1046/j.1365-2427.1999.00423.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.1999.00423.x)
- Graf, W. L. (2006). Downstream hydrologic and geomorphic effects of large dams on American rivers. *Geomorphology*, 79(3–4), 336–360. doi: [10.1016/j.geomorph.2006.06.022](https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2006.06.022)

- Grift, R. E., Buijse, A. D., Van Densen, W. L. T., Machiels, M. A. M., Kranenbarg, J., Klein Breteler, J. G. P., & Backx, J. J. G. M. (2003). Suitable habitats for 0-group fish in rehabilitated floodplains along the lower River Rhine. *River Research and Applications*, 19(4), 353–374. doi: [10.1002/rra.711](https://doi.org/10.1002/rra.711)
- Hartmann, J. (1977). Fischereiliche Veränderungen in Kulturbedingt eutrophierenden Seen. *Schweiz. Z. Hydrol.*, 39, 243–254.
- Haxton, T. J., & Findlay, C. S. (2009). Variation in large-bodied fish-community structure and abundance in relation to water-management regime in a large regulated river. *Journal of Fish Biology*, 74(10), 2216–2238. doi: [10.1111/j.1095-8649.2009.02226.x](https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2009.02226.x)
- Heath, M. R. (1992). Field Investigations of the Early Life Stages of Marine Fish. *Advances in Marine Biology*, 28(C), 1–174. doi: [10.1016/S0065-2881\(08\)60039-5](https://doi.org/10.1016/S0065-2881(08)60039-5)
- Hohausová, E. (2000). Exchange rate and small-scale movements of fish between a river and its backwater. *Archiv Für Hydrobiologie*, 147, 485–504.
- Holling, C. S. (2013). Resilience and stability of ecological systems. In *The Future of Nature: Documents of Global Change* (pp. 245–256). Yale University Press. doi: [10.1146/annurev.es.04.110173.000245](https://doi.org/10.1146/annurev.es.04.110173.000245)
- Houde, E. (1994). Differences between marine and freshwater fish larvae: implications for recruitment. *ICES Journal of Marine Science*, 51(1), 91–97. doi: [10.1006/jmsc.1994.1008](https://doi.org/10.1006/jmsc.1994.1008)
- Houde, E. D. (1989). Subtleties and episodes in the early life of fishes. *Journal of Fish Biology*, 35, 29–38. doi: [10.1111/j.1095-8649.1989.tb03043.x](https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1989.tb03043.x)
- Hughes, J. M. R. (1990). Lotic Vegetation Dynamics Following Disturbance Along the Swan and Apsley Rivers, Tasmania, Australia. *Journal of Biogeography*, 17(3), 291. doi: [10.2307/2845125](https://doi.org/10.2307/2845125)
- Janssen, J. (1997). Comparison of response distance to prey via the lateral line in the ruffe and yellow perch. *Journal of Fish Biology*, 51(5), 921–930. doi: [10.1111/j.1095-8649.1997.tb01531.x](https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1997.tb01531.x)
- Jansson, R., Nilsson, C., & Renöfält, B. (2000). Fragmentation of riparian floras in rivers with multiple dams. *Ecology*, 81(4), 899–903. doi: [10.1890/0012-9658\(2000\)081\[0899:FORFIR\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[0899:FORFIR]2.0.CO;2)
- Johnson, P. T. J., Olden, J. D., & Vander Zanden, M. J. (2008). Dam invaders: Impoundments facilitate biological invasions into freshwaters. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 6(7), 357–363. doi: [10.1890/070156](https://doi.org/10.1890/070156)
- Jurajda, P., Reichard, M., Hohausová, E., & Černý, J. (2001). Comparison of 0+ fish communities between regulated–channelized and floodplain stretches of the River Morava. *Archiv Für Hydrobiologie*, 135, 187–202.
- Jurajda, P., Slavík, O., White, S., & Adámek, Z. (2010). Young-of-the-year fish assemblages as an alternative to adult fish monitoring for ecological quality evaluation of running waters. *Hydrobiologia*, 644(1), 89–101. doi: [10.1007/s10750-010-0111-4](https://doi.org/10.1007/s10750-010-0111-4)
- Killgore, K. J., Morgan, R. P., & Rybicki, N. B. (1989). Distribution and Abundance of Fishes Associated with Submersed Aquatic Plants in the Potomac River. *North American Journal of Fisheries Management*, 9(1), 101–111. doi: [10.1577/1548-8675\(1989\)009<0101:daaofa>2.3.co;2](https://doi.org/10.1577/1548-8675(1989)009<0101:daaofa>2.3.co;2)
- King, S. P., & Sheridan, P. (2006). Nekton of new seagrass habitats colonizing a subsided salt marsh in Galveston Bay, Texas. *Estuaries and Coasts*, 29(2), 286–296. doi: [10.1007/BF02781997](https://doi.org/10.1007/BF02781997)
- Kotovska, G. O. (2007). Successions in communities of fish whitebait of different bioecological groups and commercial categories in the Kremenchuk reservoir. *Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, Ecology*, 15(1), 70–77.
- Kroger, R. L. (1973). Biological Effects of Fluctuating Water Levels in the Snake River, Grand Teton National Park, Wyoming. *American Midland Naturalist*, 89(2), 478. doi: [10.2307/2424055](https://doi.org/10.2307/2424055)
- Latli, A., Michel, L. N., Lepoint, G., & Kestemont, P. (2019). River habitat homogenisation enhances trophic competition and promotes individual specialisation among young of the year fish. *Freshwater Biology*, 64(3), 520–531. doi: [10.1111/fwb.13239](https://doi.org/10.1111/fwb.13239)
- Levin, P., Petrik, R., & Malone, J. (1997). Interactive effects of habitat selection, food supply and predation on recruitment of an estuarine fish. *Oecologia*, 112(1), 55–63. doi: [10.1007/s004420050283](https://doi.org/10.1007/s004420050283)
- Lewontin, R. (1969). The meaning of stability, in diversity and stability in ecological systems. *Brookhaven Symp Biol*, 22, 13–24.
- Li, J., Dong, S., Peng, M., Yang, Z., Liu, S., Li, X., & Zhao, C. (2013). Effects of damming on the biological integrity of fish assemblages in the middle Lancang-Mekong River basin. *Ecological Indicators*, 34, 94–102. doi: [10.1016/j.ecolind.2013.04.016](https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2013.04.016)
- Lundqvist, H., Rivinoja, P., Leonardsson, K., & McKinnell, S. (2008). Upstream passage problems for wild Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in a regulated river and its effect on the population. *Hydrobiologia*, 602(1), 111–127. doi: [10.1007/s10750-008-9282-7](https://doi.org/10.1007/s10750-008-9282-7)
- MacArthur, R. (1955). Fluctuations of Animal Populations and a Measure of Community Stability. *Ecology*, 36(3), 533. doi: [10.2307/1929601](https://doi.org/10.2307/1929601)
- MacArthur, R. (1960). On the Relative Abundance of Species. *The American Naturalist*, 94(874), 25–36. doi: [10.1086/282106](https://doi.org/10.1086/282106)
- Magalhães, M. F., Beja, P., Schlosser, I. J., & Collares-Pereira, M. J. (2007). Effects of multi-year droughts on fish assemblages of seasonally drying Mediterranean streams. *Freshwater Biology*, 52(8), 1494–1510. doi: [10.1111/j.1365-2427.2007.01781.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2007.01781.x)
- Matthews, W. J. (1986). Fish Faunal Structure in an Ozark Stream: Stability, Persistence and a Catastrophic Flood. *Copeia*, 1986(2), 388. doi: [10.2307/1444997](https://doi.org/10.2307/1444997)
- Matthews, W. J., Marsh-Matthews, E., Cashner, R. C., & Gelwick, F. (2013). Disturbance and trajectory of change in a stream fish community over four decades. *Oecologia*, 173(3), 955–969. doi: [10.1007/s00442-013-2646-3](https://doi.org/10.1007/s00442-013-2646-3)
- May, R. M. (1973). *Stability and Complexity in Model Ecosystems*. Princeton University Press, Princeton. doi: [10.2307/j.ctvs32rq4](https://doi.org/10.2307/j.ctvs32rq4)
- Morita, K., & Yamamoto, S. (2002). Effects of habitat fragmentation by damming on the persistence of stream-dwelling charr populations. *Conservation Biology*, 16(5), 1318–1323. doi: [10.1046/j.1523-1739.2002.01476.x](https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2002.01476.x)
- Muehlbauer, J. D., Doyle, M. W., & Bernhardt, E. S. (2011). Macroinvertebrate community responses to a dewatering disturbance gradient in a restored stream. *Hydrology and Earth System Sciences*, 15, 6, 1771–1783. doi: [10.5194/hess-15-1771-2011](https://doi.org/10.5194/hess-15-1771-2011)
- Nilsson, C., Reidy, C. A., Dynesius, M., & Revenga, C. (2005). Fragmentation and flow regulation of the world’s large river systems. *Science*, 308, 5720, 405–408. doi: [10.1126/science.1107887](https://doi.org/10.1126/science.1107887)
- Oberdorff, T., Guilbert, E., & Lucchetta, J. C. (1993). Patterns of fish species richness in the Seine River basin, France. *Hydrobiologia*, 259(3), 157–167. doi: [10.1007/BF00006595](https://doi.org/10.1007/BF00006595)
- Oberdorff, T., & Hughes, R. M. (1992). Modification of an index of biotic integrity based on fish assemblages to characterize rivers of the Seine Basin, France. *Hydrobiologia*, 228(2), 117–130. doi: [10.1007/BF00006200](https://doi.org/10.1007/BF00006200)
- Ostrofsky, M. L. (1978). Trophic Changes in Reservoirs; An Hypothesis Using Phosphorus Budget Models. *Internationale Revue Der Gesamten Hydrobiologie Und Hydrographie*, 63(4), 481–499. doi: [10.1002/iroh.19780630403](https://doi.org/10.1002/iroh.19780630403)
- Pavlova, A., Beheregaray, L. B., Coleman, R., Gilligan, D., Harrison, K. A., Ingram, B. A., ... Sunnucks, P. (2017). Severe consequences of habitat fragmentation on genetic diversity of an endangered Australian freshwater fish: A call for assisted gene flow. *Evolutionary Applications*, 10(6), 531–550. doi: [10.1111/eva.12484](https://doi.org/10.1111/eva.12484)
- Persson, L. (1988). Asymmetries in competitive and predatory interactions in fish populations (pp. 203–218). Springer Verlag.
- Persson, L., Diehl, S., Johansson, L., Andersson, G., & Hamrin, S. F. (1991). Shifts in fish communities along the productivity gradient of temperate lakes – patterns and the importance of size-structured interactions. *J. Fish Biol.*, 38, 281–293.
- Persson, L., Diehl, S., Johansson, L., Andersson, G., & Hamrin, S. F. (1992). Trophic interactions in temperate lake ecosystems: a test of food chain theory. *The American Naturalist*, 140(1), 59–84.
- Poff, N. L. R., Olden, J. D., Merritt, D. M., & Pepin, D. M. (2007). Homogenization of regional river dynamics by dams and global biodiversity implications. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104(14), 5732–5737. doi: [10.1073/pnas.0609812104](https://doi.org/10.1073/pnas.0609812104)

- Poulos, H. M., Miller, K. E., Kraczkowski, M. L., Welchel, A. W., Heineman, R., & Chernoff, B. (2014). Fish Assemblage Response to a Small Dam Removal in the Eightmile River System, Connecticut, USA. *Environmental Management*, 54(5), 1090–1101. doi: [10.1007/s00267-014-0314-y](https://doi.org/10.1007/s00267-014-0314-y)
- Pringle, C. M., Freeman, M. C., & Freeman, B. J. (2000). Regional effects of hydrologic alterations on riverine macrobiota in the New World: Tropical-temperate comparisons. *BioScience*, 50, 9, 807–823. Oxford University Press. doi: [10.1641/0006-3568\(2000\)050\[0807:REOHAO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2000)050[0807:REOHAO]2.0.CO;2)
- Rask, M., Malinen, T., Olin, M., Peltonen, H., Ruuhijärvi, J., Vesala, S., & Hietala, J. (2020). Responses of the fish community in a eutrophicated lake to long-term food web management assessed by multiple sampling methods. *Hydrobiologia*, 1–15. doi: [10.1007/s10750-020-04243-9](https://doi.org/10.1007/s10750-020-04243-9)
- Raymond, H. L. (1979). Effects of Dams and Impoundments on Migrations of Juvenile Chinook Salmon and Steelhead from the Snake River, 1966 to 1975. *Transactions of the American Fisheries Society*, 108(6), 505–529. doi: [10.1577/1548-8659\(1979\)108<505:eodaio>2.0.co;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1979)108<505:eodaio>2.0.co;2)
- Renöfält, B. M., Jansson, R., & Nilsson, C. (2010). Effects of hydropower generation and opportunities for environmental flow management in Swedish riverine ecosystems. *Freshwater Biology*, 55(1), 49–67. doi: [10.1111/j.1365-2427.2009.02241.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02241.x)
- Rosenberg, D. M., McCully, P., & Pringle, C. M. (2000). Global-scale environmental effects of hydrological alterations: Introduction. In *BioScience* (Vol. 50, Issue 9, pp. 746–751). American Institute of Biological Sciences. doi: [10.1641/0006-3568\(2000\)050\[0746:GSEEOH\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2000)050[0746:GSEEOH]2.0.CO;2)
- Rozas, L. P., & Odum, W. E. (1988). The rôle of submerged aquatic vegetation in influencing the abundance of nekton on contiguous tidal fresh-water marshes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 114(2–3), 289–300. doi: [10.1016/0022-0981\(88\)90144-X](https://doi.org/10.1016/0022-0981(88)90144-X)
- Sandström, A., & Karås, P. (2002). Effects of eutrophication on young-of-the-year freshwater fish communities in coastal areas of the Baltic. *Environmental Biology of Fishes*, 63(1), 89–101. doi: [10.1023/A:1013828304074](https://doi.org/10.1023/A:1013828304074)
- Santos, S. L., & Bloom, S. A. (1980). Stability in an annually defaunated estuarine soft-bottom community. *Oecologia*, 46(3), 290–294. doi: [10.1007/BF00346254](https://doi.org/10.1007/BF00346254)
- Scherbukha, A. Y. (2004). Retrospective of ichthyofauna of Ukraine and contemporary problems of preserving its diversity. *Vestnik Zoologii*, 38(3), 3–18.
- Schiemer, F., Keckeis, H., & Kamler, E. (2003). The early life history stages of riverine fish: ecophysiological and environmental bottlenecks. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 133, 439–449.
- Schiemer, F., Spindler, T., Wintersberger, H., Schneider, A., & Chovanec, A. (1991). Fish fry: important indicators for the ecological status of large rivers. *International Organisation of Theoretical and Applied Limnology*, 24, 2497–2500.
- Schlosser, I. J. (1982). Fish Community Structure and Function along Two Habitat Gradients in a Headwater Stream. *Ecological Monographs*, 52(4), 395–414. doi: [10.2307/2937352](https://doi.org/10.2307/2937352)
- Schlosser, I. J. (1987). The role of predation in age- and size-related habitat use by stream fishes. *Ecology*, 68(3), 651–659. doi: [10.2307/1938470](https://doi.org/10.2307/1938470)
- Schmutz, S., Kaufmann, M., Vogel, B., Jungwirth, M., & Muhar, S. (2000). A multi-level concept for fish-based, river-type-specific assessment of ecological integrity. *Hydrobiologia*, 422/423(423), 279–289. doi: [10.1023/A:1017038820390](https://doi.org/10.1023/A:1017038820390)
- Shelford, V. E. (1911). Ecological succession. I. Stream fishes and the method of physiographic analysis. *The Biological Bulletin*, 21(1), 9–35. doi: [10.2307/1535983](https://doi.org/10.2307/1535983)
- Shepherd, J. G., & Cushing, D. H. (1980). A mechanism for density-dependent survival of larval fish as the basis of a stock-recruitment relationship. *ICES Journal of Marine Science*, 39(2), 160–167. doi: [10.1093/icesjms/39.2.160](https://doi.org/10.1093/icesjms/39.2.160)
- Stanford, J. A., Ward, J. V., Liss, W. J., Frissell, C. A., Williams, R. N., Lichatowich, J. A., & Coutant, C. C. (1996). A general protocol for restoration of regulated rivers. *Regulated Rivers: Research and Management*, 12(4–5), 391–413. doi: [10.1002/\(sici\)1099-1646\(199607\)12:4/5<391::aid-rrr436>3.0.co;2-4](https://doi.org/10.1002/(sici)1099-1646(199607)12:4/5<391::aid-rrr436>3.0.co;2-4)
- Stickler, C. M., Coe, M. T., Costa, M. H., Nepstad, D. C., McGrath, D. G., Dias, L. C. P., ... Soares-Filho, B. S. (2013). Dependence of hydropower energy generation on forests in the Amazon Basin at local and regional scales. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110(23), 9601–9606. doi: [10.1073/pnas.1215331110](https://doi.org/10.1073/pnas.1215331110)
- Sutherland, J. P. (1974). Multiple stable points in natural communities. *American Naturalist*, 108(964), 859–873. doi: [10.1086/282961](https://doi.org/10.1086/282961)
- Thomas, G., Lorenz, A. W., Sundermann, A., Haase, P., Peter, A., & Stoll, S. (2015). Fish community responses and the temporal dynamics of recovery following river habitat restorations in Europe. *Freshwater Science*, 34(3), 975–990. doi: [10.1086/681820](https://doi.org/10.1086/681820)
- Townsend, C. R., & Risebrow, A. J. (1982). The influence of light level on the functional response of a zooplanktonivorous fish. *Oecologia*, 53(3), 293–295. doi: [10.1007/BF00389002](https://doi.org/10.1007/BF00389002)
- Tucker, T. R., Roseman, E. F., DeBruyne, R. L., Pritt, J. J., Bennion, D. H., Hondorp, D. W., & Boase, J. C. (2018). Long-term assessment of ichthyoplankton in a large North American river system reveals changes in fish community dynamics. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 75(12), 2255–2270. doi: [10.1139/cjfas-2017-0511](https://doi.org/10.1139/cjfas-2017-0511)
- van der Lee, A. S., & Koops, M. A. (2016). Are small fishes more sensitive to habitat loss? A generic size-based model. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 73(4), 716–726. doi: [10.1139/cjfas-2015-0026](https://doi.org/10.1139/cjfas-2015-0026)
- Verlatiy, D. B., Mezhezherin, S. V., & Fedorenko, L. V. (2009). Species structure and catches of anadromous and freshwater fishes of lower Dnieper estuarine system: Dynamics in XX century and comparison with lower Danube. *Vestnik Zoologii*, 43(3), 231–244.
- Vieira, N. K. M., Clements, W. H., Guevara, L. S., & Jacobs, B. F. (2004). Resistance and resilience of stream insect communities to repeated hydrologic disturbances after a wildfire. *Freshwater Biology*, 49(10), 1243–1259. doi: [10.1111/j.1365-2427.2004.01261.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2004.01261.x)
- Vörösmarty, C. J., McIntyre, P. B., Gessner, M. O., Dudgeon, D., Prusevich, A., Green, P., ... Davies, P. M. (2010). Global threats to human water security and river biodiversity. *Nature*, 467(7315), 555–561. doi: [10.1038/nature09440](https://doi.org/10.1038/nature09440)
- Warwick, R. M., Ashman, C. M., Brown, A. R., Clarke, K. R., Dowell, B., Hart, B., ... Tapp, J. F. (2002). Inter-annual changes in the biodiversity and community structure of the macrobenthos in Tees Bay and the Tees estuary, UK, associated with local and regional environmental events. *Marine Ecology Progress Series*, 234, 1–13. doi: [10.3354/meps234001](https://doi.org/10.3354/meps234001)
- Weber, C., Schager, E., & Peter, A. (2009). Habitat diversity and fish assemblage structure in local river widenings: A case study on a Swiss river. *River Research and Applications*, 25(6), 687–701. doi: [10.1002/raa.1176](https://doi.org/10.1002/raa.1176)
- West, R. J., & King, R. J. (1996). Marine, brackish, and freshwater fish communities in the vegetated and bare shallows of an Australian coastal river. *Estuaries*, 19(1), 31–41. doi: [10.2307/1352649](https://doi.org/10.2307/1352649)
- Winfield, I. J. (1986). The influence of simulated aquatic macrophytes on the zooplankton consumption rate of juvenile roach, *Rutilus rutilus*, rudd, *Scardinius erythrophthalmus*, and perch, *Perca fluviatilis*. *J. Fish Biol.*, 29(Suppl.A), 37–48.
- Zhang, D., Heng, W., Chu, L., Xu, D., Kang, B., & Yan, Y. (2020). Taxonomic and functional diversity in a subtropical stream: A longitudinal pattern analysis. *Ecology of Freshwater Fish*. doi: [10.1111/eff.12551](https://doi.org/10.1111/eff.12551)
- Zhong, Y., & Power, G. (1996). Some environmental impacts of hydroelectric projects on fish in Canada. *Impact Assessment*, 14(3), 285–308. doi: [10.1080/07349165.1996.9725905](https://doi.org/10.1080/07349165.1996.9725905)
- Zhukov, O. V., Bondarev, D. L., Yermak, Y. I., & Fedushko, M. P. (2019). Effects of temperature patterns on the spawning phenology and niche overlap of fish assemblages in the water bodies of the Dnipro River basin. *Ecologica Montenegrina*, 22, 177–203.
- Zohary, T., & Ostrovsky, I. (2011). Ecological impacts of excessive water level fluctuations in stratified freshwater lakes. *Inland Waters*, 1(1), 47–59. doi: [10.5268/iw-1.1.406](https://doi.org/10.5268/iw-1.1.406)