

ІНСТИТУТ ГІДРОБІОЛОГІЇ
НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ

Кваліфікаційна наукова
праця на правах рукопису

ГУПАЛО ОЛЕНА ОЛЕКСАНДРІВНА

УДК [591.526:[597.554.2+597.583.1]]:556.53

ДИСЕРТАЦІЯ
МОРФОЛОГІЧНА МІНЛИВІСТЬ ТА СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦІЙ
ПЛІТКИ ТА ОКУНЯ В РІЧКОВИХ СИСТЕМАХ РІЗНОГО ТИПУ

03.00.10 – іхтіологія

Подається на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук.
Дисертація містить результати власних досліджень. Використання ідей,
результатів і текстів інших авторів мають посилання на відповідне джерело.

_____ О.О. Гупало

Науковий керівник: Афанасьєв Сергій Олександрович, доктор біологічних наук, професор

КИЇВ – 2018

АНОТАЦІЯ

Гупало О.О. Морфологічна мінливість та структура популяцій плітки та окуня в річкових системах різного типу. – Кваліфікаційна наукова праця на правах рукопису.

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

Дисертація призначена встановленню морфологічної мінливості та структури популяцій плітки звичайної *Rutilus rutilus* (L.) та окуня звичайного *Perca fluviatilis* (L.) в річкових системах різного типу. У роботі викладено результати комплексних досліджень однорідності морфологічної, біологічної та екологічної структури популяцій плітки та окуня в системах річок різних типів. Для дослідження були обрані: русло р. Десни разом з придатковою системою в межах від с. Вища Дубечня до гирла; протока р. Дніпро в районі м. Києва – Козача; р. Віта в гирловій ділянці; р. Котурка на ділянці від ст. Горащиха до ст. Карачун; р. Південний Буг (Олександрівське водосховище).

Відбір іхтіологічного матеріалу проведено в 2014–2017 рр. з урахуванням сезонної динаміки та біотопічної приуроченості риб в популяціях плітки та окуня річок різних типів. Іхтіологічні лови виконано за допомогою всього порядку ставних та рамкових сіток, гачкових снастей. Молодші вікові групи були обловлені мальковою волокушею, спливаючими пастками та іхтіологічними сачками. Загалом було відібрано 1156 екз. плітки та 520 екз. окуня. Отримані дані оброблено з використанням статистичних та графічних методів порівняльного аналізу.

Морфологічна та біологічна структура популяцій плітки та окуня в річках різних типів характеризувалась рядом особливостей.

Показано, що популяції плітки великих річок характеризувались неоднорідністю морфологічної структури: частка особин швидкорослої форми плітки становила 91%, значення лямбди Уілкса дорівнювало 0,44. Розмірно-

вікова мінливість в групі швидкорослої плітки була виражена за невеликою кількістю ознак. Статевий диморфізм особин швидкорослої плітки був майже не виражений. Аналіз морфологічної мінливості між групами особин швидкорослої і тугорослої плітки показав достовірні відмінності за 16–24% ознак.

В екоморфологічній групі швидкорослої плітки пік чисельності припадав на особин п'ятирічного віку. Самиць зареєстровано в 4–6 разів більше, ніж самців. Показники абсолютної індивідуальної плодючості самиць швидкорослої плітки були більшими в 2–4 рази, порівняно з особинами тугорослої, в межах однієї вікової групи. Швидкорослі екземпляри плітки характеризувалися більшою тривалістю життя. Ріст довжини і маси тіла у особин швидкорослої плітки спостерігався до п'ятирічного віку, після чого сповільнювався.

Популяція окуня великої річки була представлена лише швидкорослою екоморфологічною групою. Розмірно-вікова мінливість окуня проявлялася головним чином в молодших вікових групах за незначною кількістю ознак. Статевий диморфізм швидкорослого окуня був виявлений за малою кількістю ознак. Відмічена морфологічна мінливість окуня в групах з різним темпом росту. В популяції були представлені особини окуня віком від 1+ до 7+ років, з піком чисельності в 3–4 річному віці. Дозрівання швидкорослого окуня наступало в більш пізньому віці, порівняно з тугорослим, з піком чисельності в 2–3 роки для самців та в 4 роки – для самиць. Інтенсивний приріст довжини і маси тіла в групі швидкорослого окуня спостерігався до 4–5 річного віку.

Встановлено, що популяції плітки та окуня середніх річок були представлені екоморфологічними групами особин з різним темпом росту, з переважанням частки тугорослих особин в популяції – 93% для плітки та 95% для окуня. В популяції плітки середньої річки за сукупністю морфологічних ознак достовірно визначені окремі угруповання риб з різним темпом росту: значення лямбди Уілкса дорівнювало 0,33. Розмірно-вікова мінливість

тугорослої плітки проявлялася за невеликою кількістю ознак. Статевий диморфізм тугорослої плітки був майже не виражений. Аналіз морфологічної мінливості між групами особин швидкорослої і тугорослої плітки показав достовірні відмінності за 16–24% ознак.

Популяція окуня в річці середнього типу була представлена двома екоморфологічними групами з домінуванням тугорослих особин в популяції. Значення лямбди Уілкса дорівнювало 0,28. Розмірно-вікова мінливість в екоморфі тугорослого окуня найяскравіше проявлялася в молодших вікових групах. Статевий диморфізм особин окуня звичайного був виявлений за малою кількістю ознак. У тугорослого окуня середньої річки найбільш чисельно були представлені 2–3 річні вікові групи, з піком чисельності особин дворічного віку. Самці та самиці тугорослого окуня дозрівали на рік раніше, ніж самці швидкорослого окуня, з піком чисельності в 1–2 річному віці. Розмірно-масові показники тугорослого окуня продемонстрували інтенсивний приріст довжини і маси тіла особин до 3–4 річного віку.

Морфологічна структура популяцій плітки та окуня малої річки характеризувалась неоднорідністю та була представлена групами особин з різним темпом росту з доміну

ванням частки тугорослих особин в популяції.

Розмірно-вікова мінливість плітки та окуня в групі тугорослих особин проявлялася лише за малою кількістю ознак. Статевий диморфізм в тугорослих екоморфах плітки та окуня не відмічався. В популяції плітки були представлені особини віком 1–7 років. За сукупністю екологічних та морфологічних ознак досліджена популяція плітки представлена двома екоморфологічними групами з домінуванням тугорослої плітки, яка характеризувалася дрібними розмірами, різким зниженням темпу росту після дозрівання та вкороченим життєвим циклом. Статеве дозрівання особин тугорослої екоморфологічної групи наступало на рік раніше, ніж у більш швидкорослих форм.

Популяція окуня була представлена особинами віком від 1–5 років.

Інтенсивний приріст довжини та маси тіла у виловлених екземплярів спостерігався до трирічного віку. В нерестовому стаді окуня в молодших вікових групах переважали самці, в чотирирічному віці співвідношення самців і самиць наближалось до 2:1. Самиці вступали до нерестового стада одночасно з самцями, проте їх частка була значно меншою. В цілому, серед плідників самців було майже вдвічі більше ніж самиць.

В роботі визначено особливості росту екоморфологічних груп плітки та окуня та механізм розподілу їх молоді на окремі екоморфологічні групи: диференціація молоді відбувається на етапі E–G личинкового розвитку. Швидкорослі особини однієї генерації утворюють окремі скупчення на пізніх етапах личинкового розвитку та виходять в пограничні зони з транзитним потоком, де захоплюються течією та зносяться до іншого біотопу.

Спектри живлення екоморфологічних груп плітки та окуня відрізнялись переважно за кількісним складом компонентів поживи при аналогічному якісному складі, зокрема збільшенням частки дрейсени (у 2 рази та частоти зустрічання – у 4 рази) у швидкорослої плітки та рибної поживи у харчовій грудці швидкорослого окуня (до 60%) у порівнянні з тугорослими екоморфами.

Експериментально встановлено, що за однакових умов у личинок тугорослого окуня 1-ї доби виходу життєздатність виявилась значно вищою, ніж у личинок 2-ї та 3-ї доби. Личинки 1-ї доби виходу наприкінці експерименту (на 19-ту добу) характеризувались найвищим ступенем різноякісності. Випадки канібалізма у личинок окуня швидкорослої екоморфологічної форми були зареєстровані, починаючи з етапу личинкового розвитку E.

Встановлено розбіжність між тугорослою та швидкорослою екоморфами плітки за трьома поліморфними локусами (*Tf*, *Ldh-B*, *Es-3*). Генетичних розбіжностей між екоморфами окуня на рівні алозимів не виявлено.

Визначено роль екоморфологічних груп плітки в потоках речовини та енергії в екосистемі середньої річки: співвідношення витрат енергії на

розмноження у тугорослої та швидкорослої екоморф плітки практично однакові, а сумарні прирости маси тіла становлять 3:1. Дослідження взаємовідносин хижак-жертва в популяціях плітки та окуня показали, що швидкорослий окунь є хижаком для молоді плітки обох екоморф, а тугорослий окунь виступає конкурентом за поживу для тугорослої плітки.

Ключові слова: плітка, окунь, морфологічна мінливість, структура популяцій, річкові системи.

ABSTRACT

Hupalo O. Morphological variability and structure of roach and perch populations in river systems of different types. – Manuscript.

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

The dissertation is intended to establish the morphological variability and structure of roach *Rutilus rutilus* (L.) and perch *Perca fluviatilis* (L.) populations in river systems of different types. The thesis presents the results of complex studies on the homogeneity of morphological, biological and ecological structure of roach and perch populations in various types of river systems. The following rivers were selected for the study: a channel of the Desna River along with its backwaters from Higher Dubechnya village to the mouth area; the arm “Kozacha” of the Dnipro River; the Vita River in the mouth area; a stretch of the Koturka River from the Gorashchyha pond to the Karachun pond; the South Bug River (Oleksandriv Reservoir).

Ichthyological sampling was carried out in 2014-2017, taking into account the seasonal dynamics and biotopic confinement of fish in roach and perch populations in different types of rivers. Ichthyological catches were conducted using the entire order of gill and frame nets, as well as fishing rods. Younger age groups of fish were

caught with a small dragnet, buoyant nets and sweep nets. In total, 1156 specimens of roach and 520 specimens of perch were selected for analysis. The obtained data was processed using statistical and graphical methods of comparative analysis.

The morphological and biological structure of roach and perch populations in different types of rivers was characterized by a number of features.

It has been shown that the roach populations in large rivers were characterized by heterogeneity of morphological structure: a share of individuals related to the fast-growing form was 91%, and the value of Wilks' lambda was 0.44. The size-age variability in the group of fast-growing roach was expressed in a small number of morphological features. Sexual dimorphism of fast-growing roach individuals was almost unexpressed. Analysis of morphological variability between the groups of fast-growing and stunted roach individuals has shown a significant difference by 16-24% of the features.

In the eco-morphological group of fast-growing roach, the peak number was attributed to the individuals aged five years. The registered number of females was 4-6 times higher than of males. The indicators of absolute individual fertility of fast-growing roach females within one age group were 2-4 times larger compared to the individuals of a stunted roach. Fast-growing roach specimens were characterized by a longer life span. The fast-growing roach individuals increased the body length and weight before the age of five, after which the growth rate was slowing down.

The perch population in a large river was represented by a fast-growing ecomorphological group only. The size-age variability of perch was manifested mainly in younger age groups by a small number of features. Sexual dimorphism of fast-growing perch was detected in few features. The morphological variability of perch in groups with different growth rates has been noted. The perch specimens from 1+ to 7+ years old were presented in the population, with a peak of number at the age of 3-4 years. Maturation of the fast-growing perch started at later age, compared to the stunted one, with a peak of number at 2-3 years age for males and 4 years age for females. An intensive increase in body length and weight in the group

of fast-growing perch was observed up to the age of 4-5 years.

It was established that roach and perch populations in the middle-sized rivers were represented by ecomorphological groups of individuals with different growth rate, with the predominance of stunted individuals in the population, 93% for roach and 95% for perch. In roach population from the middle-sized river, certain groups of fish with different growth rates were reliably determined on the basis of the set of morphological characteristics: the value of Wilks' lambda was 0.33. The size-age variability of stunted roach was manifested in a small number of features. Sexual dimorphism of stunted roach was almost unexpressed. The morphological variability analysis between the groups of individuals related to fast-growing and stunted roach has shown a significant difference by 16-24% of the features.

The perch population in the middle-sized river was represented by two ecomorphological groups with domination of stunted individuals in the population. The value of Wilks' lambda was 0.28. The size-age variability in the stunted perch ecomorph was most expressed in younger age groups. Sexual dimorphism of perch specimens was detected in a small number of features. In stunted perch from the middle-sized river, the 2-3 years old age groups were the most numerous, with the peak of number at the age of two years. Males and females of the stunted perch matured a year earlier than males of the fast-growing perch, with a peak in the number at 1-2 years of age. Dimensional and weight indices of stunted perch have shown an intensive increase in body length and weight of individuals up to 3-4 years old.

The morphological structure of roach and perch populations in a small river was characterized by heterogeneity and represented by groups of individuals with different growth rates, with domination of slow-growing individuals in the population.

The size-age variability of roach and perch in a group of stunted individuals was manifested only by few features. Sexual dimorphism in stunted ecomorphs of roach and perch was not marked. The roach population was represented by

specimens aged 1-7 years old. By the combination of ecological and morphological features, the studied roach population was represented by two ecomorphological groups with domination of a stunted roach, which was characterized by small sizes, a sharp decrease in growth rate after maturation and a shortened life span. The maturation of individuals from slow-growing ecomorphological group occurred a year earlier than in more rapidly-growing forms.

The perch population was represented by individuals aged 1-5 years old. An intensive increase in body length and weight in selected specimens was observed up to three years of age. In spawning stock, the younger age groups were dominated by males, but at the age of four, the ratio of males and females came close to 2:1. Females entered the spawning stock simultaneously with males, but their share was much smaller. In general, the male ratio was almost twice as large as females among breeders.

The thesis outlines the growth peculiarities of roach and perch ecomorphological groups and the mechanism of their juveniles distribution into separate eco-morphological groups: the differentiation of juveniles mostly begins at the postflexion stage. The fast-growing individuals of one generation form separate aggregations at later stages of larval development and enter the border areas with a transit stream, where they are caught up in the flow and swept to another biotope.

The feeding spectra of roach and perch ecomorphological groups differed mainly in quantitative composition of nutrition components, while qualitative composition was similar. In particular, the increase in the proportion of zebra mussel (2 times and the frequency of occurrence – 4 times) in fast-growing roach and share of fish nutrition in fast-growing perch (up to 60%) compared to the slow-growing ecomorphs, was observed.

It has been experimentally established that under the same conditions, the stunted perch larvae from the first day of hatching show significantly higher viability than the larvae from the 2nd and 3rd day of hatching. The larvae of the 1st hatching day at the end of the experiment (on the 19th day) were characterized by

the highest degree of diversity. The larvae of fast-growing ecomorphological group manifested cannibalism when reaching the postflexion stage of development.

The divergence between stunted and fast-growing roach ecomorphs has been established for three polymorphic loci (*Tf*, *Ldh-B*, *Es-3*). The genetic differences between the perch ecomorphs at the level of alosims has not been detected.

The role of roach eco-morphological groups in matter and energy flux in the middle-sized river ecosystem has been determined: the ratio of energy expenditure on breeding in stunted and fast-growing roach ecomorphs were practically the same, and the total increments of body weight were 3:1. The research of the predator-victim relationship in roach and perch populations has shown that the fast-growing perch is a predator for the roach of both ecomomorphs, while the stunted perch acts as a feeding competitor for a the slow-growing roach.

Key words: roach, perch, morphological variability, population structure, river systems.

СПИСОК ПУБЛІКАЦІЙ ЗДОБУВАЧА

1. Кирилук О.П., Гупало Е.А., Мантурова О.В. Биологическая характеристика плотвы устьевой области р. Вита // Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту ім. В. Гнатюка. Сер. Біол. 2015. № 3–4 (64). С. 291–293.
2. Гупало О.О. Морфологічна структура популяції окуня гирлової ділянки річки Віти // Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту ім. В. Гнатюка. Сер. Біол. 2016. № 3–4 (67). С. 37–41.
3. Гупало О.О. Морфобіологічна характеристика плітки річки Горенки // Біологічні дослідження – 2016. Зб. наук. праць. Житомир, 2016. С. 88–89.
4. Гупало Е.А. Размерно-массовая характеристика плотвы р. Вита // Сучасна гідроекологія: місце наукових досліджень у вирішенні актуальних проблем: мат. наук.-практ. конф. Київ, 2015. С. 24–25.
5. Кирилук О. П., Гупало О. О., Низовська Л. В. Біологічна структура

- популяцій домінуючих видів риб гирлової ділянки р. Віти та їх живлення // *Современные проблемы теоретической и практической ихтиологии*. Херсон, 2014. С. 116–119.
6. Гупало О.О. Структурно-функціональні характеристики плітки гирлової ділянки річки Десни // *Сучасна гідроекологія: місце наукових досліджень у вирішенні актуальних проблем: зб. мат. III наук.-практ. конф. для молодих вчених*. Київ, 2016. С. 18–20.
 7. Долинский В.Л., Афанасьев С.А., Абрамюк И.И., Гупало Е.А., Кирилюк О.П., Трылис В.В. Метод оценки абсолютной численности массовых видов рыб // *Сучасні проблеми теоретичної і практичної іхтіології: матеріали IX міжнар. іхтіологічн. наук.-практ. конф.* Одеса, 2016. С. 80–83.
 8. Гупало О.О. Структурно-функціональна характеристика плоскирки гирлової ділянки р. Віти // *Сучасна гідроекологія: місце наукових досліджень у вирішенні актуальних проблем: зб. мат. IV наук.-практ. конф. для молодих вчених, присвяч. 100-річчю Національної академії наук України*. Київ, 2017, С. 21–23.
 9. Afanasyev S.A., Gupalo Ye.A., Alekseyenko V.R., Kyryliuk O.P. Dynamics of Morphobiological Characteristics of Roach of the Oleksandrivsk Reservoir after the Tashlyk Hydroaccumulative Power Station Start-up // *Hydrobiological Journal*. 2016. V. 52. Iss. 4. P. 12–18.
 10. Afanasyev S.A., Gupalo Ye.A., Manturova O.V. Distribution and Peculiarities of Biology of the Pumpkinseed *Lepomis gibbosus* (Perciformes: Centrarchidae) in the Water Bodies of Kyiv City // *Hydrobiological Journal*. 2017. V. 53. Iss. 3. P. 14–25.
 11. Abramiuk I.I., Afanasyev S.A., Gupalo Ye.A.. Structural Characteristics of Ichthyoplankton of the Small Regulated River in the Kyiv Polissya // *Hydrobiological Journal*. 2018. Vol. 54. Iss. 2. P. 55–63.

ЗМІСТ

ПЕРЕЛІК СКОРОЧЕНЬ.....	14
ВСТУП	16
РОЗДІЛ 1. АНАЛІЗ МОРФОЛОГІЧНОЇ МІНЛИВОСТІ ТА СТРУКТУРИ ПОПУЛЯЦІЙ ПЛІТКИ ТА ОКУНЯ (ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ).....	21
1.1. Морфологічні та екологічні особливості плітки та окуня.....	22
1.2. Структура популяції риб	42
1.3. Роль популяцій риб в річкових екосистемах	44
РОЗДІЛ 2. МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИКА ДОСЛІДЖЕНЬ	48
2.1. Характеристика району досліджень.....	48
2.2. Методика відбору іхтіологічних проб	58
РОЗДІЛ 3. МОРФОЛОГІЧНА ХАРАКТЕРИСТИКА ТА СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦІЙ ПЛІТКИ ТА ОКУНЯ ВЕЛИКИХ РІЧОК	66
3.1. Морфобіологічні особливості плітки Олександрівського водосховища ..	66
3.2. Структура популяції плітки гирлової ділянки р. Десни	70
3.3. Структура популяції плітки протоки Козачої.....	79
3.4. Структура популяції окуня протоки Козачої	85
РОЗДІЛ 4. СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦІЙ ПЛІТКИ ТА ОКУНЯ СЕРЕДНЬОЇ РІЧКИ	89
4.1. Структура популяції плітки р. Віти	89
4.2. Структура популяції окуня р. Віти.....	96
РОЗДІЛ 5. СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦІЙ ПЛІТКИ ТА ОКУНЯ МАЛОЇ РІЧКИ.....	103
5.1. Структура популяції плітки р. Котурки.....	103
5.2. Структура популяції окуня р. Котурки.....	110
РОЗДІЛ 6. ГЕНЕТИЧНІ АСПЕКТИ СТРУКТУРИ ПОПУЛЯЦІЙ ПЛІТКИ ТА ОКУНЯ	118

6.1. Генетична структура популяцій плітки та окуня.....	118
РОЗДІЛ 7. ОСОБЛИВОСТІ РОСТУ ТА ЖИВЛЕННЯ ЕКОМОРФОЛОГІЧНИХ ГРУП ПЛІТКИ ТА ОКУНЯ	123
7.1. Продукційні характеристики плітки та окуня	123
7.1.1. Темп росту та прирости плітки.....	123
7.1.2. Темп росту та прирости окуня.....	125
7.2. Спектри живлення різновікових та екоморфологічних груп плітки та окуня.....	126
7.2.1. Живлення різновікових та екоморфологічних груп плітки.....	127
7.2.2. Живлення різновікових та екоморфологічних груп окуня.....	131
7.3. Особливості росту молоді екоморфологічних груп окуня	136
7.4. Трофічні взаємовідносини у популяціях плітки та окуня	138
7.5. Роль екоморфологічних груп плітки.....	140
РОЗДІЛ 8. ЕКОЛОГІЧНІ АСПЕКТИ ФОРМУВАННЯ СТРУКТУРИ ПОПУЛЯЦІЙ ПЛІТКИ ТА ОКУНЯ В РІЧКАХ РІЗНОГО ТИПУ (УЗАГАЛЬНЕННЯ)	142
ВИСНОВКИ.....	154
СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ.....	156

ПЕРЕЛІК СКОРОЧЕНЬ

l.l. – число лусок в бічній лінії;
Squ₁ – над бічною лінією;
Squ₂ – число лусок під бічною лінією;
Squ pl – число лусок на хвостовому стеблі;
D – число променів у спинному плавці;
A – число променів у анальному плавці;
P – число променів у грудному плавці;
V – число променів у черевному плавці;
l – довжина без хвостового плавця, стандартна;
l cor – довжина тулуба;
lr – довжина риля;
do – діаметр ока;
po – позаочна відстань;
ho – висота лоба;
io – ширина лоба;
mx – довжина верхньої щелепи;
mn – довжина нижньої щелепи;
lc – довжина голови;
hc – висота голови через середину ока;
hc₁ – висота голови біля потилиці;
H – найбільша висота тіла;
h – найменша висота тіла;
aD – антедорсальна відстань;
pD – постдорсальна відстань;
pl – довжина хвостового стебла;
aP – антепектральна відстань;
aV – антевентральна відстань;
aA – антеанальна відстань;

lD – довжина основи спинного плавця;
 hD – найбільша висота спинного плавця;
 lA – довжина основи анального плавця;
 hA – найбільша висота анального плавця;
 lP – довжина грудного плавця;
 lV – довжина черевного плавця;
 PV – пектровентральна відстань;
 VA – вентроанальна відстань;
 lC_1 – довжина верхньої лопаті хвостового плавця;
 lC_2 – довжина нижньої лопаті хвостового плавця.
 D_1 – число променів у першому спинному плавці;
 D_2 – число променів у другому спинному плавці;
 do_1 – діаметр ока вертикальний;
 mn – довжина нижньої щелепи;
 mx – довжина верхньої щелепи;
 Wmx – ширина верхньої щелепи;
 lD_1 – довжина основи першого спинного плавця;
 lD_2 – довжина основи другого спинного плавця;
 hD_1 – найбільша висота першого спинного плавця;
 hD_2 – найбільша висота другого спинного плавця;
 wp – ширина основи грудного плавця;
 PA – пектроанальна відстань;
 UA – уроанальна відстань;
 Aat – аспартатамінотрансфераза;
 Mdh – малатдегідрогеназа;
 Ldh – лактатдегідрогеназа;
 Es – естераза м'язів;
 Tf – трансферини.

ВСТУП

Актуальність теми. Плітка звичайна *Rutilus rutilus* (L.) та окунь звичайний *Perca fluviatilis* (L.) є поширеними видами у водоймах України і характеризуються високою екологічною пластичністю [130]. Ці види риб можуть досягати значних розмірів та показників жирності і вгодованості, та мають господарську цінність [42, 77]. Вони здатні утворювати екоморфологічні групи, які відрізняються за тривалістю життя особин, темпом росту, просторовим розподілом, поведінкою та характером живлення [173, 18, 150]. Не зважаючи на те, що нерест кожного виду проходить майже синхронно для всіх екоморфологічних груп і в тих самих біотопах, окремі особини цих видів риб в процесі розвитку займають різні екологічні ніші та стають компонентами різних гідробіоценозів. Так, тугоросла прибережна плітка є компонентом фітофільної іхтіофауни і практично не зустрічається на плесових ділянках, де існує швидкоросла плітка, яка відзначається високим темпом росту, більшими розмірами тіла та відрізняється за раціоном живлення. В свою чергу, окунь може утворювати екоморфологічні групи тугорослого та швидкорослого окуня, молодь яких займає спільну нішу, а дивергенція між ними відбувається на певному етапі онтогенезу, коли швидкорослий окунь починає живитися молоддю риб, а тугорослий продовжує споживати зоопланктон та літофільну макрофауну [200, 215].

Незважаючи на значну кількість робіт з вивчення морфологічної мінливості та морфоутворення у риб, на сьогодні майже не дослідженими залишаються питання особливостей розподілу хижих та «мирних» видів на екоморфологічні групи та їх статусу. Відомі окремі роботи російських вчених [150, 56, 97, 6] щодо існування екоморфологічних груп окуня в окремих водоймах, проте комплексних досліджень цього явища не проводилось. В Україні біологічні та морфологічні характеристики окуня вивчали К.С. Бугай [24] та Є.Б. Зубенко [74], проте вони не приділяли увагу особливостям розподілу окуня на екоморфологічні групи, морфологічній мінливості в

кожній розмірно-віковій групі, показникам росту та особливостям розмноження представників цих груп. Також не знайшли свого відображення у літературі питання щодо представленості екоморфологічних груп в популяціях плітки та окуня у водоймах різного типу, що підвищує актуальність роботи.

Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами. Дисертаційна робота виконана в рамках науково-дослідних тем Інституту гідробіології НАН України: «Біотичні потоки речовини та енергії як основа функціонування річкових екосистем» (держ. реєстр. №0111U000078) та «Розробка наукових засад концепції структурно-функціональної організації лотичних екосистем» (держ. реєстр. № 0116U003099).

Мета роботи та завдання дослідження. *Мета роботи* – встановити особливості морфологічної мінливості та структури популяцій плітки та окуня у річкових системах різного типу.

Для досягнення вказаної мети виконано наступні *завдання*:

- провести морфометричний та загальнобіологічний аналіз вибірок плітки та окуня в річкових системах різних типів;
- визначити біохімічні (алозимні) відмінності між різними екоморфологічними групами риб в популяціях плітки та окуня в річкових системах;
- дослідити розмірно-вікову і статеву структуру популяцій плітки та окуня і їх окремих екоморфологічних груп;
- визначити продукційні характеристики плітки та окуня та їх екоморфологічних груп у різних річкових системах;
- вивчити спектри живлення різновікових та екоморфологічних груп плітки та окуня;
- визначити особливості росту молоді окремих екоморфологічних груп окуня в експерименті;
- з'ясувати роль трофічних взаємовідносин екоморфологічних груп в популяціях плітки та окуня;

- оцінити роль окремих екоморфологічних груп плітки у потоках речовини та енергії в досліджених річках.

Об'єкт дослідження – структура популяцій плітки та окуня в річках різного типу.

Предмет дослідження – розмірно-вікова та статева мінливість, співвідношення окремих екоморфологічних груп плітки і окуня, спектри їх живлення, особливості росту та роль в системах річок різних типів.

Методи дослідження – загальноприйняті іхтіологічні, біохімічні та статистичні методи відбору, обробки та аналізу матеріалу. У процесі роботи над дисертацією були дотримані біоетичні норми.

Наукова новизна одержаних результатів. Вперше проведено порівняльний аналіз екологічної структури популяцій плітки та окуня в річках різного типу. Показано, що структура популяцій обох видів у річках характеризується неоднорідністю та майже завжди складається з двох субпопуляційних екоморфологічних груп: тугорослої і швидкорослої, співвідношення яких залежить від розміру річки. З переходом річки від типу «великої» до «середньої» та «малої» зростає частка тугорослих особин, швидкорослі екземпляри в малих річках представлені в незначній кількості.

Вперше встановлено, що механізм розподілу молоді на окремі екоморфологічні групи реалізується на етапах E–G личинкового розвитку. Швидкорослі особини однієї генерації утворюють окремі скупчення на пізніх етапах личинкового розвитку та виходять в пограничні зони з транзитним потоком, де їх захоплює течія і зносить до іншого біотопу.

Вперше встановлено роль окремих екоморфологічних груп плітки у потоках речовини та енергії річкових екосистем.

Отримано нові дані щодо алозимних відмінностей структури популяцій плітки та окуня в річках різних типів.

Практичне значення одержаних результатів. Отримані дані щодо структурної організації популяцій плітки та окуня, співвідношення їх

екоморфологічних груп у водоймах різного типу та закономірностей розподілу їх молоді можуть бути використані для вивчення механізмів формування пластичності видів риб та їх адаптації до змін навколишнього середовища, а також при оцінюванні впливу зовнішніх чинників на довкілля.

Отримані дані про внесок екоморфологічних груп в енергетичний баланс популяції риб можуть бути використані для уточнення розрахунків потоку речовини і енергії в екосистемі для річок різного типу.

Результати роботи можуть бути рекомендовані для використання у рибогосподарській галузі для прогнозування продуктивності водойм різних типів та підвищення ефективності відтворення швидкорослої частини популяцій риб.

Особистий внесок здобувача. Дисертантом самостійно сформульовано мету, основні завдання дослідження, здійснено аналіз і узагальнення сучасної вітчизняної та іноземної літератури. Виконано збір іхтіологічного матеріалу, його опрацювання. Визначено структуру популяцій плітки та окуня в річках різного типу, співвідношення екоморфологічних груп плітки та окуня в популяціях, роль екоморфологічних груп плітки в потоках речовини та енергії в екосистемі середньої річки. Проведено статистичну обробку отриманих даних та інтерпретацію результатів досліджень, сформульовано висновки. Особисто і в співавторстві опубліковано наукові праці, в яких висвітлені основні результати проведених досліджень.

Апробація результатів дисертації. Результати роботи були оприлюднені на шести конференціях: VII міжнародній іхтіологічній науково-практичній конференції «Сучасні проблеми теоретичної і практичної іхтіології» (Херсон, 2014); науково-практичній конференції «Сучасна гідроекологія: місце наукових досліджень у вирішенні актуальних проблем» (Київ, 2015); III науково-практичній конференції для молодих вчених «Сучасна гідроекологія: місце наукових досліджень у вирішенні актуальних проблем» (Київ, 2016); VII науково-практичній конференції для молодих

вчених «Біологічні дослідження – 2016» (Житомир, 2016); IX міжнародній іхтіологічній науково-практичній конференції «Сучасні проблеми теоретичної і практичної іхтіології» (Одеса, 2016).

Публікації. Основні положення дисертаційної роботи відображено у 10 наукових публікаціях, у тому числі 5 статтях у фахових виданнях.

Структура та обсяг дисертаційної роботи. Дисертаційна робота складається з анотації, вступу, 8 розділів, висновків та списку використаних літературних джерел. Загальний об'єм рукопису становить 176 сторінок. Роботу ілюстровано 41 таблицею та 60 рисунками. Список використаних джерел нараховує 222 найменувань (з них 33 – іншомовних).

РОЗДІЛ 1. АНАЛІЗ МОРФОЛОГІЧНОЇ МІНЛИВОСТІ ТА СТРУКТУРИ ПОПУЛЯЦІЙ ПЛІТКИ ТА ОКУНЯ (ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ)

Вивчення морфологічної мінливості та особливостей структури популяцій риб важливі для розкриття механізмів пластичності та поширення видів риб за різних умов навколишнього середовища.

Явище розподілу популяції риб на екоморфологічні групи з різною біотопічною приуроченістю добре відоме для окремих морських видів риб: тріски та камбали [128]. Стосовно прісноводних видів риб подібне явище досліджене в набагато меншому ступені. Відносно нещодавно було визначено існування екоморфологічних груп для окуневих риб: літоральної та пелагічної форми сонячного окуня *Lepomis gibbosus* [162, 193]. Щодо коропових риб доведено існування подібних форм для карася *Carassius auratus*, тугорослі особини якого статистично значимо відрізняються за кількістю зябрових тичинок та лусковим індексом, та для ляща *Abramis brama*, у якого відомі такі морфологічні форми, як дубовик, вербовик та густірний [141, 47].

Плітка та окунь є поширеними видами у водоймах України і характеризуються високою екологічною пластичністю. Ці види риб можуть досягати значних розмірів та показників жирності і вгодованості, і мають господарську цінність. Вони здатні утворювати екоморфологічні групи особин з різною тривалістю життя, темпом росту, просторовим розподілом, поведінкою та характером живлення, проте питання утворення окремих екоморфологічних груп у цих видів риб та їх таксономічний статус на сьогоднішній день досі залишається не розробленим.

1.1. Морфологічні та екологічні особливості плітки та окуня

Плітка звичайна *Rutilus rutilus* (L.). Плітка звичайна *Rutilus rutilus* (L.) – євро-азіатський вид, широко поширений в ріках і озерах на північ від Альп і Вардари і на схід від Піренеїв до річки Лени. Вид зустрічається по всій Європі на схід від Південної Англії і на північ від Альп; у ріках та озерах Сибіру, в басейнах Каспійського і Аральського моря. Немає плітки у басейні Амура і в інших річках, що впадають в Тихий океан, а також на півдні Західної Європи. На території України зустрічається майже у всіх водоймах [174].

На сучасному етапі розвитку водосховищ плітка (*Rutilus rutilus* Linnaeus, 1758) є одним із найпоширеніших і найчисельніших видів риб. У першій половині ХХ ст. увагу дослідників привернула висока морфологічна мінливість та екологічна пластичність цього виду [14, 18], внаслідок чого вченими було описано велику кількість підвидів. Деякі цілком прісноводні: плітка звичайна (*R. rutilus rutilus*), серушка (*R. rutilus fluvialis*), сибірська плітка (*R. rutilus lacustris*). Інші підвиди плітки виходять в солонуваті води і ведуть напівпрохідний спосіб життя: азовсько-чорноморська тараня (*R. rutilus heckeli*), каспійська вобла (*R. rutilus caspicus*) та аральська плітка (*R. rutilus aralensis*).

За сучасною класифікацією [121] на території України зустрічаються 3 види роду *Rutilus*: плітка звичайна (*Rutilus rutilus*), вирезуб причорноморський (*R. frisii*) та кутум каспійський (*R. kutum*). Проте, нещодавно на Закарпатті було знайдено ще один вид, зокрема *R. virgo* (Heckel, 1852) [199, 218]. Вважається, що плітка не утворює підвидів, а тарань і вобла є екологічними формами плітки звичайної [121]. І хоча деякі автори [207] вважають тарань і воблу окремими видами, а не підвидами плітки звичайної, ці дані не підтверджуються генетичними дослідженнями [30].

За систематичним положенням плітка звичайна *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758) належить до родини корокових (CYPRINIDAE, CYPRINIFORMES).

Плітку легко відрізнити від інших видів за рудим забарвленням райдужної оболонки ока та червоній плямі в її верхній частині. Тіло її сріблясте, спина і верхня частина голови коричнево-рудуваті чи зеленкуваті. Тіло відносно коротке, високе, стиснуте з боків. Спинний плавець починається дещо позаду від вертикалі початку основи черевних плавців. Плавцева формула – D (II) III 9-11; A III (8-9) 10-11 (12); P I (13) 14-17 (18-19); V II (7) 8 (9). Бічна лінія повна та має 40-44 лусок. Рот маленький, напівмісяцевий, у дорослих особин напівнижній. Зябрових тичинок (9) 10-14 (15). Хребців (38-39) 40-43. Формула глоткових зубів переважно 6–5, 5–5 [174, 121].

Відомо, що плітка зустрічається як в невеликих річках, майже струмках, в ставках, так і у великих ріках, озерах, у водосховищах, і досить часто в кожному з цих водоймищ займає за чисельністю одне з перших місць серед інших видів [174].

Статевий диморфізм цього виду описаний низкою дослідників [72, 139, 26, 44] і проявляється переважно в тому, що самці мають вищий спинний та довші парні плавці, а самиці характеризуються вищим тілом і більшими антеанальними та антевентральними відстанями. Статевий диморфізм плітки з Канівського водосховища проявляється у більшій висоті тіла та антеанальній відстані самиць [177].

Розмірно-вікова мінливість плітки може визначатися за різною кількістю пластичних ознак залежно від типу водойми та гідрологічних умов в ньому [72, 70, 23]. Морфологічні показники найбільше змінюються в молоді до 112-127 днів і значно слабше – з двох до шестилітнього віку. Характерним є збільшення найбільшої висоти тіла, довжини рила, ширини лоба, висоти голови та зменшення довжин голови та хвостового стебла [26, 174].

Плітка характеризується високою морфологічною мінливістю та екологічною пластичністю. Морфобіологічні характеристики багатьох популяцій плітки описані у Берга [18]. У Жукова [70] знаходимо великий матеріал про плітку з водойм Білорусі і, зокрема, з Верхнього Дніпра. Повну морфологічну характеристику тарані з Нижнього Дніпра наводить Павлов [139]. Порівняно з нею азовська тарань має більшу довжину риля, діаметр ока, висоту тіла, коротшу антедорсальну і пектровентсальну відстані, вищий спинний плавець, коротші парні плавці і, разом з тим, більш видовжене хвостове стебло. Дещо пізніше Щербуха [187] вказав на цілу низку відмінностей між південнобузькою і дніпровською таранею і довів, що це дві локальні групи. Перша має більші антедорсальну, антевентральну, пектровентральну відстані, довжину грудного та черевного плавців, а також, менші висоту хвостового стебла та довжину риля. На основі різниці в розміщенні та в розмірах плавців автор робить висновок про те, що дніпровська тараня більш рухлива форма порівняно з південно-бузькою. За меристичними ознаками найбільші відмінності між цими двома популяціями помічені у кількості лусок під бічною лінією, та розгалужених променів у спинному плавці.

М.Д. Білий [20] робить висновок про нестабільність багатьох пластичних ознак у тарані при зміні умов життя. Так, при акліматизації тарані в кримських водоймищах в неї змінились довжина хвостового стебла, довжина грудних плавців, довжина основи спинного плавця, висота спинного плавця. У тарані, що акліматизувалась в Каховському водоймищі і стала тут дуже чисельною, зменшились антедорсальна і постдорсальна відстані, довжина хвостового стебла, висота спинного плавця, довжина голови, позаочна відстань, висота голови і довжина риля [20]. Тринадцять з двадцяти чотирьох розглянутих ознак змінилися в тарані, акліматизованій в Запорізькому водосховищі [28, 27]. Морфологічні особливості плітки Кременчуцького водосховища описані Л.І. Вятчаніною [44].

При порівнянні пластичних ознак плітки з різних частин Кременчуцького водосховища в перші роки його існування відмінності були виявлені за двома ознаками. Плітка з середньої частини водоймища має більшу верхню лопать хвостового плавця та меншу довжину голови. Зваживши на незначні відмінності за пластичними ознаками і відсутність різниці за меристичними ознаками, Л.І. Вятчаніна [44] дійшла до висновку про те, що між пліткою з верхньої та середньої частин водосховища істотних морфологічних відмін немає.

У період становлення Кременчуцького водосховища Л.І. Вятчаніна [44] на основі порівняння з річковою формою верхів'їв Дніпра [70], вказує на такі перетворення екстер'єру плітки: зменшення індексів діаметра ока, довжини риля, висоти та довжини голови і збільшення заорбітального простору, антедорсальної відстані, висоти тіла, довжини обох лопатей хвостового плавця та висоти спинного плавця. Такі зміни свідчать про перетворення плітки у швидкоростучу форму.

Під час становлення водосховищ туводна плітка за низкою біологічних та морфологічних характеристик наближається до тарані [42, 44]. Перетворення швидкоростучих угруповань плітки в тугорослі і навпаки відбувається дуже швидко.

На етапі стабілізації водосховища [146], швидких змін темпу росту не відбувається, висота тіла і довжина голови у плітки перестали змінюватись, а діаметр ока, навіть, дещо збільшився. Плітка в умовах водосховищ перетворюється в рухливу «ходову» форму близьку до прохідних [42]. На другому етапі існування Кременчуцького водосховища у плітки відмічені такі екстер'єрні особливості рухливих форм: короткі плавці, збільшені постдорсальна відстань та розміри хвостового стебла. Ці зміни більш виражені у риб озерної ділянки. У верхній частині плітка живе в умовах, що частково нагадують річкові, тому й модифікації її морфологічних рис менш помітні. В Канівському водосховищі співіснують дві морфологічні форми плітки: озерна»

і «річкова», представники яких внаслідок широкої екологічної пластичності відрізняються способом життя, коливанням величин морфологічних ознак і, навіть, забарвленням [177].

На сучасному етапі плітка займає перше місце в уловах на Канівському водосховищі, що може бути пов'язаним з зарибленням цієї водойми швидкорослою формою плітки в 1991–2002 рр. загальною кількістю 160 тис. екз. Наразі, частка цієї тугорослої форми складає 60–70%. Одночасно відбулося збільшення розмірного ряду *Rutilus rutilus* в уловах від 15 до 41 см, середньої довжини тіла до 25 см і середньої маси – до 480 г [177, 61]. Граничний вік в популяції збільшився з 12 до 16 років, модальні групи складаються з особин віком 4–6 років, а їх частка становить 67,9%, коефіцієнт природньої смертності знизився з 19,4 до 15,6% [25].

Співставлення морфологічних ознак плітки гирлової ділянки р. Віти з пліткою річкової ділянки Канівського водосховища та плітки басейну Дніпра (за даними О.П. Кирилук) показало відмінності між ними як за пластичними так і за меристичними ознаками. У плітки з гирлової ділянки р. Віти число лусок у бічній лінії та у хвостовому стеблі і число розгалужених променів у грудному плавці менше, а число розгалужених променів у черевному плавці більше, ніж у плітки річкової ділянки Канівського водосховища. Порівняно з басейном Дніпра, у плітки з гирлової ділянки р. Віта менше число лусок у бічній лінії та число хребців, але більше число розгалужених променів у спинному та черевному плавцях.

Морфологічний аналіз пластичних ознак показав, що у плітки з гирлової ділянки р. Віта довжина голови, позаочна відстань, довжина нижньої щелепи, антепекторальна відстань більші, а висота лоба, найменша висота тіла, довжина хвостового стебла, висота анального плавця та довжина грудного плавця менші, ніж у плітки з річкової ділянки Канівського водосховища.

При порівнянні з пліткою з верхнього Дніпра, у плітки з гирлової ділянки р. Віти менші висота тіла, довжина грудного і черевного плавців, більші довжина основи спинного плавця та товщина тіла.

По відношенню до довжини голови у плітки з гирлової ділянки р. Віта висота лоба, висота голови біля потилиці та товщина голови менші, а довжина нижньої щелепи більша, ніж у плітки з річкової ділянки Канівського водосховища. Відмінності між пліткою з гирлової ділянки р. Віти та басейну Дніпра полягають у тому, що у плітки з гирлової ділянки р. Віти довжина риля та діаметр ока менші, а позаочна відстань і висота голови біля потилиці більші, ніж у плітки з басейну Дніпра. Отже, за морфобіологічними ознаками плітка гирлової ділянки р. Віти займає проміжне положення між пліткою з Канівського водосховища та річковою пліткою. Структура стада складається з груп повільно- та швидкорослих особин, які різняться темпами росту, місцями нересту і нагулу [89].

Існування різних екоморфологічних груп у плітки було відмічено ще на початку 20-го століття [160, 18]. Так, аральська плітка представлена двома екологічними морфами: швидкоростучою ходовою та повільно ростучою прибережною (очеретяною), яка не здійснює міграцій і дозріває при довжині 5–6 см. А утворення екологічних морф плітки може бути пов'язане з різницею в живленні риб, існуючих в одній водоймі. Так, в поживі ходової плітки представлені переважно молюски, а очеретяна плітка живиться переважно рослинною поживою.

Існування екологічних морф плітки, які різняться за характером живлення, є можливим і в водосховищах. Були досліджені темпи росту номінального підвиду з відкритих та прибережних частин Рибінського водосховища [144, 145]. Ходова плітка з відкритих частин водосховища відрізнялась більш високим темпом росту і живилась переважно моллюсками (*Dreissena polymorpha*). Основою живлення прибережної тугорослої плітки були нижчі водорості та фітофільна фауна.

Розмежування в темпах росту та вгодованості плітки, виловленої в прибережній зоні та у відкритих плесах водосховища, свідчить про процеси розподілу популяції на дві екологічні групи [144]. Причиною розподілу популяції є широке розселення дрейсени у водосховищі. Оскільки плітка є потенційним моллюскоїдом [64], то є цілком закономірним, що вона однією з перших почала засвоювати нову кормову базу.

Ю.Г. Ізюмов [81] в своїй роботі наводить дані за 1976 – 1978 рр., які показують, що хоч темпи росту, як ходової, так і прибережної плітки Рибінського водосховища виросли порівняно з 1961 р., проте різниця між ними також збільшилася. Ходова плітка відрізняється від прибережної відносно меншою довжиною голови та більшою високоспинністю. При порівнянні ходової та прибережної морф відмічено, що прибережна морфа мала більшу кількість лусок в бічній лінії. А різниці за кількістю розгалужених променів в спинному та анальному плавцях помічено не було.

П.І. Жуков [70] наводить дані про існування двох форм плітки: високотілої крупної воблиці та низькотілої піщанки, які відрізняються темпом росту, строками і місцями нересту на 1–2 тижні. Проте, для спростування цього явища, автор наводить результати порівняння вибірок плітки з різних водойм БССР, що на нашу думку не є прийнятним, оскільки мова йде про співіснування екоморф в межах однієї водойми.

Характер живлення й умови навколишнього середовища формують темп росту й відбиваються на біологічній структурі луски риб. Цікавими з цього приводу є роботи Л.Ф. Шентякової [183, 182], яка досліджувала мінливість співвідношення росту тіла та луски у ляща, судака й плітки. В деяких випадках зміни розмірно-масових характеристик пов'язані з різноякісністю екологічних та морфологічних ознак риби. Це дає змогу припустити, що співвідношення росту тіла та луски риб може бути зручним критерієм для визначення внутрішньопопуляційної різниці [182]. На існування подібної залежності також вказує і робота Н. І Чугунової [178].

Морфологічна різноякісність особин забезпечує популяції розширення спектра її живлення [130]. Г.В. Нікольський так пояснює причини виникнення екологічних форм у риб: «Экологические формы – это приспособления, обеспечивающие виду освоение различных местообитаний в пределах ареала».

Екологічні форми риб можуть відрізнятися між собою за різними ознаками в залежності від умов, пристосуванням до яких є ця форма [167]. Вони можуть розрізнятися за характером живлення, за темпом росту, за віком, часом настання статевої зрілості та тривалістю життя [153]. Окрім цього, між ними є різниця і за видовим складом та ступенем ураження кишечними гельмінтами [222, 65].

Розподіл на екоморфологічні групи відбувається вже на перших етапах личинкового розвитку. У водоймі звичайно одночасно знаходиться молодь одного виду риб на різних етапах розвитку, оскільки, навіть одночасно відкладені ікринки розвиваються з різною швидкістю (особливо ікринки зліплені в комок). Ембріони на поверхні комка розвиваються і виходять швидше, ті що всередині – повільніше. Ці початкові відмінності поступово посилюються залежно від умов середовища [103, 104]. Великий вплив на різноякісність молоді мають фізіологічний стан і вік плідників, якість їх статевих продуктів [68, 67, 66, 69, 35, 34, 22, 157, 191], які формують засади вдалого проходження личинками критичних періодів розвитку [37, 36, 158, 161]. Кожному етапу розвитку личинок відповідає певна довжина кормових об'єктів: C_1 – 0,5–2 % довжини тіла, C_2 , D_1 , D_2 – 4–5%. На етапах Е–Г розміри кормових об'єктів поступово знижуються до 1–2%. Водночас з тим, плітка на цих етапах розвитку може захоплювати і більш крупну здобич: до 8 і 24% – личинки хірономід, що також сприяє посиленню різноякісності молоді плітки. Довжина тіла личинки при переході з етапу на етап коливається в певних межах і залежить після початку активного живлення від достатньої кормової бази [103, 29].

Починаючи з етапу розвитку G крупніші за розмірами личинки збираються в окремі зграйки [105]. Ці зграйки молоді живляться на границі з транзитною течією, продивляючись великі об'єми води в пошуках легкодоступної поживи, яка несеться водою [138, 130]. Перехід більш крупної молоді в пограничні зони з транзитним потоком, ймовірно, пов'язано із зниженням кількості їжі в прибережних біотопах та збільшенням її в потоці води. Такі личинки часто захоплюються течією та зносяться водою [87].

Різні екологічні форми плітки відрізняються особливостями живлення.

Прохідні форми плітки – вобла, тараня – живляться в передгирлових опріснених ділянках, не виходячи за межу вод, солоність яких більше 3–7‰; для розмноження вони заходять в прісні води дельт або гирл річок. В поживі переважають двостулкові молюски – монодакна, адакна, дрейсена, зустрічаються також інколи в значних кількостях ракоподібні – мізиди, бокоплавці [132].

Туводна (річкова) плітка зазвичай має змішаний характер живлення. Велику частку поживи складають водорості, вищі рослини, личинки комах, молюски тощо [71, 114].

Разом із створенням каскаду дніпровських водосховищ спостерігається масовий розвиток двостулкового молюска – дрейсени, доступного у великій кількості кормового об'єкта для плітки. За таких умов плітка, досягнувши 13–15 см довжини, переходить на живлення дрейсною, темп росту її прискорюється, вона стає великою, вгодованою, схожою на тараню чи воблу [146]. Для особин розмірами 28–35 см дрейсена може складати 97% їх добового раціону [208].

Вивченням добового раціону вобли в природніх умовах займалася Н.С. Новикова [132]. При живленні ракоподібними він дорівнював 1,9–2,0% ваги тіла риби, при живленні молюсками – 5,9–6,4%. Для вобли встановлено, що протягом дня живлення відбувається інтенсивно та рівномірно, ввечері інтенсивність живлення спадає, індекси наповнення кишечника знижуються в

нічні години, а в передранішні години – вони найнижчі. Потім знову починається живлення до певної межі, після чого наповнення стає рівномірним протягом декількох годин. Покращення умов живлення викликає прискорення росту, що супроводжується ранішим настанням статевої зрілості та збільшенням плодючості. У більш швидкорослих та жирних риб розміри ікринок більші та більше жиру міститься в жовтку ікринки. Це відмічено для вобли, каропа та інших риб [130].

Ріст плітки залежить від кількості і характеру її їжі. В характері живлення молоді плітки (1,5–10 см) існує певна закономірність: мальки розміром до 3 см споживають планктонний корм (фіто- і зоопланктон), мальки до 5 см – переважно кладоцер і личинок хірономід, а молодь плітки до 10 см і більше – рослинний корм (водорості – 1,5–9% і макрофіти – 30,6%), детрит, малощетинкових червів, личинки та лялечки тендипедид, ракоподібні [184, 114, 206]. Риби 13–17 см і більше в основному живляться молюсками [203]. В місцях, де є значні зарості вищої водної рослинності, плітка живиться дрібними живородками, шаровками, літогліфусами, а також дрейсеною [71]. Існує певна сезонність в живленні плітки: навесні в складі поживи більшу частку мають молюски, влітку – зростає роль вищих водяних рослин та водоростей, личинок комах, ракоподібних [71].

При досягненні 15 см довжини плітка переходить на харчування дрейсеною, інакше її ріст затримується. В Рибінському водосховищі найбільш швидкорослі особини почали житись дрейсеною, в результаті чого популяція плітки розділилась на дві екоморфи: рослиноїдну та молюскоїдну плітку [144, 145]. Г.В. Нікольський [127] також наводить відомості, що молюскоїдна плітка за низкою морфологічних ознак (розташування рота, розвиток глоткових зубів) наблизилася до каспійської вобли.

Відомо, що плітка є надзвичайно пластичним видом як відносно живлення, так і відносно умов розмноження. Співвідношення статей в популяції зазвичай 1:1, чи 1:2 (самців до самиць), проте частка самиць в

деяких популяціях може бути значно більшою і складати до 73% статевозрілих особин [201]. Швидкість дозрівання особин залежить від темпу росту. У вобли при хорошому рості більша частина покоління дозріває на третьому році, а при гіршому – на четвертому і навіть на п'ятому [124].

Напівпрохідні форми цього виду ростуть швидко, дозрівають у віці 2–4 років, при довжині 13–17 см, і живуть менше число років. Так, в Північному Каспії вобла старше 8 років майже не зустрічається. Звичні її розміри в промислових уловах від 18 до 35 см, зрідка зустрічаються особини до 44 і навіть 50 см. Напівпрохідні, швидкорослі, рано дозріваючі форми відкладають залежно від розміру і віку 9,9–147,8 тис. ікринок. Повільноростучі форми приступають до нересту у віці 3–5 років, при довжині 12 см, і живуть досить довго. Так, з озер Карелії відомі особини плітки у віці 20 років. Плодючість жилих, з повільним ростом форм нижча – від 1,1 до 85,0 тис. ікринок [146].

Разом з тим, для швидкорослої моллюскоїдної плітки з каскаду Дніпровських водосховищ тривалість життя складає 10–12 років [43, 165]. Плітка з низьким темпом росту з гирлової ділянки р. Віти (річкова частина Канівського водосховища) старше восьмирічного віку в уловах не зустрічалася [91]. Плодючість плітки на верхньому Дніпрі коливалась в межах 4,1–120,4 тис. ікринок [95], а після зарегулювання Дніпра в Кременчуцькому водосховищі становила 1,4–136,9 тис. ікринок [45].

Відомо, що плітка нерестує навесні, в кінці квітня – початку травня. Ікру відкладає на залиту водою торішню рослинність і при цьому шумно плещеться. Самець плітки охороняє територію з пучком трави в центрі, куди буде відкладена ікра. Після «залицяння самця» і «сигналу готовності» самиці вони викидають ікру і молоки, тримаючись поряд і здійснюючи кидок крізь пучок затопленої трави. Цей «стрибок» буває настільки сильний, що частина ікринок може потрапити на надводні частини рослин [146].

Велика моллюскоїдна плітка заходить для нересту в річки і нерестує на заплавних луках, залитих паводковими водами. Дальність підйому плідників

по річці залежить від ступеня зрілості статевих продуктів. Так, дрібні особини, що запізнюються в розвитку, дозрівають також пізніше [123]. Тугоросла плітка може нереститися на проточних мілководних ділянках з піщаним дном [70].

Статева структура стада змінюється протягом нерестового ходу: спочатку самиць більше, потім співвідношення вирівнюється, а наприкінці нересту стає більше самців. Співвідношення самців і самиць у стаді в середньому наближається до 1:1 для вобли, для плітки Дніпровського басейну характерним є переважання в стаді самиць [134].

Зріла ікринка вобли має приблизно 1,16 мм в діаметрі [123]. Для плітки внутрішніх водойм П.І. Жуков [70] наводить діаметр ікринок 1,0–1,5 мм. Коливання величини зрілої ікри незначні, мають індивідуальний характер і не залежать від віку чи довжини риби [123].

Таким чином, багатьма авторами відмічена неоднорідність структури популяції плітки, різниця в живленні, темпі росту, плодючості, місцях нересту. Проте усталеного погляду стосовно існування різних екоморфологічних груп плітки досі не сформовано, ґрунтовних морфологічних досліджень також не проводилося, тому це питання потребує подальших досліджень.

Окунь звичайний *Perca fluviatilis* (L.). Широко поширений в Європі і Сибіру (відсутній на Піренейському півострові, на півночі Англії, в Ірландії, на півночі Скандинавії). Інтродукований у водойми Азорських островів, Півдні Африки, Австралії і Нової Зеландії.

Вид описаний К. Ліннеєм у 1758 році в десятому виданні його книги. Розповсюджений досить широко по водоймах Євразії, окрім Піренейського та Апеннінського півостровів, озера Балхаш та річок басейну Тихого океану [175]. В Україні зустрічається практично в усіх прісних водоймах, окрім гірських ділянок річок. Завдяки господарській діяльності людини, поширений і у водоймах Кримського півострова, де раніше не зустрічався [175].

В озерах окунь демонструє різні форми екологічної та географічної мінливості, котрі іноді описувались як самостійні одиниці [147, 197, 150]. Вид

Perca fluviatilis дуже близький до американського жовтого окуня, і певний час їх вважали різними підвидами одного виду: *Perca fluviatilis fluviatilis* – європейсько-азіатський окунь та *Perca fluviatilis flavescens* – північно-американський окунь [159]. Проте зараз прийнято вважати жовтого окуня самостійним видом *Perca flavescens* Mitchill, 1814 [218, 198].

За систематичним положенням окунь звичайний *Perca fluviatilis* (Linnaeus, 1758) належить до родини окуневих (PERCIDAE, PERCIFORMES).

Окунь є типовим представником однойменних ряду, родини та роду.

Окуня звичайного легко відрізнити від інших видів за яскравим забарвленням: спина і боки зеленкувато-жовті, черево сріблясто-біле. На боках є п'ять-дев'ять поперечних темних смуг, перший спинний плавець сірий з чорною плямою наприкінці, другий спинний і грудні плавці – зеленкувато-жовті. Черевний, під хвостовий та хвостовий плавці яскраво червоні [175, 120, 121].

В основному ж окунь має такі параметри: гомоцеркальний хвостовий плавець, де можуть бути лише невеликі розбіжності в довжині лопатей, черевні плавці зміщені на передній кінець тіла, знаходяться практично під грудними; спинних плавців два, вони не доходять до основи хвостового, між собою не сполучені перетинкою, в першому спинному плавці промені жорсткі, колючі, їх звичайно 13–17, в другому є два-три колючих променя та 12–16 розгалужених, м'яких (родова ознака). В анальному плавці зазвичай 1–2 колючі промені та 8–9 розгалужених, в черевному плавці практично завжди 1 нерозгалужений колючий промінь та 5 розгалужених м'яких. Останні дві ознаки є специфічними ознаками родини. Число лусок в бічній лінії звичайно не перевищує 70, і вона не продовжується на хвостовому плавці. На кінці першого спинного плавця є добре помітна чорна пляма, що є видоспецифічною ознакою окуня [121]. Окремі особини можуть досягати довжини до 50 см та ваги до 2–2,5 кг, відомі випадки вилову і більших екземплярів – до 4–5 кг [156], але в теперішній час такі факти піддають сумніву, як непідтверджені.

Статевий диморфізм майже відсутній [147], або може бути малопомітним, наприклад, під час нересту самки мають значно товще черево, ніж самці того ж віку [41, 46, 175]. В деяких випадках може проявлятися більшою довжиною основи і висотою першого спинного плавця та довжиною черевного плавця і висотою анального плавця, та меншою пектровентральною відстанню у самців, порівняно з самицями [136].

В молодших вікових групах окуня звичайного переважають самці, а в старших – самиці [149].

Вікові зміни у окуня виявляються за зменшенням з віком індексу діаметра ока та хвостової виїмки [147], збільшуються індекси антеанальної та вентроанальної відстаней, довжин верхньої та нижньої щелеп, відбувається зменшення з ростом риби відносної висоти спинних плавців, довжини черевних плавців та голови [186]. Відмінності середніх значень деяких меристичних ознак (кількість променів у спинних та грудному плавцях) у старших риб порівняно з молодшими, пояснюється різницею умов нересту кожного окремого року, зокрема температурних умов [175].

Для окуня звичайного з Кременчуцького водосховища виявлено чотири групи ознак за ступенем їх мінливості для вибірок з різною довжиною тіла. До стабільних ознак відносяться кількість розгалужених променів у анальному і черевному плавцях, а також лусок у бічній лінії, найменша висота тіла, антеанальна і пектровентральна відстані, довжина основи заднього спинного плавця та висота голови через середину ока. Слабкомінливі ознаки – кількість хребців, довжина голови і рила, найбільша товщина тіла. Середньомінливими виявились наступні ознаки: кількість розгалужених променів у грудному плавці, висота обох спинних плавців та ширина лоба. До четвертої групи відносяться дуже мінливі ознаки: довжина тулуба, антедорсальна відстань, довжина основи анального плавця, довжина грудного і черевного плавців, діаметр ока та позаочна відстань [75].

Морфологічна мінливість окуня в різних водоймах проявляється неоднаково. Екземпляри окуня звичайного з середнього Дніпра відрізняються від особин цього виду з нижнього Дніпра мають товще тіло, більший діаметр ока, меншу довжину основи спинного плавця, коротшу голову і нижню щелепу [164]. Також за методом таксономічного аналізу [163] було встановлено спорідненість вибірок окуня із середнього та нижнього Дніпра з вибірками нижньодністровських особин. Спорідненість вибірок зменшується зі сходу на захід [175].

Для багатьох окуневих риб доведеним є факт розподілу популяцій на екоморфологічні групи. Так, для сонячного окуня відомі пелагічна і літоральна екоморфологічні форми [215, 204, 205, 162].

Окунь звичайний також відрізняється здатністю утворювати в кожній водоймі в залежності від різних екологічних умов окремі раси чи групи з різними біологічними показниками [149]. Явище розподілу популяції окуня на дві субпопуляційні екоморфологічні групи було помічено іншими дослідниками набагато раніше. Так, дрібна і тугоросла форма мешкає в прибережних зарослях, має темніше забарвлення, утворює зграйки. Живиться переважно личинками комах, ракоподібними, вищою водною рослинністю. Швидкорослий крупний окунь тримається на глибині у відкритій частині водойми та скупчень не утворює. Основну частку його поживи складає риба. В молодому віці дві форми співіснують разом [160, 173, 18].

Л.С. Берг називає різні морфи окуня расами, що є спірним питанням, оскільки раса – це надпопуляційне утворення, іноді прирівнюється до рангу підвиду [129, 105]. Таке твердження екоморфологічних форм окуня було піддане жорсткій критиці іншими дослідниками [147, 70], які спростували існування різниці на підвидовому рівні. Більш пізні дослідження підтверджують ймовірність розподілу популяції окуня на екоморфологічні групи.

Відомо, що популяції окуня із дельти Волги виділяються найбільшим розміром голови і хвостового плавця та найменшою величиною ока, що характерно для швидкорослих південних популяцій. Тугорослі екземпляри характеризуються, як правило, максимальними розмірами голови і ока. Також обидві форми різняться за найменшою висотою тіла та довжиною грудних плавців. Наведені особливості морфометричних показників окуня обумовлені різницею в темпі їх росту, а проведені дослідження дозволили виділити його тугорослу форму [150].

Відмічено існування різних за темпом росту, характером накопичення жиру та плодючістю форм окуня у водоймах Кольського півострова [110].

Утворення різних форм окуня пояснюють тим, що особини однієї генерації на ранніх етапах онтогенезу попадають в неоднакові умови і в зв'язку з цим диференціюються за характером живлення і темпом росту. Так, описано утворення прибережної та пелагічної форм окуня в Рибінському водосховищі [57, 21].

Спектр живлення окуня досить широкий, він здатен використовувати практично всі кормові джерела. Існує певна сезонність у живленні окуня. Навесні, після нересту, він живиться водяними осликами (*Asellus aquaticus*), гамаридами, екземпляри розміром 14–20 см живляться переважно рибою (75–100%): йорж-носар, окунь, молодь коропових, другорядне значення мають личинки хірономід, а на заплавах – дощові черви. За умови розмірної недоступності молоді риб – зростає значення вищих рослин, личинок комах та молюсків, лялечок хірономід [71]. На нерестовищах для розмірної групи 6–9 см частка споживання ікри риб може складати до 17% харчової грудки. Особини 9–20 см живилися нею в меншій кількості [185].

Влітку окунь має досить широкий спектр живлення: веслоногі і черепашкові ракоподібні (*Ciclops sp.*, *Ostracoda sp.*), гамаруси (*Pontogammarus obesus*), личинки струмковиков, хірономід та інших комах, риби, гіллястовусі ракоподібні (*Daphnia cucullata*, *D. hyalina*, *Leptodora kindtii*).

Порівняно з попередніми сезонами восени значно зростає роль личинок хірономід (до 90%), гіллястовусі ракоподібні можуть складати до 73,8% ваги всієї поживи. Дрібні екземпляри окунів (10–14 см) живляться безхребетними: личинками хірономід, струмковиків, клопів, другорядне значення мають ракоподібні. Крупніші окуни (15–17 см) – молоддю риб [71].

Молодь окуня за має вузький спектр живлення, ніж плітка. На перших етапах личинкового розвитку живиться зоопланктоном: коловертками, копеподами, кладоцерами, на більш пізніх етапах – церіодафніями і дафніями [100]. В евтрофікованих водоймах з домінуванням коропових видів риб, особливо плітки, у молоді окуня в цей період розвитку можуть виникнути конкурентні взаємостосунки з молоддю плітки за зоопланктон, в такому випадку темп росту окуня 0+ знижується, а частина молоді взагалі елімінується. Подібне зниження темпу росту на першому році життя призводить до більш пізнього переходу на живлення рибою або на живлення переважно зообентосом та личинками комах протягом всього життя [214].

На старших етапах розвитку (етапи Е–Г) молодь окуня може перейти на живлення зообентосом або стає хижаком [146]. Інші автори відмічають, що зміна об'єктів живлення залежить від наявності здобичі в достатній концентрації: при низьких концентраціях зоопланктону молодь окуня віком 0+ в деяких випадках може переходити на живлення личинками інших видів риб, і темп росту таких особин значно прискорюється [200].

Тугорослі екземпляри окуня «трав'яника» на все життя залишаються в прибережних заростях вищої водної рослинності [18, 97, 21]. Пожива окунів з уповільненим темпом росту складається із дрібних безхребетних (65,7%) – гамарид, личинок дрібних жуків, клопів, струмковиків та дрібних риб (22,8%): щиповка, молодь вобли, сазан, вівсянка – до 3 см [149]. Останнім часом значну харчову конкуренцію окуню «трав'янику» може складати сонячний окунь внаслідок його природньої реакліматизації у водоймах Києва [193], вселення якого призведе до звуження спектру живлення тугорослого окуня та до

зменшення його чисельності – з однієї сторони, а з іншої – до більш різкого розмежування екоморфологічних груп окуня [217].

В поживі окунів із швидким темпом роста безхребетні мають незначну роль. Головне значення мають риби (91,6%), переважно тих же видів, що й у тугорослих окунів, але більших розмірів 3–12 см [149]. Швидкорослі особини віком близько 2–3 років вже практично повністю переходять на живлення рибою [156]. Також є дані інших дослідників [185], які підтверджуються нашими дослідженнями, що молодь окуня дуже рано переходить на хижий спосіб життя і, вже маючи розмір 10–20 мм, в значній кількості живиться молоддю інших риб. Із збільшенням розміру окунів до 40–50 мм кількість риби в їх раціоні зростає, хоча ще переважають безхребетні. Найчастіше молодь окуня живиться личинками та мальками плітки, верховодки та плоскирки.

Деякі дослідники виділяють навіть три екологічні форми серед молоді окуня за типом живлення: планктофаги, бентофаги та хижаки [82].

Як об'єкти харчування окуня звичайного виявлені різні види бичків, верховодку, тюлька та велику кількість мальків риб. Вторинне значення у живленні мають такі види риб, як йорж, плоскирка, плітка, в старших вікових групах здатен до каннібіалізму [156, 74, 73]. Із збільшенням розміру хижака діапазон довжини жертви до певної межі стає більшим, що пов'язано з видовою приналежністю жертви: тюлька до 60 мм довжиною, бички до 130 мм. Окунь та йорж – більш крупні, зустрічаються в поживі рідше та поодиночі. Плоскирка та плітка довжиною до 7,4 см і тільки в молодому віці. Отже, основу річного раціону швидкорослого окуня на 77,9–84,1% складає рибна пожива, переважно малоцінні та сорні риби: тюлька, окунь, бички [73].

Розрахунок річних раціонів швидкорослого глибинного окуня з Кременчуцького водосховища за формулою балансового рівняння [31] показав його збільшення з віком від 2 до 7 років від 306 до 1851 ккал. Співвідношення річного раціону до середньої маси особини змінюється з віком в сторону

зменшення від 7,03 до 4,49. В середньому показник становить 5,7, тобто за вегетаційний період (квітень–жовтень) одна особина окуня в середньому споживає кількість корму, що в 5,7 разів перевищує його власну вагу [73].

Вгодованість окунів по Кларк: найнижча перед нерестом на IV стадії зрілості гонад, а на V стадії вища [149].

Окунь звичайний також є важливим об'єктом харчування цінних промислових видів хижаків – судака, сома, щуки тощо [220]. Крім того, цей вид чинить деяку конкуренцію іншим господарськи-цінним видам, зокрема судаку та білизні, поїдаючи ті ж самі об'єкти, а інколи споживає й ікру цінних видів. Тому є актуальним підтримання певної його чисельності в водоймах [156, 146]. Окунь є об'єктом промислу і складає значну частку уловів разом з пліткою. Раніше вказані два види були другорядними об'єктами промислу, але зі зниженням уловів більш цінних видів на них звернули увагу [5].

Відомо, що найвагомішими чинниками, які визначають темп росту риб є температура та склад поживи [108, 75]. Дослідження показали, що від створення Кременчуцького водосховища, темп росту окуня в ньому підвищився порівняно з даними до зарегулювання Дніпра. Була відмічена різниця в рості між особинами з верхньої та середньої і нижньої частин Кременчуцького водосховища, яка корелювала з біомасою зоопланктону в цих ділянках та температурою води, показники яких були вищими в середній і нижній частинах водосховища. Різниця в рості окремих генерацій особин цього окуня уже на першому році життя досить значна і залежить від характеру живлення, що сприяє утворенню тугорослої (прибережної) та швидкорослої (пелагічної) форм [6].

Нерест окуня відбувається навесні, починаючи в різних широтах у різний час, раніше в нижчих, пізніше в вищих. На рівні м. Києва це приблизно березень – середина квітня. Окунь відкладає під час нересту всю ікру одночасно, і під час нересту не живиться [149, 24]. Нерест відбувається на невеликих глибинах серед вищої водної рослинності, нижчих макрофітів та

сміття, ікра утворює довгі тяжі, скріплені слизом, що прилипають до субстрату.

У швидкоростучих окунів в віці 1+ при довжині 12,5 см статевозрілими є 100% самців і 89% самиць, а у повільно ростучого окуня при довжині 9,5 см – лише 63,6% самців і 7,7% самиць. Тільки в віці 3+ всі особини обох груп окунів стають статевозрілими [149]. В нерестовому стаді окуня звичайного в молодому віці переважають самці, в старших вікових групах вони відсутні. Самці підходять до нерестовищ першими, і співвідношення статей на цей час становить 3:1 – самців до самиць. В середині нересту співвідношення змінюється – 1:3 – самців до самиць [175].

Абсолютна плодючість окуня може коливатись в досить широких межах у самиць одного віку й розміру з однієї водойми [126, 76]. В 1 г ікри міститься в середньому 617 ікринок (470–845) [134].

При достатній кількості поживи вгодованість та плодючість окуня збільшуються, при цьому значно зменшується розмір ікринок [130]. У самиць однієї розмірно- масової групи плодючість може коливатись в межах 9,9–27,0 тис. ікринок [76].

Відмічено, що у самиць тугорослої прибережної форми окуня резорбційні процеси в гонадах подовжуються у зв'язку з низьким рівнем обміну речовин у самиць, відбувається затримка розвитку статевих клітин, що призводить до не щорічного нересту самиць. Нещорічне розмноження особин після першого нересту має суттєвий вплив на швидкість відтворення цієї тугорослої прибережної форми окуня. Проте утворення різних форм надає можливості для виду краще використовувати різні екологічні ніші в прісних водоймах [97].

Таким чином, існуючи в водоймах річкового та озерного типу окунь звичайний характеризується високою екологічною пластичністю. Відмічено утворення в деяких водоймах окремих екологічних форм окуня з різною тривалістю життя, темпом росту, екологією розмноження, розподілом,

поведінкою та характером живлення. Проте дослідження вищезазначених особливостей стосувалися переважно біологічних показників окуня, тоді як визначенню різниці між екоморфо логічними групами за сукупністю морфологічних ознак було приділено надто мало уваги.

1.2. Структура популяції риб

Поняття популяції у тварин розроблялось низкою вчених [135, 180, 188, 189]. Популяція – це група особин одного виду, що здатні обмінюватися генетичною інформацією, займають певний простір та володіють багатьма ознаками [135]. Ці ознаки характеризують таку групу як ціле: щільність, народжуваність, смертність, вікова структура, здатність до адаптації та репродуктивна стійкість і т.ін. Це найменша самовідтворювана група особин одного виду, яка протягом еволюційно тривалого часу займає певний простір, утворює самостійну генетичну систему та формує власний екологічний гіперпростір і характеризується розміром, тривалістю існування, ареалом, генетичною та екологічною самостійністю [180, 188, 189]. У водоймах, між якими немає чітких меж, окремим популяціям риб важко зберегти свою самобутність і вони змішуються, формуючи єдину популяцію риб одного виду [154].

В іхтіологічній літературі синонімом популяції риб є поняття «стадо». Кожне стадо риб має свої морфоекологічні особливості. Структура популяції визначається віковим складом, співвідношенням поповнення та залишку в статевозрілому стаді, віковим складом вперше дозріваючих особин, плодючістю [128]. Звичайно виділяють статеву, вікову, розмірну, просторову, генетичну та екологічну структуру популяції [135, 188, 154].

Статева структура популяції визначається первинним (при заплідненні), вторинним (у новонароджених) та третинним (настання статевої зрілості) співвідношенням статей [188]. Г.Н. Монастирський [124] виділяв також

«нерестові популяції» у риб. Плітка та окунь мають «нерестові популяції» третього типу, які складається з поповнення (первинно нерестуючі особини) та остатка (повторно нерестуючих). Врожайність поколінь у риб за окремі роки також впливає на віковий склад стада [122].

Важливим показником популяції є її віковий склад: наявність молодих особин, статевозрілих та особин вже нездатних до відтворення [154]. Для багатьох видів риб характерним є утворення елементарних популяцій – скупчень риб приблизно одного віку та подібного фізіологічного стану, які мають однакові добові ритми живлення та міграцій [105]. Віковий склад кожної популяції залежить від багатьох чинників і є нестійкою характеристикою популяції.

Поняття розмірно-вікової структури популяції включає як загальне співвідношення статей, так і в кожній розмірній групі [128]. Усереднені структурні показники популяції визначають граничний вік особин, модальні групи та їх частку серед усіх вікових груп, а також відсоток природної смертності особин в популяції [172].

Генетична структура популяції – це співвідношення частот алелей та генотипів, характер розподілу особин в популяції на групи генетично близьких організмів, та характер зв'язку між ними (потік алелей) в просторі та часі. Одним з проявів генетичної гетерогенності є внутрішньопопуляційний генетичний поліморфізм. Генетична різноманітність та мінливість морфобіологічних ознак особин в популяціях риб сприяє більш повному використанню середовища, дозволяє освоювати крайові біотопи та різні ніші. Вона протидіє спеціалізації та надає виду пластичності [109].

Просторова структура популяції характеризується розподілом особин та їх угруповань в популяційному ареалі та визначається нерівномірністю розподілу фізико-географічних умов існування, сприятливих місць для живлення та розмноження.

Екологічна структура популяції – це розподіл популяції на групи особин, які розрізняються за живленням, розмноженням, переміщенням в проторі та за морфологією. Кожна популяція має власну екологічну характеристику, яка є частиною видової екологічної ніші [188]. Внутрішня організація популяції, яка описана на основі даних морфологічної мінливості, в значній мірі відповідає її генетичній структурі [176].

Екоморфа – це система еколого-морфологічних адаптацій, що визначають загальну будову тіла організма у відповідності з конкретним напрямком еволюції виду в умовах конкретного біотопу [2, 1, 3].

1.3. Роль популяцій риб в річкових екосистемах

Потік енергії – найбільш надійна основа для оцінки та визначення ролі популяції в межах екосистеми [135]. При використанні лише чисельних або вагових показників щільності особин в популяції (по кількості особин та їх біомасі) відбувається відповідно переоцінка чи недооцінка значення організмів в угрупованні.

Роль популяції риб в річковій екосистемі полягає в накопиченні та передачі певної частини енергії на наступний трофічний рівень. Максимум потоку енергії не завжди співпадає з максимумом чисельності чи біомаси організмів в популяції, а може бути досягнений в період, коли популяція складається з середньої кількості особин середнього розміру з швидкими темпами росту.

Риби, як і організми будь-якого трофічного рівня, запасують частину асимільованої органічної речовини, що містить певну кількість енергії, інша частина трансформується в тепло або механічну роботу, тобто витрачається на життєві функції (підтримання гомеостазу, розмноження).

На всі ланки цього процесу великий вплив мають фактори зовнішнього середовища і можуть викликати зміни росту риб, як частини фізіологічного

обміну [56]. При підвищенні температури миттєва швидкість пошуку жертв окунем *Perca fluviatilis* та пліткою *Rutilus rutilus* підвищувалась експоненціально, в той час як термін перетравлення харчової грудки знижувався асимптоматично для окуня та S-подібно для плітки [213].

Високий темп росту окремих особин в популяції риб при обмеженому кормовому ресурсі може пояснити гіпотеза Бретта: в при поверхневому прогрітому шарі води риби живляться та перетравлюють поживу, а в холодних придонних шарах – відпочивають, знижуючи рівень обміну речовин, завдяки чому більша частина енергії витрачається на ріст [195].

При зниженні концентрації кисню у воді інтенсивність обміну залишається на одному рівні до певної критичної точки, яка є видоспецифічною і залежить від вихідного рівня обміну риб та інших умов зовнішнього середовища. Концентрації кисню нижче критичної точки викликають зниження інтенсивності обміну пригнічення рухливості риб аж до їх загибелі.

Активна реакція середовища в межах оптимальних для кожного виду, на інтенсивність обміну практично не впливає.

Зміна солоності середовища викликає початкову адаптаційну зміну інтенсивності обміну, яка з часом повертається до норми [31].

Важливу роль має гідрологічний фактор: з підвищенням швидкості течії витрати енергії на рух зростають експоненціально [194]. Відповідно до балансового рівняння із збільшенням затрат на рух знижується темп росту риб. Для мінімізації витрат – риби вибирають місця із слабкою течією, зменшують дистанцію атаки на корм [56]. Дослідження морфології плітки в період зміни гідрологічного режиму водойми (пов'язаного з пуском Ташлицької ГАЕС) показало напрямок адаптаційних змін цього виду [192] в напрямку збільшення довжини, товщини і висоти тіла риб.

Для обґрунтування енергетичного підходу до оцінки функціонування та перетворення речовини у трофічних ланцюгах водної екосистеми необхідно

мати дані щодо живлення організмів. Потік енергії, що проходить через організми та популяції, визначається кількісним розвитком кормових організмів, що є джерелом енергії, інтенсивністю їх споживання та інтенсивністю витрачання енергії на дихання, трансформацію речовини та енергії, що надійшли з харчем, швидкістю деструкції органічної речовини (її доступністю). Асимільована частина органічної речовини та енергії передається на наступний трофічний рівень. Молодь плітки та цьогорічки окуня відносяться до третього трофічного рівня, річники та старші вікові групи окуня – до четвертого рівня. Надходження енергії в популяцію плітки від споживання рослинних кормів (переважно водоростей) може складати до 25%, частка детриту – до 38%. При споживанні великої кількості низькокалорійних кормів для плітки є характерними низькі витрати на пластичний обмін (8,8–14,2%) та високі – на здобування та засвоєння корму. Тому ріст може сповільнюватися [115].

Молодь окуня (цьогорічки) отримує органічну речовину та енергію переважно від другого трофічного рівня (копеподи, кладоцери-фільтратори, личинки та лялечки хірономід). Від третього трофічного рівня енергія поступає переважно від хижаків: циклопів (*Cyclops vicinus*, *Acanthocyclops viridis*, *A. americanus*, *Macrocyclops albidus*) та гіллястовусих рачків (*Leptodora* sp.). Надходження енергії від рибної поживи, як правило, незначне. Для молоді окуня характерними є низькі трати на пластичний обмін, більше енергії витрачається на дихання і рух. Широкий спектр живлення також свідчить про відносно високі затрати енергії на пошук корму, що обусловлює високий рівень витрат на енергетичний обмін, залишкова асимільована енергія мала і може забезпечити лише мінімальний ваговий ріст молоді окуня. Надходження енергії в популяцію окуня відбувається за рахунок споживання організмів другого (77,0%) і частково третього трофічного рівнів. При недостатності кормів енергія може надходити навіть від споживання детриту (24,3%) [115]. Кількісну оцінку ступеня ефективності продукування органічної речовини та

використання енергії популяціями риб можна отримати за допомогою P/V коефіцієнта, який характеризує питому швидкість продукування біомаси [154].

Таким чином, процеси росту та витрати енергії на життєдіяльність риб протікають з різним ступенем інтенсивності для окремих популяцій та екоморфологічних груп риб з різним темпом росту. На сучасному етапі розмірно-вікові, статеві та екологічні особливості окремих екоморфологічних груп в популяціях плітки та окуня і їх внесок в загальний енергетичний баланс екосистеми в річках різного типу залишається не дослідженим.

РОЗДІЛ 2. МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИКА ДОСЛІДЖЕНЬ

Дослідження проводились в річкових системах різних типів: Олександрівському водосховищі (р. Південний Буг), протоках і затоках р. Дніпро, в русловій ділянці та придатковій системі р. Десни, р. Віти, в р. Котурці протягом 2013–2017 рр. Також в роботі були використані архівні матеріали Відділу іхтіології та гідробіології річкових систем.

Об'єкти досліджень були обрані з врахуванням особливостей популяційної структури риб у річкових системах різного типу, локалізованих у різних природних зонах України. Район досліджень включав Олександрівське водосховище, протоку Козачу та гирлові ділянки річок Десна, Віта і р. Котурка на станціях, розміщених в різних біотопах в різні пори року.

Збір іхтіологічного матеріалу в Олександрівському водосховищі проводили в 2006–2008 рр. (дозвіл Держрибагенства України № 001), а також були опрацьовані матеріали за 2013 р., надані співробітниками МНС.

На інших станціях лови проводили на підставі дозволу на спеціальне використання водних живих ресурсів, виданого Державним комітетом рибного господарства України: № ДР 43 від 22.01.2014 р.

2.1. Характеристика району досліджень

Для дослідження були обрані річкові системи різних типів. Всі типи річок за класифікацією Водної Рамкової Директиви є низинними річками крем'янистого типу. Річка Південний Буг належить до дуже великих річок [38] і має довжину 806 км і водозбірну площу 63,7 тис. км² [40]. Олександрівське водосховище створене греблею на річці Південний Буг біля смт. Олександрівка. Водосховище має довжину 19,35 км, ширину 0,677 км та загальну площу водного дзеркала 13,1 км², знаходиться в екорегіоні Понтійської (Чорноморської) провінції.

Всі інші вищезазначені водотоки знаходяться в екорегіоні Східних рівнин. Протока Козача є правою протокою р. Дніпро у верхній частині Канівського водосховища на південній околиці м. Києва. Річка має площу водозбору 504 тис. км² та належить до дуже великих річок. Довжина Дніпра після побудови каскаду ГЕС та водосховищ становить 2201 км; у межах України – 981 км. Площа басейну р. Дніпро в межах України – 291,4 тис. км² [32, 39].

За класифікацією Водної Рамкової Директиви р. Десна належить до типу дуже великих річок, площа її водозбору складає 88,9 тис. км². Гирлова ділянка річки Десни впадає в Дніпро в низовині – на рівні 90,3 м від рівня моря (табл. 2.1).

Таблиця 2.1

Типізація водних об'єктів за Водною Рамковою Директивою

Водний об'єкт	Висотна типологія	Типологія за розміром	Геологія
Олександрівське водосховище (р. Південний Буг)	низинна	Дуже велика ріка	крем'яниста
Протока Козача (р. Дніпро)	низинна	Дуже велика ріка	крем'яниста
Гирло Десни	низинна	Дуже велика ріка	крем'яниста
Гирло Віти	низинна	Середня ріка	крем'яниста
Р. Котурка	низинна	Мала ріка	крем'яниста

Р. Віта відноситься до середніх річок з площею водозбору 244 км². А р. Горенка – до малих з площею річкового басейну 56 км² [38]. Гирлові ділянки річок Віта та Горенка розташовані в низовині, на висоті 91,5 та 131,9 м від рівня моря. Всі водотоки (окрім Олександрівського водосховища) належать до басейну Дніпра і в районі досліджень протікають по території м. Києва та Київської області.

Особливості геоморфологічної будови території Києва та прилеглих територій є її належність до трьох геоморфологічних областей [142]. Басейни р. Дніпра та р. Десни в межах міста формуються у межах акумулятивної

алювіальної рівнини. Підстилаючі породи в гирлі Десни складені переважно піщано-глинистими та мергельно-крейдяними відкладами, що часто виходять на поверхню в долині річки [171]. Ділянка річки біля Києва знаходиться в зоні підпору від Канівського водосховища. Р. Віта протікає по околицям південної частини міста, що належить до Придніпровсько-Приазовської області пластово-денудаційних височин і низовин, у межах якої на територію міста заходить район Київського акумулятивно-денудаційного, хвилястого, середньо- та сильно розчленованого плато. Підстилаючі породи русла Віти складені переважно лесом, суглинками і супісками.

Річка Горенка з притокою Котуркою протікає по території північно-західної частини Києва, яка відноситься до Південно-Поліської області пластово-акумулятивних низовинних рівнин (район Макарівської моренно-водно-льодовикової, рівнинно-хвилястої, розчленованої рівнини, або Київського Полісся). Підстилаючі породи русла річки складені переважно льодовиковими валунними суглинками, пісками, бурими та строкатими глинами [13, 86, 62].

Фізико-географічна характеристика Олександрівського водосховища (р. Південний Буг). Басейн Південного Бугу розташований в межах наступних трьох геоструктурних районів: верхня частина басейну розміщена на Волино-Подільській височині, середня його частина – в межах Придніпровської височини, нижня течія належить до Причорноморської низовини.

У межах Волино-Подільської і Придніпровської височини рельєф басейну рівнинний; тут водозбір являє собою плато, дуже розчленоване глибоко врізаними річковими долинами і балками, сильно еродоване. У верхній частині водозбір розчленований мережею ярів та балок, глибина ерозії 50–100 м. У середній частині водозбору глибина ерозії сягає 100–200 м, а густота яруго-балочної мережі 0,5–1,0 км/км². Для нижньої частини водозбору характерними є плоский рельєф з численними западинами-блюдцями. Рівнина середньо розчленована з глибиною ерозії 50–100 м, густота яруго-балочної

мережі 0,50–0,75 км/км². В основі плато залягають давні кристалічні породи (граніти, гнейси), в багатьох місцях виходять на денну поверхню, але часто перекриті плащем морських і континентальних третинних відкладів (піски, глини, мергелі). Верхню частину геологічного розрізу, становлять четвертинні відкладення [40].

Олександрівське водосховище створене на р. Південний Буг між містом Южноукраїнськ та смт. Олександрівка. Водосховище – каньйонного типу, його береги складені кристалічними породами має довжину 19,35 км, ширину 0,677 км та загальну площу водного дзеркала 13,1 км². Максимальні глибини сягають 20,36 м, в середньому – 9,07 м. Водосховище входить до складу Південноукраїнського енергокомплексу як нижня водойма Ташлицької ГАЕС та використовуються для гідроенергетики (забезпечення роботи Олександрівської ГЕС і Ташлицької ГАЕС), для зрошування прилеглих земель і питного водопостачання розташованих поблизу населених пунктів [93, 39].

Від початку запуску ТГАЕС особливостями гідрологічного режиму Олександрівського водосховища була висока середньодобова амплітуда коливання рівня води та великі (300–500 м) зони циркуляції води з високим рівнем турбулентності [192].

Фізико-географічна характеристика протоки Козачої (р. Дніпро).

Р. Дніпро протікає від м. Києва до м. Дніпро на пограниччі Придніпровської височини й Придніпровської низовини. Долина річки на цьому відрізку стає асиметричною: праві схили круті та високі, ліві – низькі й пологі.

Протока Козача утворена р. Дніпро у верхній частині Канівського водосховища на рівні м. Києва, коли та оминає острів Ольгинський. В протоку Козачу впадає р. Віта.

Характерним для цієї місцевості є крупногрядистий рельєф, унікальність якого полягає в тому, що він сформований діяльністю річних вод, та має виключно піщаний склад ґрунтів, внаслідок чого береги і заплава Дніпра розмиваються глибокими вимоїнами. Тут розповсюджені великі водойми

(площею до декількох десятків гектарів) ерозивного походження , із середньою глибиною до 3 м, витягнутої форми [111].

Фізико-географічна характеристика гирлової ділянки р. Десни. Десна – велика рівнинна ріка з практично непорушеною річковою долиною. Вона є найбільшою за довжиною лівобережною притокою Дніпра [171]. Гирлова ділянка р. Десни має звивистий характер і добре розвинену долину з широкою заболоченою заплавою (3,0–9,5 км), яка значною мірою порізана річищами та озерами.

Рослинний покрив заплави представлений в основному лучними та болотними угрупованнями, а також невеликими масивами заплавних лісів і чагарників [171].

В заплаві нижньої Десни знаходиться велика кількість водойм, серед яких переважають руслові (озера, болота, стариці, позаруслові ставки), ізольовані від русла в меженний період. Водойми, які постійно зв'язані з корінною річкою – рукави і протоки, затони і затоки. Рукави зустрічаються вперше практично в гирловій ділянці річки, нижче впадіння Остра. Постійне відкладення наносів у верхній ділянці проток призводить до перетворення затонів в стариці, які більшу частину року не мають зв'язку з головною річкою і перетворюються в звичайні стоячі водойми. Найбільш характерними для заплави Десни є підковоподібні водойми (частина відокремленого меандру). Заплавна тераса Десни складена щільнішими ґрунтами порівняно з заплавою Дніпра [96].

Гирлова ділянка русла р. Десни проходить серед піщаних відкладів, що легко розмиваються, воно тут досить нестійке, звивисте, з великою кількістю стариків і проток. Ширина річки – 160–180 м при крайніх значеннях 65–320 м.

Глибини р. Десни залежать від режиму рівня води.

Дно річки піщане з невеликою домішкою мулу, лише місцями спостерігаються інші донні відклади. В глибоких спокійних місцях пісок

зверху вкритий мулом, а вздовж крутих берегів і там, де течія швидка, пісок вимивається. На фарватері дно – чистий пісок.

Швидкість течії звичайна для рівнинних річок і змінюється залежно від сезону року. Найбільша швидкість течії спостерігається в період весняної повені. Від Чернігова до гирла швидкість течії досягає в середньому 0,6–0,7 м/с [171, 59].

В досліджених біотопах руслової частини гирла Десни (рис. 2.1) водна рослинність розвинена слабо та представлена переважно куртинами сусака звичайного (*Butomus umbellatus* L.), рдесника гребінчастого (*Potamogeton pectinatus* L.), рідше пронизанолистого (*P. perfoleatus* L.) та різухи морської (*Najas marina* L.).

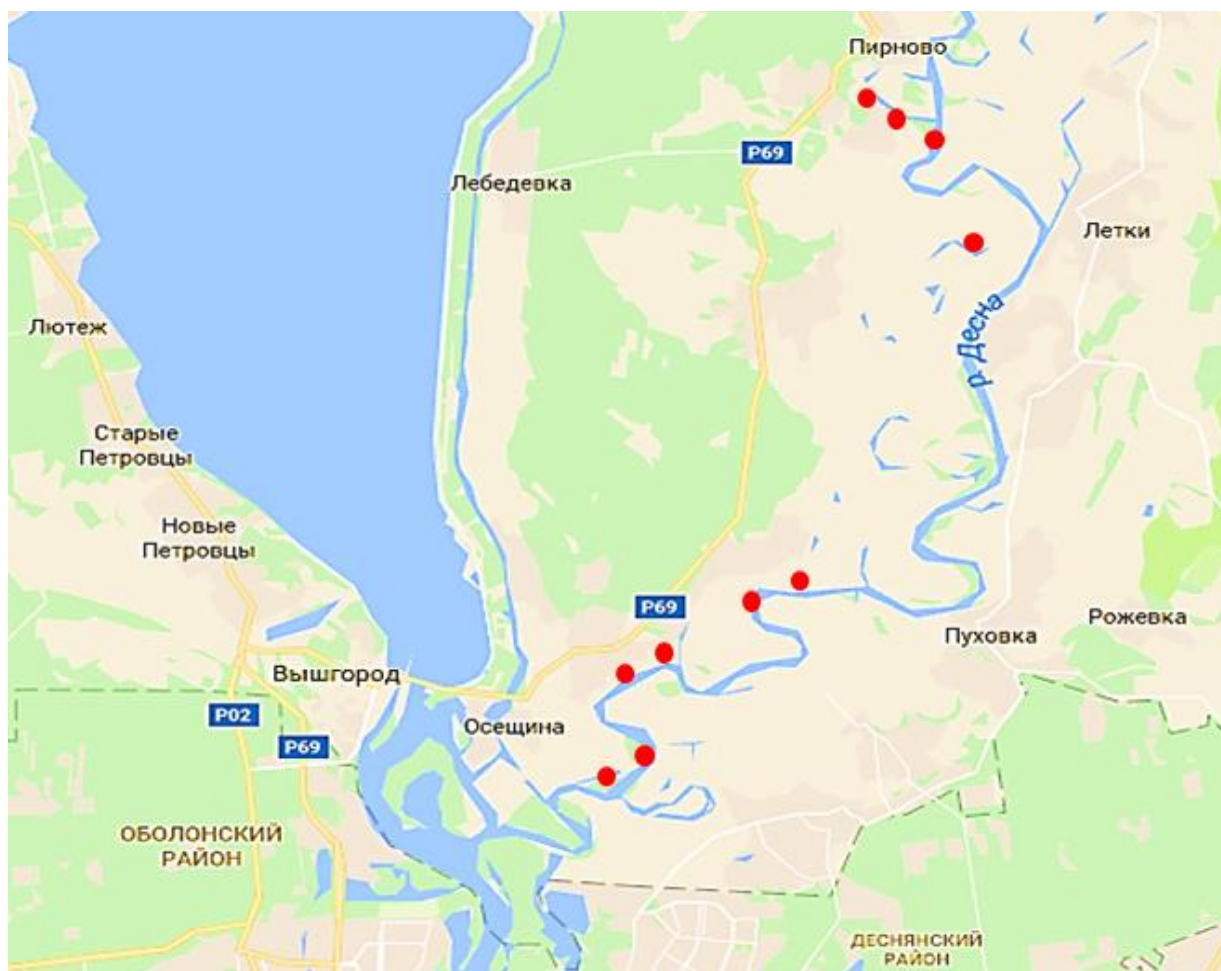


Рис. 2.1. Станції відбору проб в гирловій ділянці р. Десна

У затоках та старицях площа заростання складає приблизно 20% всієї площі водойми (іноді до 70%), водна рослинність представлена заростями осоки стрункої (*Carex gracilis* Curt.), комишу озерного (*Schoenoplectus lacustris* (L.) Palla), сусаком, глечиками жовтими (*Nuphar luteum* (L.) Sm.), куширом (*Ceratophyllum demersum* L.). Часто з'являються угруповання рдесника плаваючого (*P. Natans* L.) [96].

Фізико-географічна характеристика гирлової ділянки р. Віти. Річка Віта – правий приток Дніпра, гирлова ділянка річки впадає в верхів'я Канівського водосховища в районі с. Чапаєвка (біля південної околиці Києва) (рис. 2. 2).

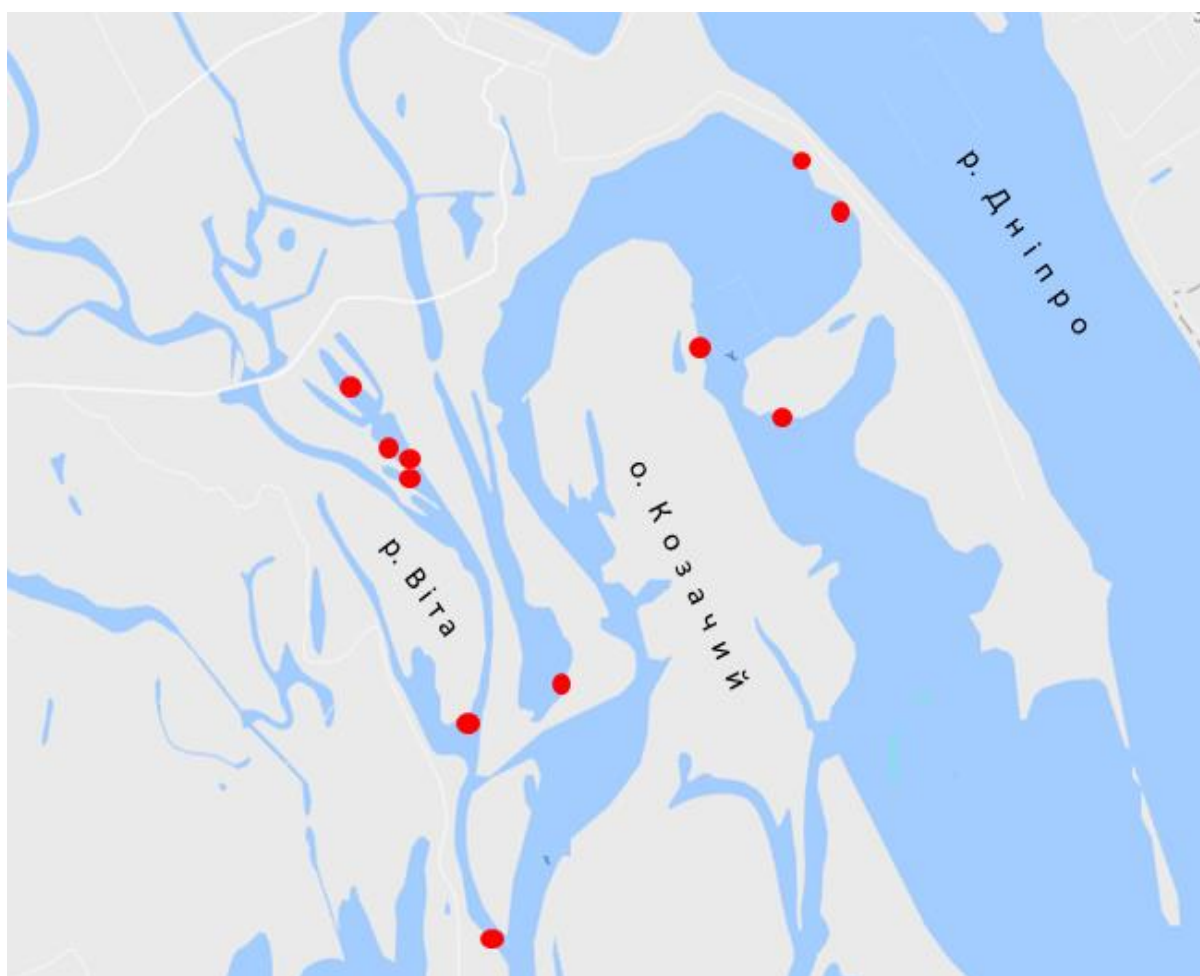


Рис. 2. 2. Станції відбору проб в гирловій ділянці р. Віти

Ширина річки 2–25 м, а глибина становить до 1,3 м у нижній ділянці річки. Швидкість течії незначна протягом року (внаслідок малих похилів) і коливається від 0,01–0,1 м/с в межень, до 0,3–0,4 м/с підчас водопілля.

Маючи найбільшу площу водозбору, р. Віта характеризується і найбільшою водністю. Так, середня багаторічна витрата води на ній становить 0,58 м³/с. На р. Віті також зафіксовані і найбільші об'єми твердого стоку – 1,64х10³ м³/рік, хоча її каламутність незначна і складає 75 мг/дм³.

Р. Віта ніколи не пересихає і не перемерзає впродовж року. Її гирлова ділянка знаходиться під впливом гідрологічних режимів Канівської та Київської ГЕС і являє собою дельтоподібну систему, що складається з двох головних проток – Віти та Коника, а також цілої низки заплавних водойм різного типу – проток, затонів і озер.

Гирлова ділянка Віти розташована в заплаві Дніпра, для неї характерним є крупногрядистий рельєф, сформований діяльністю річних вод, а також виключно піщаний склад ґрунтів, внаслідок чого береги і власне заплава розмиваються глибокими вимоїнами [111]. Тут розповсюджені великі водойми (площею до декількох десятків гектарів) ерозивного походження, із середньою глибиною до 3 м, витягнутої форми.

Рослинний покрив заплави гирлової ділянки р. Віти є типовим для середнього Дніпра. До 15–20% її території зайнято деревами і кущами: дубами, вербою, осокором, шелогою та заростями аморфи вздовж гирлових ділянок проток. Лучна рослинність займає до 70–75% площі заплави. Зустрічаються невеликі ділянки осокових боліт, які оточують береги водойм-стариць.

Гирлова ділянка р. Віта в результаті впливу особливостей гідрологічного режиму вміщує декілька екотопів – тут виділені такі типи водойм: гирло, плес (озероподібна водойма із сповільненою течією, утворена при перехрещенні декількох рукавів), затон, лучна водойма-стариця, лісова водойма-стариця. Також окремо виділені ділянки з сильною течією.

Гирло річки вздовж берегів вкрите заростями манника великого (*Glyceria grandis*), стрілолиста звичайного (*Sagittaria sagittifolia*). Починаючи від урізу води й до глибини 1 м дно вкрите заростями елодеї канадської (*Elodea Canadensis*). В невеличких затоках розвиваються угруповання рослин з плаваючим листям: латаття білого (*Nimphaea alba*), латаття жовтого (*Nuphar lutea*), водяного горіха (*Trapa natans*). Плесові ділянки заростають лімnofільною рослинністю: кувшинкою білою, кубишкою жовтою, водяним горіхом, рдесником блискучим (*Potamogeton lucens*). На ділянках русла з вираженою течією ростуть реофільні угруповання рдесника пронизанолистого (*P. perfoliatus*), стрілолиста, латаття жовтого [9].

У складі прибережних іхтіокомплексів окунь, за результатами досліджень, разом з пліткою та плоскиркою, займав одне з провідних місць. *Perca fluviatilis* відомий своєю екологічною адаптованістю, тому саме цей вид часто домінує за чисельністю серед інших хижаків евтрофованих водойм, зарослих вищими водяними рослинами [213].

Фізико-географічна характеристика р. Котурки. Р. Котурка є притокою р. Горенки, яка в свою чергу є правою притокою р. Ірпінь та бере свій початок на північно-західній околиці міста Києва, приблизно за 200 м від оз. Синього.

Загальне падіння річки становить 55,2 м, довжина річки дорівнює 12,0 км, а площа водозбору становить 56,0 км². Ширина русла р. Горенки коливається в межах 1,5–2 м, а глибина становить 0,2–0,8 м.

Швидкість течії у межень – 0,1–0,2 м/с, а підчас водопілля є чи не найбільшою серед усіх малих річок м. Києва і може досягати 2,2–2,5 м/с. Це пояснюється досить великим похилом (200 м/км) і слабкою зарегульованістю стоку. Середньорічна витрата води становить 0,10 м³/с, а найвища прогнозована витрата може досягати 18 м³/с. Разом із тим у маловодні роки р. Горенка може пересихати на деяких ділянках до 90 днів на рік. Р. Горенка має

одну невелику праву притоку, назва якої р. Котурка. Її довжина майже 3 км, а ширина русла – до 2 м (рис. 2. 3).

Урбанізованість басейну р. Горенки, як і р. Віти, незначна і не перевищує 10,3%. Натомість водозбір Горенки найбільше вкритий сосновими, дубово-сосновими та сосново-дубовими лісами, площа яких досягає 82,1% від загальної площі [62].

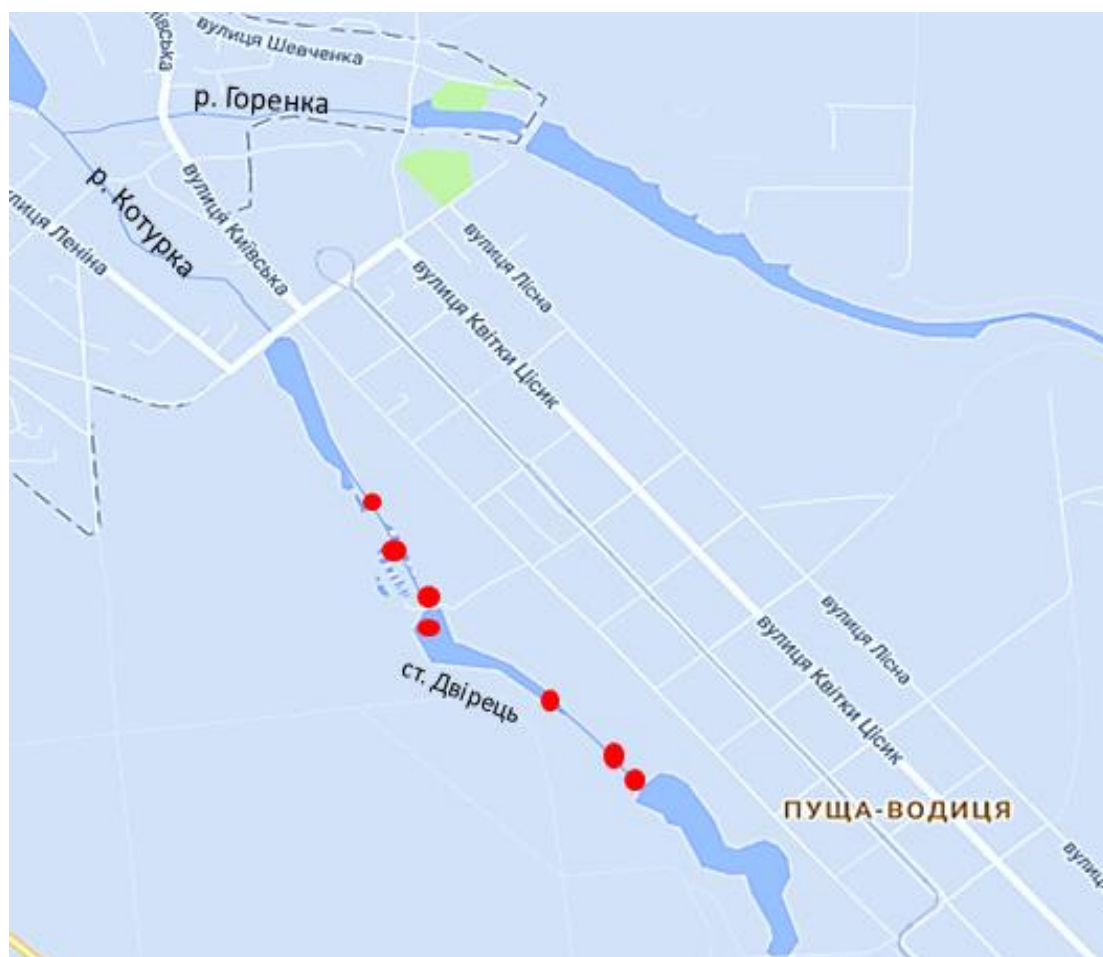


Рис. 2. 3. Станції відбору проб на р. Котурці.

Ця річка чи не найменше відчула «вплив» господарської діяльності; на ній мало спрямлених і обвалованих ділянок, відсутні ділянки, що знаходяться у підпорі. Заростання русла незначне і в деяких місцях становить 25%.

2.2. Методика відбору іхтіологічних проб

Збір іхтіологічного матеріалу проводили протягом всього періоду досліджень, який здійснювали щорічно, насамперед відповідно до графіка проведення ловів – переважно у весняний період з уточненням в інші пори року. Вилов риби проводили згідно вищевказаних дозволів Управління Державного агентства рибного господарства. Підчас проведення ловів застосовували набір ставних та рамкових сіток з розміром вічка 20, 25, 30, 35, 40, 45, 50, 60 мм, а також малькову волокушу, спливаючі пастки, іхтіологічні сачки та гачкові знаряддя лову. Збір та обробка відібраних матеріалів проведені у відповідності до методичних вказівок щодо збору та обробки іхтіологічного матеріалу [151, 116].

При повному біологічному аналізі рибу зважували, робили морфометричні проміри, після цього її розтинали і визначали ступінь зрілості статевих продуктів, збирали матеріал щодо живлення риб, визначали вік особини.

Проби, зібрані для лабораторної обробки, фіксували та етикетували [151].

Методика визначення віку риб. Вік визначали, користуючись загальноприйнятою методикою Н.І. Чугунової [179]. Для цього використовували луску та зяброву кришку риби (для уточнення правильності визначення віку). Луску брали (10–20 лусок) зсередини тіла особини, під першим спинним плавцем, вище або нижче бічної лінії. Препарати з луски готували з використанням розчину 10% аміаку.

Готові препарати з луски дивилися під біноклем МБС-9, при 8-кратному збільшенні. Контроль визначення віку риб проводили, дивлячись оперкулюм.

Методика визначення плодючості та ступеня зрілості статевих продуктів. Після вимірювання і зважування риби проводили її розтин та огляд

статевих залоз. Виймали яєчники (сім'яники) з рибини, видаляли з них жир та зважували їх з точністю до 0,1 г. Після цього брали наважку з середини гонади для підрахунку ікри риби. Для плітки та окуня вага наважки становила 0,5–1,0 г (500–700 ікринок в наважці), зважували її з точністю до 0,001 г. Відібрану наважку ми етикетували та фіксували в ізотонічному розчині 4% формаліну (100 мл формальдегіду, 900 мл води і 7 г NaCl).

Підрахунок ікринок проводили в лабораторних умовах. Ікринки розділяли препарувальною голкою в чашці Петрі з темним дном. Кількість ікринок в наважці записували, а у 20 шт. вимірювали діаметр.

В польових умовах для визначення темпів дозрівання статевих залоз та розмежування окремих стадій статевого циклу риби користувались універсальною шестибальною шкалою зрілості [130].

Методика вивчення живлення та визначення раціону риби. Для дослідження живлення різновікових та екоморфологічних груп риби всього було використано 120 екземплярів плітки та 125 екземплярів окуня з популяцій риби з річок Віта, Котурка, Десна та протоки Козачої. Відбір проб здійснювали в різних біотопах, в різні пори року та час доби.

Підчас дослідження використовували метод індивідуального збору та обробки шлунково-кишкового тракту. Риби розтинали і виймали шлунково-кишковий тракт, видаляючи жир, та фіксували в 2–4% розчині формаліну. Молодь риби фіксували у формаліні цілком (без розтину).

Харчову грудку зважували і вираховували загальний індекс наповнення:

$$\text{Ін.з.} = P_{\text{х.г.}} (\text{мг}) / P_{\text{риби}} (\text{мг}) \times 10000 (\text{‰}), \quad (2.1)$$

де Ін.з. – загальний індекс наповнення;

$P_{\text{х.г.}}$ – маса вмісту харчової грудки;

$P_{\text{риби}}$ – маса риби.

Добовий раціон плітки рахували за формулою Н.С. Новикової [131]:

$$ДР = I_{\max} - I_{\min} \times 24 / t (\text{‰}), \quad (2.2)$$

де ДР – добовий раціон риб;

$I_{\max}$, $I_{\min}$ – індекси наповнення шлунку;

t – період часу від максимального до мінімального наповнення шлунку.

Річний раціон риб отримували з перерахунку добового раціону однієї особини на кількість днів вегетаційного сезону, який, за нашими спостереженнями, тривав 210 діб.

Визначення об'єктів живлення проводили за відповідними гідробіологічними визначниками.

Витрати на обмін у окуня рахували за формулою загального обміну, отримані дані виражали в калоріях. Для розрахунку раціону окуня використали формулу Вінберга:

$$P = 1,25(P+T) \text{ кал}, \quad (2.3)$$

де P – раціон, P – приріст, T – витрати на обмін, 1,25 – коефіцієнт використання фізіологічно корисної частини поживи (K_2).

Витрати на обмін розраховували за формулою:

$$Q = aW^k, \quad (2.4)$$

де Q – загальний обмін, W – вага тіла риби, a – коефіцієнт, який дорівнює загальному обміну риби вагою 1 г, k – константа, яка показує швидкість та напрямок змін обміну при збільшенні ваги.

Загальний обмін в калоріях:

$$a = 0,3 \text{ мл } O_2/\text{год} \times 5 = 1,5 \text{ кал/год} = 13140 \text{ кал/рік} \quad (2.5)$$

Тоді рівняння загального обміну має вигляд:

$$Q = 13140W^{0,8}, \quad (2.6)$$

Враховуємо середньорічну температурну поправку, яка дорівнює 3,25, отримуємо: $a=13140/3,25=3900$ кал/рік. Оскільки активний обмін дорівнює подвоєній величині звичайного, то:

$$Q = 7800W^{0,8}. \quad (2.7)$$

Індекс подібності живлення риб (ПЖ) розраховували за загальноприйнятою методикою [117].

Методика визначення жирності риб. Жирність риб оцінювали візуально за кількістю ожирків на кишечнику за шкалою М.Л. Прозоровської [152].

Методика проведення морфометричного аналізу риб та статистичної обробки даних. Морфометричні дослідження проводили на свіжому матеріалі. Для цього користувалися загальноживаною схемою вимірів корокових риб [151]. Нами були досліджені наступні меристичні та пластичні морфометричні ознаки плітки: $l.l.$ – число лусок в бічній лінії; Squ_1 – над бічною лінією; Squ_2 – число лусок під бічною лінією; Squ_{pl} – число лусок на хвостовому стеблі; D – число променів у спинному плавці; A – число променів у анальному плавці; P – число променів у грудному плавці; V – число променів у черевному плавці; l – довжина без хвостового плавця, стандартна; l_{cor} – довжина тулуба; lr – довжина рила; do – діаметр ока; po – позаочна відстань; ho – висота лоба; io – ширина лоба; mx – довжина верхньої щелепи; mn – довжина нижньої щелепи; lc – довжина голови; hc – висота голови через середину ока; hc_1 – висота голови біля потилиці; H – найбільша висота тіла; h – найменша висота тіла; aD – антедорсальна відстань; pD – постдорсальна відстань; pl – довжина хвостового стебла; aP – антепектральна відстань; aV –

антевентральна відстань; aA – антеанальна відстань; ID – довжина основи спинного плавця; hD – найбільша висота спинного плавця; IA – довжина основи анального плавця; hA – найбільша висота анального плавця; IP – довжина грудного плавця; IV – довжина черевного плавця; PV – пектровентральна відстань; VA – вентроанальна відстань; IC_1 – довжина верхньої лопаті хвостового плавця; IC_2 – довжина нижньої лопаті хвостового плавця; mn – довжина нижньої щелепи, mx – довжина верхньої щелепи.

Морфометричні дослідження вибірок окуня проводили за схемою вимірів окуневих риб [151]. Окрім меристичних та пластичних морфометричних ознак окуня, що вираховували подібно до схеми карпових риб, були досліджені також наступні ознаки окуня: D_1 – число променів у першому спинному плавці; D_2 – число променів у другому спинному плавці; do_1 – діаметр ока вертикальний; Wmx – ширина верхньої щелепи; ID_1 – довжина основи першого спинного плавця; ID_2 – довжина основи другого спинного плавця; hD_1 – найбільша висота першого спинного плавця; hD_2 – найбільша висота другого спинного плавця; vp – ширина основи грудного плавця; PA – пектроанальна відстань; UA – уроанальна відстань.

Перевірку стандартного розподілу вибірок виконали за тестом Шапіро-Уїлка в програмі Past v. 6.0.

В подальшому провели статистичний аналіз отриманих даних за допомогою загальновизнаних методів [102, 151, 118].

Коефіцієнт вгодованості за Фультоном [116] визначали за формулою:

$$K_f = P \times 100 / l^3 \quad (2.8)$$

Де K_f – коефіцієнт вгодованості за Фультоном;

P – загальна маса, г;

l – довжина риби, см.

Комплексний аналіз розподілу середніх значень індексів у особин з різних вибірок проводили в просторі головних компонент та за допомогою тестів MANOVA/CVA, дискримінантного аналізу в програмі Past v. 2.17.

Методика проведення гіпофізарних ін'єкцій. Для гіпофізарних ін'єкцій використовували гіпофізи ляща. Суспензію гіпофізу готували безпосередньо перед ін'єкцією. Об'єм необхідної гіпофізарної ін'єкції на одного плідника дорівнює 1 мл. Для приготування гіпофізарної суспензії зважені гіпофізи розтирали в порошок у фарфоровій ступці з фізіологічним розчином. Дозу гіпофізу для самиць розраховували з перерахунку, що 4 мг препарату потрібно на 1 кг маси тіла особини. Самцям такої же ваги дозу препарату зменшували в 2 рази. Самицям робили ін'єкцію двічі: спочатку вводили їм стимулюючу дозу по 1 мг гіпофіза, а через 12 год. – повну [55]. Самцям робили ін'єкцію один раз. Після проколювання пару відсаджували в окремий акваріум, ємністю 70 л, з підготовленим субстратом для нересту та достатньою аерацією. Температуру води поступово підвищували від +8 до +13°C.

Методика виконання електрофоретичного аналізу. Кров для аналізу брали за допомогою пастерівської піпетки через розріз черевної порожнини з черевної аорти. Піпетку перед кожним забором крові промивали 1% водним розчином гепарину [168]. Проби крові транспортували в лабораторію в охолоджену вигляді. Плазму крові отримували центрифугуванням при 3000 об/хв протягом 10 хв.

М'язову тканину в кількості 1–2 г брали з ділянки над бічною лінією риби під першим спинним плавцем. В лабораторію зразки транспортували в епендорфах в охолоджену вигляді.

Для електрофоретичного аналізу використовували м'язову тканину (з вибірок плітки та окуня по 20 екз. в кожній), які перед електрофорезом замочували у розчині 10% сахарози та бромфенолового синього протягом 12 год. Отриманий після цього екстракт використовували для біохімічного генного маркування.

Електрофоретичному аналізу в 7,5% поліакріламідному гелі в тріс-ЕДТА·Na₂-боратній системі буферів з рН 8,5 [210] були піддані наступні ферменти, які кодуються діагностичними для риб локусами, а саме: аспартатамінотрансфераза (локуси *Aat* -1,-2), лактатдегідрогеназа (локуси *Ldh*-A, -B), малатдегідрогеназа розчинна та мітохондріальна форми (*Mdh*-1A,-1B, *Mdh*-2A,-2B), неспецифічні естерази м'язів (*Es*-1, *Es*-2, *Es*-3); білки плазми крові та гемоглобіни (локуси *Alb*, *Tf*, *Hb*-1,-2), структурні білки м'язів (локуси *Pt*-1,-2,-3).

Забарвлення препаратів та гелів на загальний білок проводилось за стандартними методиками [202].

Методи проведення експериментів з личинками риб. Експерименти з личинками окуня для з'ясування співвідношення кількості личинок різних етапів розвитку однієї генерації залежно від часу виходу з ікри проводилися навесні 2014–2015 рр.

В березні 2014 р. запліднену в природних умовах ікру швидкорослого окуня розміщували та інкубували в акваріумах об'ємом 70 дм³ за умов денного освітлення, цілодобової аерації та добових коливань температури води і повітря, які наближались до погодних, з щоденною підміною 1/7 частини води.

На початку квітня почався викльов личинок з ікри. Личинок першого і другого дня виходу розсадили в різні акваріуми по 5 тис. в кожному і утримували за однакових умов. Годували зоопланктоном. Кожні 3–4 дні робили вибірку і фіксували в формаліні. В кожній вибірці дивились довжину тіла, вагу (для уникнення похибки личинок зважували по 10 екз.) та співвідношення личинок різних етапів розвитку.

В березні 2015 р. для продовження експериментів з личинками риб взяли тугорослих окунів з гирлової ділянки р. Віти. Після адаптаційного періоду (протягом 10 днів) плідників стимулювали до нересту за допомогою ін'єкцій гіпофізу. 12 квітня відбувся нерест на підготований субстрат, після чого плідників зважили, проміряли та відсадили в окремий акваріум.

Ікру інкубували в акваріумі об'ємом 70 дм³ за умов денного освітлення, цілодобової аерації та добових коливань температури води і повітря, які наближались до погодних. 24 квітня почався викльов личинок з ікри. Личинок першого, другого та третього дня виходу з ікри розсадили в різні садки по 150 екземплярів в акваріум об'ємом 120 дм³ для утримання за однакових умов (цілодобова аерація, щоденна підміна води та вимірювання температури). Для того, щоб личинки різних діб виходу не перемішувались, в кінці кожного дня зайвих личинок обережно відсмоктували тонкою трубкою, щоб не пошкодити ікру.

Личинок годували зоопланктоном. Кожні 3–4 дні робили вибірку (10 екз.) і фіксували в формаліні. В кожній вибірці вимірювали довжину тіла, масу (для уникнення похибки личинок зважували по 10 екз.) та співвідношення личинок різних етапів розвитку.

Методика розрахунку енергетичних показників екоморфологічних груп плітки. Енергетичні показники окремих екоморфологічних груп в популяції плітки розраховували шляхом визначення частки представників різних екоморфологічних груп у вибірці риб. Згідно отриманого співвідношення особин різних екоморфологічних груп були отримані біомаси вибірок риб тугорослої та швидкорослої екоморфологічних груп. Надалі було окремо розраховано енергетичний еквівалент біомаси для кожної групи риб з різним темпом росту [115]. Витрати енергії на розмноження визначали, виходячи з того, що на дозрівання статевих продуктів у риб витрачається близько 15% від енергетичного бюджету організму [106]. Розрахунок енергетичних витрат на прирости плітки в різних екоморфологічних групах проводили з використанням даних щодо накопиченої біомаси риб у вибірках з різним темпом росту за рік.

РОЗДІЛ 3. МОРФОЛОГІЧНА ХАРАКТЕРИСТИКА ТА СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦІЙ ПЛІТКИ ТА ОКУНЯ ВЕЛИКИХ РІЧОК

3.1. Морфобіологічні особливості плітки Олександрівського водосховища

Плітка з Олександрівського водосховища характеризувалась високими показниками вгодованості, жирності та темпу росту. У сіткових ловах були представлені особини (2+)-(4+), середні розміри дорівнювали 220 мм, а маса тіла – 140 г. Середні значення коефіцієнта вгодованості за Фультоном становили 2,13 і 2,36 [52]. В середньому частка плітки у сіткових ловах з правого та лівого берегів Олександрівського водосховища становила від 31 до 50%. За результатами морфологічного аналізу різниці між вибірками плітки з правого та лівого берегів не встановлено [4].

За даними малькового лову частка плітки становила 6,3% від загального улову молоді риб [48, 88].

Морфологічна структура. За результатами розподілу сукупності морфологічних ознак плітки з Олександрівського водосховища в просторі головних компонент визначено однорідність структури її популяції. Досліджені екземпляри розподілені в просторі головних компонент відносно рівномірно, не утворюючи окремих кластерів.

На першу головну компоненту припадало 79,96% загальної дисперсії, тому значення інших компонент можна не враховувати: 5,91% – на другу та 2,72 і 2,10% – на третю і четверту головні компоненти. Значення всіх інших компонент були не більшими за 1% (рис. 3.1).

Для дослідження розмірно-вікової мінливості плітки з Олександрівського водосховища використали вибірки плітки віком 3+, 4+.

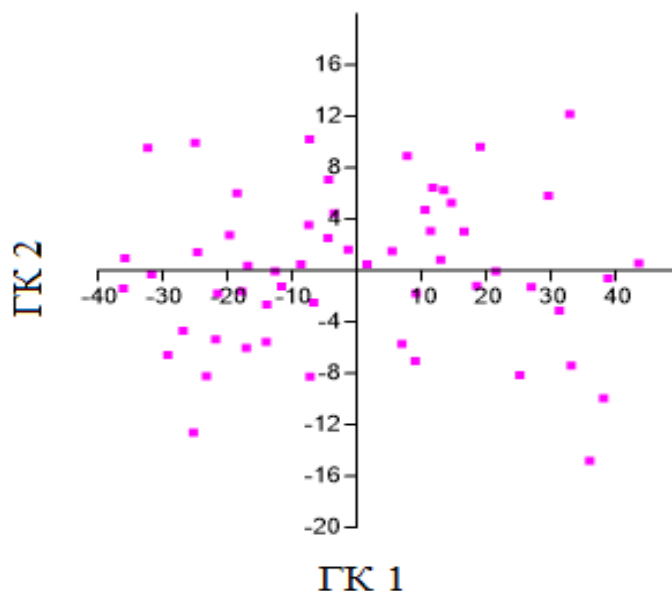


Рис. 3.1. Розподіл популяції плітки Олександрівського водосховища в просторі головних компонент за сукупністю пластичних ознак.

Середнє значення стандартної довжини тіла трирічних особин дорівнювала 145,8 мм, *lim* (132-169) мм. Середнє значення стандартної довжини тіла чотирирічних особин – 186,2 мм, *lim* (170-199) мм.

Між вибірками плітки досліджуваних вікових груп суттєвих розбіжностей визначено не було. Достовірна різниця відмічена лише за трьома ознаками: *l*, *l.l.* та *h_o* була більшою у чотирирічних особин. Отримані результати збігаються з літературними даними: найбільш інтенсивний ріст та зміна морфометричних показників плітки спостерігається на першому році життя, а у віці з двох до шести років ріст стабілізується [72].

Були відмічені суттєві відмінності морфометричних показників в залежності від статі досліджуваних екземплярів. Для визначення статевого диморфізму плітки було використано вибірки плітки обох статей (по 27 особин) віком 4+. Середнє значення *l* особин дорівнювало 179 мм у самиць, *lim* (160-223) мм та 176 мм, *lim* (162-225) мм у самців.

За отриманими результатами були зареєстровані відмінності за 11 ознаками з 35 досліджених морфометричних показників. Було відмічено більші показники H , aD , aP , aA , pl , lA , lC_1 , lC_2 та io у самиць.

Ймовірно, подібні відмінності можна пояснити більш інтенсивним живленням та міграційною активністю самиць, що пов'язано з більшими витратами енергії на нерест. До того ж самиці плітки дозрівають на один рік пізніше, ніж самці. За літературними даними статевий диморфізм плітки звичайно виражений за меншою кількістю ознак [44].

Дослідження морфологічної мінливості плітки за умов різних режимів роботи ГАЕС проводили на вибірках плітки віком 4+ [192]. Середня стандартна довжина тіла (l_{cp}) особин з Олександрівського водосховища до пуску ТГАЕС (вибірка 2006 р.) – 18,2 см, lim (17,3–20,2). Після пуску першого агрегату ГАЕС в 2007 р. l_{cp} складала 18,4 см, lim (17,0–20,5), а в 2008 р. – збільшилась до 18,9 см, lim (17,5–20,5). Особини з вибірки 2013 р. мали l_{cp} 18,4 см, lim (17,3–20,2). Середні значення найбільшої висоти тіла риб (H) в 2006, 2007, 2008 та 2013 р. були відповідно 5,8, 5,6, 5,7 та 5,8 см, середні значення найбільшої товщини тіла риб (iH) – 3,1, 2,6, 2,8 та 3,0 см, а середнє значення голови дорівнювало 4,2 см для особин з усіх вибірок.

Особини з вибірки 2006 р. характеризувались більшими показниками iH і h , hD , lP , io , ho , а довжина lC_1 була меншою. В 2008 р. показники pl та lA були меншими, ніж в інші роки.

Особини з вибірки 2013 р. значно відрізнялись від особин з вибірки 2007 р.: значення iH , h , lD та po були вищими, lP , VA , hA , lV , ho та довжина анального плавця – менше, а hD та lC_1 , lC_2 залишались без змін [192].

Отже, в період заповнення водосховища збільшувались значення iH , h , hD , lV , io та ho , тобто збільшувалась товщина тіла риб і відносні розміри плавців. Зміни обумовлені особливостями гідрологічного режиму та гідроморфології водойми: підняття рівня води приводило до утворення додаткових нагульних територій, в умовах значних добових коливань рівня

води, викликаних роботою ГАЕС, збільшувалась доступність літофільних та бентосних прибережних безхребетних, на живлення якими й переходила плітка. Що, в свою чергу, і стало причиною її інтенсивного росту в періоди заповнення водосховищ (2006 та 2013 р.).

Біологічні особливості плітки. На лусці виловлених екземплярів було відмічено 3-5 зон росту. Риба була виловлена в липні, її вік визначили, як 2+ - 5+. Середня стандартна довжина тіла особин становила 185 мм, *lim* (114-272). Середня маса тіла особин дорівнювала 140 г. Екземпляри плітки з Олександрівського водосховища характеризувались високими показниками жирності (3 бали). Високий ступінь жирності можна пояснити тим, що плітка була виловлена в період інтенсивного нагулу – наприкінці липня та початку серпня. До того ж у всіх особин з показниками жиру 3-5 балів у кишечнику були знайдені рештки дрейсени, що є набагато калорійнішим кормом, ніж нитчатка, яка була знайдена в кишечнику риб із ступенем жирності 1-2 бали.

Всі особини з високим ступенем жирності, у яких були знайдені рештки дрейсени в кишечнику, стандартна довжина тіла їх дорівнювала від 155 мм до 209 мм, що пояснюється досягненням певних критичних розмірів (коли глоткові зуби достатньо зміцнюються) та переходом на живлення дрейсною. Середнє значення коефіцієнта вгодованості риб за Фультоном у досліджуваних вибірках становило 2,36. Ступінь наповненості кишечнику для риб з усіх вибірок був середнім (2 бали).

Гонади плітки перебували на другій стадії зрілості.

Потрібно відмітити, що плітка з Олександрівського водосховища характеризувалася високими показниками жирності, вгодованості та темпом росту.

3.2. Структура популяції плітки гирлової ділянки р. Десни

Іхтіологічні дослідження за період з початку ХХ ст. стосувались переважно вивчення видового складу риб Десни, а дослідженню популяційної структури видів було приділено значно менше уваги [15, 133, 19, 148, 181, 169, 170, 60, 101, 119]. В той же час, на фоні сучасних кількісних змін іхтіофауни Десни паралельно відбувається і якісна заміна видів, що формують рибопродуктивність водойм. Яскравим прикладом цього може слугувати плітка, яка на початку 20-го ст. відносилася до промислової категорії «різне», а на сьогоднішній день вважається цінним промисловим видом [113]. Наприклад, за даними інших дослідників за 2008 р., плітка займала перше місце по уловах в Канівському водосховищі, тоді як до зарегулювання Дніпра вона перебувала на четвертому місці, а її улов тримався на рівні 45 т. До 1991 р. у водосховищі переважала тугоросла річкова форма плітки. У період з 1991 по 1996 рр. в Канівське водосховище було пересаджено біля 60 тис. екземплярів різного віку швидкорослої форми плітки з Кременчуцького водосховища, частка якої на сьогоднішній день складає 60-70% щодо тугорослої форми. Також в уловах відбулося збільшення розмірного ряду *Rutilus rutilus* від 15 до 41 см, середньої довжини тіла до 25 см і середньої маси – до 480 г [61].

В іхтіофауні р. Десни плітка останнім часом також займає одне з провідних місць за чисельністю в уловах.

Популяційна структура цього виду достатньо добре вивчена для великих водосховищ, зокрема для Дніпровського каскаду. Стосовно структури популяцій *Rutilus rutilus* в річках зустрічається набагато менше інформації, і в основному ці дані носять спорадичний характер.

Чисельність популяції плітки підтримується багатьма рибогосподарськими підприємствами в межах виконання програм підтримання нересту плідників за рахунок створення штучних нерестовищ. В цьому аспекті

було б доцільно розуміти структуру її популяції, оскільки плітка може утворювати різні екоморфологічні групи в межах однієї водойми, які різняться місцями нересту, розмірно-масовими показниками, темпом росту.

Морфологічна структура. Підчас проведення морфобіологічного аналізу особин плітки, виловлених з різних біотопів р. Десни, було відмічено, що деякі особини одного віку значно різнилися за лінійними параметрами (розміри тіла, маса). Дрібні екземпляри плітки були піймані переважно в прибережній зоні і невеликих затоках, в заростях вищої водної рослинності. Великі особини того ж віку найчастіше були добуті з біотопів руслової частини річки. З метою подальшої перевірки існування різних екоморфологічних груп плітки в гирловій ділянці річки Десни був виконаний комплексний аналіз всієї вибірки.

Розподіл значень пластичних індексів досліджуваних особин *Rutilus rutilus* в просторі головних компонент не показало чіткої диференціації на окремі морфологічні групи (рис. 3.2) з різним темпом росту. На першу головну компоненту припадає 91,57% загальної дисперсії, тому значення інших компонент можна не враховувати: 2,22% – на другу та 1,46 і 1,05% – на третю і четверту головні компоненти. Значення інших компонент були меншими за 1%.

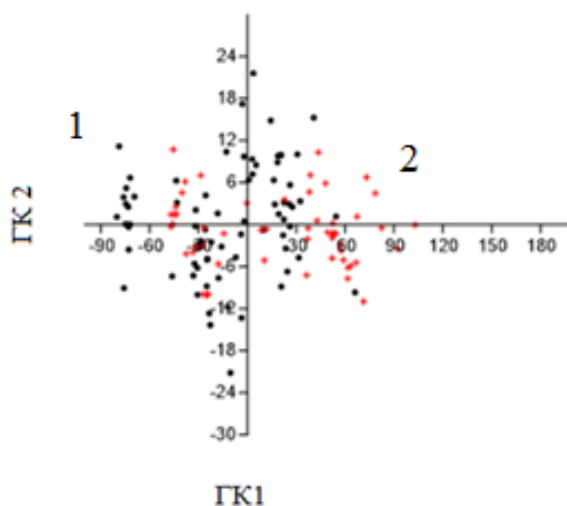


Рис. 3.2. Розподіл популяції за сукупністю пластичних ознак: 1 – тугоросла плітка, 2 – швидкоросла плітка.

Найбільший вклад в диференціацію на окремі морфологічні групи мали наступні пластичні ознаки: l , $l\ cor$, H , lc , lr , do , po , io , ho , $hc\ 1$, $hc2$, mn , mx .

Перевірку розподілу популяції плітки на окремі морфологічні групи проводили іншими статистичними методами. Результати дискримінантного аналізу показали на графіку (рис. 3.3) дві вершини частот розподілу, відсоток правильності розподілу на групи дорівнював 96,15, критерій Фішера – 7,40.

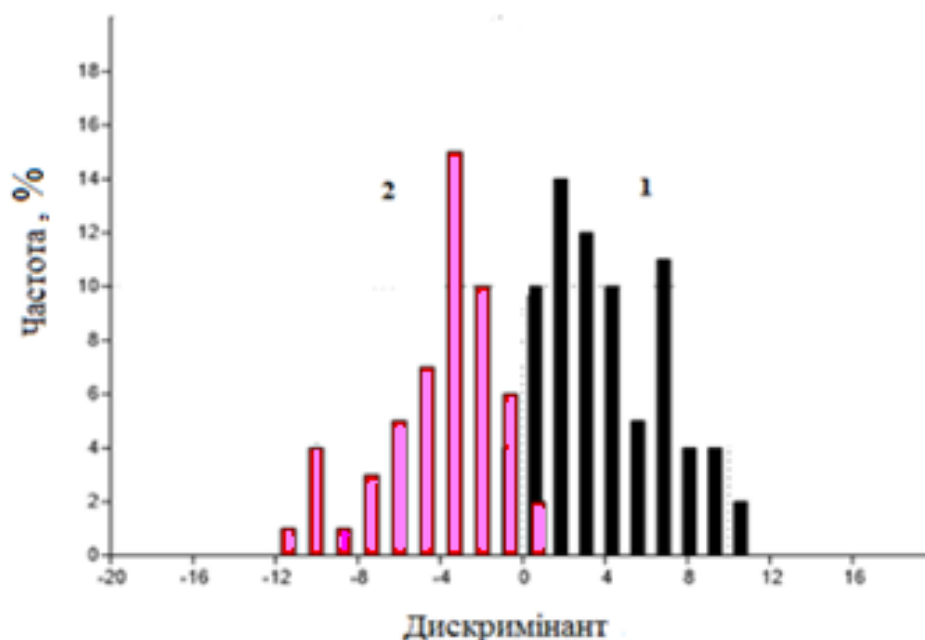


Рис. 3.3. Розподіл популяції плітки на морфологічні групи з різним темпом росту: 1 – тугоросла плітка, 2 – швидкоросла плітка.

Існування в досліджуваній популяції *R. rutilus* різних морфологічних груп підтверджується і результатами багатофакторного дисперсійного аналізу – тесту MANOVA (рис. 3.4). Значення лямбди Уїлкса дорівнювало 0,32, критерій Фішера – 7,40.

За сукупністю морфологічних ознак на графіку досить чітко виокремились дві групи плітки з відносно невеликою зоною перекриття між ними.

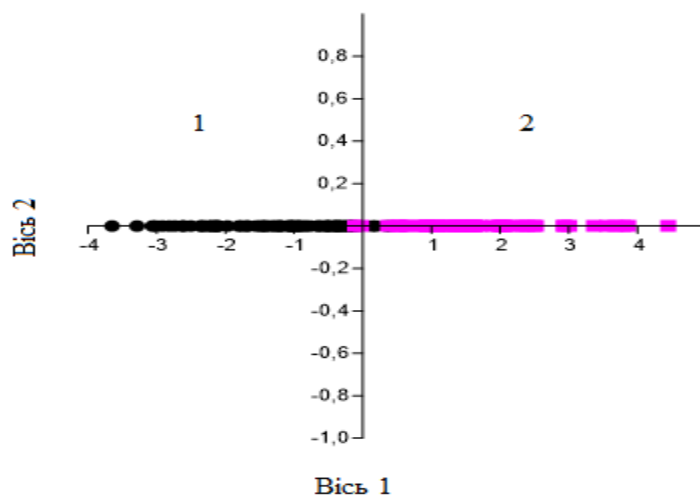


Рис. 3.4. Розподіл популяції плітки на морфологічні групи з різним темпом росту: 1 – тугоросла дрібна трав'янка, 2 – велика молюскоїдна плітка.

За результатами комплексного аналізу було проведено дослідження розмірно-вікової мінливості, статевого диморфізму та морфологічної мінливості між вибірками різних морфологічних груп плітки за t -критерієм Стьюдента.

Розмірно-вікова мінливість у вибірках тугорослої плітки була виражена за невеликою кількістю ознак. Серед меристичних ознак різниця була помічена лише у виборці трирічних особин, які порівняно з дворічниками мали більшу кількість *Squ pl*.

За пластичними ознаками екземпляри плітки віком два роки відрізнялися від річників більшою l , pD та меншою aA , lA . Трирічні екземпляри плітки характеризувалися більшою l , H і меншою lc , do . В чотири роки особини плітки мали більшу l , H , iH , ho . А п'ятирічники плітки вирізнялися лише більшою l .

Статевий диморфізм у вибірках тугорослої морфологічної групи *R. rutilus* був виявлений надзвичайно слабо. З чотирьох вікових груп плітки (віком 2–5 років) була відмічена морфологічна мінливість лише у особин

трирічної плітки за двома ознаками: самці мали меншу iH та меншу io , ніж самиці.

Розмірно-вікова мінливість у вибірках з групи швидкорослої плітки виражалася наступним чином. Дворічники плітки відрізнялися від річників лише l . Екземпляри плітки віком три роки характеризувалися більшою l , H , iH , lr , ho та менший do . Між трирічними та чотирирічними особинами морфологічної мінливості визначено не було. Чотирирічки мали більшу lP , ніж особини віком п'ять років. Між п'яти- та шестирічними особинами була відмічена різниця за l , io – вони були більшими у останніх, а lA , lr меншими.

Статевий диморфізм у вибірках швидкорослої плітки, як і у тугорослої плітки, проявлявся лише за деякими ознаками в окремих вікових групах. Так, в трирічному віці була відмічена різниця за aA , PV , VA , які були більшими у самиць. Чотирирічні самці характеризувалися більшими значеннями hD , lP , ніж самиці того ж віку. А останні мали більшу кількість $Squ\ pl$.

Морфологічна мінливість між групами тугорослої та швидкорослої плітки віком 1+ проявлялася за l , яка у особин швидкорослої плітки була більшою, та aD , hA , lP , які були меншими. У виборках дворічної плітки швидкоросла плітка мала більшу l , io та меншу lc , do , ніж особини тугорослої плітки. Найяскравіше морфологічна мінливість проявилася в групі виборок трирічної плітки. Так, швидкоросла плітка виділялася більшими розмірами тіла (l , H та iH , lD , pl , більшу кількість $l.l$. та меншу lP), а також менші розміри голови (lc , mn , do – менші, а po , io – більші). Швидкоросла плітка в віці 4 років, порівняно з тугорослою морфою такого ж віку, мала більшу l , H та менші aP , lc , mn , do . В виборках п'ятирічної плітки l , aD у швидкорослої плітки були більшими, а lD меншою.

Біологічна структура. Нерестовий хід плітки в Десні в 2014–2015 рр. починався з середини березня. Спочатку до нерестовищ підходили крупніші екземпляри, далі йшли середні і, насамкінець, найдрібніші. Було відмічено різницю у розвитку гонад самиць одного віку і різного розміру: крупні самиці

віком 3–4 роки в середині квітня мали гонади на IV стадії розвитку, тоді як дрібні самиці того ж віку – на III стадії (табл. 3.1).

Таблиця 3.1

Стадія розвитку гонад плітки гирлової ділянки р. Десни

Вік	Стать	Стадія розвитку гонад	$M_{\text{ср.}} \pm m$	Кількість, екз.
2 роки	♂	III	$16,4 \pm 5,00$	5
	♂	IV	$21,3 \pm 3,4$	4
	♀	III	$12,0 \pm 4,4$	7
3 роки	♂	III	$37,6 \pm 4,4$	13
	♂	IV	$82,1 \pm 18,3$	12
	♀	III	$63,6 \pm 7,3$	10
	♀	IV	$109,7 \pm 22,6$	12
4 роки	♂	III	$69,5 \pm 18,6$	4
	♂	IV	$108,6 \pm 18,9$	6
	♀	III	$74,3 \pm 6,7$	10
	♀	IV	$189,7 \pm 36,0$	5
5 років	♂	III	$115,0 \pm 18,5$	3
	♂	IV	$153,0 \pm 17,6$	5
	♀	IV	$166,1 \pm 16,0$	4
6 років	♀	IV	$273,4 \pm 81,2$	3

Статева зрілість плітки гирлової ділянки річки Десни переважно наступала в віці 2–3 років. Самці дозрівали на 1 рік раніше самиць. Серед однорічок було відмічено 90% ювенільних особин і 10% статевозрілих самців.

На другий рік життя дозрівало самців і самиць порівну, ювенільними залишалися приблизно 30% особин. В трирічному віці майже всі піймані екземпляри плітки були статевозрілими. І лише невелика кількість ювенільних особин (біля 4%) дозрівала в чотирирічному віці.

В цілому, серед виловлених екземплярів ювенільних особин було 10,1%, самців 46,9% і самиць – 43,5% (рис. 3.5).

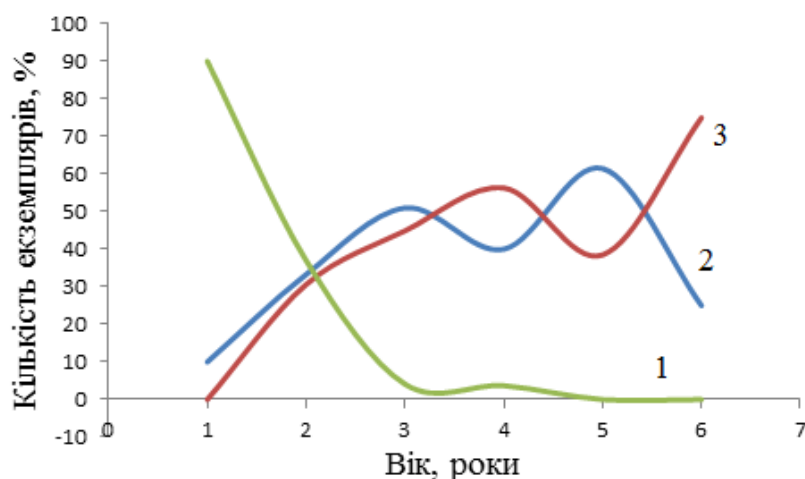


Рис. 3.5. Співвідношення статей в різних вікових групах плітки гирлової ділянки р. Десни, %: 1 – ювенільні особини, 2 – самці, 3 – самиці.

Співвідношення статей в розпалі нересту було приблизно 1:1. В молодших вікових групах (2–3 роки) співвідношення статей було також 1:1 з невеликим переважанням самців. З чотирирічного віку співвідношення починає змінюватися з переважанням в сторону самиць (2:3). В наступних вікових групах ця тенденція зберігалась.

В нерестовому стаді були представлені риби віком 1–6 років. Основу нерестового стада становили особини віком 2–5 років. Самці плідники мали довжину тіла 14,1 см (6,0–20,5), переважно 10,7–16,7 см, самиці відрізнялись більшими розмірами: середня довжина тіла дорівнювала 15,5 см (6,0–24,0), переважно 13,5–19,5 см. Абсолютна плодючість риб довжиною 14,0–20,0 см коливалась в межах 4,0–46,9 тис. ікринок і становила в середньому 18,4 тис. ікринок.

За абсолютною плодючістю плідників плітки гирлової ділянки р. Десни можна відокремити дві групи самиць, які відрізнялися за кількістю ікринок в ястиках між собою в декілька разів (рис. 3.6) в межах однієї вікової групи. Також досить помітною була різниця між ними у лінійних параметрах.

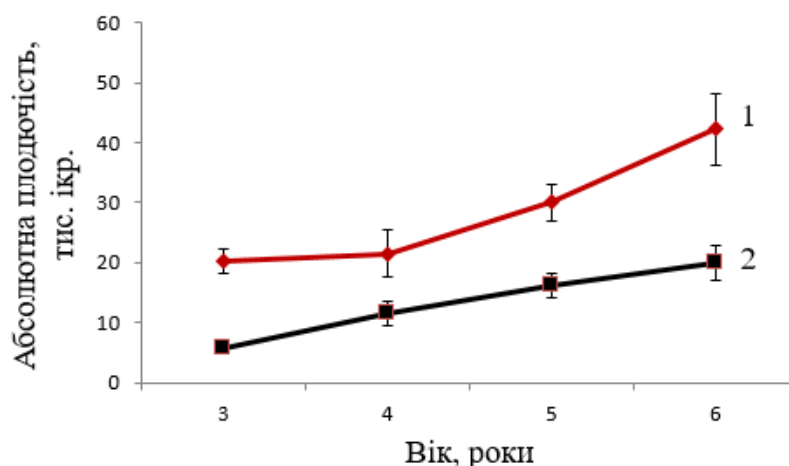


Рис. 3.6. Індивідуальна абсолютна плодючість плітки гирлової ділянки р. Десни: 1 – швидкоросла плітка, 2 – тугоросла плітка.

Плітка з гирлової ділянки р. Десни характеризувалася доволі швидким ростом в перші три роки життя, який потім поступово сповільнювався: середній приріст довжини тіла за перші три роки складав 4,8 см, а маси – 21,0 г (табл. 3. 3). Середня довжина тіла особин дорівнювала 13,9 см, а середня вага – 101,8 г. Модальна розмірна група складалась з особин віком 3–4 роки і мала довжину тіла 14–16 см, вагу – 63,0–105,0 г. В уловах були представлені особини віком 1–6 років.

Таблиця 3.3

Розмірно-вікові особливості плітки р. Десни за 2014–2016 рр., $M \pm m$

Вік	Довжина тіла, см	Прирости, см	Маса тіла, г	Прирости, г	Кількість, екз.
1 рік	$3,8 \pm 0,5$	3,8	$4,6 \pm 1,6$	4,6	20
2 роки	$9,6 \pm 0,4$	5,8	$19,0 \pm 2,1$	14,4	43
3 роки	$14,3 \pm 0,5$	4,7	$63,0 \pm 10,1$	44,0	69
4 роки	$16,4 \pm 0,6$	2,1	$104,8 \pm 12,6$	41,8	59
5 років	$18,3 \pm 0,4$	1,9	$146,2 \pm 10,7$	41,4	33
6 років	$21,1 \pm 1,5$	2,8	$273,4 \pm 18,2$	127,2	17

Вікова структура популяції плітки була представлена 6 віковими групами від 1 до 6 років (рис. 3.7). Найбільш чисельно в уловах були

представлені 2–5 річні вікові групи, з піком чисельності особин трирічного віку. Екземплярів старше 6 років в уловах не зустрічалося.

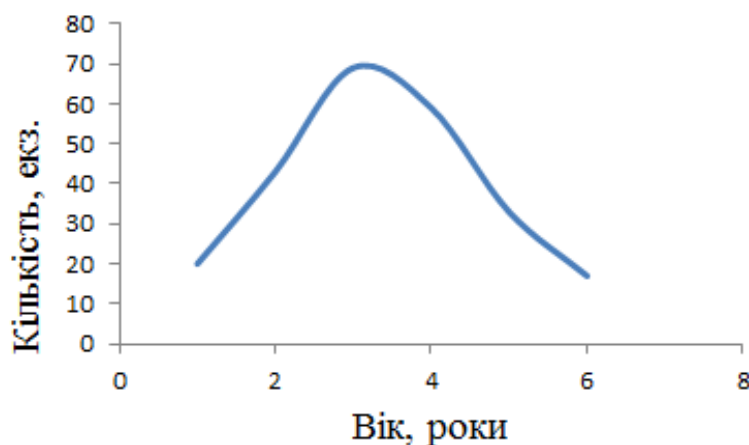


Рис. 3.7. Віковий розподіл плітки гирлової ділянки р. Десни

Слід зазначити, що підчас біологічного аналізу ми також звернули увагу на розподіл особин одного віку на групи дрібної та великої плітки, які значно відрізнялися між собою за лінійними показниками (рис. 3.8, 3.9).

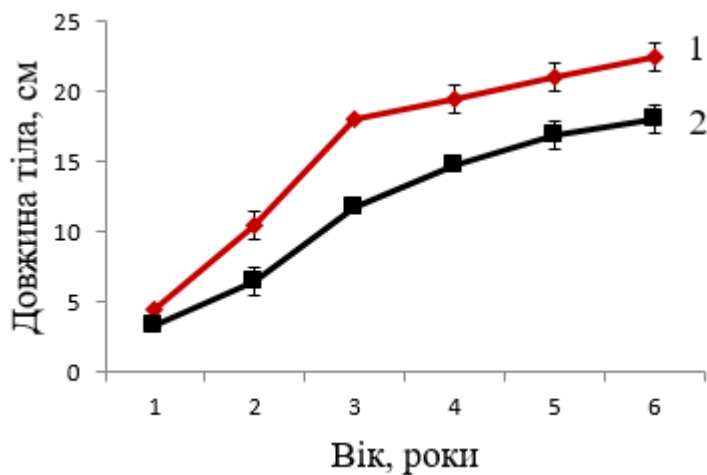


Рис. 3.8. Довжина тіла екоморфологічних груп плітки гирлової ділянки р. Десни: 1 – швидкоросла плітка, 2 – тугоросла плітка.

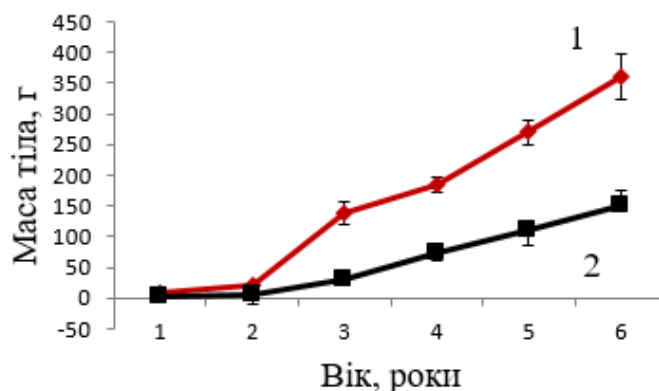


Рис. 3.9. Маса тіла екоморфологічних груп плітки гирлової ділянки р. Десни: 1 – швидкоросла плітка, 2 – тугоросла плітка.

Окремо виділялася вибірка плітки із напівзамкненої стариці, в яку зайшла крупна швидкоросла плітка на нерест підчас високої весняної повені 2013 року. В наступні роки такого високого рівня води не було, і стариця залишалася від'єднаною від русла Десни. Досліджувані екземпляри трирічної плітки з цієї стариці (згідно з результатами аналізу луски) характеризувалися високим темпом росту в перші 2 роки та різким сповільненням його на третьому році життя.

3.3. Структура популяції плітки протоки Козачої

Плітка з протоки Козачої була представлена переважно екземплярами, які візуально відрізнялися високими показниками вгодованості, жирності та темпу росту. Середня довжина тіла виловлених особин становила 20,2 см, *lim* (13,4–25,7), а маса тіла – 230,5 г, *lim* (56,0–511,0). Модальна розмірна група 20–22 см.

Всі досліджені екземпляри плітки були віком 2–9 років.

Морфологічна структура. В популяції плітки протоки великої ріки (протоки Козачої) характерним переважання швидкоросла екоморфологічної групи плітки, частка особин якої складала 91% (рис. 3.10).

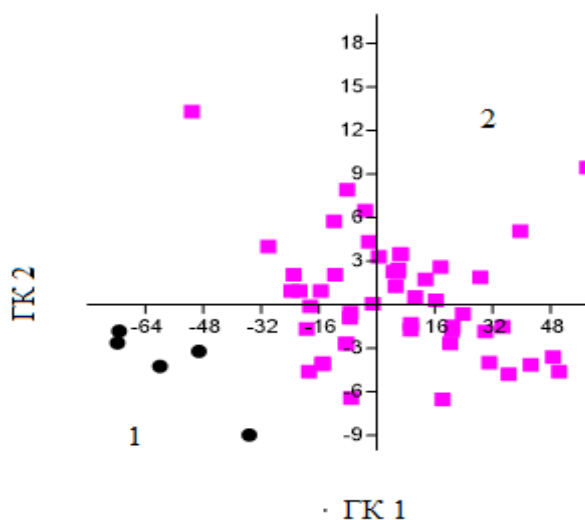


Рис. 3.10. Розподіл популяції плітки протоки великої річки за сукупністю пластичних ознак: 1 – тугоросла плітка, 2 – швидкоросла плітка.

Отримані дані підтверджувалися результатами тесту MANOVA/CVA (рис. 3.11). Значення лямбди Уїлкса дорівнювало 0,44, критерій Фішера становив 6,15.

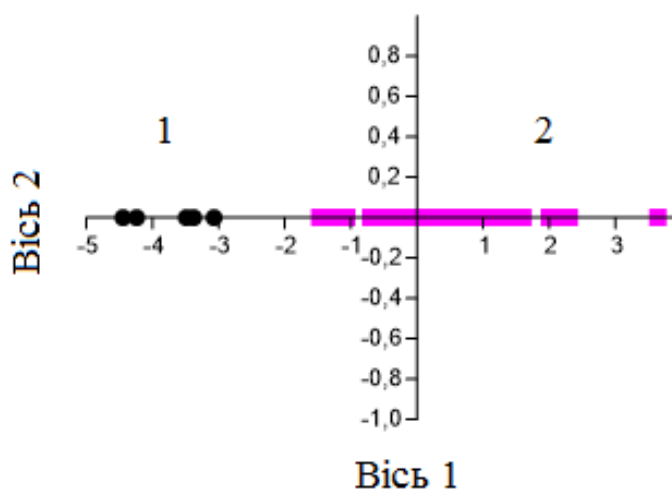


Рис. 3.11. Розподіл популяції плітки на морфологічні групи з різним темпом росту: 1 – тугоросла плітка, 2 – швидкоросла плітка.

Подібний результат був отриманий також з використанням дискримінантного аналізу (рис. 3.12).

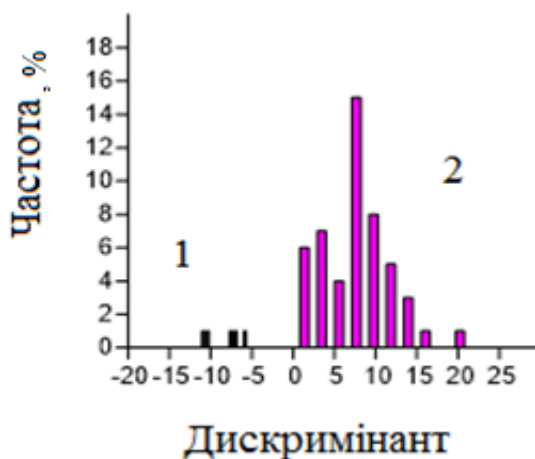


Рис. 3.12. Розподіл популяції плітки на морфологічні групи з різним темпом росту: 1 – тугоросла плітка, 2 – швидкоросла плітка.

Розмірно-вікова мінливість крупної швидкорослої плітки з протоки Козачої була незначною, проявлялася переважно за l , iH . П'ятирічки плітки відрізнялися від чотирирічок більшою l , iH . В цій та наступній вікових групах була також відмічена різниця за кількістю Squ_1 : у п'ятирічок їх було більше, а у шестирічок – менше. В наступних вікових групах різниці за пластичними та меристичними ознаками не відзначалося.

Статевий диморфізм швидкорослої плітки був виражений лише за деякими ознаками. У дворічників статевий диморфізм не проявлявся. Самиці трирічної плітки мали меншу aP , lP та більшу ho . В чотирирічній віковій групі різниці за індексами морфологічних ознак виявлено не було.

Морфологічна мінливість між вибірками *R. rutilus*, відібраними з різних біотопів: прибережних заростей вищої водної рослинності в неглибоких затоках та на русловій частині річки, в протоках з розвинутими дрейсеновими угрупованнями – була дуже яскраво виражена за низкою ознак. За меристичними ознаками була відмічена різниця у особин плітки з руслової частини річки в кількості Squ_{pl} у чотирирічок та в кількості розгалужених

променів в грудному плавці – у п'ятирічок плітки їх було більше. В старших вікових групах відмінностей не знайдено.

Чотирирічні особини швидкорослої плітки характеризувалися більшою l , H , iH , ho , hc , PV , VA і меншими lc , lP , lC_1 , lC_2 , порівняно з тугорослою пліткою.

Екземпляри п'ятирічної швидкорослої плітки мали, відповідно, більшу l , iH , H , h , VA , lr , ho , hc , hc_1 та менші показники aP , do . У особин плітки віком шість років також була відмічена різниця за l , H , h , iH , PV , po , ho , hc_1 – ці показники були більшими, а do – меншим.

В семирічній віковій групі плітки були знайдені наступні відмінності. Швидкорослі екземпляри з цього віку також мали більшу l , H , iH , hc , lr , lD та менший do , ніж особини тугорослої плітки.

Біологічна структура. Нерест плітки починався з кінця квітня. Першими до нерестовищ підходили крупні самиці, гонади яких за візуальними спостереженнями дозрівали раніше дрібних самиць того ж віку. Різниця в строках нересту складала 1–2 тижня. Проте при швидкому прогріванні води до 17°C нерест відбувався одночасно у особин з різним темпом росту.

Всі досліджені екземпляри плітки були статевозрілими. Загалом, серед досліджених екземплярів плітки чисельно переважали самиці: співвідношення статей – 1:8 самців до самиць (рис. 3.13).

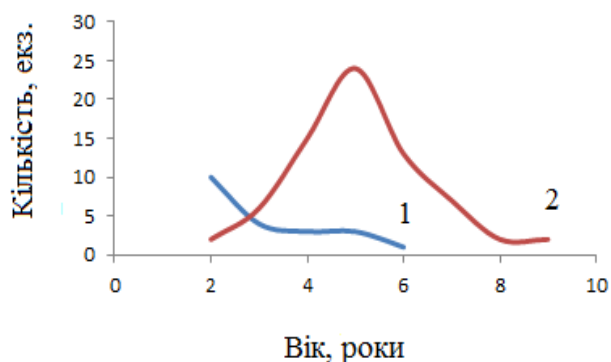


Рис. 3.13. Співвідношення статей в екоморфологічній групі швидкорослої плітки: 1 –самці, 2– самиці.

Найбільша кількість самців в екоморфологічній групі швидкорослої плітки була представлена дворічними екземплярами, співвідношення статей дорівнювало 5:1 (самців до самиць), а найбільша кількість самиць була представлена п'ятирічними особинами. Самців старше шестирічного віку серед виловлених екземплярів швидкорослої плітки не зустрічалося.

В нерестовому стаді були представлені риби віком від 2 до 9 років. Основу нерестового стада становили особини віком 3–6 років. Самці плідники мали довжину тіла 15,0 см (12,4–21,8), переважно 13–14 см, самиці відрізнялись більшими розмірами: середня довжина тіла дорівнювала 15,9 см (12,8–24,5), переважно 14–16 см. Абсолютна плодючість риб довжиною 13,8–24,5 см коливалась в межах 19,2–58,9 тис. ікринок і становила в середньому 34,2 тис. ікринок (табл. 3.5).

Таблиця 3.5

Загальна індивідуальна плодючість плітки протоки Козачої

Вік	Плодючість, тис. ікр.	Ліміти	Кількість, екз.
3 роки	30,2±1,4	27,7–32,6	3
4 роки	36,7±10,8	21,8–58,9	8
5 років	31,8±4,5	23,0–46,4	5
6 років	34,0±3,9	19,2–48,9	3
7 років	35,7	35,7	1

Розмірно-масові показники плітки з протоки Козачої свідчать про відносно високий темп росту в перші чотири роки життя особин. Середня довжина тіла виловлених особин становила 20,2 см, а маса тіла – 230,5 г. Модальна розмірна група особин – 20,0–22,0 см.

Найбільші прирости довжини і маси тіла були зареєстровані у чотирирічних екземплярів плітки (табл. 3.6). Починаючи з п'ятого року життя інтенсивність росту плітки знижувалася.

Таблиця 3.6

Розмірно-масові особливості плітки протоки Козачої, $M \pm m$

Вік	Довжина тіла, см	Прирости, см	Маса тіла, г	Прирости, г	Кількість, екз.
2 роки	$14,1 \pm 0,2$	—	$62,4 \pm 3,2$	—	11
3 роки	$15,6 \pm 0,5$	1,5	$91,3 \pm 11,5$	28,9	19
4 роки	$19,0 \pm 0,8$	3,4	$208,7 \pm 3,0$	117,3	15
5 років	$21,9 \pm 0,4$	1,9	$283,7 \pm 15,8$	75,0	23
6 років	$21,1 \pm 0,7$	—	$266,9 \pm 6,9$	—	13
7 років	$21,5 \pm 0,5$	0,4	$280,9 \pm 29,3$	13,9	7
8 років	$22,8 \pm 1,7$	1,3	$363 \pm 66,5$	82,1	2
9 років	$21,8 \pm 12,5$	—	$274 \pm 30,0$	—	2

Статевозріла частина популяції плітки була представлена особинами віком від 2 до 9 років (рис. 3.13)

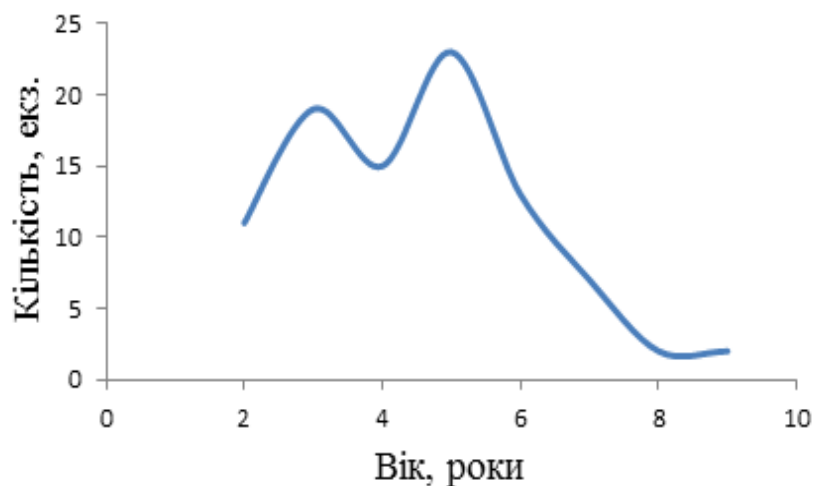


Рис. 3.13. Вікова структура статевозрілої частини популяції плітки з протоки Козачої.

Найбільш чисельно в уловах були представлені трирічні та п'ятирічні вікові групи екземплярів плітки.

3.4. Структура популяції окуня протоки Козачої

В уловах були представлені особини окуня розмірами від 12,1 см і вагою 38,4 г до 28,5 см і 501,8 г. Середня довжина тіла особини становила 19,3 см, а середня маса 193,9 г. Модальна розмірна група становила 18–20 см. Вік виловлених особин складав 2–7 років.

Морфологічна структура. Морфологічна структура популяції окуня протоки великої річки за результатами комплексного аналізу характеризувалась однорідністю.

Окунь з протоки Козачої був представлений лише швидкорослою формою (рис. 3.14).

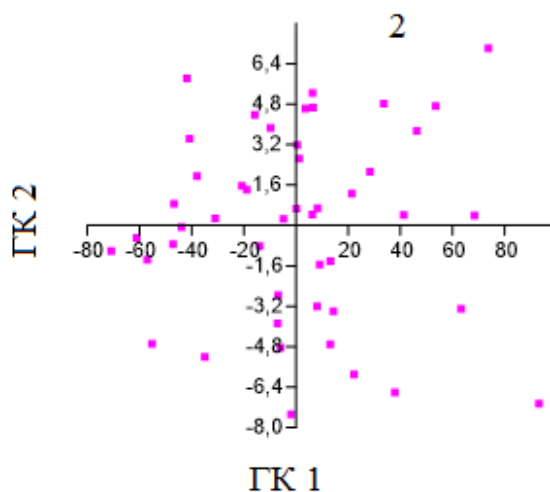


Рис. 3.14. Розподіл особин в популяції окуня протоки Козачої в просторі головних компонент за сукупністю пластичних ознак: 2 – швидкорослий окунь з руслової протоки.

Розмірно-вікова мінливість швидкорослого глибинного окуня з протоки великої річки в молодших вікових групах (2–4 роки) виражалася переважно за l , H (ці показники були більшими у старших особин) та розмірами ока (do , do_1 були меншими у старших особин), що є цілком закономірно. А в старших

вікових групах (4–7 років) – різниця спостерігалася лише за lA (у шестирічних особин він довший) та за Squ_1 (у семирічних особин їх було більше).

Статевий диморфізм в групі швидкорослого окуня протоки Козачої в трирічному віці проявлявся у менших значеннях aP , $lс$, lP , порівняно з самцями. В п'ятирічному віці самиці мали коротший pl .

Біологічна структура. Нерест окуня в 2015 р. тривав з середини квітня до початку травня, а розпал нересту припав на першу декаду квітня. Крупні нерестові самиці окуня звичайного зустрічалися до початку травня. В 2016–2017 рр. нерест окуня тривав з березня до середини квітня, з піком нересту наприкінці березня. На нерестовищах першими з'являлись самці, пізніше підходили самиці. Дрібний тугорослий окунь нерестував раніше, а великі самиці того ж віку з гонадами на V стадії розвитку виходили на нерест приблизно на 2 тижні пізніше.

Після нересту плідники повертались до звичайних місць існування.

Нерестове стадо окуня річкового було представлене плідниками віком 1–7 років. Середня довжина тіла самців становила 9,9 см, маса тіла 19,2 г, а самиць, відповідно 12,7 см, 46,0 г. В цілому розміри плідників коливаються в межах 7,5–14,1 см для самців та 8,7–17,5 см для самиць.

Абсолютна індивідуальна плодючість окуня у самиць коливалась в межах 3,6–50,8 тис. ікр., а в середньому складала 26,1 тис. ікринок.

За плодючістю окуня виявлено дві групи самиць одного віку, які значно відрізнялися за розмірами тіла та показником абсолютної індивідуальної плодючості (табл. 3.7).

Таблиця 3.7

Плодючість швидкорослого окуня з протоки Козачої, тис. ікр.

Вік	3	4	5	6	7
Кількість ікринок в 1 г	622	617	624	440	420
Абсолютна індивідуальна плодючість	17,1±5,5	32,3±6,5	39,3±8,7	47,1±7,6	24,9±10,4

В уловах були представлені особини окуня розмірами від 12,1 см і вагою 38,4 г до 28,5 см і 501, 8 г. Середня довжина тіла особини становила 19,3 см, а середня маса 193,9 г.

Самиці окуня в одновікових групах відрізнялись більшими розмірами та масою тіла порівняно із самцями. А значні коливання лінійних розмірів в межах однієї вікової групи були характерними для представників обох статей (табл. 3.8). Відмічено значний приріст довжини і маси тіла у самців в п'ятирічному віці, а у самиць – в чотирирічному.

Таблиця 3.8

Розмірно-масова характеристика окуня протоки Козачої, $M \pm m$

Вік, роки	Довжина тіла, см	Приріст	Маса тіла, г	Приріст	n, екз.
Самці					
2	$13,8 \pm 3,1$	–	$54,9 \pm 4,3$	–	4
3	$16,5 \pm 0,8$	2,7	$103,3 \pm 10,9$	48,4	7
4	18,6	2,1	179,3	76,0	3
5	$20,0 \pm 2,3$	1,4	$185,8 \pm 5,0$	6,6	9
6	$20,3 \pm 0,1$	–	$177,7 \pm 2,8$	–	2
Самиці					
2	$14,5 \pm 0,3$	–	$72,5 \pm 15,0$	–	10
3	$17,1 \pm 0,4$	2,6	$117,8 \pm 13,3$	45,3	21
4	$21,9 \pm 0,0$	4,8	$280,2 \pm 44,2$	162,4	23
5	$23,0 \pm 0,6$	1,1	$300,9 \pm 65,2$	20,7	13
6	26,5	–	–	–	1
7	$21,0 \pm 0,1$	–	$226,9 \pm 50,8$	–	5

В уловах були представлені особини окуня віком 1–7 років (рис. 3.15). Найбільш чисельно в уловах були представлені 2–3 річні вікові групи, з піком чисельності особин дворічного віку.

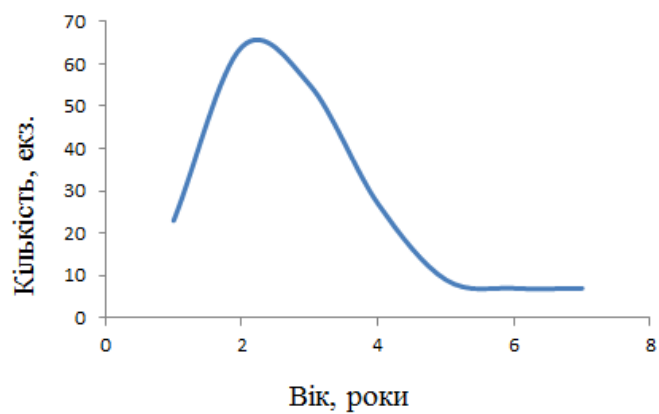


Рис. 3.15. Віковий розподіл окуня гирлової ділянки р. Віти.

Екземпляри окуня, старше 7 років в уловах не зустрічались (за весь період досліджень).

РОЗДІЛ 4. СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦІЙ ПЛІТКИ ТА ОКУНЯ СЕРЕДНЬОЇ РІЧКИ

4.1. Структура популяції плітки р. Віти

Плітка з гирлової ділянки р. Віти була представлена переважно особинами дрібних розмірів, середня довжина тіла яких дорівнювала 16,0 см, а середня вага – 119,8 г. Модальна розмірна група складалась з особин віком 3–5 років і мала довжину тіла 13,0–16,0 см, вагу – 35,0–110,0 г. Лише незначна частка виловлених екземплярів виділялась за вищими показниками вгодованості, жирності та лінійними параметрами. Середня довжина тіла таких особин дорівнювала 19,2 см, а середня вага – 193,6 г.

В уловах були представлені особини віком 1–9 років.

Морфологічна структура. Морфологічну структуру популяції плітки досліджували на виборках, відібраних з різних біотопів гирлової ділянки річки Віти: прибережної частини, плесів та руслових ділянок. Екземпляри, виловлені з різних біотопів привертати увагу різницею в лінійних показниках. Вся плітка, відібрана з прибережних зарослевих частин була переважно дрібних розмірів, а особини з плесів та руслової частини річки відрізнялися великими розмірами, жирністю та вгодованістю. Приналежність виловлених екземплярів *R. rutilus* до різних екоморф перевіряли за сукупністю морфологічних ознак із застосуванням методів комплексного аналізу.

Розподіл значень пластичних індексів досліджуваних особин *R. rutilus* в просторі головних компонент продемонстрував надійність диференціації виборок із гирлової ділянки р. Віти за сукупністю цих ознак (рис. 4.1).

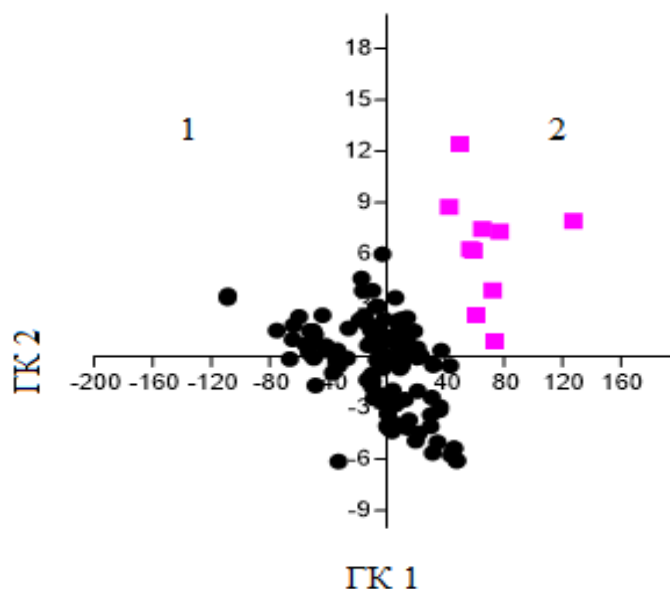


Рис. 4.1. Розподіл популяції плітки *R. rutilus* в просторі головних компонент за сукупністю пластичних ознак: 1 – тугоросла плітка, 2 – швидкоросла плітка.

За комплексом індексів зовнішніх морфологічних ознак виокремились дві морфологічні групи особин, диференційовані за першою головною компонентою (ГК1). Першу групу формує виборка плітки з прибережних заростей вищої водної рослинності, другу – з руслової ділянки річки.

Аналіз власних значень компонент свідчить, що найбільший вклад в диференціацію за першою компонентою, мали зовнішні морфологічні ознаки, які характеризують пропорції тіла риби: l , H , h , iH , lc , lr , do , ho , hc , hc_1 . Значення інших компонент не враховувались, оскільки були менші 1,00% загальної дисперсії ознак.

Існування в досліджуваній популяції плітки *R. rutilus* різних морфологічних груп підтверджується також результатами багатофакторного дисперсійного аналізу – тесту MANOVA (рис. 4.2). Значення лямбди Уїлкса дорівнювало 0,33.

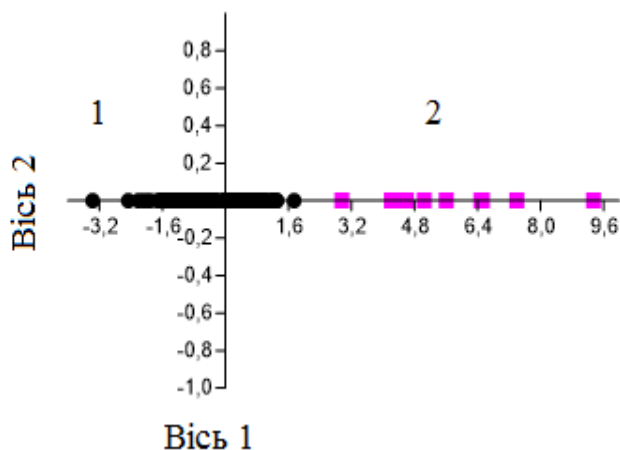


Рис. 4.2. Розподіл популяції плітки на морфологічні групи з різним темпом росту: 1 – тугоросла плітка, 2 – швидкоросла плітка.

Результати дискримінантного аналізу також підтверджують достовірність отриманих даних (рис. 4.3). Критерій Фішера дорівнював 25,97.

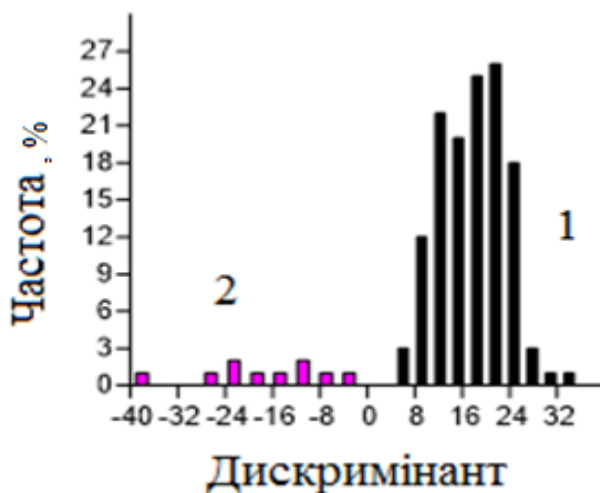


Рис. 4.3. Розподіл популяції плітки на морфологічні групи з різним темпом росту: 1 – тугоросла плітка, 2 – швидкоросла плітка.

Розмірно-вікова мінливість тугорослої плітки гирлової ділянки річки Віти проявлялася за наступною низкою ознак. Дворічні особини відрізнялися від однорічних більшою l , iH , PV , lr , ho , hc_1 і меншою довжиною lc , do , hA , lc_1 . Трирічні особини плітки мали більшу l , iH і меншу IV . Екземпляри плітки віком чотири роки характеризувалися більшою l та io . У п'ятирічній плітки

були більшими показники l , h_c , h_{c1} , меншими – lP . Звертає на себе увагу те, що в цій віковій групі була меншою кількість розгалужених променів грудного плавця. Особини плітки віком шість років мали більшу кількість розгалужених променів грудного плавця. Семирічки вирізнялися більшою кількістю $Squ\ pl$. Восьмирічна вікова група плітки мала дещо менше значення hD .

Статевий диморфізм тугорослої *R. rutilus* був виражений за невеликою кількістю ознак. Самці та самиці віком три роки різнилися між собою за h , l_r , у самиць перша ознака була меншою, а друга – більшою, ніж у самців. В чотирирічному віці статевий диморфізм не відмічався. Самиці плітки у п'ятирічній віковій групі мали більшу iH та l_c , ніж самці. В цій групі також була відмічена різниця між особинами плітки різної статі за однією з меристичних ознак – кількість розгалужених променів в анальному плавці у самиць була більшою. В шестирічному віці статевий диморфізм не відмічався.

Біологічна структура. Статева зрілість тугорослої плітки наступала переважно на 2–3 році життя при довжині тіла 9–10 см. Самці дозрівали на 1 рік раніше самиць (табл. 3.5), проте росли повільніше. В нерестовому стадії були представлені особини віком від 2+ до 8+ років, його основу складали екземпляри віком 3–5 років. Самці-плідники мали довжину тіла 10,0–15,3 см, переважно 12,6–13,7 см, а самиці – 11,0–22,5 см, переважно 13,5–17,2 см.

Всі досліджені особини однорічного віку були ювенільними. На другий рік життя дозрівало в два рази більше самців, ніж самиць, ювенільними залишалися приблизно 23,5% особин. Всі екземпляри плітки трирічного віку були статевозрілими, але серед чотирирічок була представлена невелика кількість ювенільних особин (4%).

В цілому, серед всіх виловлених екземплярів ювенільних особин було 12,5%, самців 18,1% і самиць – 69,4% (табл. 4.1).

Таблиця 4.1

Співвідношення статей плітки гирлової ділянки р. Віти, %

Вік	Ювенільні особини	Самці	Самиці	Кількість, екз.
1 рік	100	—	—	20
2 роки	23,53	52,94	23,53	27
3 роки	—	38,46	61,54	36
4 роки	4,44	20,00	75,56	48
5 років	—	7,69	92,31	54
6 років	—	12,90	87,10	31
7 років	—	6,67	93,33	15
8 років	—	—	100	6
9 років	—	—	100	2

За даними попередніх досліджень [91] співвідношення самців до самиць плітки в нерестовий період становило 1:2. За нашими спостереженнями частка самиць плітки була набагато більшою і становила приблизно 1:8 – самців до самиць (в цілому) не тільки в нерестовий період, але й в виборках, відібраних в усі інші пори року (рис. 4.4).

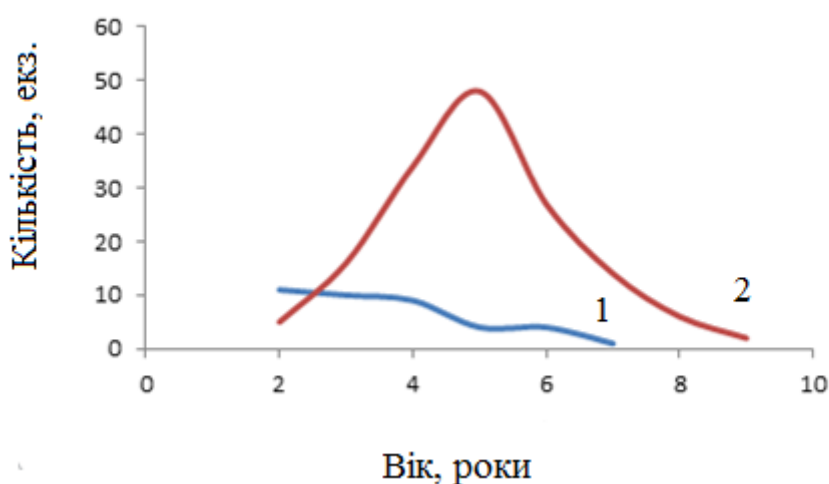


Рис. 4.4. Співвідношення статей виловленої плітки: 1 – самці, 2 - самиці

Серед усіх екземплярів тільки в дворічній віковій групі самців плітки було в 2 рази більше ніж самиць, в трирічному віці співвідношення змінюється до 2:3 (самців до самиць). У виборці чотирирічних особин кількість самиць

перевищує кількість самців майже в 4 рази, у п'ятирічок співвідношення самців до самиць – 1:12, в шестирічній віковій групі – майже 1:7. Самців старше 7 років в уловах не зустрічалось.

Загалом, кількість самиць була значно більшою, ніж самців (рис. 4.5).

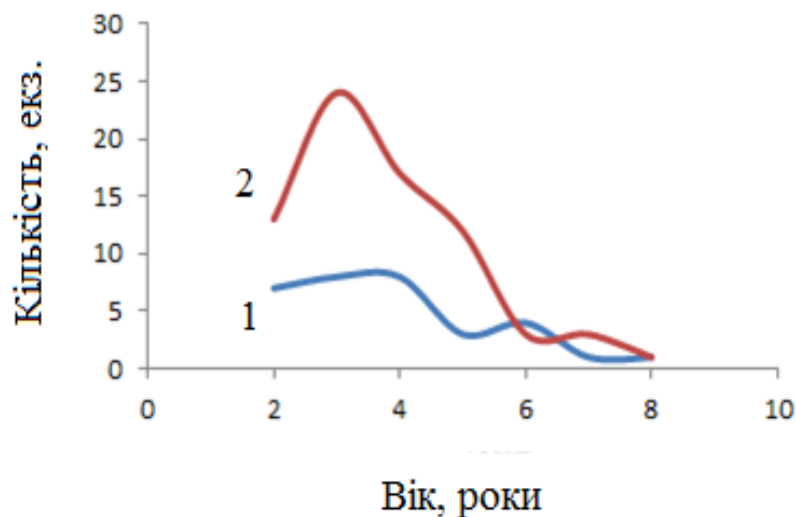


Рис. 4.5. Співвідношення статей в екоморфі тугорослої плітки: 1 – самці, 2 – самиці.

В нерестовому стаді були представлені риби віком від 2 до 8 років. Основу нерестового стада становили особини віком 2–6 років. Самці плідники мали довжину тіла 13,3 см (8,4–24,0), переважно 10,0–15,0 см, самиці відрізнялись більшими розмірами: середня довжина тіла дорівнювала 17,4 см (9,7–25,7), переважно 13,5–22,0 см.

Абсолютна плодючість риб довжиною 13–22 см коливалась в межах 3,660–27,757 тис. ікринок і становила в середньому 10,263 тис. ікринок.

За абсолютною плодючістю плідників плітки гирлової ділянки р. Віти можна виокремити групи плідників за кількістю ікринок в ястиках в межах однієї вікової групи (рис. 4.6).

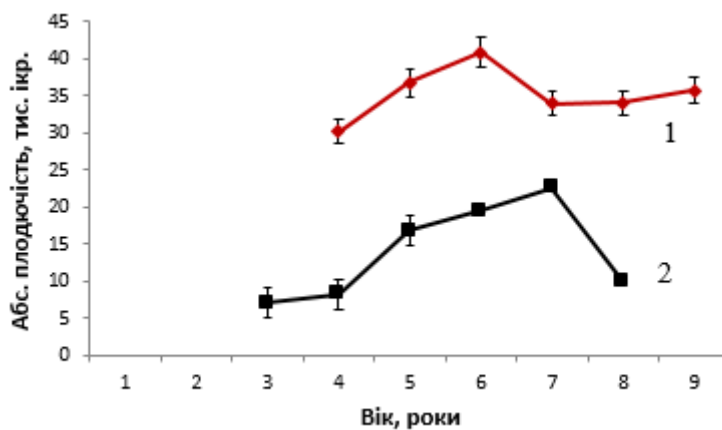


Рис. 4.6. Показники індивідуальної абсолютної плодючості екоморфологічних груп плітки: 1 – швидкоросла плітка, 2 – тугоросла плітка.

Тугоросла частина популяції плітки характеризувалась доволі низькими середніми значеннями довжини і маси тіла та їх середньорічними приростами (табл. 4.2).

Таблиця 4.2

Розмірно-масові особливості плітки р. Віти за 2014–2016 рр., $M \pm m$

Вік	Довжина тіла, см	Прирости, см	Маса тіла, г	Прирости, г	Кількість, екз.
1 рік	3,3±0,2	3,3	2,3±0,4	2,3	20
2 роки	11,6±0,5	8,3	32,8±4,4	30,5	27
3 роки	13,6±0,4	2,0	59,3±5,8	26,5	36
4 роки	14,6±0,3	1,0	68,3±6,4	9,0	48
5 років	18,7±0,5	4,1	182,8±15,6	114,5	54
6 років	19,0±0,7	0,3	187,4±20,4	4,6	31
7 років	19,3±0,7	0,3	194,0±26,1	6,6	15
8 років	19,5±0,2	0,2	200,2±66,5	6,3	6
9 років	21,8	–	274,0	–	2

Після досягнення трирічного віку та статевого дозрівання спостерігалось різке сповільнення росту плітки: середні річні прирости довжини і маси тіла після статевого дозрівання складали: 1,3 см та 27,9 г.

Вікова структура плітки була представлена віковими групами особин від 1 до 9 років (рис. 4.7).

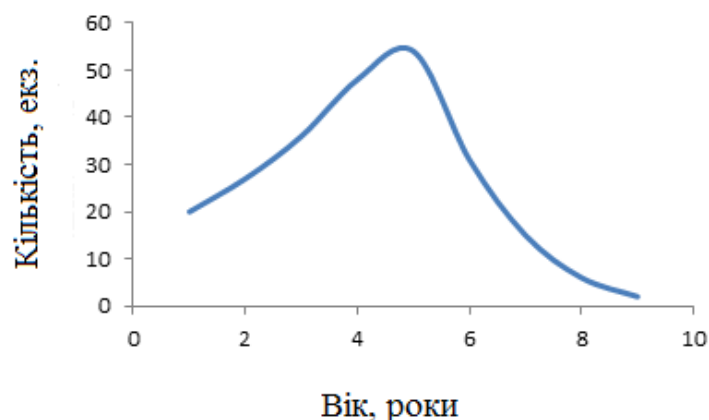


Рис. 4.7. Віковий склад плітки р. Віти.

Основу ловів складали вікові групи довжиною тіла 13,5–17,0 см віком від 3 до 6 років.

4.2. Структура популяції окуня р. Віти

В уловах були представлені особини окуня розмірами від 5,9 см і вагою 3,0 г до 28,5 см і 501, 8 г. Середня довжина тіла особини становила 12,5 см, а середня маса 67,1 г. Більша частина виловлених екземплярів характеризувалась дрібними розмірами та низькими показниками вгодованості та жирності.

Вік досліджуваних особин окуня становив від 1+ до 7+ років.

Морфологічна структура. Морфологічна структура популяції окуня середньої річки за результатами комплексного аналізу характеризувалась неоднорідністю. Окунь в річці середнього типу був представлений двома екоморфологічними групами з домінуванням тугорослої частини популяції (рис. 4.8).

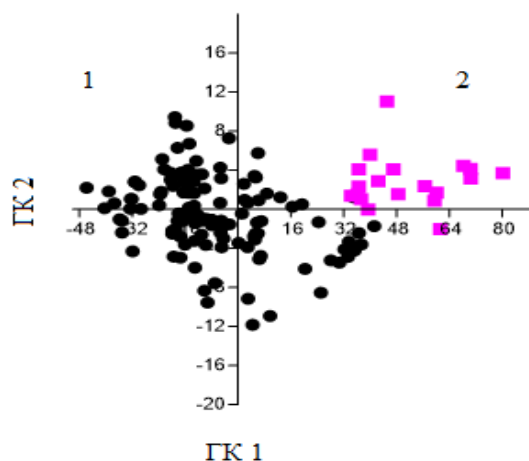


Рис. 4.8. Розподіл окуня з гирлової ділянки р. Віти в просторі головних компонент: 1 – тугорослий окунь, 2 – швидкорослий окунь.

Аналіз власних значень компонент свідчить, що диференціація відбувається переважно за першою головною компонентою (ГК 1), на яку припадає 97,75% дисперсії ознак, і яка визначається пропорціями тіла риби: l , $lcor$, h , aP , aV , aA , PV , VA , ID_2 , hD_1 , lP , PA , UA , do . Значення інших компонент в цьому випадку можуть не враховуватись, оскільки в сукупності їх значення менші 3,00 %.

Результати багатofакторного дисперсійного аналізу (рис. 4.9) підтверджують існування різних морфологічних груп окуня в гирловій ділянці р. Віти. Значення лямбди Уїлкса дорівнювало 0,28, критерія F – 31,72.

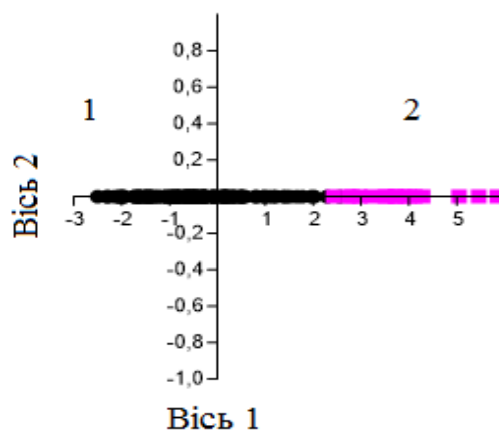


Рис. 4.9. Розподіл окуня за сукупністю пластичних ознак: 1 – тугорослий окунь, 2 – швидкорослий окунь.

Перевірка правильності розподілу *P. fluviatilis* на морфологічні групи за результатами дискримінантного аналізу також продемонструвала існування двох окремих груп із значною зоною перекриття між ними (рис. 4.10). Частка правильної класифікації мав значення 95,05. Критерій F дорівнював 31,63.

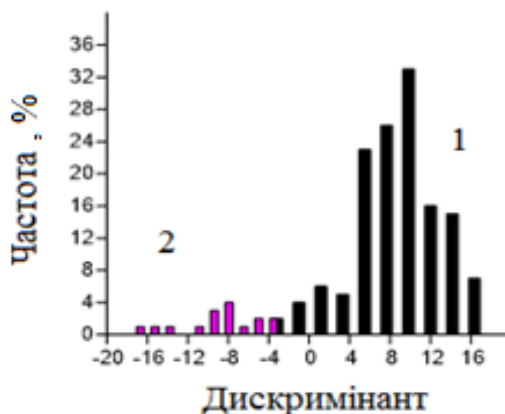


Рис. 4.10. Розподіл досліджуваних особин в популяції окуня за результатами дискримінантного аналізу за сукупністю пластичних ознак: 1 – окунь з мілководних заток, 2 – окунь з руслової протоки.

Розмірно-вікова мінливість тугорослого окуня з мілководних заток середньої річки, зарослих вищими водяними рослинами, за пластичними ознаками проявлялася наступним чином. Особини окуня в віці двох років характеризувалися більшою l і меншою – pl , ніж річники. Екземпляри окуня віком 3+ відрізнялися більшою ID_1 та меншими do , hc . В наступній віковій групі була відмічена різниця лише за ID_2 , яка була меншою у окуня (4+). В наступних вікових групах розмірно-вікової мінливості за пластичними ознаками виявлено не було.

За меристичними ознаками морфологічної мінливості у різновікових виборках тугорослої форми *P. fluviatilis* не виявлено.

Статевий диморфізм тугорослого окуня р. Віти в трирічному віці виражений за низкою ознак: самиці були крупнішими, мали більшу H , hc та менші do , do_1 . Чотирирічні самиці відрізнялися від самців більшою l та коротшим pl .

Біологічна структура. В гирловій ділянці р. Віти окунь під час розмноження виходив на нерест в заплавні водойми. В 2015 р. нерест тривав з середини квітня до початку травня, а розпал нересту припав на першу декаду квітня. В 2016–2017 рр. нерест окуня тривав з березня до середини квітня, з піком нересту наприкінці березня. На нерестовищах першими з'являлись самці, пізніше підходили самиці. Дрібний тугорослий окунь нерестував раніше, а великі самиці того ж віку з гонадами на V стадії розвитку виходили на нерест приблизно на 2 тижні пізніше.

Нерестове стадо окуня річкового гирлової ділянки р. Віти складалось з особин віком 1–7 років. Середня довжина тіла самців становила 9,9 см, маса тіла 19,2 г, а самиць відповідно 12,7 см, 46,0 г. В цілому розміри плідників коливаються в межах 7,5–14,1 см для самців та 8,7–17,5 см для самиць.

Самці окуня річкового в гирловій ділянці р. Віти дозрівали вперше в віці 1+ років при довжині тіла 8,7 см та масі 12,4 г, а самиці – в віці 2+ років, при довжині 8,8 см, масою 10,7 г. Самці дозрівали переважно у 2–3 річному віці, а самиці – у 3–4 річному (табл. 4.3). Ювенільні особини складали 47,38%, а статевозрілі – 52,62% від особин всієї популяції окуня. Співвідношення статевонезрілих особин обох статей було 1:1.

Таблиця 4.3

Статевий розподіл окуня гирлової ділянки р. Віти, %

Вік	Самці ♂			Самиці ♀		
	Ювенільні	Статевозрілі	п	Ювенільні	Статевозрілі	п
1+	81,25	18,75	19	100,00	–	16
2+	39,53	60,47	43	60,71	39,29	28
3+	25,80	74,19	31	40,00	60,00	20
4+	–	100,00	10	14,29	85,71	7
п	–	–	103	–	–	71

Приблизно у 5% статевозрілих самиць окуня, виловлених з прибережних ділянок мілководних заток, гонади пізньої осені та взимку залишались на II

стадії розвитку, що свідчило, що вони не будуть брати участі в нересті наступної весни.

В нерестовому стаді окуня гирлової ділянки р. Віти в молодому віці переважали самці, а в старших вікових групах їх відсоток зменшувався. В останній віковій групі співвідношення самців до самиць наближалось до 3:5. Самиці вступали до нерестового стада на 1–2 роки пізніше. Серед плідників самців було майже в 1,5 рази більше, ніж самиць (табл. 4.4).

Таблиця 4.4

Віковий склад (%) нерестового стада окуня гирлової ділянки р. Віти

Стать	Вік							n
	1	2	3	4	5	6	7	
♂	4,69	40,63	35,94	14,06	1,56	1,56	1,56	64
♀	—	25,58	27,91	13,95	23,26	6,98	2,33	43
♂♀	2,80	34,58	32,71	14,02	10,28	3,74	1,87	107

Абсолютна індивідуальна плодючість окуня у самиць коливалась в межах 3,6–50,8 тис. ікр., а в середньому складала 26,1 тис. ікринок.

Було виявлено дві групи самиць одного віку, що значно відрізнялися за розмірами тіла і показником абсолютної індивідуальної плодючості (табл. 4.5).

Таблиця 4.5

Плодючість тугорослого окуня гирлової ділянки р. Віти

Вік, роки	3	4	5
Кількість ікринок в 1 г	670±20,3	940±25,4	723±18,7
Абсолютна індивідуальна плодючість, тис. ікр.	3,8±0,1	7,3±0,7	13,4±1,2

У обох статей спостерігалися значні коливання лінійних розмірів в межах однієї вікової групи.

Самці окуня в одновікових групах відрізнялись меншими розмірами та масою тіла, порівняно із самицями (табл. 4.6).

Таблиця 4.6

Розмірно-масова характеристика самців окуня гирла р. Віти, $M \pm m$

Вік, роки	Самці						
	Довжина тіла, см	<i>lim</i>	При- ріст	Маса тіла, г	<i>lim</i>	При- ріст	<i>n</i> , екз.
1	$8,8 \pm 0,9$	8,7–9,0	–	$13,4 \pm 1,1$	12,1–15,7	–	3
2	$9,5 \pm 0,3$	7,5–14,5	0,7	$18,3 \pm 2,2$	9,1–64,6	4,9	28
3	$10,5 \pm 0,4$	8,1–18,2	1,0	$25,0 \pm 5,0$	9,7–127,6	6,7	25
4	$11,8 \pm 0,7$	9,2–18,6	1,3	$42,3 \pm 12,5$	14,0–179,3	17,3	10
5	$18,6 \pm 1,5$	14,1–20,6	6,8	$153,1 \pm 33,3$	55,2–203,3	110,9	4
6	$18,1 \pm 2,1$	14,0–20,5	–	$136,8 \pm 41,0$	52,1–183,8	–	3
7	9,3	–	–	16,0	–	–	1

Також помітний великий приріст довжини та маси тіла у самців в п'ятирічному віці, а у самиць – в чотирирічному (табл. 4.7).

Таблиця 4. 7

Розмірно-масова характеристика самиць окуня гирла р. Віти, $M \pm m$

Вік, роки	Самиці						
	Довжина тіла, см	<i>lim</i>	При- ріст	Маса тіла, г	<i>lim</i>	При- ріст	<i>n</i> , екз.
2	$11,7 \pm 0,7$	8,8–17,1	–	$38,6 \pm 8,0$	10,7–126,0	–	16
3	$14,8 \pm 0,6$	10,2–20,1	3,1	$82,2 \pm 10,2$	22,8–191,1	43,6	24
4	$18,9 \pm 1,2$	11,4–26,2	4,1	$195,3 \pm 39,3$	27,8–544,0	113,2	16
5	$17,5 \pm 1,3$	9,2–28,5	–	$150,6 \pm 40,8$	13,3–668,0	–	16
6	$18,8 \pm 2,7$	14,6–26,5	1,3	$179,9 \pm 46,1$	57,6–484,0	29,3	4
7	$19,3 \pm 2,1$	10,5–25,5	0,5	$193,5 \pm 53,3$	26,1–388,2	13,6	6

В уловах були представлені особини окуня різних вікових груп, віком від 1+ до 7+ років (рис. 4.11).

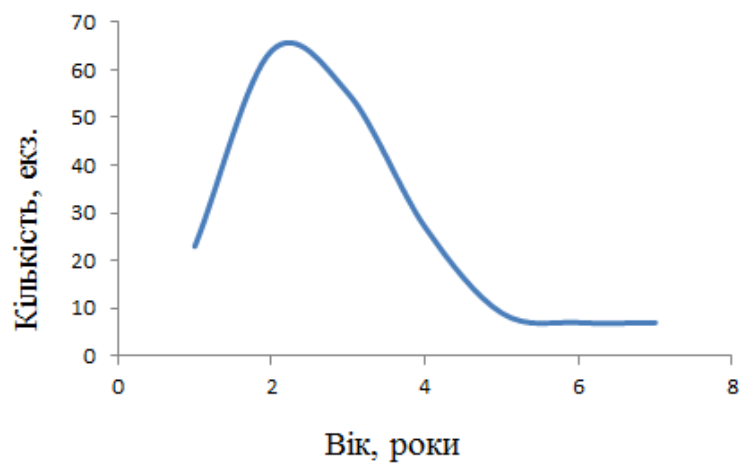


Рис. 4.11. Віковий розподіл окуня гирлової ділянки р. Віти.

Найбільш чисельно були представлені 2–3 річні вікові групи, з піком чисельності особин дворічного віку. Особини, старіші 7 років в уловах не зустрічались.

РОЗДІЛ 5. СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦІЙ ПЛІТКИ ТА ОКУНЯ МАЛОЇ РІЧКИ

5.1. Структура популяції плітки р. Котурки

Переважаюча частина плітки характеризувалась дрібними розмірами: довжина тіла особин коливалась в рамках 5,0–14,0 см. Середня довжина тіла досліджених особин дорівнювала 9,9 см, а маса – 23,2 г. Модальні розмірні групи були представлені однорічками довжиною 4,0–5,0 см та двух-трьохрічками, довжиною 9,0–11,0 см.

Із усіх 210 екземплярів *Rutilus rutilus* лише 5 відрізнялись значно вищими лінійними показниками: довжина тіла останніх коливалась в межах 15,0–18,8 см, в середньому складала 17,2 см, а маса тіла – 86,8–168,6 г, в середньому – 129,8 г. Модальна розмірна група була представлена особинами довжиною 17–18 см і віком 4 роки.

Нерест плітки в р. Котурці в 2014–2015, 2017 рр. починався приблизно на один-два тижні пізніше ніж на р. Віті, розпал нересту припадав на середину травня, а нерестові екземпляри зустрічались до кінця травня. Таке запізнення початку нерестового ходу, на нашу думку, пояснюється нижчими середньомісячними температурами води в річці. Першими на нерест піднімалися самці, через тиждень на нерестовищах з'являлись самиці.

Морфологічна структура. Аналіз за комплексом морфологічних ознак проводили у просторі головних компонент (рис. 5.1). На першу головну компоненту припадало 83,0% загальної дисперсії ознак, а на другу – 3,4%. Найбільший вклад в диференціацію за першою головною компонентою (ГК 1) серед усіх досліджуваних ознак мала довжина (l) тіла піддослідних екземплярів плітки. За другою головною компонентою (ГК 2) розподіл відбувався за висотою голови (hc та hc_1).

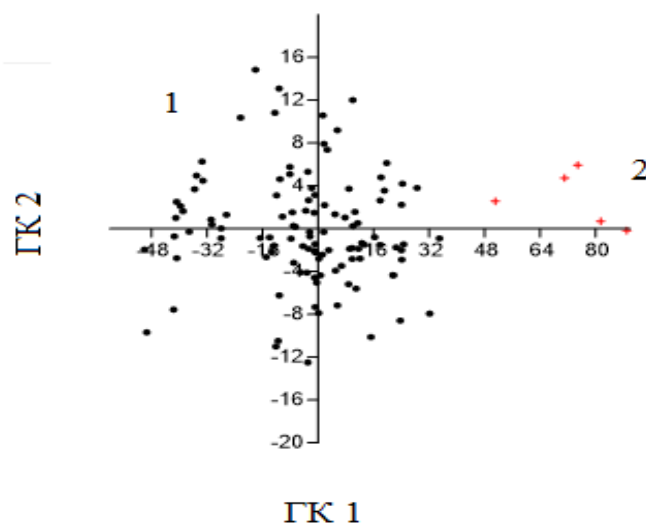


Рис. 5.1. Розподіл особин плітки р. Котурки в просторі головних компонент за сукупністю пластичних ознак: 1 – тугоросла плітка, 2 – швидкоросла плітка.

Результати розподілу (див. мал. 5.1) показали, що незначна частина досліджуваних екземплярів плітки утворює окрему групу, а всі інші особини розподілені більш-менш рівномірно. Відокремлені особини характеризувалися значно більшими лінійними показниками, ніж інші екземпляри риб в тому самому ж віці. Всі інші особини формували пул, в якому в лівій частині поля першої головної компоненти (ГК 1) знаходились особини з меншою довжиною тіла та молодшого віку (переважно 1–3 роки), а в правій частині – з більшою довжиною тіла та старші за віком. Також було з'ясовано, що в нижній частині поля другої головної компоненти (ГК 2) розташовувались особини з низькими значеннями індексів hc і hc_1 , тобто з малою висотою голови. В верхній частині поля відповідно знаходились екземпляри з більшою висотою голови.

Для підтвердження результатів був застосований канонічний дисперсійний аналіз MANOVA (рис. 5.2). Значення лямбди Уїлкса дорівнювало 0,37, критерій Фішера – 5,36.

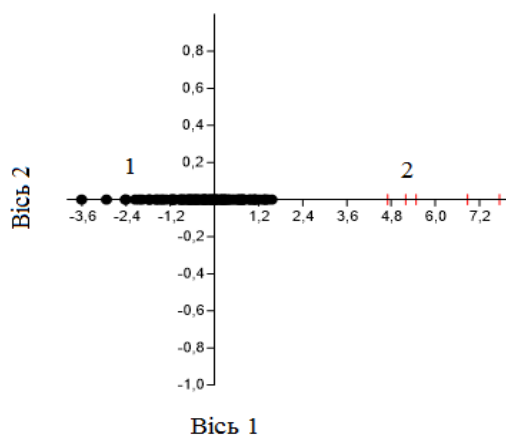


Рис. 5.2. Розподіл популяції плити на морфологічні групи з різним темпом росту: 1 – тугоросла дрібна трав'янка, 2 – велика моллюскоїдна плітка.

На графіку видно чітко відокремлені групи плити з різними морфологічними особливостями.

Результати дискримінантного аналізу структури досліджуваної популяції (рис. 5.3) підтверджують існування двох різних морфологічних груп плити. На графіку чітко виділені дві групи частот розподілу, відсоток правильності розподілу на групи дорівнював 100,00. Критерій Фішера дорівнював 5,33.

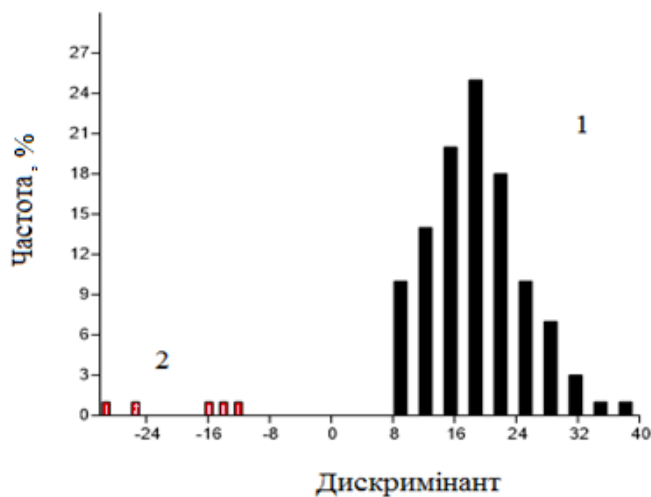


Рис. 5.3. Розподіл популяції плити на морфологічні групи з різним темпом росту: 1 – тугоросла плітка, 2 – швидкоросла плітка.

Розмірно-вікової мінливості плітки р. Горенки в групі тугорослої плітки за меристичними індексами у 114 досліджених екземплярів плітки виявлено не було. За пластичними ознаками відмічені незначні відмінності, які проявлялися в більшій l , iH , lA у дворічників, порівняно з однорічниками, та в більшій довжині mn , порівняно з особинами віком три роки. В наступних вікових групах були відмінності лише у екземплярів п'яти років, які мали більшу VA , ніж чотирирічники.

Такий незначний прояв морфологічної мінливості плітки свідчить про досить низький темп росту особин взагалі та особливо після досягнення ними статевої зрілості.

Статевий диморфізм плітки в групі тугорослої плітки не відмічався для всіх досліджених нами екземплярів за жодною ознакою в усіх вікових групах. Морфологічну мінливість ознак між групами плітки з різними темпами росту досліджено не було із-за дуже малої представленості екземплярів швидкорослої моллюскоїдної плітки в досліджуваній популяції.

Біологічна структура. Нерест плітки в 2016 р. почався в другій декаді квітня, при температурі води 10°C та тривав до першої декади травня при температурах $13\text{--}15^{\circ}\text{C}$. Всі самиці характеризувались низькими показниками індивідуальної абсолютної плодючості, середнє значення якого не перевищувало 3,845 тис. ікринок [50].

Перші личинки плітки з'явилися наприкінці квітня при температурі води $11\text{--}12^{\circ}\text{C}$. Вони вільно скочувались в русловій частині за течією разом з личинками окуня. Молодь плітки в цей період була представлена виключно перед личинками на етапах А (довжиною $6,0\text{--}7,0$ мм) та В ($5,0\text{--}6,5$ мм), а їх частки відповідно складала 83% та 17%. Менші розміри личинок на етапі В, ймовірно, пояснюється їх виходом з більш ранньо відкладеної ікри при нижчих температурах води.

В травні дрейф молоді плітки по руслу річки завершився, при цьому спостерігалась масова поява личинок в І–ІІ декадах травня при температурі

води 14–15°C в прибережній зоні ставка Двірець. В цей період основна частка личинок була представлена ранніми личинками C_1 розміром 6,0–8,0 мм (88,4%), а передличинки В розміром 6,0–6,5 мм були представлені набагато менше (11,6%).

На початку червня при підвищенні температури води до 18–19°C, молодь плітки була представлена переважно личинками на етапах D_2 (11–12 мм) та Е (12–13 мм), їх частки складали 52,6% і 31,6%. В меншій кількості траплялись ранні личинки C_2 розміром 8,5 мм (5,3%) і D_1 розміром 9,5–10 мм (10,5%). Наприкінці червня, при подальшому прогріванні води до 21–24°C, всі личинки плітки перетворювались у мальків та переходили на більші глибини та відстань від берега [190].

Молодь плітки росте і дозріває на 2–3 році життя. Самці досягали статевій зрілості в віці 2 років та при досягненні довжини 10,0 см і маси тіла 16,0 г. Самиці дозрівали в 3 роки при довжині тіла 10,1 см та вазі 19,9 г.

Серед однорічок було відмічено 95% ювенільних особин і 5% статевозрілих самців. На другий рік життя дозрівало 66,7% самців і 21 % самиць, ювенільними залишалися приблизно 12,5% особин. В трирічному віці майже всі піймані екземпляри плітки були статевозрілими, співвідношення самців до самиць в цій групі було 1:1. В чотирирічному віці дозрівала лише невелика кількість ювенільних особин (біля 7%). В цій та наступній вікових групах співвідношення самців до самиць наближується до 1:2. Старші вікові групи серед виловлених нами екземплярів плітки були представлені тільки самицями (табл. 5.2).

В цілому, серед виловлених ювенільних особин було 22,1%, самців 39,8% і самиць – 38,1 %. Співвідношення статей в популяції змінювалось з віком. Статеве дозрівання плідників відбувалось переважно на другому році життя, зареєстровані лише поодинокі ювенільні особини старшого віку.

Таблиця 5.2

Співвідношення статей в різних вікових групах плітки р. Котурки, %

Вік	Ювенільні особини	Самці	Самиці	Кількість, екз.
1 рік	95,00	5,00	—	71
2 роки	12,50	66,67	20,83	49
3 роки	4,76	47,62	47,62	47
4 роки	7,14	35,71	57,14	21
5 років	—	33,33	33,33	12
6 років	—	—	100,00	3
7 років	—	—	100,00	1

В віці (2+)–(3+) була відмічена перевага самців до самиць у співвідношенні 2:1 (рис. 5.4), починаючи з чотирирічного віку кількість самців значно зменшується і співвідношення вирівнюється (1:1). (5+)–(7+) вікові групи були представлені виключно самицями. Загальне співвідношення статей в розпалі нересту наближалось до 2:1.

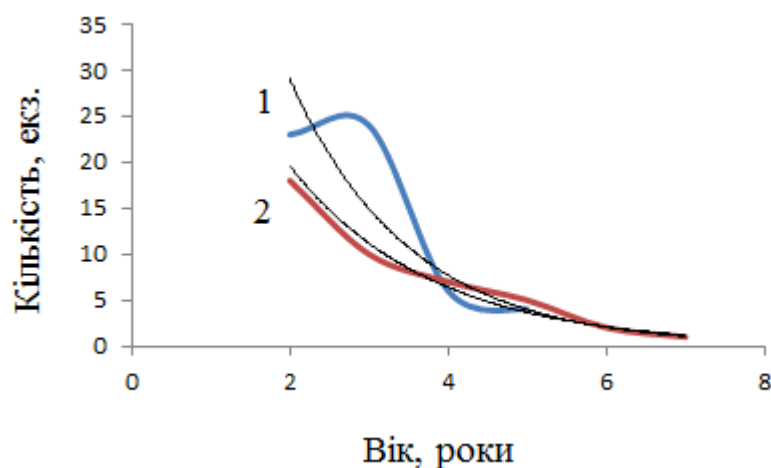


Рис. 5.4. Статевий розподіл плітки: 1 – самці; 2 – самиці.

В нерестовому стаді були представлені риби віком від 1 до 7 років. Основу нерестового стада становили особини віком 2–5 років. Самці плідники мали довжину тіла 10,8 см (8,6–13,5), переважно 9,8–11,8 см, самиці за розмірами тіла майже не відрізнялись: середня довжина їх дорівнювала 11,0 см

(8,4–13,3), переважно 10,0–12,4 см. Середня абсолютна плодючість самиць довжиною 10–12 см складала 2,892 (0,578–5,473) тис. ікринок. Різниця за кількістю ікринок в ястиках між самицями різного віку незначна (табл. 5.3).

Таблиця 5.3

Абсолютна індивідуальна плодючість плітки р. Котурки

Вік	Абсолютна плодючість, тис. ікр.	n, екз.
2 роки	$3,136 \pm 0,28$	5
3 роки	$2,639 \pm 0,53$	9
4 роки	$4,018 \pm 0,62$	3
5 років	$3,348 \pm 1,13$	3
6 років	4,780	1

Дуже низькі для плітки показники абсолютної плодючості пояснюються малими розмірами плідників та низьким темпом росту особин.

Плітка р. Котурки представлена особинами від 5,1 до 13,5 см довжини тіла. Середня довжина тіла складала 9,9 см, а маса тіла – 23,2 г. Модальні розмірні групи були представлені однорічками довжиною 4–5 см та 2–3-річками, довжиною 9–11 см. Окремі особини мали значно більші розміри: довжину тіла 15,0–18,8 см, в середньому 17,2 см, та масу тіла – 86,8–168,6 г, в середньому – 129,8 г. Модальна розмірна група була представлена особинами довжиною 17–18 см і віком 4 роки.

Вікова структура плітки була представлена сьома віковими групами (рис. 5.5).

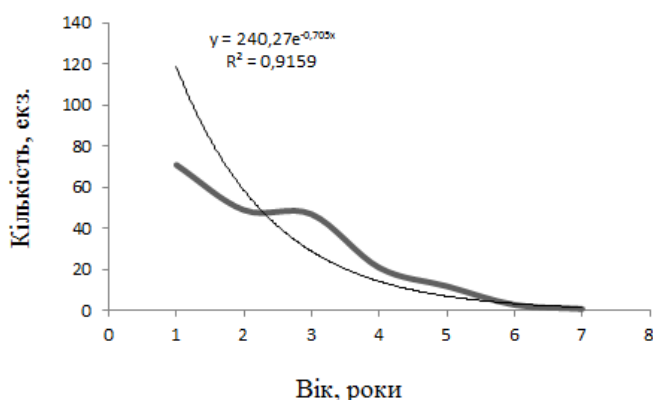


Рис. 5.5. Віковий розподіл плітки р. Котурки.

На першому році життя самці та самиці досягали в середньому 3,4 см довжини тіла та маси – 2,8 г, на другому році – 9,6 см і маси – 17,1 г, на третьому році – 10,4 см та маси – 21,9 г (табл. 5.4). На четвертому році життя особини плітки мали в середньому довжину тіла 11,0 см та маси – 25,5 г, на п'ятому – 11,9 см та 33,1 г. Шестирічки плітки були 12,3 см довжиною та мали масу тіла 39,9 г, а семирічки – 10,6 см та 21,4 г.

Таблиця 5.4

Розмірно-вікові особливості плітки р. Котурки за 2014–2016 рр., $M \pm m$

Вік	Довжина тіла, см	Прирости, см	Маса тіла, г	Прирости, г	Кількість, екз.
1 рік	$3,4 \pm 0,2$	3,4	$2,8 \pm 0,7$	2,8	71
2 роки	$9,6 \pm 0,3$	6,2	$17,1 \pm 1,5$	13,5	49
3 роки	$10,4 \pm 0,2$	0,8	$21,9 \pm 1,5$	4,9	47
4 роки	$11,0 \pm 0,3$	0,6	$25,5 \pm 2,0$	3,6	21
5 років	$11,9 \pm 0,3$	0,9	$33,1 \pm 2,8$	7,6	12
6 років	$12,3 \pm 5,0$	0,4	$39,9 \pm 6,3$	5,8	3
7 років	10,6	–	21,4	–	1

Межа коливань довжини та маси тіла у плітки віком 1–3 роки досягають значних розмірів, а з 4 до 7 років поступово знижуються.

Середній приріст довжини тіла за кожний рік складав: за перший рік – 3,4 см, за другий – 6,0 см, за третій і четвертий – 0,8 і 0,6 см. За п'ятий і шостий роки життя прирости були 0,9 і 0,4 см. Відповідно, середні прирости маси тіла плітки були наступними: в перший рік – 2,8 г, в другий – 13,5 г, в третій та четвертий – 4,9 та 3,6 г, а в п'ятий та шостий – 7,6 та 5,8 г. Таким чином, найбільш інтенсивний ріст спостерігався в перші два роки життя.

5.2. Структура популяції окуня р. Котурки

Окунь *P. fluviatilis*, виловлений з річки Котурки, був представлений переважно особинами дрібних розмірів та молодших вікових груп. Довжина

тіла особин коливалась в межах 5,1–12,5 см, а маса – 2,06–14,62. Середня довжина тіла досліджених особин дорівнювала 7,3 см, а маса – 10,3 г. Модальна розмірна група була представлена однорічками довжиною 6–7 см.

Із усіх 93 добутих екземплярів окуня лише три відрізнялись значно вищими лінійними показниками; довжина тіла яких коливалась в межах 14,8–16,4 см, а маса – 84,7–111,7. В середньому довжина тіла була 15,5 см, а маса тіла – 95,6 г. Вік досліджуваних особин становив 4–5 років.

Морфологічна структура. При здійсненні біологічного аналізу риб були відмічені три екземпляри окуня, який значно виділявся серед інших за лінійними параметрами. Для перевірки їх приналежності до однієї з екоморфологічних груп був застосований комплексний морфологічний аналіз.

Розподіл значень пластичних індексів екземплярів окуня показав нерівномірний розподіл особин в просторі головних компонент (рис. 5.6).

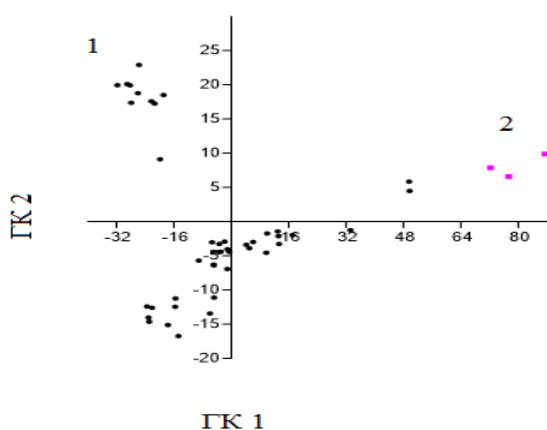


Рис. 5.6. Розподіл особин в популяції окуня в просторі головних компонент за сукупністю пластичних ознак: 1 – дрібний окунь, 2 – окунь з переважаючими розмірно-масовими показниками.

Аналіз власних значень компонент свідчить, що диференціація відбувалась переважно за першою головною компонентою (ГК 1), на яку припадало 73,69% ознак дисперсії, і яка визначалась комплексом морфологічних ознак. На другу головну компоненту (ГК 2) припадало 12,01%

дисперсії, а на третю і четверту, відповідно – 4,32 і 3,20%. Величини інших компонент в цьому випадку можуть не враховуватись, оскільки їх значення були меншими 2%. Розподіл риб на групи в системі координат відбувався за l , l_{cor} , hc_1 , PA . За першою головною компонентою на графіку зліва-направо розподілені особини із збільшенням довжини тіла (відповідно до віку). Окунь із найбільшими показниками довжини тіла знаходяться в правій верхній частині поля, дещо відокремлено. За другою головною компонентою на графіку відображений розподіл риб за довжиною тулуба. Отже, особини з більшою довжиною тіла та меншою довжиною тулуба виділились в окремий пул в лівій-верхній частині графіка.

Для підтвердження виділення морфологічних груп був застосований дисперсійний та дискримінантний багатофакторні аналізи. Результати багатофакторного дисперсійного аналізу (рис. 5.7) підтверджують існування різних морфологічних груп окуня в р. Котурці. Значення лямбди Уїлкса дорівнювало 0,11. Значення F дорівнювало 5,40.

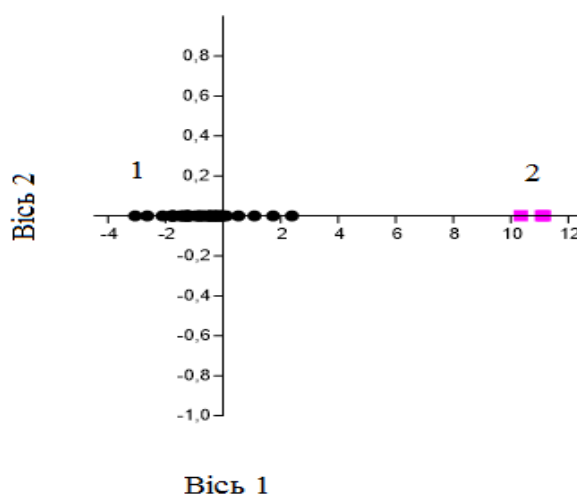


Рис. 5.7. Розподіл особин окуня за сукупністю пластичних ознак: 1 – тугорослий окунь, 2 – глибинний окунь.

Перевірка правильності розподілу *P. fluviatilis* на морфологічні групи за результатами дисперсійного аналізу також продемонструвала існування двох

окремих груп (рис. 5.8). Відсоток правильної класифікації груп мав значення 100. Критерій F дорівнював 5,49.

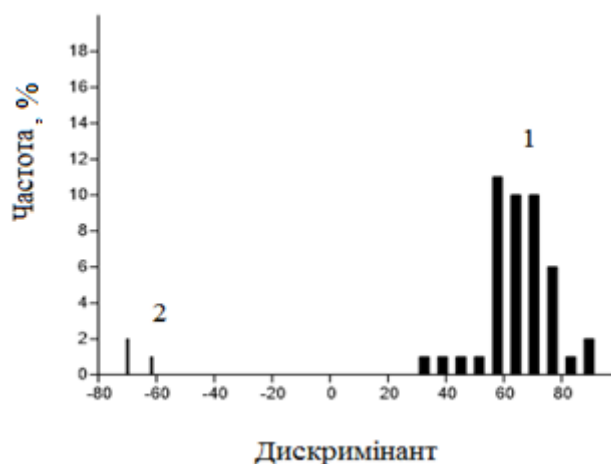


Рис. 5.8. Розподіл особин в популяції окуня за результатами дискримінантного аналізу за сукупністю пластичних ознак: 1 – тугорослий окунь, 2 – швидкорослий окунь.

Розмірно-вікова мінливість тугорослого окуня за пластичними ознаками проявлялася за невеликою кількістю ознак. Особини окуня в віці двох років характеризувалися більшою l , mn та меншими l_{cor} , hc_1 , ніж річники. В трирічному віці окунь відрізнявся лише більшою lD_2 . В наступній віковій групі була відмічена різниця лише за hc_1 та mn , які були більшими у чотирирічників окуня.

За меристичними ознаками морфологічна мінливість у різновікових виборках тугорослої форми *P. fluviatilis* проявлялась у дворічників, які мали меншу кількість лусок в $l.l$.

Статевого диморфізму в групі тугорослого окуня не було відмічено за жодною ознакою.

Біологічна структура. Окунь в р. Котурці починав нереститись в 2014–2016 рр. з початку березня до кінця квітня, проте на початку травня ще зустрічались нерестові самці. Розпал нересту припадав на першу декаду квітня. На нерестовищах першими з'являлись самці, пізніше підходили самиці.

Самці окуня в р. Котурці дозрівали вперше в віці 1+ років при довжині тіла 6,1 см та вазі 4,1 г, а самиці – в віці 1+ років, при довжині 7,6 см, масою

9,7 г. Більша частина плідників дозрівала переважно у 2–3 річному віці (табл. 5.6). Частка ювенільних особин складала 69,89%, а статевозрілих – 30,11% серед усіх виловлених екземплярів окуня.

Таблиця 5.6

Частка статевозрілих та ювенільних особин окуня р. Котурки, %

Вік	Ювенільні	Самці	Самиці	Кількість, екз.
1+	82,90	13,96	3,95	76
2+	20,00	60,00	20,00	10
3+	—	66,00	34,00	3
4+	—	34,00	66,00	3
5+	—	—	100,00	1

Статевозріла частина популяції окуня р. Котурки складалася з особин віком 1–5 років. Середня довжина тіла самців становила 8,5 см, маса тіла 18,2 г, а самиць, відповідно, 9,9 см, 26,2 г. В цілому, розміри плідників коливались в межах 6,1–16,4 см, а їх маса тіла – 4,1–111,9 г.

В нерестовому стаді окуня р. Котурки в молодому віці переважали самці, а в старших вікових групах їх частка зменшувалась. В чотирирічному віці співвідношення самців до самиць наближалось до 2:1. Самиці вступали до нерестового стада одночасно з самцями, проте їх частка була значно меншою. В цілому, серед плідників самців було в 2 рази більше, ніж самиць (рис. 5.9).

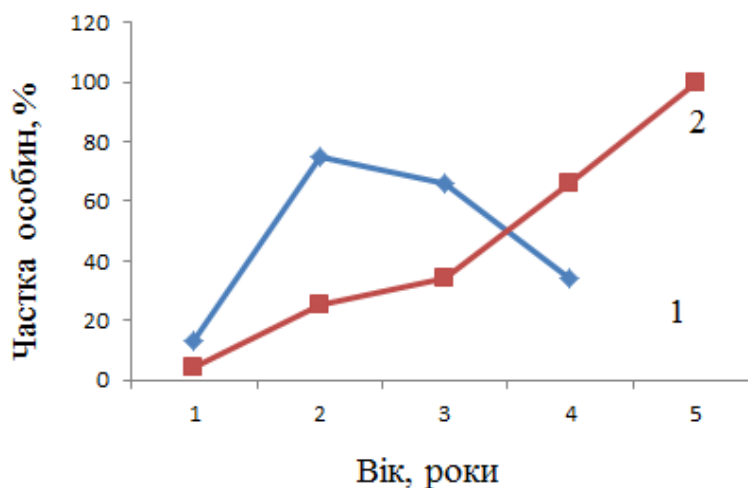


Рис. 5.9. Частка статевозрілих особин окуня р. Котурки: 1 – самці; 2 – самиці.

В уловах були представлені особини окуня розмірами від 5,1 см і масою 2,1 г до 16,4 см і 11,9 г. Середня довжина тіла особини становила 7,3 см, а середня маса 10,3 г. Модальна група особин складалась з екземплярів риб довжиною тіла 6–7 см. У окуня спостерігався помітний приріст довжини та маси тіла до трирічного віку, а з четвертого – ріст значно сповільнювався (табл. 5.7).

Таблиця 5.7

Розмірно-масова характеристика окуня р. Котурки, $M \pm m$

Вік, роки	Довжина тіла, см	<i>lim</i>	Приріст	Маса тіла, г	<i>lim</i>	Приріст	<i>n</i> , екз.
1	6,7 $\pm$ 0,1	5,1–9,1	6,7	5,9 $\pm$ 0,3	2,1–15,2	5,9	76
2	8,6 $\pm$ 0,3	7,2–10,8	1,9	12,7 $\pm$ 1,9	5,6–27,8	6,8	10
3	11,2 $\pm$ 1,3	8,5–12,5	2,6	29,1 $\pm$ 8,6	12,0–38,1	16,5	3
4	13,0 $\pm$ 2,2	9,0–15,3	0,5	63,2 $\pm$ 24,4	14,6–90,3	33,9	3
5	16,4	–	–	11,9	–	–	1

Особин старше п'яти років виловлено не було. Окремі особини в уловах вирізнялись за показниками довжини тіла та маси тіла (рис. 5.10 та 5.11).

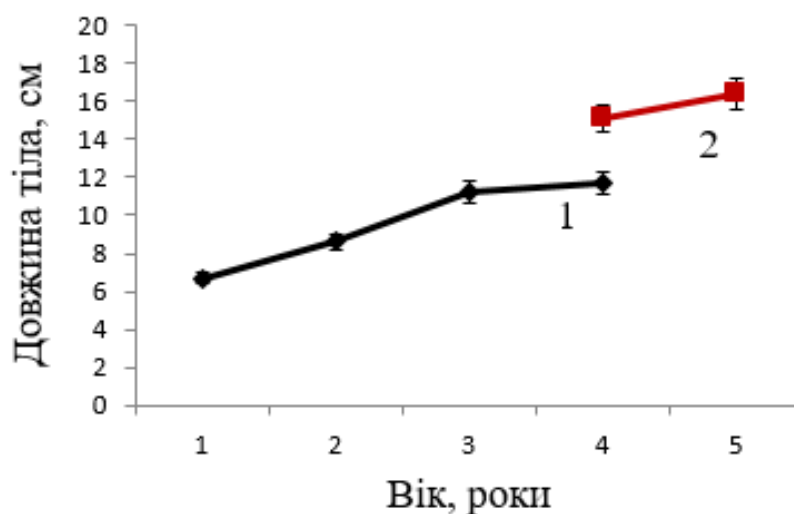


Рис. 5.10. Довжина тіла екоморфологічних груп окуня: 1 – тугорослий окунь; 2 – швидкорослий окунь.

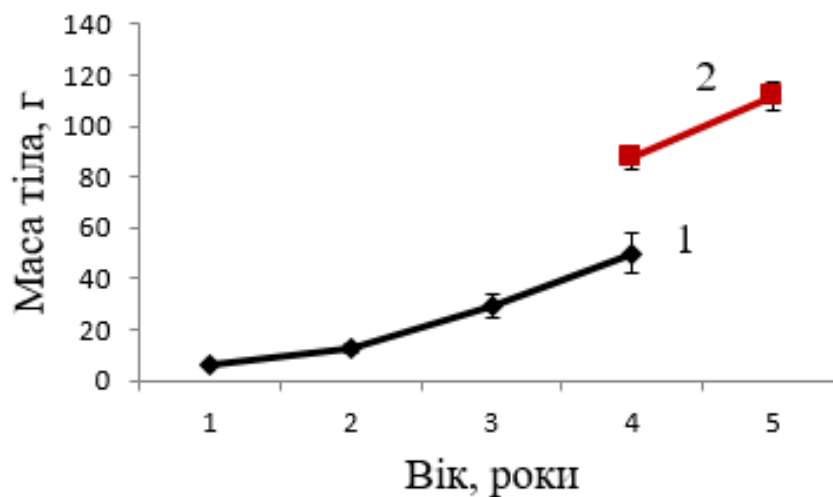


Рис. 5.11. Маса тіла різних екоморфологічних груп окуня *P. fluviatilis*: 1 – тугорослий окунь; 2 – швидкорослий окунь.

В уловах були представлені особини окуня різних вікових груп (від 1+ до 5+ років). Найбільш чисельно в уловах був представлений 1–2 річний окунь, з піком чисельності особин однорічного віку. Особини старше 5 років в уловах не зустрічались (рис. 5.12).

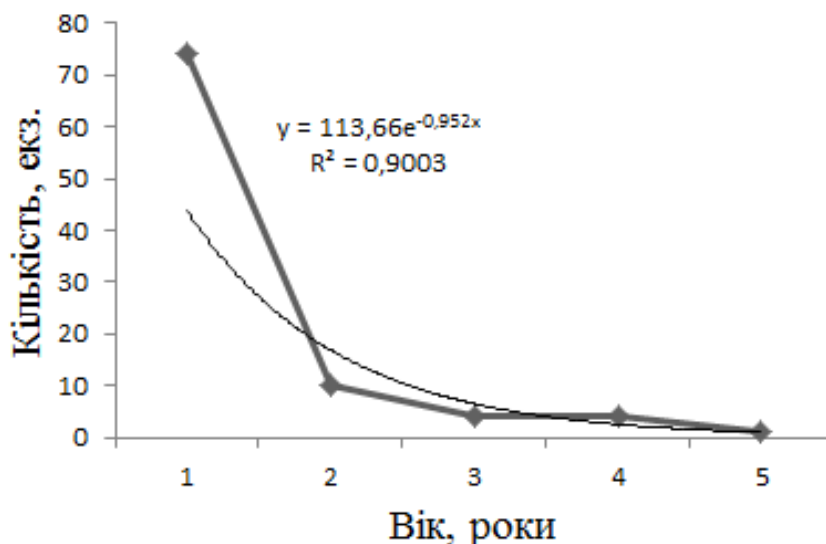


Рис. 5.12. Віковий розподіл окуня гирлової ділянки р. Котурки.

За темпом росту переважна більшість окуня належала до тугорослої екоморфологічної групи. Прирости довжини тіла становили в середньому 2,1

см на рік, а після третього року життя зменшувались до 0,5 см. Прирости маси тіла складали в середньому лише 15,0 г на рік.

РОЗДІЛ 6. ГЕНЕТИЧНІ АСПЕКТИ СТРУКТУРИ ПОПУЛЯЦІЙ ПЛІТКИ ТА ОКУНЯ

6.1. Генетична структура популяцій плітки та окуня

Аналіз фенетичної мінливості між різними екологічними формами плітки звичайної *R. rutilus* та окуня *P. fluviatilis* з метою встановлення їх генетичних розбіжностей було здійснено на рівні алозимів м'язів та крові.

Дослідження проводили, використовуючи метод електрофоретичного аналізу. Для встановлення фенетичної мінливості риб були обрані стандартні ферментні системи та локуси, що їх кодують.

Аспартатамінотрансфераза (локуси *Aat-1,-2*) – фермент, який каталізує міжмолекулярне перенесення аміногрупи на α -кетокислоти без утворення вільного аміаку [112]. На електрофореграмі аспартатамінотрансферази (рис. 6.1) структурної різниці між досліджуваним ферментом для різних екоморфологічних груп як плітки, так і окуня визначено не було.

Лактатдегідрогеназа (локуси *Ldh-A, -B*) – фермент, який бере участь в реакціях гліколізу, молекулярна маса якого становить 144 кДа. Лактатдегідрогеназа каталізує перетворення пірувату у лактат з утворенням НАД⁺ [112]. На електрофореграмі ферменту для тугорослої екоморфи плітки, виловленої з р. Котурки, визначено поліморфний локус (*Ldh-B*), що кодує лактатдегідрогеназу (рис. 6.2). Для обох екоморф окуня подібних відмінностей не знайдено.

Малатдегідрогеназа розчинна та мітохондріальна форма (*Mdh-1A,-1B, Mdh-2A,-2B*). Фермент каталізує в циклі трикарбонових кислот перетворення L-малата в піруват [112]. Для обох екоморф плітки та окуня відмінностей в спектрі не встановлено (рис. 6.3).

Неспецифічні естерази м'язів (*Es-1, Es-2, Es-3*) – ферменти, які каталізують в клітинах гідролітичне розщеплення складних ефірів на спирти та

кислоти за участю молекул води (гідроліз) [112]. На електрофореграмі ферменту для тугорослої екоморфи плітки, виловленої з р. Котурки, відмічено поліморфний локус (*Es-3*), що кодує естеразу м'язів риб (рис. 6.4). Для обох екоморф окуня подібних відмінностей не знайдено.

Білки плазми крові – трансферини (локус *Tf*). Для трансферинів також було визначено поліморфний локус для тугорослої плітки р. Котурки. Для обох екоморфологічних груп окуня подібних відмінностей не визначено.

За структурними білками м'язів (локуси *Pt-1,-2,-3*) між різними екоморфологічними групами плітки та окуня визначено не було (рис. 6.6).

Таким чином, на підставі проведеного дослідження мінливості 16 локусів у різних екоморфологічних форм (тугорослої та швидкорослої) плітки та окуня, біохімічний аналіз показав розбіжність між тугорослою та швидкорослою екоморфами плітки лише за трьома поліморфними локусами: *Tf* (кодує білок плазми крові трансферин), *Ldh-B* (кодує лактатдегідрогеназу), *Es-3* (кодує естеразу м'язів). А між екоморфами окуня генетичних розбіжностей на рівні алозимів виявлено не було.

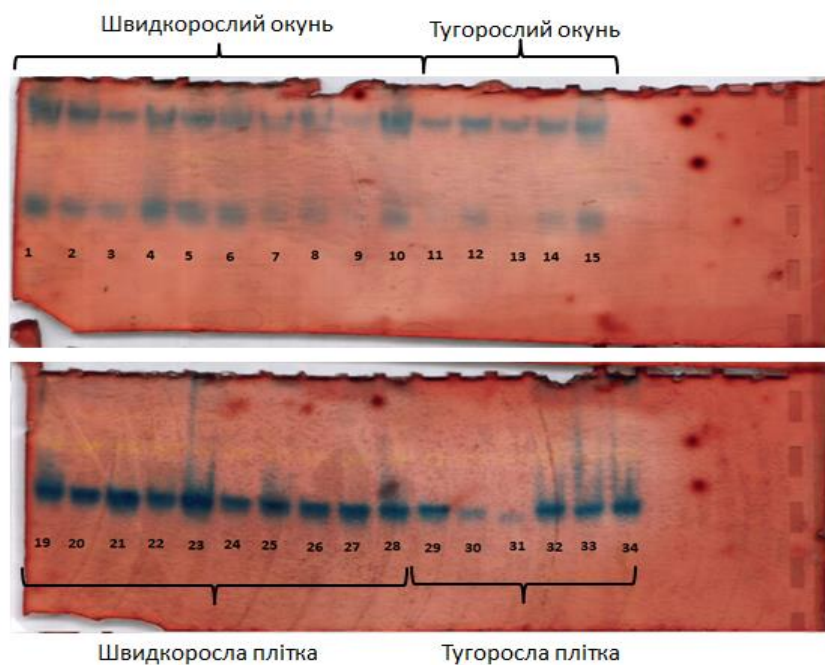


Рис. 6.1. Електрофореграма м'язової тканини плітки та окуня, локус *Aat*.

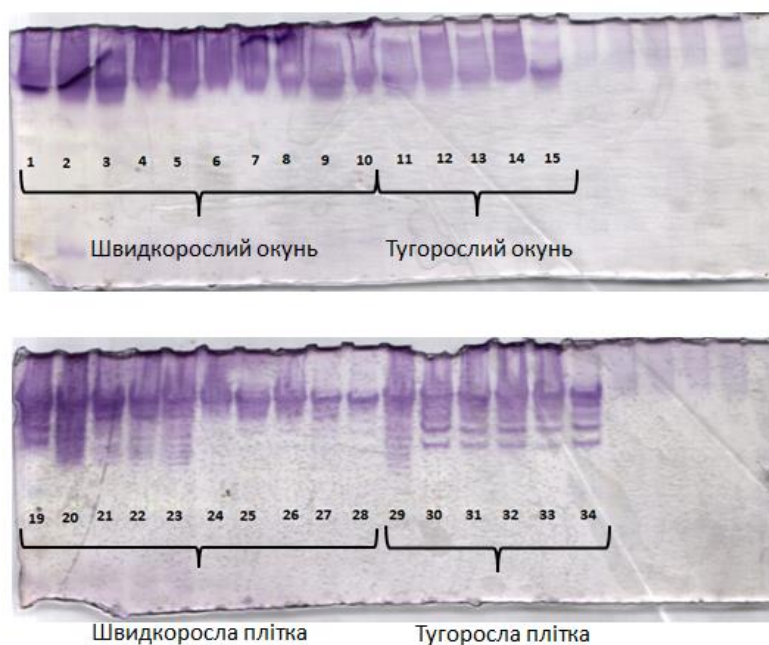


Рис. 6.2. Електрофореграма м'язової тканини плітки та окуня, локус *Ldh*.

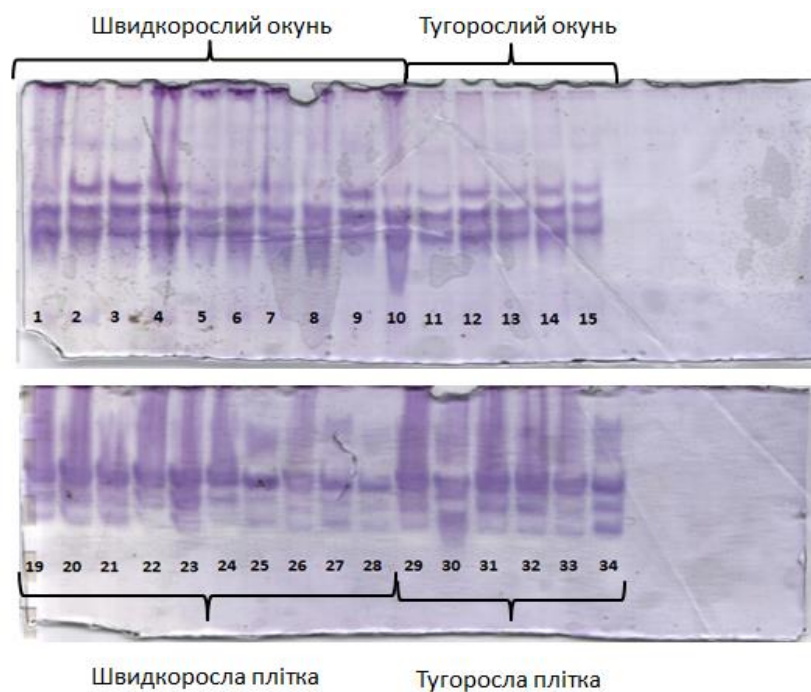


Рис. 6.3. Електрофореграма м'язової тканини плітки та окуня, локус *Mdh*.

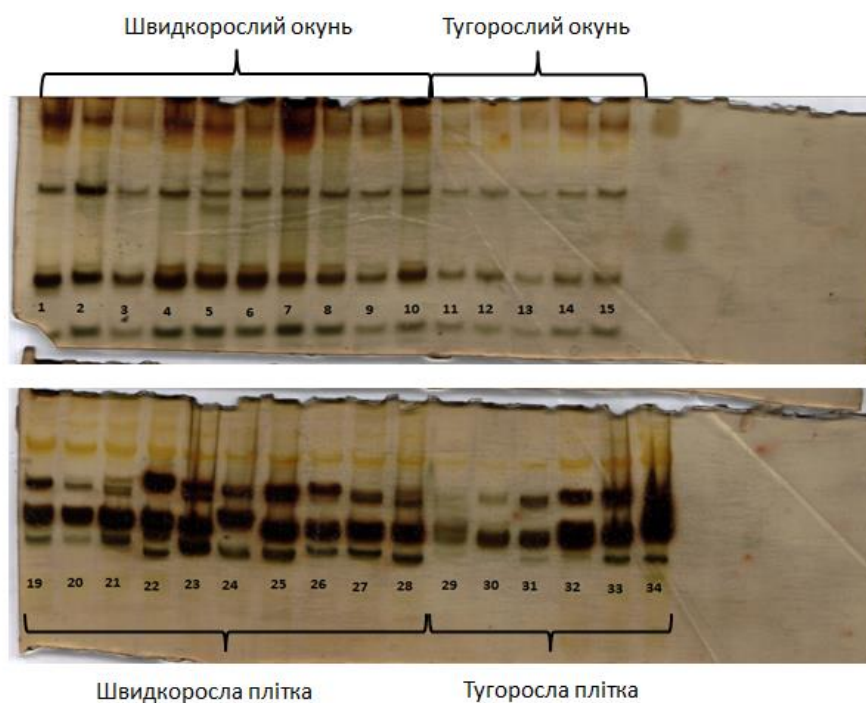


Рис. 6.4. Електрофореграма м'язової тканини плітки та окуня, локус *Es*.

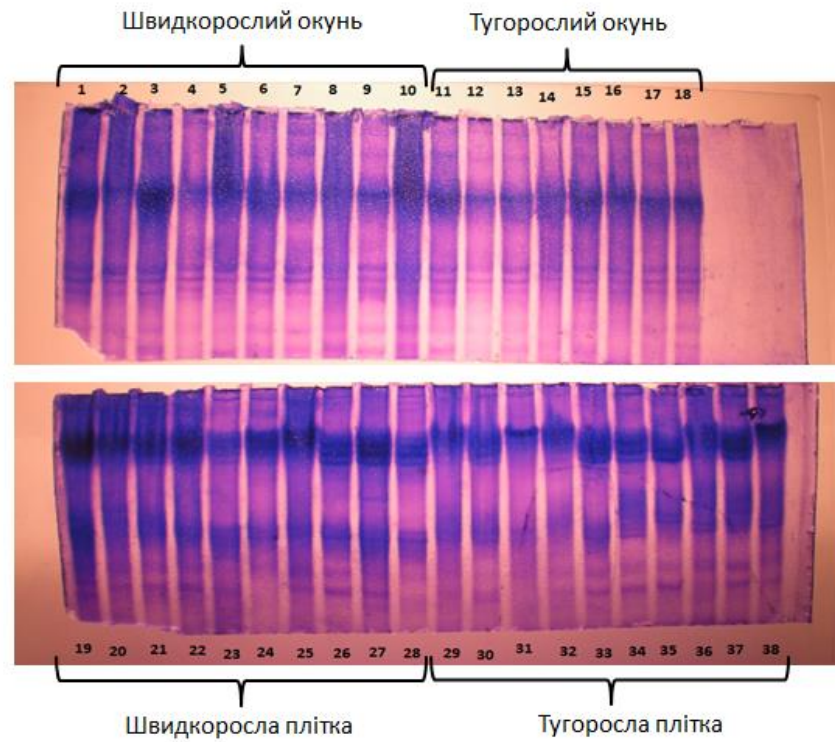


Рис. 6.5. Електрофореграма білків крові, локус *Tf*.

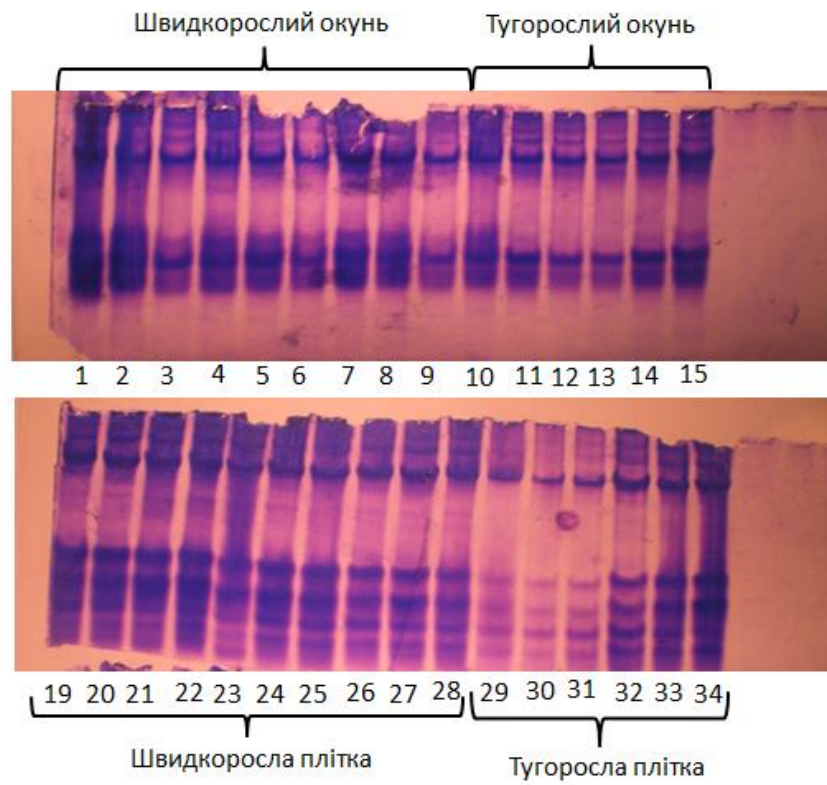


Рис. 6.6. Електрофореграма м'язової тканини плітки та окуня, локус *Pt*.

РОЗДІЛ 7. ОСОБЛИВОСТІ РОСТУ ТА ЖИВЛЕННЯ ЕКОМОРФОЛОГІЧНИХ ГРУП ПЛІТКИ ТА ОКУНЯ

7.1. Продукційні характеристики плітки та окуня

Здатність водної екосистеми до утворення органічної речовини у вигляді біомаси водяних рослин, безхребетних тварин і риб називають біопродуктивністю [154]. Однією з важливих продукційних характеристик риб є середній щорічний приріст маси тіла особин. Зважаючи на досліджену різницю в темпі росту між екоморфами в популяціях плітки та окуня, доцільно припустити, що дані субпопуляційні групи будуть мати специфічні особливості і за приростами маси тіла.

7.1.1. Темп росту та прирости плітки

Плітка з гирлової ділянки р. Віти була представлена переважно дрібними тугорослими особинами віком 1–9 років: середня довжина тіла дорівнювала 16,0 см, а маса – 119,8 г. Модальна розмірна група складалась з особин віком 3–5 років і мала довжину тіла 13–16 см, масу – 35,0–110,0 г.

Середні прирости довжини і маси тіла складали: 6,5 см і 4,6 г на першому році життя, на другому – 8,3 см і 30,5 г. Трирічні особини плітки додали 2,0 см і 26,5 г у довжині і масі тіла, а чотирирічні – 1,0 см і 9,0 г. На п'ятому році життя річний приріст складав 4,1 см і 114,5 г, а на шостому та сьомому роках – по 0,3 см і по 5,0 г в середньому, на восьмому – 0,2 см і 6,3 г.

Звертає увагу розподіл особин одного віку на групи з різними темпами росту, які значно відрізнялися між собою за лінійними показниками (рис. 7.1).

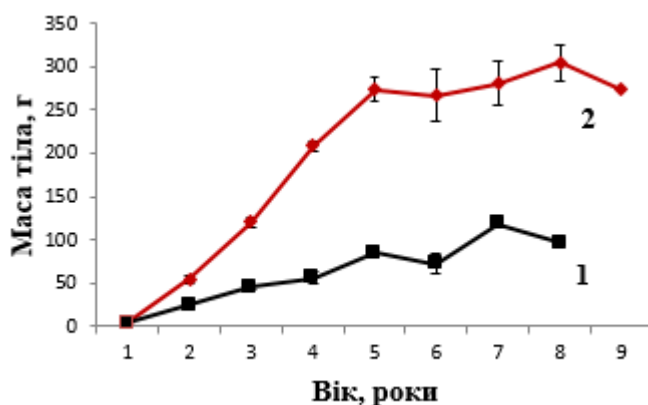


Рис. 7.1. Маса тіла різних екоморфологічних форм плітки: 1 – тугоросла плітка, 2 – швидкоросла плітка.

Враховуючи значну різницю між приростами маси тіла плітки різних екоморфологічних груп, вважаємо за необхідне розглядати їх окремо (рис. 7. 2).

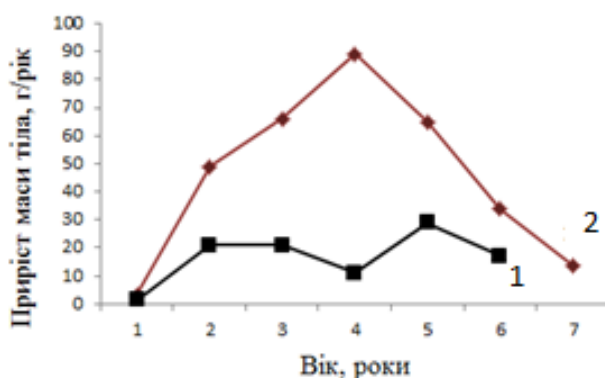


Рис. 7. 2. Прирости маси тіла плітки різних екоморфологічних груп: 1 – тугоросла плітка; 2 – швидкоросла плітка.

Середній приріст маси тіла плітки дорівнював 25,3 г/рік. В екоморфологічній групі швидкорослої плітки він складав 30,2 г/рік, а тугорослої – 11,1 г/рік.

Аналізуючи прирости швидкорослої плітки помітні два етапи прискорення росту (див. рис. 7.2): в 1–2 річному та в 3–4 річному віці, коли в першому випадку плітка переходить на живлення безхребетними, а в другому –

при досягненні довжини тіла 15 см та розвитку плоткових зубів – на живлення молюсками (дрейсеною). Для тугорослої плітки пік приросту спостерігається в 5 річному віці, коли її екземпляри також доростають до 15 см довжини та починають житися молюсками.

7.1.2. Темп росту та прирости окуня

Для окуня також існувало розмежування за лінійними параметрами між групами особин з різним темпом росту. Враховуючи, що самиці окуня можуть значно переважати самців за розмірами та масою тіла, доцільно було розглядати обидві статі різних екоморфологічних груп окремо (рис. 7.3).

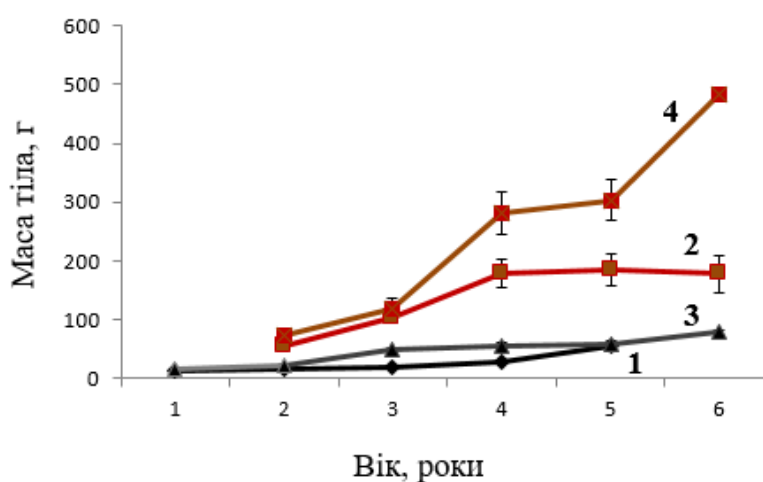


Рис. 7.3. Маса тіла окуня різних екоморфологічних груп: 1 – самці тугорослого окуня; 2 – самці швидкорослого окуня; 3 – самиці тугорослого окуня; 4 – самиці швидкорослого окуня.

Обидві статі тугорослої та швидкорослої екоморфологічних груп окуня демонстрували яскраво виражені відмінності за показниками середніх річних приростів (рис. 7.4).

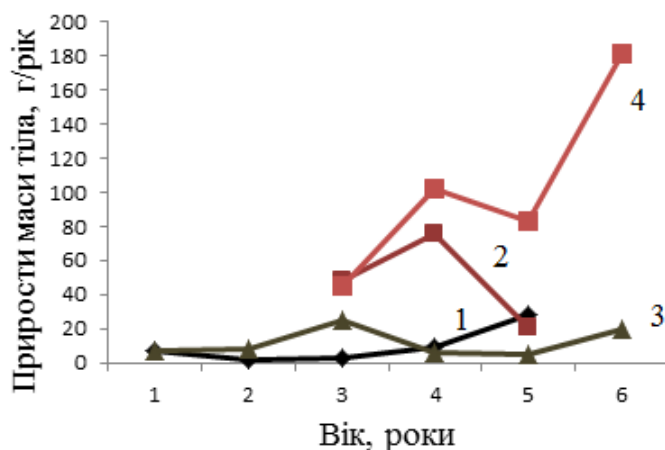


Рис. 7.4. Прирости маси тіла окуня різних екоморфологічних груп: 1 – самці тугорослого окуня; 2 – самці швидкорослого окуня; 3 – самиці тугорослого окуня, 4 – самиці швидкорослого окуня.

В цілому, середній річний приріст маси тіла самців окуня дорівнював 25,0 г/рік, а самиць – 48,3 г/рік. В екоморфі швидкорослого окуня у самців він складав в середньому 48,4 г/рік, а у самиць – 102,9 г/рік. В екоморфі тугорослого окуня середній річний приріст у самців становив лише – 9,7 г/рік, а у самиць – 11,8 г/рік.

Для самців і самиць швидкорослого окуня спостерігався інтенсивний ріст на 3–4 році життя, коли вони повністю переходили на хижацький спосіб життя, саме в цей час спостерігався найбільший приріст маси тіла. Після цього самці швидко сповільнювалися в рості, а самиці – дещо повільніше. Для тугорослого окуня найбільший приріст був характерний на 3 році життя.

7.2. Спектри живлення різновікових та екоморфологічних груп плітки та окуня

Живлення плітки та окуня добре описано в літературі в сезонному та віковому аспектах [184, 185, 114, 71, 100, 206, 203]. Відомо, що спектри живлення швидкорослих форм плітки та окуня відрізняються від таких у

тугорослих особин: у плітки, переважно, наявністю дрейсени в харчовій грудці, а у окуня – наявністю рибної поживи [144, 127, 213, 200]. Проте, існуючі дані мають загальний характер, та потребують доповнення щодо особливостей живлення окремих екоморфологічних груп плітки та окуня в сезонному та віковому аспекті.

7.2.1. Живлення різновікових та екоморфологічних груп плітки

У весняний і літній період в харчовій грудці плітки розмірами 7,5–13,0 см і віком 1–3 роки містилися переважно рослинні компоненти – до 87% від її маси. Частка одноклітинних водоростей в рослинній частині становила лише 5% від загальної маси грудки. Кушир та 3 види нитчастих водоростей складали 82% від загальної маси грудки. 13% харчової грудки припадало на тваринні організми: копепода та личинки хірономід. Індекси наповнення кишечників становили від 101,2 до 165,7⁰/₀₀₀ (формула 2.1).

Особини плітки розмірами більші за 13,0 см і віком 4–7 років у вмісті кишечників мали 67% рослинної поживи, яка складалася з куширу, нитчастих водоростей та невеликої кількості одноклітинних водоростей, 22% – дрібні черевоногі молюски та 11% – детрит. Величина індекса наповнення кишківника становила від 139,5 до 234,9⁰/₀₀₀.

Зміна співвідношення рослинної та тваринної поживи плітки при досягненні нею 13–15 см довжини тіла є цілком очікуваною, оскільки саме на цьому етапі у неї розвиваються глоткові зуби і вона переходить на живлення молюсками, якщо ті присутні в кормовій базі водойми [64, 42, 121]. У цьому аспекті живлення плітки довжиною тіла від 20,0 см у гирловій області р. Віти не є характерним, оскільки молюски не досягають значного розвитку, а дрейсена взагалі зустрічається спорадично. Тому склад харчової грудки особин цієї групи на 55–70% складається із рослинних решток, у тому числі водоростей, з молюсків переважають дрібні черевоногі.

В осінній період в кишечниках пліток всіх розмірів знайдено 42 види водоростей, з яких 37 Bacillariophyta. У всіх риб знайдені спори сальвінії. У особин розмірами від 7,5 до 13 см та віком 2–4 роки, вміст кишечників був представлений переважно рештками вищої водної рослинності, одноклітинними водоростями (з них 30% *Aulacoseira granulata*), нитчастими водоростями та їх епіфітами. Частка рослинних компонентів поживи складала 79% від маси харчової грудки. Також в кишечниках плітки поодинокі зустрічалися копеподи, дрібні черевоногі молюски (*Viviparus*), личинки Chironomidae, Coleoptera, Hemiptera та статобласти Bryozoa. Відомо, що плітка не живиться статобластами Bryozoa, проте вона може їх захоплювати разом з личинками хірономід із колоній моховаток, в яких ті мешкають [84]. Частка тваринної поживи складала 21%. Величина індекса наповнення кишківника у особин цієї розмірної групи становили від 79,8 до 155,5⁰/₀₀₀.

Особини розмірами більшими за 13 см і віком 4–6 років мали такий самий склад поживи, проте в дещо іншому співвідношенні рослинних та тваринних компонентів: відповідно 53% і 47%. При цьому частка молюсків складала 32% від загальної маси харчової грудки, а дрібних безхребетних – 15%. Значення індекса наповнення кишечника становили від 110,3 до 227,4⁰/₀₀₀.

За різницею у спектрі живлення всі досліджені особини були розділені на дві групи (табл. 7. 1).

Плітка віком від 0+ до 1 року мала середню довжину тіла 5,5 см, масу тіла 2,9 г, середня величина загального індексу наповнення кишківника дорівнювала 408⁰/₀₀₀, *lim* (347,0–480,0). Добовий раціон становив 0,09 г поживи на одну особину, а річний раціон – 19,52 г, враховуючи, що вегетаційний період тривав 210 діб (формула 2.2).

Таблиця 7. 1

Живлення плітки гирлової ділянки р. Віти (весна – осінь 2014–2015 рр.)

Кормові об'єкти	Тугоросла плітка		Швидкоросла плітка	
	Середній вміст у кишківнику, %	Частота зустрічання, %	Середній вміст у кишківнику, %	Частота зустрічання , %
Кушир	5–50	60	0–5	50
Нитчасті водорості (3 види)	50	80	0–10	50
Копеподи	5–20	10	5–20	25
Личинки хірономід	10–40	25	10–50	60
Одноклітинні водорості (42 види)	50–100	100	5–10	100
Черевоні молюски	15	15	30	60
Детрит	0–10	50	0–10	50
Спори сальвінії	1–5	5	–	–
Дрейсена	–	–	80	95
Coleoptera	10–20	7	10–20	30
Hemiptera	10–20	20	10–20	30
Статобласти Bryozoa	5–10	10	–	–

Дворічки мали середню довжину тіла 10,8 см, масу тіла 15,75 г, індекс наповнення кишечника дорівнював $197,6^{0}_{000}$, *lim* (134,0–289,0). Добовий раціон становив 0,59 г поживи, а річний раціон – 123,0 г. Трирічна плітка мал довжину тіла 12,8 см, масу – 44,8 г, величина загального індексу наповнення

кишківника становила $268,85^0_{/000}$, *lim* (28,0–340,0). Добовий раціон становив 1,7 г, а річний раціон – 364,8 г. Чотирирічки плітки мали середню довжину тіла 14,3 см, масу тіла 63,0 г, величина загального індексу наповнення кишківника дорівнювало $150,9^0_{/000}$, *lim* (79,8–234,9). Добовий раціон становив 2,3 г поживи на одну особину, а річний раціон – 489,3 г. Особини плітки віком 5 років мали середню довжину тіла 16,5 см, масу тіла 91,6 г. Середнє значення загального індекса наповнення – $173,3^0_{/000}$, *lim* (110,3–255,2). В середньому одна особина споживала 4,6 г корму за добу, а річний раціон становив 961,9 г. Шестирічна плітка, довжиною тіла 16,5 см і масою 94,8 г мала такі показники: середнє значення загального індексу наповнення – $155,4^0_{/000}$, *lim* (84,1–227,4). Відповідно, добовий раціон – 2,83 г, а річний раціон складав 841,81 г. Особини віком 7 років мали середню довжину тіла 17,6 м, вагу – 117,9 г. Індекс наповнення кишечника був $155,8^0_{/000}$, *lim* (121,2–249,3). Добовий раціон становив 4,0 г, а річний – 841,8 г. Восьмирічки плітки довжиною тіла 17,8 см і масою 118,9 г мали середнє значення загального індексу наповнення – $132,1^0_{/000}$, *lim* (112,1–239,4). Таким чином, добовий раціон – 3,7 г, а річний раціон складав 772,8 г. Отримані нами дані в цілому співпадають з літературними [132, 105, 98].

Популяція плітки р. Віти є неоднорідною за своєю морфобіологічною структурою [89] і характеризується наявністю повільно- та швидкорослих груп особин у стадії. В зв'язку з цим цікаво порівняти їх біологічні показники та темпи росту у вищевказаних групах. Для цього ми використали вибірки п'ятирічної плітки різних екоморфологічних груп (табл. 7.2). Швидкоросла плітка віком 5+ відрізнялась втричі більшими середньорічними приростами довжини та маси тіла та значно вищими показниками вгодованості за Фультоном (формула 2.8).

В спектрі живлення особин всіх вікових груп значну частку складала рослинна пожива (вищі водяні рослини та епіфітні водорості). Частка останніх була значно більшою в ранньовесняний та осінній періоди.

Таблиця 7.2

Біологічні показники екоморфологічних груп плітки, вік (5+), n=20 екз.

Показники	Тугоросла плітка	Швидкоросла плітка
Довжина тіла, см	14,5 ± 0,4	21,9 ± 0,4
Річний приріст довжини, см	0,6	1,8
Маса тіла, г	72,4 ± 5,1	283,7 ± 15,9
Приріст, г	25,4	75,0
Вгодованість за Фультоном	2,20	2,62
Індекс наповнення шлунку, ‰	162,2	195, 5
Добовий раціон, г	2,7	7,5

А в харчовій грудці зареєстровано до 50 видів водоростей, переважно діатомових, личинки Coleoptera, Hemiptera, Chironomidae, дрібні Gastropoda (переважно *Viviparus*, рідше дрейсена). Восени в кишечному вмісті була відмічена значна частка статобластів Bryozoa [89]. Отже, сезонна різниця в живленні плітки була виражена яскравіше, ніж серед різних вікових груп.

Спектри живлення різних екоморфологічних груп плітки відрізнялись більше за кількісним складом компонентів поживи, аніж за якісним: в харчовій грудці моллюскоїдної плітки частка дрейсени була в 2 рази більшою (30%), а частота зустрічання – в 4 рази більшою (60%).

Відсутність істотної різниці в спектрі живлення особин різних розмірних груп плітки пояснюється тим, що швидкорослі особини мають більшу територію для нагулу, а темп росту визначається характером живлення [105] в той час, як тугорослі особини скоріш за все прив'язані до свого біотопу.

7.2.2. Живлення різновікових та екоморфологічних груп окуня

В зимовий період окунь активно живився. В лютому молодь довжиною 6,0–8,0 см харчувалась планктонними рачками – циклопами (*Acanthocyclops* sp.), а також личинками дрібних комарів-дзвінців та волохокрильців.

В березні основу харчової грудки окуня розмірної групи 8,0–10,0 см складають бентосні організми: личинки бабок (*Aeschna* sp.), личинки Megaloptera (*Sialis flavilatera*) та личинки комарів-дзвінців (*Gluptotendipes* sp., *Cricotopus* sp.). Рідше траплялись мізиди (*Paramysis lacustris*), личинки лускатокрилих (Lepidoptera) та одноденок, а також дафнії та циклопи.

В червні молодь цієї розмірної групи активно живилась планктонними рачками (Calanoida: *Eurytemura* sp.) – кишківники були повністю заповнені цим харчовим об'єктом. Як другорядний харчовий об'єкт молодь споживає мізид, личинок бабок, одноденок, жуків, дрібних особин водяного віслючка (*Asellus aquaticus*).

В осінній період молодь цієї розмірної групи споживала дафній та личинок комарів-дзвінців (*Chironomus plumosus*, *Cricotopus silvestris*), бабок та жуків.

Розмірна група окуня довжиною 9,0–11,0 см взимку живилась бентосними організмами: личинками комарів-дзвінців (*Limnochironomus* sp.), вислокрилок, лускатокрилих (*Nimphula nimphaeta*), бабок. Поодинокі траплялись клопи і веслоногі рачки.

У весняний період особини окуня цієї розмірної групи також активно жились різноманітними бентосними безхребетними. Кишківники частини особин були на 90–100% заповнені водяними віслючками та личинками вислокрилок р. *Sialis*, а частини – личинками комарів-дзвінців та бабок (60–80%). Рідшу у харчових грудках траплялись гамариди, личинки одноденок та веслоногі рачки р. *Mesocyclops*.

Влітку молодь цієї розмірної групи активно харчувались водяними віслючками, личинками бабок та волохокрильців. Як другорядний харчовий об'єкт відмічені клопи та личинки жуків. В кишківниках особин цієї групи уже трапляються мальки та личинки риб, що пов'язано з масовим виходом молоді риб з ікри. Восени частина особин цієї групи переходить на живлення переважно планктонними рачками, як веслоногими, так і гіллястовусими.

Наповнення кишечника около 50%. У той же час частина особин продовжує споживати гамарид, мізид, личинок комарів-дзвінців, бабок і веснянок. Другорядне значення мають личинки жуків-плавунців. У цьому випадку наповнення кишківника досягає 100%.

Особини розмірної групи 12–15 см у зимовий період крім молоді риб активно споживали личинок комарів дзвінців і мізид. Наповнення кишківника становило до 100%. Зрідка у складі харчової грудки траплялась зелена п'явка *Erpobdella nigricollis*. Навесні (у березні) кишківники особин цієї групи були наповнені водяними віслюками, личинками волохокрильців, зустрічались клопи-гребляки. Слід відмітити, що особини цієї групи вже статевозрілі, тому активне живлення приходить на перед нерестовий період (березень–травень). З огляду на це на початку літа шлунки окунів переважно пусті, у складі харчових грудок поодинокі трапляються личинки бабок (*Aeschna grandis*, *Agrion* sp.), личинки жуків-плавунців, клопи, личинки комарів-дзвінців, залишки мушель черевоногих молюсків і дрібних риб. Восени харчові грудки окунів цієї розмірної групи переважно складались із залишків риб і личинок бабок.

Навесні окуні розмірної групи 16–21 см активно споживали рибу (плітка, плоскирка, дев'ятиголова колючка, бички). У їх кишківниках зустрічались також водяні віслючки, волохокрильці, клопи, личинки Megaloptera та навіть п'явки *Erpobdella nigricoides*. У окремих особин кишківники були повністю заповнені личинками бабок.

Влітку дорослі особини харчуються переважно рибою. Найчастіше це представники родини Коропових, такі, як плітка (до 7,0 см), густера (до 5,0 см), лящ, синець, білизна, укля, рідше – родини Окуневих та Бичкових. Крім риб, до складу харчової грудки входили личинки бабок, мушлі черевоногих молюсків, водяні клопи. В осінніх ловах особини цієї розмірної групи не траплялись.

Спектри живлення різних екоморфологічних груп окуня відрізнялись

більше за кількісним складом компонентів поживи, аніж за якісним. В харчовій грудці швидкорослого окуня порівняно з тугорослим, рибна пожива складала до 60%, а частота зустрічання – до 80%. В спектрі живлення був відсутнім детрит та присутні п'явки (до 30% вмісту) з частотою зустрічання 50% (табл. 7.3).

Таблиця 7.3

Живлення окуня гирлової ділянки р. Віти (весна–осінь 2014–2015 рр.)

Кормові об'єкти	Тугорослий окунь		Швидкорослий окунь	
	Середній вміст у кишківнику, %	Частота зустрічання, %	Середній вміст у кишківнику, %	Частота зустрічання, %
Личинки хірономід	20–50	90	20–30	50
Ракоподібні (циклопи, водяні віслучки, мізиди)	20–50	80	10–20	40
Личинки вислокрилок	10–20	50	0–10	20
Личинки бабок	20–40	30	0–10	25
Личинки лускатокрилих	10–30	25	0–10	20
Личинки жуків	0–20	10	0–10	10
Молодь риб	0–10	5	20–60	80
Детрит	0–5	10	–	–
П'явки	–	–	10–30	50

Велика площа заростання заток вищими водними рослинами забезпечує оптимальні умови для живлення молоді окуня, а отже, перехід його на живлення рибою не є обов'язковим за таких умов [214]. В результаті темп

росту молоді окуня сповільнюється, він формує тугорослу екоморфу «трав'яника».

Спектр живлення окуня відображає стан кормової бази водойми. У випадку відсутності молоді риби цей хижак переходить на живлення бентосними організмами. У випадку малої кількості або відсутності цього харчового об'єкту окунь може навіть переходити до канібалізму, але в наших польових дослідженнях таке явище відмічене не було.

Оскільки окунь хижак, а у хижаків живлення відбувається нерівномірно, і травлення може тривати декілька діб (в залежності від складу поживи), тому для більш точного визначення раціонів окуня ми використали формулу балансового рівняння Г.Г. Вінберга [31], яка пов'язує раціон з інтенсивністю обміну та швидкістю росту.

Розрахунок провели на основі щорічних приростів окуня (табл. 7.4).

Таблиця 7.4

Щорічні прирости окуня гирлової ділянки р. Віти (г)

Вік, роки	1	2	3	4	5	6
Сер. маса тіла, г	1,9	18,9	23,0	33,7	63,3	72,7
Приріст	3,8	15,0	4,1	10,7	29,6	9,4

Калорійність окуня – 880 кал. Приріст однорічок окуня – 3,81 г, тобто 3352,8 кал. Витрати однорічки окуня на обмін за рік:

$$Q = 7800 \times 1,9^{0,8} = 13034,59 \text{ кал.}$$

Річний раціон однорічки окуня:

$$P = 1,25(3352,8 + 13034,6) = 20484,25 \text{ кал}$$

Таким же чином ми розрахували раціони для всіх вікових груп окуня. Раціон дворічок окуня дорівнював 118653,6 кал, трирічок – 124187,7 кал, чотирирічок – 174348,9 кал, п'ятирічок – 301893,6 кал, шестирічок – 310954,1 кал.

Відтак середній річний раціон однієї особини окуня вагою 35,89 г

складає 175,087 ккал, що співпадає з літературними даними [73].

7.3. Особливості росту молоді екоморфологічних груп окуня

Однією з гіпотез щодо причин розподілу риб на декілька екоморфологічних груп було припущення, що личинки, які викльовуються першими, краще виживають і ростуть. Згодом істотно випереджаючи в рості личинок більш пізнього викльову, і формують основу для «мажоритарної» екоморфологічної групи.

В обох екоморфологічних групах окуня за однакових умов у виборці личинок I доби виходу з ікри виживання молоді виявилось значно вищим, ніж у вибірках личинок II та III доби. В процесі розвитку було зареєстровано дві хвилі високої смертності личинок окуня: на 6-й та 14-й день личинкового розвитку, що пояснюється проходженням критичних періодів при переході з етапу на етап. Для личинок тугорослої екоморфи був характерним найвищий ступінь різноякісності для вибірки личинок окуня I доби виходу з ікри. Наприкінці експерименту личинки I доби виходу знаходились на етапах розвитку: D2, G, E у співвідношенні 2:2:1; личинки II доби виходу – на етапах: D1, D2 у співвідношенні 1:4; всі личинки III доби виходу знаходились на етапі: C1 (рис. 7.5).



Рис. 7.5. Розподіл личинок тугорослого окуня за етапами розвитку наприкінці експерименту (19 доба) в залежності від доби виходу з ікри.

В процесі розвитку найбільшу різноякісність личинки тугорослого окуня проявили, починаючи з 12 доби експерименту (табл. 7.5).

Таблиця 7.5

Довжина тіла личинок тугорослого окуня за етапами розвитку, мм, $M \pm m$

Етапи розвитку	24.04.15.	30.04.15.	05.05.15.	11.05.15.
A	5,9 $\pm$ 0,1	—	—	—
B	—	6,3 $\pm$ 0,2	—	—
C1	—	8,1 $\pm$ 0,1	8,4 $\pm$ 0,1	—
C2	—	—	8,6 $\pm$ 0,1	—
D1	—	—	9,4 $\pm$ 0,1	—
D2	—	—	10,1 $\pm$ 0,1	13,1 $\pm$ 0,1
E	—	—	—	17,00
G	—	—	—	20,5 $\pm$ 0,5

Личинки швидкорослої екоморфи окуня демонстрували найвищий ступінь різноякісності у вибірці личинок II доби виходу з ікри (рис. 7.6). Наприкінці експерименту личинки I доби виходу знаходились на етапах розвитку: D1, D2 у співвідношенні, що наближалось 2:1, а личинки швидкорослого окуня II доби виходу – на етапах: C2, D1, E у співвідношенні 2:2:1.

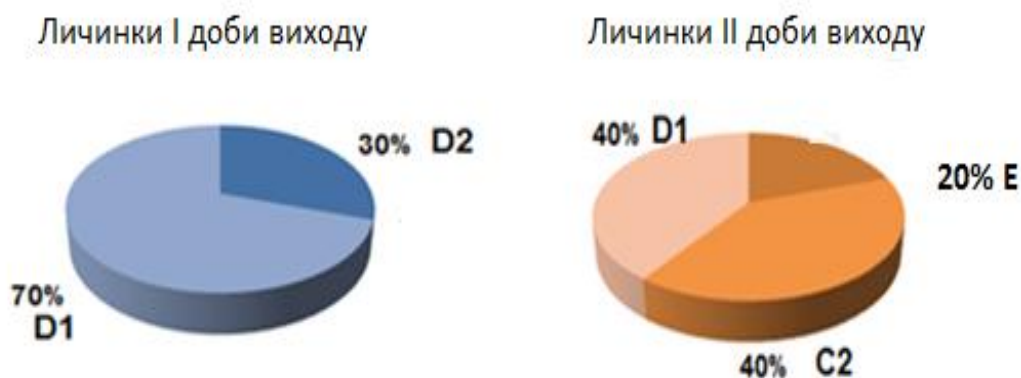


Рис. 7.6. Розподіл личинок швидкорослого окуня за етапами розвитку наприкінці експерименту (19 доба) залежно від доби виходу з ікри.

В обох екоморфах були зареєстровані окремі випадки канібалізму серед личинок окуня, починаючи з етапу розвитку Е.

7.4. Трофічні взаємовідносини у популяціях плітки та окуня

Зазвичай, взаємовідносини окуня та плітки в екосистемі річки розглядають за типом хижак-жертва. Проте, на нашу думку, вони можуть бути набагато різноманітнішими.

На ранніх етапах розвитку молодь плітки споживає фіто- та зоопланктон: одноклітинні водорості, циклопи, церіодафній та дафній [184, 114]. Молодь окуня на ранніх етапах розвитку є більшим стенофагом та живиться спочатку коловертками, копеподами, кладоцерами, а потім церіодафніями і дафніями [100].

Між молоддю обох видів можуть виникати конкурентні взаємовідносини за умов погіршення кормової бази водойми. Подібна ситуація зберігається протягом першого року життя, коли за умов обмежених ресурсів плітка може живитися синьо-зеленими водоростями та детритом, що виводить її з-під конкуренції з окунем, який є більш спеціалізованим щодо живлення бентосними безхребетними організмами [130, 211]. В той же час, плітка, як більш конкурентоспроможний вид може пригнічувати молодь окуня віком 0+ і, таким чином, призводить до елімінації більшої частини його генерації в перше літо життя [210, 212, 211, 196].

Проте, за умови виникнення конкурентних стосунків, частина молоді окуня раніше переходить на хижацький тип живлення. Так, за результатами наших досліджень, личинки окуня стають здатними до живлення личинками інших видів вже на етапі розвитку Е. Такі екземпляри окуня значно прискорюються в рості та рано переходять на повністю хижацький спосіб живлення. В свою чергу, інші екземпляри окуня почнуть сповільнюватися в розвитку та на все життя залишаться тугорослими.

Плітка виходить з-під пресу хижаків при досягненні висоти тіла від 5 см. Швидкорослі особини роблять це швидше, а тугорослі мають більше шансів стати поживою хижаків.

Такий розподіл особин плітки та окуня за типами живлення створює підґрунтя для формування в екосистемі водойми їх екоморф з різними темпами росту, які в подальшому будуть займати різні біотопи та, фактично, поводитись, як різні види.

Спектри живлення дорослих екземплярів різних екоморфологічних груп плітки та окуня суттєво відрізняються. Швидкоросла плітка стає переважно молюскоїдною, а швидкорослий окунь веде хижацький спосіб життя та живиться рибою.

Усереднені дані живлення особин швидкорослої плітки свідчать, що близько 80% харчової грудки досліджених екземплярів припадало на молюсків, всі інші компоненти складали незначну частку грудки. Щодо живлення швидкорослого окуня, то за результатами аналізу бачимо, що основними компонентами в харчовій грудці окуня були молодь риб, личинки хірономід та дрібні ракоподібні, в той час, як у тугорослого окуня рибної поживи не відмічалось взагалі за весь період досліджень.

Індекс подібності живлення (ІПЖ), розрахований з усереднених даних щодо живлення статевозрілих екземплярів плітки та окуня тугорослої та швидкорослої екоморфологічних груп для особин з довжиною тіла від 10,0 до 20,0 см, продемонстрував, що в першому випадку плітка та окунь конкурують за поживний ресурс (ІПЖ = 0,71) (табл. 7.6). В другому випадку – знаходяться, скоріше, у взаємостосунках за типом «хижак-жертва» (ІПЖ = 0,3) по відношенню до молоді плітки обох екоморфологічних груп.

Таблиця 7. 6

Спектри живлення плітки та окуня різних екоморфологічних форм, %

Об'єкти живлення	Тугоросла екоморфа		Швидкоросла екоморфа	
	Плітка	Окунь	Плітка	Окунь
Кушир	4	—	—	—
Нитчасті водорості	23	—	1	—
Личинки хірономід	8	30	5	18
Одноклітинні водорості	23	—	1	—
Черевоні молюски	13	—	20	—
Детрит	4	5	—	—
Спори сальвінії	2	—	—	—
Дрейсена	—	—	60	—
Личинки жуків	8	—	5	2
Личинки клопів	8	—	5	—
Статобласти Bryozoa	3	—	—	—
Ракоподібні	4	20	—	11
Личинки вислокрилок	—	10	—	2
Личинки бабок	—	25	—	2
Личинки лускатокрих	—	10	—	2
Молодь риб	—	—	—	54
П'явки	—	—	—	9

Отже, трофічні взаємовідносини між представниками різних екоморфологічних груп плітки та окуня виходять за рамки «хижак-жертва» та є набагато складнішими.

7.5. Роль екоморфологічних груп плітки

Енергетичний баланс екосистеми гирлової ділянки р. Віта полягає у взаємодії основних угруповань гідробіонтів, що здійснюють перетворення речовини та енергії. Найбільш вагомий внесок в нього складають такі угруповання, як вища водна рослинність і фітопланктон (продуценти) та

зоопланктон, зоофітос, зообентос, іхтіофауна (консументи), а також мікробіота як редуценти.

Роль окремих екоморфологічних груп плітки в потоках речовини та енергії в річкових екосистемах встановлювали на прикладі популяції плітки р. Віти.

Співвідношення особин тугорослої та швидкорослої частин популяції плітки гирлової ділянки р. Віти дорівнювало 13:1 та відповідно, становило 93 і 7% особин. Співвідношення калорійності раціонів тугорослої та швидкорослої екоморфологічних груп плітки наближалось до 1:2 (табл. 7.7).

Таблиця 7.7

Енергетичні показники різних екоморфологічних груп плітки

Показники	Плітка		
	Тугоросла	Швидкоросла	В цілому
Частка особин в популяції, %	92,9	7,1	100,0
Маса особин у вибірці, г	12410,0	1652,3	14062,3
Біомаса, Дж	2608392	347279	2955672
Витрати енергії на розмноження, Дж	344570	62650	407218
Приріст, Дж	21124	67364	88488

На розмноження особини з низьким темпом росту витрачали приблизно 13% енергетичного бюджету, а швидкорослі – 18%.

Після викльову личинок з ікри починався їх інтенсивний ріст, розвиток та диференціація на екоморфи, при цьому швидкоросла плітка витрачала на прирости в 3 рази більше енергії, ніж тугоросла.

Таким чином, екоморфологічні групи плітки та окуня відрізняються між собою не тільки за морфологічними та біологічними показниками, а також за особливостями енергетичних витрат на ріст, розвиток та розмноження, що в сукупності надає їм можливості займати різні екологічні ніші та забезпечує реалізацію стратегії виживання та поширення виду.

РОЗДІЛ 8. ЕКОЛОГІЧНІ АСПЕКТИ ФОРМУВАННЯ СТРУКТУРИ ПОПУЛЯЦІЙ ПЛІТКИ ТА ОКУНЯ В РІЧКАХ РІЗНОГО ТИПУ (УЗАГАЛЬНЕННЯ)

Екоморфологічні групи тугорослих та швидкорослих особин плітки та окуня були виявлені майже в усіх досліджених типах річок (великих, середніх, малих). Виключення складали лише популяції плітки з Олександрівського водосховища та окуня протоки Козачої, які характеризувалися однорідністю морфологічної структури та були представлені екоморфологічними групами особин з високим темпом росту.

Для популяцій плітки великих річок (р. Десна, протоки Дніпра) було характерним чисельне переважання швидкорослих особин, частка яких в популяціях плітки складала 91%. Різниця між групами тугорослої та швидкорослої плітки з гирлової ділянки річки Десни не була виражена однозначно за результатами аналізу морфологічних ознак в просторі головних компонент та проявлялася переважно у різній довжині тіла у особин однакового віку. Проте, результати дискримінантного аналізу та тесту MANOVA підтверджують, що в популяції дніпровської плітки таки є розподіл на дві екоморфологічні групи: тугорослої та швидкорослої моллюскоїдної плітки, які мають на графіках невелику зону перекриття, що можна пояснити вільним схрещуванням між особинами обох груп під час нересту.

Результати статистичного аналізу даних стада плітки протоки Козачої чітко показали на графіках дві субпопуляції *R. rutilus*, які відрізнялися як довжиною, висотою та товщиною тіла, так і сукупністю інших ознак (l_c , l_r , d_o , h_o , h_c , h_{c1}).

Розмірно-вікова мінливість тугорослої плітки гирлової ділянки р. Десни виражалася переважно в різниці довжини тіла. З віком особини плітки ставали більш високотілими та товщими, а розміри голови, навпаки, зменшувалися. Напрямок змін пропорцій тіла є цілком закономірним та відповідає літературним даним [26]. Незначний прояв морфологічної мінливості в різних

вікових групах порівняно з літературними даними пояснюється тим, що її часто визначали за розмірними, а не віковими групами.

Розмірно-вікова мінливість в групі швидкорослої плітки р. Десни була виражена слабо і проявлялася переважно також за різницею в довжині, висоті та товщині тіла, довжині рила та ширині лоба, які з віком збільшувалися, а от діаметр ока, навпаки, зменшувався. Напрямок змін був типовим для цього виду. В цілому, напрямок змін був типовим, а ступінь прояву ознак – низьким.

Розмірно-вікова мінливість швидкорослої молюскоїдної плітки протоки великої річки (пр. Козачої) також була виявлена слабо, краще проявлялася в молодших вікових групах. В старших групах не визначалася взагалі.

Для плітки середньої річки (р.Віти) було характерним переважання частки тугорослих особин в популяції, які складали 93% та відрізнялися як довжиною, висотою та товщиною тіла, так і сукупністю морфометричних індексів голови (lc , lr , do , ho , hc , hc_1).

Розмірно-вікова мінливість тугорослої плітки гирла р. Віти проявлялася за невеликою кількістю ознак. Найбільша кількість відмінностей спостерігалася у 1–3 річному віці, характерним було зменшення кількості відмінних ознак в наступних вікових групах. З віком у пійманих екземплярів збільшувалася довжина і товщина тіла, зменшувалися відносні розміри голови, проте висота її зростала. Також зменшувалися довжини спинного і черевного плавців.

Подібні зміни розмірно-вікової мінливості тугорослої плітки є цілком характерними для виду і описані низкою дослідників [26, 70, 72]. Незначна розмірно-вікова мінливість плітки з цього району досліджень може пояснюватись низькими темпами росту особин, широким діапазоном довжин тіла в кожній віковій групі, що перекриваються між собою, та низькою представленістю молюсків в спектрі живлення досліджуваних особин. Відмінності за рядом меристичних ознак в старших вікових групах можуть відображати «запливи» крупних особин плітки з Козачої протоки.

Статевий диморфізм швидкорослої плітки був виражений лише в групі трирічних особин, самиці яких мали меншу антепектральну відстань і коротші грудні плавці та більшу висоту лоба.

Статевий диморфізм тугорослої плітки у вибірках з усіх районів досліджень був майже не виражений. Самиці мали більшу товщину тіла, голову і довжину риля та дещо меншу висоту хвостового стебла, ніж самці. Різниця за кількістю розгалужених променів в анальному плавці пояснюється, скоріше за все, наявністю у виборці невеликої кількості особин плітки з протоки Козачої, що запливають у р. Віту в пошуках місць для нересту.

Зазвичай, статевий диморфізм у плітки проявляється набагато яскравіше, порівняно з нашими даними, та за більшою кількістю ознак: самці мають довший спинний і черевні та грудні плавці, а самиці характеризуються вищим тілом та довшою антеанальною відстанню [72, 137, 44]. Різниця між статями *R. rutilus* добре описана багатьма дослідниками [72, 44, 140, 70, 137, 28]. Звичайно вона виражається в тому, що самиці крупніші, мають більш високе тіло й голову, коротші спинний та парні плавці.

Аналіз морфологічної мінливості між групами тугорослої і швидкорослої плітки показав досить низький ступінь прояву мінливості ознак, проте чіткий напрямок відмінностей між вибірками. Морфологічна група швидкорослої плітки виділялася більшими розмірами тіла (довжина, товщина і висота) та меншими розмірами голови (її довжина і нижньої щелепи, діаметр ока). Аналізуючи характер відмінностей швидкорослої плітки порівняно з тугорослою, можна відмітити, що перша була крупнішою, мала вищу, проте меншу голову і діаметр ока та довше рилю. Загальний характер змін свідчить про її більш високий темп росту.

В екоморфологічній групі тугорослої плітки найбільша кількість особин була представлена екземплярами чотирирічного віку, а в екоморфологічній групі швидкорослої плітки пік чисельності припадав на особин п'ятирічного віку (рис. 8.1).

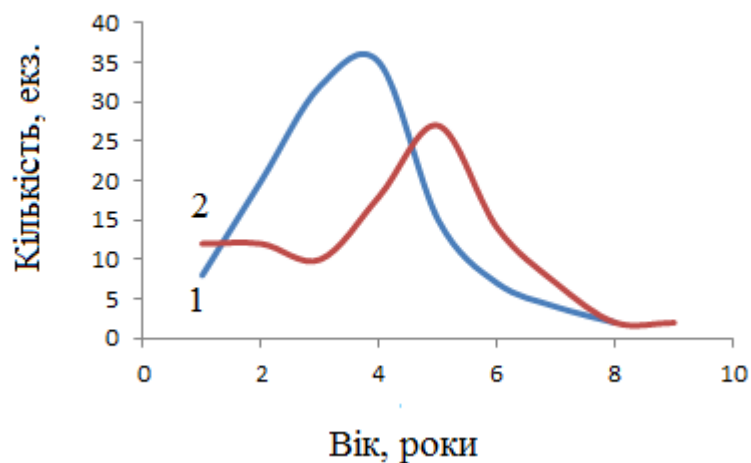


Рис. 8.1. Віковий розподіл плітки за екоморфологічними групами: 1 – тугоросла плітка, 2 – швидкоросла плітка.

Обидві екоморфологічні групи плітки значно різнились за біологічними показниками (табл. 8.1).

Таблиця 8.1

Біологічні показники екоморфологічних груп плітки, $M \pm m$

Вік, роки	Групи плітки	Плодючість, тис. ікринок	Маса тіла, г	Довжина тіла, см	N, екз.
4	Швидкоросла плітка протоки Козачої	30,180	205,0±2,0	19,9±0,7	5
5		36,715	240,3±24,7	20,8±0,6	8
6		40,805	256,0±39,2	21,1±1,0	6
7		33,970	302,5±51,1	21,8±0,9	5
8		—	—	—	—
9		35,720	244,0	20,5	1
3	Тугоросла плітка р. Віти	7,060	55,4±4,7	13,5±0,3	5
4		8,189	62,4±4,6	14,2±0,4	6
5		16,726	68,5±8,4	14,5±0,6	5
6		19,500	72,5±6,2	15,0±0,3	6
7		22,510	128,1±40,6	17,8±1,7	3
8		9,919	73,4	15,0	1

Показники абсолютної плодючості самиць (табл. 8.2), а також розмірно-масові показники крупної моллюскоїдної плітки були ближчими до плітки з

Канівського водосховища, а тугорослої – до плодючості плітки з Верхнього Дніпра [95, 166].

Таблиця 8.2

Абсолютна плодючість плітки, тис. ікринок

Водойма	Вік, роки				N, екз.	Дані
	3	4	5	6		
Верхній Дніпро	4,0	7,3	10,4	18,6	252	Н.А. Константиновой, 1973.
Канівське водосховище	10,3	15,5	30,0	40,2	188	К.А. Снежиной, 1982.
Гирло Віти	7,1	19,2	26,7	30,2	51	Наші дані, 2014–2016.

В середньому показники абсолютної плодючості плітки гирлової ділянки р. Віти наближались до показників плодючості плітки з Канівського водосховища.

За темпом росту плітка гирлової ділянки р. Віти мала нижчі показники, ніж плітка з Канівського водосховища, хоча дещо наближалася до неї за показниками довжини тіла в окремих вікових групах (табл. 8.3).

Таблиця 8.3

Лінійні розміри плітки

Водойма	Вік, роки						N, екз.	Дані
	3	4	5	6	7	8		
Середня довжина тіла, см								
Канівське водосховище	15,1	16,3	18,9	22,3	24,7	26,9	295	В.В. Цедик, 2003.
Гирло р. Віти	13,6	14,6	18,7	19,0	19,3	19,5	239	Наші дані, 2014–2015

Слід зазначити, що звертає увагу розподіл особин одного віку на групи з різними темпами росту, які значно відрізнялися між собою за лінійними показниками (рис. 8.2, 8.3).

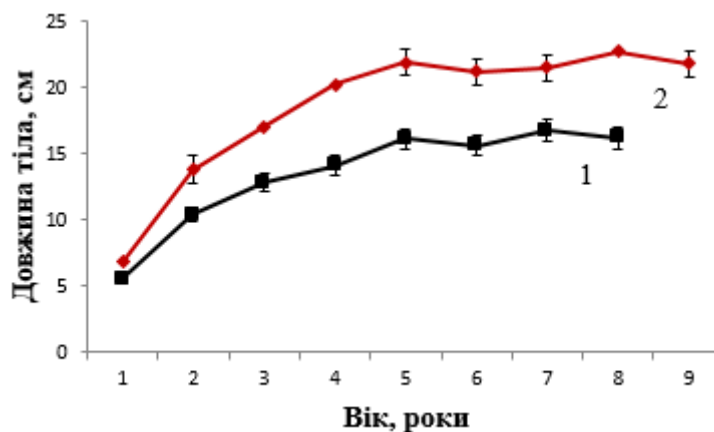


Рис. 8.2. Довжина тіла різних екоморфологічних форм плітки: 1 – тугоросла плітка, 2 – швидкоросла плітка.

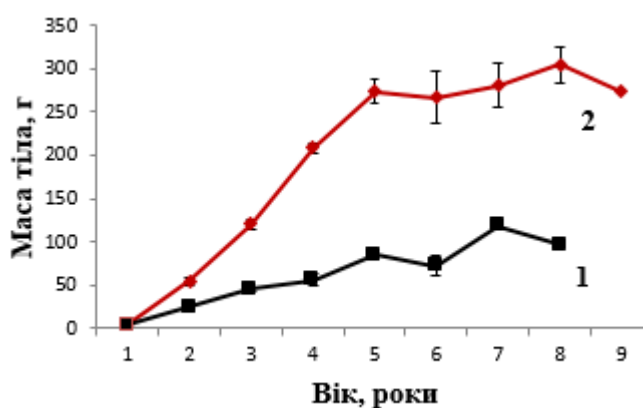


Рис. 8.3. Маса тіла різних екоморфологічних форм плітки: 1 – тугоросла плітка, 2 – швидкоросла плітка.

Вік усіх досліджуваних особин в обох екоморфологічних групах не перевищував 9+, що характерно для річкової плітки, в той час, як плітка з водосховищ характеризується більшою тривалістю життя.

Відмічено, що за несприятливих умов середовища, при обмеженій кормовій базі молодь швидкорослої молюскоїдної форми плітки до статевого дозрівання мала високий темп росту, який значно сповільнювався після дозрівання.

Популяція плітки малої річки характеризувалась певними особливостями. Дослідження ювенільної частини популяції плітки *R. rutilus*

показало, що молодь в ставку Двірець була сконцентрована переважно вздовж берегів, на відстані до 1 м від урізу води. Взаємний розподіл молоді при цьому залежав від їх розмірів: личинки старшого віку утворювали відокремлені зграйки, в той час як ембріони та ранні личинки тримались розосереджено.

Дрифт личинок плітки за течією (в річковій ділянці) навесні пояснюється вертикальними переміщеннями частини ембріонів в товщі води, одразу після виходу з ікринок [103, 104], та виходом їх у відкриту зону ставка, де вони зносилися за течією до водоспадного колодця. Цей шлях міграції забезпечував розселення молоді плітки вниз за течією річки, оминаючи запруды, які створюють нездоланні перешкоди для дорослих риб [190].

Статеве дозрівання переважної частини особин плітки відбувалось у віці 2+, ювенільних особин старшого віку майже не зустрічалось. Відомо, що, зазвичай плітка дозріває в 2–3-річному віці, а самиці плітки з більш високим темпом росту – переважно в 3 роки [94]. Низькі показники індивідуальної абсолютної плодючості риб легко пояснюються дрібними розмірами плідників.

Низький рівень морфологічної мінливості та відсутність статевого диморфізму в групі тугорослої плітки можна пояснити низьким темпом росту. І, хоча для коропових риб є характерним широке коливання лінійних показників, майже повна відсутність морфологічної мінливості *R. rutilus* між різними віковими групами в літературі не згадується.

В складі тугорослої морфологічної групи переважали особини молодших вікових груп (1–3 роки). Старші вікові групи були представлені у невеликій кількості.

За сукупністю екологічних та морфологічних ознак досліджена популяція плітки мала у складі дві екоморфологічні групи, серед яких переважала тугоросла плітка (93% особин), яка характеризується дрібними розмірами, зниженим темпом росту після дозрівання та вкороченим життєвим циклом, порівняно з популяціями з інших річок [89, 50]. Статеве дозрівання у

таких особин наступало, як правило, на рік раніше, ніж у більш швидкорослих форм.

Екоморфа швидкорослої моллюскоїдної плітки складала невелику частку (3%) від усіх особин в популяції.

Розподіл популяції риб на певні групи особин із своїми специфічними зв'язками з біотичними та абіотичними факторами середовища формує особливості екологічної структури популяції риб цього виду. Утворення окремих морфологічних груп особин в просторі, пов'язаних з різницею в живленні, розмноженні та переміщенні їх в просторі є елементом екологічної структурованості популяцій [188]. Для окуня протоки великої річки характерною була відсутність морфологічної та біологічної неоднорідності популяційної структури. В середніх та малих річках популяція окуня була представлена екоморфологічними групами тугорослого та швидкорослого окуня з переважанням тугорослої частини популяції (93 та 95% відповідно для середніх та малих річок).

Розмірно-вікова мінливість тугорослого окуня проявлялася за незначною кількістю ознак. Особини окуня в віці 2+ характеризувалися більшою відносною довжиною тіла і меншою – хвостового стебла, ніж річники. В трирічному віці окунь відрізнявся більшою довжиною основи спинного плавця та пластичними ознаками голови: меншими показниками do і hc_1 . В наступній віковій групі була відмічена різниця лише за ID_2 , вона була меншою у чотирирічного окуня. В наступних вікових групах розмірно-вікової мінливості за пластичними ознаками виявлено не було. За меристичними ознаками морфологічної мінливості у різновікових виборках тугорослої форми *P. fluviatilis* виявлено не було.

Статевий диморфізм тугорослого окуня р. Віти в трирічному віці виражений за низкою ознак: самиці були крупнішими, мали більшу H , hc та менші do і do_1 . Самиці 4+ відрізнялися від самців більшою l та коротшим pl .

Плодючість самиць окуня середньої річки наближалась до плодючості окуня з великих водойм (табл. 8.4).

Таблиця 8.4

Абсолютна індивідуальна плодючість окуня, тис. ікр.

Вік	3	4	5	6	7	n	Дані
Гирлові водойми р. Дунаю	12,1	20,8	32,1	49,5	–	70	Мороз, Співак, 1969
Кременчуцьке водосховище	–	38,9	27,8	31,6	–	69	Зубенко, 1973
Гирло р. Віти	14,1	31,9	50,8	47,1	24,9	34	Наші дані, 2014– 2017

В уловах зустрічались особини однакової статі та віку, що значно вирізнялись за розмірно-масовими показниками (рис. 8.4 та 8.5).

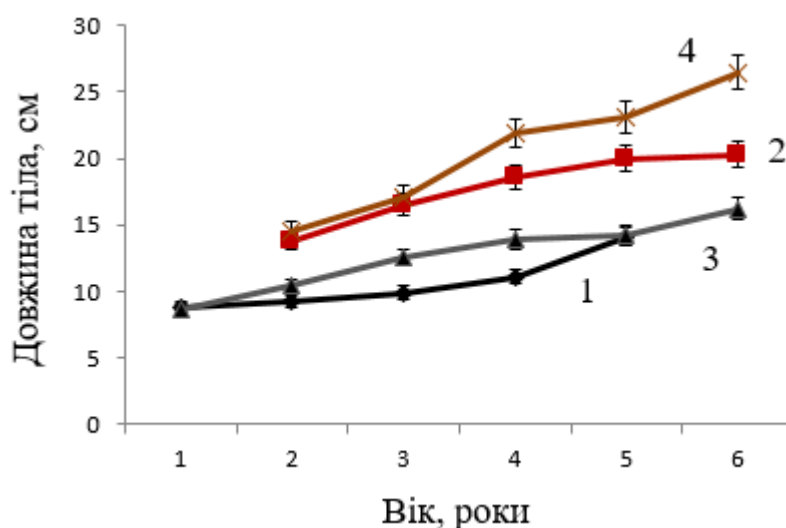


Рис. 8.4. Довжина тіла різних екоморфологічних груп окуня *Perca fluviatilis*: 1 – самці тугорослого окуня; 2 – самці швидкорослого окуня; 3 – самиці тугорослого окуня; 4 – самиці швидкорослого окуня.

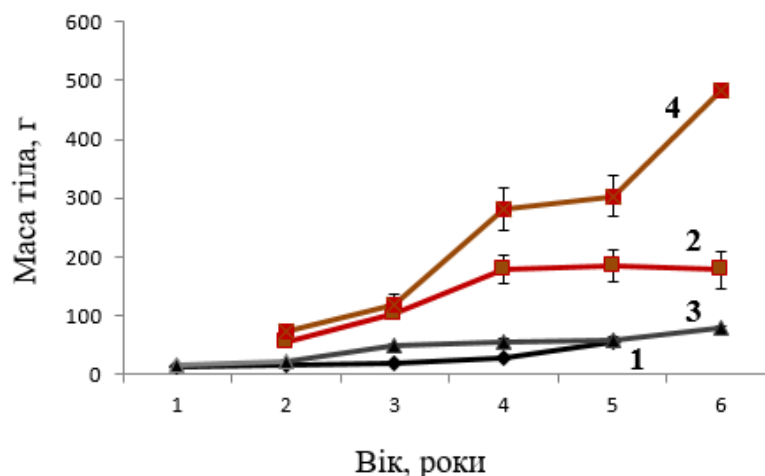


Рис. 8.5. Маса тіла різних екоморфологічних груп окуня *Perca fluviatilis*: 1 – самці тугорослого окуня; 2 – самці швидкорослого окуня; 3 – самиці тугорослого окуня; 4 – самиці швидкорослого окуня.

За темпом росту екземпляри з екоморфологічної групи глибинного окуня гирлової ділянки р. Віти схожі до окуня з Кременчуцького водоймища, проте мали короткий термін життя (табл. 8.5).

Таблиця 8.5

Розмірно-масовий склад окуня гирлової ділянки р. Віти

Водойма	Вік, роки							Дані
	2	3	4	5	6	7	8	
Середня довжина (см) і маса (г) тіла самців								
Верхня частина Кременчуцького водосховища	<u>11,2</u> 31	<u>13,4</u> 52	<u>15,6</u> 77	<u>16,5</u> 99	<u>19,5</u> 157	<u>22,5</u> 280	<u>29,5</u> 490	Зубенко, 1971–1972
Гирло Віти	<u>13,8</u> 55	<u>16,5</u> 103	<u>18,6</u> 179	<u>20,0</u> 185	<u>20,3</u> 177	–	–	Наші дані, 2014–2017
Середня довжина (см) і маса (г) тіла самиць								
Верхня частина Кременчуцького водосховища	<u>12,2</u> 38	<u>14,0</u> 65	<u>16,7</u> 111	<u>20,6</u> 209	<u>23,8</u> 320	<u>26,9</u> 453	<u>30,9</u> 612	Зубенко, 1971–1972
Гирло Віти	<u>14,5</u> 72	<u>17,1</u> 117	<u>21,9</u> 280	<u>23,1</u> 303	<u>26,5</u> 484	–	–	Наші дані, 2014–2017

Для популяції окуня малої річки був характерним низький рівень розмірно-вікової мінливості та відсутність статевого диморфізму, а також більш раннє дозрівання та скорочений термін життя. Близько 20% особин окуня вперше нерестували вже в віці 1+: самці при довжині тіла 6,1 см та вазі 4,13 г, а самиці – при довжині 7,6 см та масі 9,68 г, що для окуня, зазвичай, не характерно [134, 140, 136]. Окуня старше п'ятирічного віку виловлено не було.

Особливості розмірно-вікової мінливості та відсутність статевого диморфізму тугорослої форми окуня свідчать про його вкрай низький темп росту, що, вирогідніше за все, обумовлено особливостями живлення цих особин.

Таким чином, встановлені морфобіологічні особливості дозволяють стверджувати, що популяції плітки та окуня у водоймі можуть складатися з декількох екоморфологічних груп, які різняться розмірами і пропорціями тіла, темпом росту тощо. Існування особин з різним темпом росту було відмічено для карася і плоскирки [47, 53], відомі морфологічні групи ляща [141]. Для хижих видів риб наявеість екоморфологічних груп в межах популяції відмічали [214, 204, 205, 162].

На прикладі популяцій плітки та окуня можна впевнено стверджувати, що подібне явище є закономірним як для мирних, так і для хижих видів риб при цьому співвідношення груп з різним темпом росту в популяції риб є залежним від типу водойми.

У великих водоймах, великих річках, їх протоках, водосховищах тощо, більшу частку мають швидкорослі екземпляри, на долю тугорослих часто припадає менше 10% в популяції риб. В середніх та малих річках можна спостерігати протилежне явище – частка тугорослих екземплярів складає більше 90%.

Розподіл на екоморфологічні групи у риб відбувається в ранньому віці, на етапах пізніх личинок як для мирних, так і для хижих видів, та є

пристосуванням популяції, що дозволяє краще засвоювати ресурс і займати більшу кількість екологічних ніш.

Взаємостосунки мирних та хижих видів, на прикладі плітки та окуня, залежать від достатньої кількості поживного ресурсу та можуть коливатися від конкуренції до хижацтва на різних етапах розвитку риб та між представниками різних екоморфологічних груп риб в їх популяціях.

Роль екоморфологічних груп риб у водоймі полягає в тому, що, фактично, один вид, за рахунок утворення екоморфологічних форм, які займають різні екологічні ніші та відрізняються за морфобіологічними і енергетичними показниками, поводить себе, як два види в біоценотичному аспекті, що призводить до збільшення різноманіття та підвищення стабільності екосистеми річки.

ВИСНОВКИ

В дисертації проведено теоретичний аналіз та узагальнення результатів експериментального дослідження морфологічної мінливості та структури популяцій плітки та окуня в річках різних типів, а також представлено новий підхід до розуміння механізмів формування структурної організації популяцій цих видів риб.

1. Встановлено, що популяції плітки і окуня за морфобіологічними характеристиками включають екоморфологічні групи, які відрізняються розмірами, пропорціями тіла, темпом росту та приуроченістю до різних біотопів в екосистемі річки.
2. З'ясовано закономірності співвідношення екоморфологічних груп у популяціях плітки та окуня в річках різного типу: у великих річках за сукупністю морфобіологічних ознак частка швидкорослих і тугорослих екоморф плітки становила 91 і 9%, популяція окуня була представлена виключно швидкорослими екземплярами; в середніх та малих річках переважали тугорослі екоморфи плітки та окуня, відповідно 93% і 95%.
3. Встановлено розбіжність між тугорослими та швидкорослими особинами плітки за трьома поліморфними локусами: *Tf*, *Ldh-B*, *Es-3*. Генетичних розбіжностей між екоморфологічними групами окуня на рівні алозимів не виявлено.
4. Дослідження розмірно-вікової та статеві структури популяцій плітки та окуня показали низький рівень морфологічної мінливості та відсутність статевого диморфізму тугорослих форм, зумовлені особливостями живлення.
5. Спектри живлення екоморфологічних груп плітки та окуня відрізнялись переважно за кількісним складом компонентів. Основу раціону тугорослої плітки до 50% складали макрофіти та водорості, а швидкорослих особин – до 60% дрейсена. В основі раціону тугорослого

- окуня переважали безхребетні тварини та їх личинки – до 85%, у швидкорослого окуня зареєстровано майже 55% рибної поживи.
6. Життєздатність личинок тугорослого і швидкорослого окуня 1-ї доби виходу виявилась вдвічі вищою, ніж у личинок 2-ї та 3-ї доби. Експериментальним шляхом встановлено, що найвищий ступінь різноякісності розвитку характерний для личинок тугорослого окуня 1-ї доби виходу з ікри, а швидкорослого – 2-ї доби. Випадки канібалізму зареєстровані для швидкорослої екоморфи окуня, починаючи з етапу розвитку Е (пізній личинковий період).
 7. Дослідження трофічних взаємовідносин у популяціях плітки та окуня показали, що швидкорослий окунь є хижаком для молоді плітки обох екоморф, а тугорослий окунь виступає конкурентом за поживу для тугорослої плітки.
 8. На основі аналізу морфометричних параметрів екоморфологічних груп плітки та окуня встановлено стійкі комплекси ознак незалежно від типу річки: швидкорослі особини плітки відрізнялись більшою прогонистістю тіла (l , H , h , iH) та меншими розмірами голови (lc , do), а швидкорослі особини окуня – більшою довжиною тіла і відстанню між плавцями (PV , PA), та меншими розмірами ока (do , do_1) в межах однієї вікової групи.
 9. Дослідження ролі екоморфологічних груп риб в екосистемі водойми показали, що їх утворення є механізмом, який сприяє більш ефективному використанню рибами екологічних ніш та підвищенню стабільності екосистеми річки.

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Алеев Ю. Г. Экоморфология. Киев, 1986. 424 с.
2. Алеев Ю.Г. Жизненная форма как система адаптаций // Успехи современной биологии. 1980. № 90. Вып. 3 (6). С. 462–477.
3. Алеев Ю.Г. Топозкологические категории и экоморфы гидробионтов // Гидробиол. журн. 1990. Т. 26. № 1. С. 3–6.
4. Алексієнко В.Р., Руднєв М.В., Гупало О.О. Результати іхтіологічних досліджень в прибережній зоні Олександрівського водосховища в період підняття його рівня // Зоологічна наука в сучасному суспільстві: Матеріали Всесоюзної наук. конф., присвяченої 175-річчю заснування кафедри зоології. зб. Київ, 2009. С. 26–31.
5. Алімов А.Ф., Богущкая Н.Г. Закономерности связи плодовитости с массой тела и скоростью роста у рыб // Журн. общ. биол. 2003. Т. 64. № 2. С. 112–127.
6. Атлас пресноводных рыб России. В 2 т. Т. 2. / Под ред. Ю.С. Решетникова. Москва, 2002. 253 с.
7. Атлас світу. Київ, 2002. 192 с.
8. Атлас Украинской ССР и Молдавской ССР. Москва, 1962. 92 с.
9. Афанасьев С.А. Развитие европейских подходов к биологической оценке гидроэкосистем в мониторинге рек Украины // Гидробиол. журн. 2001. Т. 37. № 5. С. 3–18.
10. Афанасьев С.А., Цыбульский А.И. Ихтиофауна водоемов рекреационной зоны Киева в устьевой области р. Вита // Экология городов и рекреационных зон. Мат. междунар. научно-практ. конф. 25–26 июня 1998. зб. Одесса, 1998. С. 13–17.
11. Афанасьев С.О., Кирилюк О.П., Гончаренко Н.И., Долинский В.Л., Савченко Е.В. Инвентаризация ихтиофауны устьевой области реки Вита // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная

- трансформація, качество воды: мат. III междунар. науч. конф. 17–22 сентября 2007. зб. Минск, 2007. С. 275–276.
12. Афанасьев С.О., Карпова Г.О., Панькова Н.Г. и др. Макрофиты и донная фауна водоёмов устьевой области р. Виты // Гидробиол. журн. 2001. Т. 37, № 2. С. 26 – 35.
 13. Барщевский Н.Е., Купраш Р.П., Швидкий Ю.Н. Геоморфология и рельефообразующие отложения г. Киева. Киев, 1989. 196 с.
 14. Белинг Д.Е. Очерки по ихтиофауне Днепра. Т.1. Ихтиофауна Днепровского бассейна под Киевом. Тр. днепр. биол. ст., 1914. № 1. С. 53–110.
 15. Белінг Д.О. Аналіз складу рибного населення (переважно риб'ячої молоді) десенських заплавних водойм району м. Коропа та с. Макошина // Труды гідробіол. ст. 1935. № 10. С. 89–135.
 16. Белінг Д.О. Прибережне рибонаселення р. Десни // Труды гідробіол. ст. 1935. № 10. С. 3–19.
 17. Белый Н.Д. Субстраты для выметывания икры таранью *Rutilus rutilus heckeli* (Nordman) и развитие икры из них. // Вопр. ихтиологии. 1964. № 4. Вып. 2. С. 330–335.
 18. Берг Л.С. Рыбы пресноводных вод СССР и сопредельных стран. Москва, 1949. 925 с.
 19. Білий М.Д. Аналіз видового складу промислової риби р. Десни (за даними ловів риби) // Труды гідробіол. ст. 1935. № 10. С. 137–155.
 20. Білий М.Д. Дніпровська тарань (*Rutilus rutilus heckeli* Nordmann) в Каховському водосховищі // Доп. АН УРСР. 1964. № 11. С. 1540–1542.
 21. Бобырев А.Е. К вопросу о формировании экологических группировок в популяциях речного окуня *Perca fluviatilis* // Вопр. ихтиологии. 2013. Т. 53. № 6. С. 699–706.

22. Брюзгин В.Л. К вопросу о связи упитанности, жирности, плодовитости и качества половых продуктов у рыб // Гидробиол. журн. 1974. Т. 10. № 3, С. 96–101.
23. Буга Н.Л. О питании плотвы (*Rutilus rutilus* L.) Куршского залива // Вопр. ихтиологии. 1973. Вып. 46. С. 37–43.
24. Бугай К.С. Про деякі особливості розмноження окуня в пониззі Дніпра // Дніпровсько-Бузький лиман. зб. 1971. С. 395–412.
25. Бузевич І.Ю. Стан та перспективи використання промислової іхтіофауни великих рівнинних водосховищ України: автореф. дис. на здобуття наук. ступеня доктора біол. наук. Київ, 2012. 40 с.
26. Булахов В.Л. Морские и полупроходные рыбы в составе ихтиофауны Ленинского водохранилища и их морфобиологическая характеристика // Материалы зоол. совещ. по пробл. «Биол. основы реконструкции, рациональн. использ. и охраны фауны юж. зоны европ. части СССР». зб. 1965. С. 189–197.
27. Булахов В.Л. Обошение ихтиофауны Ленинского водохранилища путем акклиматизации полупроходных видов рыб: автореф. дис. на здобуття наук. ступеня кандидата біол. наук. Днепропетровск, 1966. 20 с.
28. Булахов В.Л. Порівняльна морфобіологічна характеристика тарані Ленінського водоймища, нижнього Дніпра та кримських водоймищ // Тези доп. І Респ. конф. Всесоюз. гідробіол. т-ва. зб. 1964. – С. 65.
29. Васнецов В.В. Этапы развития костистых рыб // Очерки по общим вопросам ихтиологии. сб. Москва. 1953. С. 207–217.
30. Верлатий Д.Б. Прісноводні і прохідні риби нижньодніпровського басейну: видовий склад, чисельність та зміни структури популяцій промислових видів: автореф. на здобуття наук. ступеня кандидата. біол. наук. Київ, 2012. 25 с.
31. Винберг Г.Г. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Минск, 1956. 254 с.

32. Вишневецький В. І. Ріка Дніпро. Київ, 2011. 384 с.
33. Вишневецький В. І. Річки і водойми України: стан і використання. Київ, 2000. 376 с.
34. Владимиров В.И. Влияние скорости роста производителей на выживаемость и численность потомства у рыб // Вопр. ихтиологии. 1973. Вып. 13. № 6. С. 963–976.
35. Владимиров В.И. Влияние степени нагула на качество потомства в ранние периоды жизни у рыб // Влияние качества производителей на потомство у рыб. сб. Киев, 1965. С. 35–93.
36. Владимиров В.И. Критические периоды развития у рыб // Вопр. ихтиологии. 1975. Вып. 15. № 6. С. 955–975.
37. Владимиров В.И. Личиночные критические периоды развития и смертность у рыб // Вопр. ихтиологии. 1964. Вып. 1(30). №4. С.104–117.
38. Водна Рамкова Директива ЄС 2000/60/ЕС. Київ, 2006. 240 с.
39. Водний фонд України: Штучні водойми — водосховища і ставки: Довідник / За ред. В. К. Хільчевського, В. В. Гребеня. Київ, 2014. 164 с.
40. Водні ресурси та якість річкових вод басейну Південного Бугу: Монографія / ред. В. К. Хільчевського. Київ, 2009. 184 с.
41. Воронин Ф.И. Рыбы БССР. Минск, 1957. 82 с.
42. Вятчанина Л.И. Биологические особенности плотвы Кременчугского водохранилища и ее рыбохозяйственное значение // Рыб. хоз-во. Киев, 1973. Вып. 16. С. 71–76.
43. Вятчанина Л.И. Возрастной состав и рост плотвы в Кременчугском водохранилище // Питання рибництва: матеріали другої науч. конф. молодих учених 2–3 марта. зб. Киев, 1967. С. 6–10.
44. Вятчанина Л.И. Изменение морфологических признаков плотвы *Rutilus rutilus* L. в условиях Кременчугского водохранилища // Рыб. хоз-во. Киев, 1974. Вып. 19. С. 75–83.

45. Вятчаніна Л.И. О плодовитости плотвы Кременчугского водохранилища // Рыб. хоз-во. Киев, 1970. Вып. 10. С. 86–89.
46. Гольд З.Г. О половом диморфизме окуня // Биология и почвоведение. Томск, 1965. № 51. С. 124-140.
47. Гончаренко Н.И. Морфобиологические особенности серебряного карася *Carassius auratus gibelio* (Bloch) устьев Дуная и Днестра: автореф. дис. на здобуття наук. ступеня кандидата біол. наук. Киев, 1991. 24 с.
48. Гончаренко Н.І., Афанасьєв О.С., Долинський В.Л., Кирилюк О.П. Сучасний стан іхтіофауни пониззя Південного Бугу // Сучасні проблеми теоретичної і практичної іхтіології: Тези 11 міжнар. іхтіол. наук.-практ. конф., 16–19 вересня 2009 р. зб. Севастополь, 2009. С. 25–27.
49. Гупало Е.А. Размерно-массовая характеристика плотвы р. Вита // Сучасна гідроекологія: місце наукових досліджень у вирішенні актуальних проблем: Мат. наук.-практ. конф. зб. Київ, 2015. С. 24–25.
50. Гупало О.О. Морфобіологічна характеристика плітки річки Горенки // мат. VII наук.-практ. конф. для молодих вчених «Біологічні дослідження – 2016». зб. наук. праць. Житомир, 2016. С. 88–89.
51. Гупало О.О. Морфологічна структура популяції окуня гирлової ділянки річки Віти // Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту ім. Володимира Гнатюка. 2016. № 3–4 (67). С. 37–41.
52. Гупало О.О. Морфометричні особливості плітки Олександрівського водосховища // Сучасні проблеми теоретичної і практичної іхтіології: тези I між нар. наук.-практ. конф. 18–21 вересня. зб. Канів, 2008. С. 50–51.
53. Гупало О.О. Структурно-функціональна характеристика плоскирки гирлової ділянки р. Віти // Сучасна гідроекологія: місце наукових досліджень у вирішенні актуальних проблем: зб. мат. IV наук.-практ. конф. для молодих вчених, присвяч. 100-річчю Національної академії наук України. Київ, 2017. С. 21–23.

54. Гупало О.О. Структурно-функціональні характеристики плітки гирлової ділянки річки Десни // Сучасна гідроекологія: місце наукових досліджень у вирішенні актуальних проблем: зб. мат. III наук.-практ. конф. для молодих вчених. Київ, 2016. С. 18–20.
55. Давыдов О.Н., Абрамов А.В., Куровская Л.Я. Биологические препараты и химические вещества в аквакультуре. Киев, 2009. 307 с.
56. Дгебуадзе Ю.Ю. Экологические закономерности изменчивости роста рыб Москва, 2001. 276 с.
57. Дгебуадзе Ю.Ю., Скоморохов М.О., Шайкин А.В. Питание молоди окуня в связи с размерной дифференциацией поколений // Биология речного окуня. зб. Москва, 1993. С. 94–111.
58. Денисик Г.І., Гусак О.М. Поверхневі води: річки та болота / Середнє Побужжя. Вінниця, 2002. С. 67-81.
59. Деснянський екологічний коридор / Під заг. ред. В. Костюшина, Є. Прекрасної. Київ, 2010. 164 с.
60. Деснянський екологічний коридор // Василюк О. та ін. Київ, 2010. 164 с.
61. Діденко О.В. Моделювання змін популяцій та запасів основних промислових видів риб Канівського та Кременчуцького водосховищ: автореф. дис. на здобуття наук. ступеня кандидата біол. наук. Київ, 2008. 24 с.
62. Дідух Я.П., Альошкіна У.М. Біотопи міста Києва. Київ, 2012. 163 с.
63. Долинский В.Л., Афанасьев С.А., Абрамюк И.И., Гупало Е.А., Кирилук О.П., Трылис В.В. Метод оценки абсолютной численности массовых видов рыб // Сучасні проблеми теоретичної і практичної іхтіології: матеріали IX міжнар. іхтіологічн. наук.-практ. конф. зб. Одеса, 2016. С. 80–83.
64. Желтенкова М.В. Состав пищи и рост некоторых представителей вида *Rutilus rutilus* L // Зоол. журн. 1949. № 28. Вып. 3. С. 257–268.

65. Жохов А.Е. Изучение перехода карповых рыб на питание моллюском *Dreissena polymorpha (bivalvia, Dreissenidae)* в Рыбинском водохранилище с использованием паразита *Aspidogaster limacoides (Aspidogastrea, Aspidogastridae)* // Вопр. ихтиол. 2001. 41. № 5. С. 651–655.
66. Жукинский В.Н. Влияние абиотических факторов на размножение и жизнеспособность рыб в раннем онтогенезе. Москва, 1986. 248 с.
67. Жукинский В.Н. Зависимость жизнеспособности и роста личинок тарани от возраста производителей в экспериментальных условиях // Биология промысловых рыб и беспозвоночных на ранних стадиях онтогенеза. сб. Мурманск, 1974. С. 89–90.
68. Жукинский В.Н. Зависимость качества половых продуктов и жизнестойкости эмбрионов от возраста производителей у тарани // Влияние качества производителей на потомство у рыб. сб. Киев, 1965. С. 94–122.
69. Жукинский В.Н., Билько В.П. Зависимость жизнеспособности эмбрионов и личинок карпа от рН овулировавшей икры // Гидробиол. журн. 1989. Т. 25. № 3. С. 39–44.
70. Жуков П.И. Рыбы Белоруссии. Минск, 1965. 415 с.
71. Зайцева Г.Я. Живлення та кормові взаємовідношення риб у Кременчуцькому водоймищі // Біологія риб Кременчуцького водоймища. зб. Київ, 1970. С. 257–315.
72. Зирянова Н.И. Возрастная изменчивость некоторых морфологических признаков плотвы // Вопр. Ихтиологии. 1959. Вып. 13. С. 134–138.
73. Зубенко Е. Б. Биологическая роль окуня в Кременчугском водохранилище // Гидробиол. журн. 1982. № 1. Т. 18. С. 54–59.
74. Зубенко Е.Б. Сезонная динамика питания окуня *Perca fluviatilis* L. в Кременчугском водохранилище // Вопр. ихтиологии. 1979. Т. 19. Вып. 4. С. 648–654.

75. Зубенко Е.Б. Линейно-возрастная изменчивость морфологических признаков окуня (*Perca fluviatilis* L.) Кременчугского водохранилища // Рыб. хоз-во. 1974. Вып. 18. С. 72–77.
76. Зубенко Е.Б. Плодовитость окуня (*Perca fluviatilis* L.) Кременчугского водохранилища // Рыб. хоз-во. 1973. Вып. 17. С. 74–78.
77. Зубенко Е.Б. Роль окуня в питании щуки и судака Кременчугского водохранилища // Рыб. хоз-во. 1975. Вып. 20. С. 101–104.
78. Зубенко Е.Б. Рост окуня в различных участках Кременчугского водохранилища // Рыб. хоз-во. 1974. Вып. 19. С. 77–81.
79. Зырянова Н.И. Возрастная изменчивость некоторых морфологических признаков плотвы // Вопр. Ихтиологии. 1959. Вып. 13. С. 134–138.
80. Ивлев В.С. Энергетический баланс карпов // Зоол. журн. Т. 18. № 2. 1939. С. 315–326.
81. Изюмов Ю.Г. Экологические морфы плотвы в Рыбинском водохранилище // Биол. внутр. вод. 1981. № 50. С. 49–54.
82. Ильина Л.К. Поведение сеголетков окуня *Perca fluviatilis* L. Разных экологических групп в потомстве одной пары производителей // Вопр. Ихтиологии. 1973. № 13. Вып. 2. С. 350–361.
83. Инструкция по сбору и обработке материала для исследования питания рыб в естественных условиях. Москва, 1971. Ч. 1–2.
84. Караева Н.В., Щербак С.Д. О возможном участии рыб в расселении покрыторотых мшанок (*Bryozoa*, *Phylactolaemata*) // Статья деп. В ОНП НПЭЦ «Верас-Эко» и ИЗ АН Беларуси. 30.07.1993. 5 с.
85. Київ як екологічна система: природа, людина, виробництво, екологія Київ, 2001. 259 с.
86. Київ як екологічна система: природа-людина-виробництво-екологія. Київ, 2001. 259 с.

87. Кириллов П.И. Питание личинок плотвы *Rutilus rutilus* (Cypriniformes, Cyprinidae) в период интенсивной покатной миграции // Вопр. ихтиологии. 2001. 41. № 6. С. 828–834.
88. Кирилюк О.П., Гончаренко Н.І. Видовий склад риб та їх розподіл в зоні дії Ташлицької Гідроакумулюючої електростанції // Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту ім. В. Гнатюка. Сер. Біол. Спецвипуск. Гідроекологія. 2010. № 2 (43). С. 233–236.
89. Кирилюк О.П., Гупало Е.А., Мантурова О.В. Биологическая характеристика плотвы устьевой области р. Вита // Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту ім. В. Гнатюка. Сер. Біол. 2015. № 3–4 (64). С. 291–293.
90. Кирилюк О.П., Гупало О.О., Низовська Л.В. Біологічна структура популяцій домінуючих видів риб гирлової ділянки р. Віти та їх живлення // Современные проблемы теоретической и практической ихтиологии. сб. Херсон, 2014. С. 116–119.
91. Кирилюк О.П., Долинський В.Л., Савченко Є.В., Абрам'юк І.І. Біологічні показники плоскирки, плітки і краснопірки гирлової ділянки р. Віта // Сучасні проблеми теоретичної та практичної іхтіології. Тези 4 міжнар. іхтіол. наук.-практ. конф. Одеськ. нац. ун-ту ім. І.І. Мечнікова, 7–11 вересня 2011 р. зб. Одеса, 2011. С. 119–121.
92. Коблицкая А.Ф. Определитель молодежи пресноводных рыб. Москва, 1981. 208 с.
93. Комплексний геоекологічний моніторинг зони впливу Ташлицької ГАЕС та Олександрівського водосховища (1998–2008 рр.) / За ред. Г.В. Лисиченка, В.В. Серебрякова. Київ, 2010. 236 с.
94. Константинова Н.А. Изменение темпа роста и плодовитости некоторых видов рыб в первые годы существования Киевского водохранилища // Рыб. хоз-во. 1969. Вып. 8. С. 124–132.

95. Константинова Н.А. Современное состояние промысловой ихтиофауны и перспективы развития рыбного хозяйства Киевского водохранилища // Рыб. хоз-во. 1973. Вып. 16. С. 33–38.
96. Корелякова Л.І. Огляд вищої водної рослинності Десни від Макошиного до гирла // Десна в межах України. зб. 1964. С.87–94.
97. Кошелев Б.В. Экология размножения рыб. Москва, 1984. 307 с.
98. Кружиліна С.В. Живлення та трофічні взаємовідносини молоді основних промислових видів риби Кременчуцького водосховища // Гідробіол. журн. 2009. Т.45. № 6. С. 25–35.
99. Кудринская О.И. Интенсивность обмена у личинок сазана, окуня, леща и плотвы. Гидробиол. журн. 1969. Т. 5. № 4. С. 117–121.
100. Кудринская О.И. Обеспеченность пищей личинок основных промысловых видов рыб / Отчет отдела ихтиологии. Киев, 1975. 71 с.
101. Куцоконь Ю.К. Находка ротана-головешки *Perccottus glenii* (Actinopterygii, Perciformes) в пойме нижней Десны (бассейн Днепра) // Вестник зоологии. 46 (1). 2012. С. 68.
102. Лакин Г.Ф. Биометрия. Москва, 1990. 352 с.
103. Ланге Н.О. Этапы развития кубанской и донской тарани *Rutilus rutilus heckeli* (N.) и воблы *Rutilus rutilus caspicus* (J.) // Некоторые особенности этапов развития леща, сазана, воблы, тарани и судака дельт Волги, Дона и Кубани. 1960 а. Вып. 25. С. 83–91.
104. Ланге Н.О. Этапы развития плотвы в различных экологических условиях // Работы по изучению этапов развития туводных костистых рыб. 1960 б. вып. 28. С. 5–40.
105. Лебедев Н.В. Элементарные популяции рыб. Москва, 1967. 213 с.
106. Липская Н.Я. Об оценке энергетических затрат на построение половых продуктов у рыб // Вопр. Ихтиологии. 1967. Т.7. Вып. 6 (47). С. 1123–1126.

107. Лягина Т.Н. Об изменении морфологических признаков плотвы Можайского водохранилища // Вопр. Ихтиологии. 1967. Т. 7. Вып. 6. С. 1119–1123.
108. Ляшенко О.Ф. Видовий склад, розміщення та врожайність риб Кременчуцького водоймища // Біологія риб Кременчуцького водоймища. зб. Київ, 1970. С. 119–148.
109. Майр Э. Популяции, виды и эволюция. Москва, 1974. 462 с.
110. Макарова Н.П. Некоторые биологические показатели окуня (*Perca fluviatilis* Н.) в разных водоемах Кольского полуострова // Биология речного окуня. Москва, 1993. С. 80-93.
111. Марковський Ю.М. Морфологія водойм заплавин р. Дніпра // Тр. Ін-ту гідробіології АН УРСР. 1941. 17. С. 5–38.
112. Марри Р., Греннер Д., Мейес П., Родуэлл В. Биохимия человека. в 2 т. Т. 1. Москва, 1993. 384 с.
113. Межжерин С.В. Животные ресурсы Украины в свете стратегии устойчивого развития: аналитический справочник. Киев, 2008. 282 с.
114. Мельничук Г.Л. Живлення і кормові взаємовідношення молоді риб у Кременчуцькому водоймищі // Біологія риб Кременчуцького водоймища. зб. 1970. С. 189–256.
115. Мельничук Г.Л. Экология питания, пищевые потребности и баланс энергии молоди рыб водохранилищ Днепра. Ленинград: Известия ГОСНИОРХ. Т. 101. 1975. 290 с.
116. Методи гідроекологічних досліджень поверхневих вод. Київ, 2006. 408 с.
117. Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. Москва, 1974, 253 с.
118. Методичні вказівки до вивчення іхтіології (розділ: «Морфометричний аналіз риб») для студентів біологічного факультету / упорядн. В.Р. Алексієнко, А.В. Подобайло. Київ, 1998. 36 с.

119. Мовчан Ю. В. Сучасний склад Іхтіофауни басейну верхнього Дніпра (фауністичний огляд) // Зб. праць зоологічного музею. 2012. № 43. С. 35–50.
120. Мовчан Ю.В. Риби України (таксономія, номенклатура, зауваження) // Зб. праць Зоологічного музею. 2009. № 40.
121. Мовчан Ю.В. Риби України. Київ, 2011. 424 с.
122. Монастырский Г.Н. Запасы воблы Северного Каспия и методы их оценки // Тр. Всес. ин-та морск. рыбн. хоз-ва и океанографии. 1940. Т. 11. С. 115–170.
123. Монастырский Г.Н. Нерестовой ход в реки, размножение и скат воблы // Тр. Всес. ин-та морск. рыбн. хоз-ва и океанографии. 1940. Т. 11. С. 25–48.
124. Монастырский Г.Н. О типах нерестовых популяций у рыб // Очерки по общим вопросам ихтиологии. сб. 1953. С. 295–305.
125. Никольский Г.В. О закономерностях пищевых отношений у пресноводных рыб // Очерки по общим вопросам ихтиологии. сб. 1953. С. 261–281.
126. Никольский Г.В. О некоторых закономерностях динамики плодовитости рыб // Очерки по общим вопросам ихтиологии. сб. 1953. С. 199–206.
127. Никольский Г.В. Структура вида и закономерности изменчивости рыб. Москва, 1980. 184 с.
128. Никольский Г.В. Теория динамики стада рыб как биологическая основа рациональной эксплуатации и воспроизводства рыбных ресурсов. Москва, 1974. 448 с.
129. Никольский Г.В. Частная ихтиология. Москва, 1950. 436 с.
130. Никольский Г.В. Экология рыб. Москва, 1974. 368 с.
131. Новикова Н.С. О возможности определения суточного рациона рыб в естественных условиях // Вест. МГУ. 1949. № 9. С. 115–134.
132. Новикова Н.С. Определение суточного рациона воблы Северного Каспия непосредственно в море // Вест. МГУ. 1951. № 5. С. 107–111.

133. Носаль П. Аналіз складу рибного населення, переважно риб'ячої молоді, заплавлених водойм р. Десни району с. Спаського // Труды гідробіологічної станції. 1935. № 10. С. 21-51.
134. Носаль П.Д. Матеріали до екології риб Дніпра в районі Канівського біогеографічного заповідника // Зб. Праць Канів. біогеогр. заповідника. 1947. Вип. 2. С. 3–76.
135. Одум Ю. Основы экологии. Москва, 1975. 741с.
136. Опалатенко Л.К. Ихтиофауна бассейна верхнего Днестра: автореф. дис. на здобуття наук. ступеня кандидата біол. наук. Кишинев, 1967. 26 с.
137. Опалатенко Л.К. Рыбы-лимнофилы бассейна верхнего Днестра. Сообщ. 1 // Вестн. Зоологии. 1969. № 5. С. 42–47.
138. Павлов Д.С. Особенности миграции полупроходных рыб // Вопр. ихтиологии. 1966. Т. 6. Вып. 3. С. 528–539.
139. Павлов П.И. Морфологическая характеристика днепровской тарани и ее хозяйственное значение // Зоол. журн. 1961. 40. Вып. 2. С. 244–250.
140. Павлов П.И. Современное состояние запасов промысловых рыб нижнего Днестра и Днепро-Бугского лимана и их охрана // Рукопис деп. в ВИНТИ. Киев, 1964. № 27–64. Деп. 298 с.
141. Павлов П.І. До морфології ляща середнього Дніпра // Труды Інституту гідробіології НАНУ. 1948. № 22. С. 14–30.
142. Палієнко В.П., Барщевський М.Є., Бортник С.Ю. Загальне геоморфологічне районування території України // Укр. геогр. журн. 2004. № 1. С. 3–11.
143. Петренко О. Н. Пространственно-временные изменения природно-территориальных комплексов Полесских пойм при мелиорации (на примере Киевского Полесья): автореф. дисс. на получ. научной степ. кандидата. географ.наук. Киев 1984. 24 с.

144. Поддубный А.Г. Об адаптивном ответе популяции плотвы на изменение русловый обитания // Биология рыб Волжских водохранилищ. сб. Москва, 1966. Вып. 10 (13). С. 143–237.
145. Поддубный А.Г. Экологическая топография популяций рыб в водохранилищах. Ленинград, 309 с.
146. Подобайло А.В. Мінливість морфологічних та характеристика морфологічних ознак деяких туводних риб басейну Кременчуцького водосховища: автореф. дис. на здобуття наук. ступеня кандидата біол. наук. Київ, 1995. 26 с.
147. Покровский В.В. Материалы по исследованию внутривидовой изменчивости окуня // Тр. карело-финского филиала ВНИОРХ. 1951. т. 3. С. 95–149.
148. Полтавчук М.О. Рибне населення та рибопродуктивність Десни і вплив на них промислових та побутових стоків // Десна в межах України. 1964. 133–143 с.
149. Попова О.А. Некоторые особенности экологии щуки и окуня в дельте Волги // Вопр. ихтиологии. 1960. Вып. 15. С. 155–163.
150. Попова О.А., Андреев В.Л., Макарова Н.П., Решетников Ю.С. Изменчивость морфометрических показателей у речного окуня *Perca fluviatilis* L. В пределах ареала // Биология речного окуня. 1993. С. 5–19.
151. Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных). Москва, 1966. 376 с.
152. Прозоровская М.Л. К методике определения жирности воблы по количеству жира на кишечнике // Докл. ВНИРО. 1952. Вып. 1. С. 75-78.
153. Решетников Ю.С. Об изменчивости сигов // Зоол. журн. 1963. Т. 42. № 8. С. 1187–1199.
154. Романенко В.Д. Основи гідроекології. Київ, 2001. 728 с.
155. Руководство по изучению питания рыб в естественных условиях. Москва, 1961. 264 с.

156. Сабанеев Л. П. Жизнь и ловля пресноводных рыб. 4-е изд. Киев, 1970. 668 с.
157. Савельева Э.А. Влияние разнокачественности самок донского судака на потомство // Особенности развития рыб в различных естественных экспериментальных условиях. сб. 1975. С.89–100.
158. Светлов П.Г. Теория критических периодов развития и ее значение для понимания принципов действия среды на онтогенез // Вопросы цитологии и общей физиологии. сб. 1960. С. 263–285.
159. Световидов А.Н., Дорофеева Е.А. Систематические отношения, происхождение и история расселения европейско-азиатских и североамериканских окуней и судаков (роды *Perca*, *Lucioperca* и *Stizostedion*) // Вопр. Ихтиологии. 1963. № 3. вып. 4. С.625–651.
160. Свидерская А.К. Возраст и темп роста окуня озера Убинского // Тр. сибирской рыбохоз. станц. 1930. Т. 5. Вып. 1. 161 с.
161. Серебряков В.П. Современное состояние исследований выживания икринок и личинок промысловых рыб // Биология промысловых рыб и беспозвоночных на ранних стадиях онтогенеза. сб. 1974. С.198–199.
162. Слынько Е. Е., Новицкий Р. А., Бэнгс М. Р. Дуглас М.Р. и др. Филогеография и фенотипическое разнообразие солнечного окуня *Lepomis gibbosus* (Linnaeus, 1758) Северного Причерноморья // Генетика животных. 2015. Т. 51, № 2. С. 217–226.
163. Смирнов Е.С. Таксономический анализ. Москва, 1969. 167 с.
164. Смірнов А.І. Популяційний аналіз звичайного окуня – *Perca fluviatilis* (Pisces, Percidae) з різних річкових басейнів України // Зб. праць зоол. музею, 1971. № 34. С. 70–76.
165. Снежина К.А. Некоторые вопросы биологии и промысла плотвы Киевского водохранилища // Рыбн. хоз-во. 1979. Вып. 29. С. 72-77.
166. Снежина К.А. О росте леща и плотвы в Каневском водохранилище // Рыбное хоз-во. 1982. Вып. 34. С. 30–37.

167. Столбунов И.А. Морфофункциональные различия плотвы (*Rutilus rutilus*) оз. Плещеево // Вісн. Дніпропетровського ун-ту. Біологія. Екологія. 2008. Вип. 16. Т. 1. С. 191–196.
168. Типовые методики исследования продуктивности видов рыб в пределах их ареалов // Применение электрофоретических методов в популяционно-генетических исследованиях рыб. сб. 1976. С. 82–92.
169. Ткаченко В. О. До вивчення іхтіофауни Деснянсько-Старогутського національного природного парку // Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту ім. В. Гнатюка. Сер.: Біологія. Спец. випуск «Гідроекологія». 2005. № 3 (26). С. 433-435.
170. Ткаченко В. О., Ситник Ю. М., Соляник О. В. Сучасний стан іхтіофауни р. Десна в межах України // Рибогосп. наука України. 2008. № 3. С. 46–52.
171. Топачевський О.В., Поливанна М.Ф. Загальна характеристика Десни та джерела її забруднення // Десна в межах України. зб. 1964. С. 6–18.
172. Тюрин П.В. Биологические обоснования регулирования рыболовства на внутренних водоемах. Москва, 1963. 180 с.
173. Тюрин П.В. Материалы к познанию биологии окуня оз. Чаны // Докл. АН СССР. 1935. Т. 1. № 1–2. С. 121–126.
174. Фауна України. В 40-а т. Т. 8. Риби. Вип. 2. Ч. 1. Київ, 1981. 428 с.
175. Фауна України. В 40-а т. Т. 8. Риби. Вип. 4. Київ, 1982. 384 с.
176. Функционирование популяций и сообществ водных животных в охладителе Литовской ГРЭС. Вильнюс, 1984. Т. 4. 168 с.
177. Цедик В.В. Стан популяцій ляща та плітки в умовах трансформації водної екосистеми Канівського водосховища: автореф. дис. на здобуття наук. ступеня кандидата біол. наук. Київ, 2003. 191 с.
178. Чугунова Н.И. Рост и созревание воблы Северного Каспия в зависимости от условий откорма // Труды ВНИРО. 1951. № 8. С. 153–170.
179. Чугунова Н.И. Руководство по изучению возраста и роста рыб. Москва, 1959. 164 с.

180. Чуйков Ю.С. Об «экологическом» определении понятия «популяция» // Гидробиол. журн. 1980. Т. 16. №1. С. 16–20.
181. Шевченко П.Г., Коваль Н.В., Ворончук Л.В. Условия обитания, численность, распределение и рост молоди промысловых рыб устья Десны // Гидробиол. журн. 1986. Т. 22. № 3. С. 107–109.
182. Шентякова Л.Ф. Изменчивость соотношения роста тела и чешуи рыб в локальных стадах // Биология рыб Волжских водохранилищ. сб. Тр. ин-та внутр. вод. 1966. Вып. 10 (13).
183. Шентякова Л.Ф. Применение способа Чебышева к методике реконструкции роста рыб по чешуе // Тр. ин-та биол. водохр. АН СССР. 1961. Вып. 4 (7).
184. Шерстюк В.В. До питання про роль водоростей та вищої водної рослинності в живленні деяких видів риб верхньої ділянки Кременчуцького водоймища // Біологія і морфологія риб та санітарно-біологічний режим прісних водойм України. зб. 1966. С. 118–120.
185. Шерстюк В.В. Про споживання ікри та личинок риб рибами й безхребетними на нерестовищах Кременчуцького водоймища // Біологія риб Кременчуцького водоймища. 1970. С. 316–342.
186. Щербуха А.Я. Рост и упитанность рыб Северского Донца и его притока Айдар в районе сброса в них подогретых вод Луганской ГРЭС // Вопр. ихтиологии. 1971. № 11. Вып. 2. С. 290–302.
187. Щербуха, А. Я. О локальности стад тарани Южного Буга и Днепра // Зоол. журнал. 1965. Т. 44. № 7. С. 1035–1040.
188. Яблоков А.В. Популяционная биология. Москва, 1987. 303 с.
189. Яблоков А.В., Юсуфов А.Г. Эволюционное учение. Москва, 2006. 318 с.
190. Abramiuk I.I., Afanasyev S.A., Gupalo Ye.A.. Structural Characteristics of Ichthyoplankton of the Small Regulated River in the Kyiv Polissya // Hydrobiological Journal. 2018. Vol. 54. Iss. 2. P. 55–63.

191. Adams C.E. Effects of maternal age on ovulation, fertilization and embryonic development. Aging gametes. Basel e. a. 1975. P. 231–248.
192. Afanasyev S.A., Gupalo Ye.A., Alekseyenko V.R., Kyryliuk O.P. Dynamics of Morphobiological Characteristics of Roach of the Oleksandrivsk Reservoir after the Tashlyk Hydroaccumulative Power Station Start-up // Hydrobiological Journal. 2016. V. 52. Iss. 4. P. 12–18.
193. Afanasyev S.A., Gupalo Ye.A., Manturova O.V. Distribution and Peculiarities of Biology of the Pumpkinseed *Lepomis gibbosus* (Perciformes: Centrarchidae) in the Water Bodies of Kyiv City // Hydrobiological Journal. 2017. V. 53. Iss. 3. P. 14-25.
194. Beamish F.W.H. Swimming capacity. Fish Physiology. 1978. New York, Academic Press. p. 101-187.
195. Brett J.R. Energetic responses of salmon to temperature. A study of some thermal relations in the physiology and freshwater ecology of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) // Am. Zool. 1971. 11(1). P. 99–113.
196. Byström P., Persson L., Wahlström E. Competing predators and prey: juvenile bottlenecks in whole lake experiments // Ecology. 1998. 79. P. 2153-2167.
197. Cihar J. Geographic and ecological variability of perch (*Perca fluviatilis* (Linnaeus)) and history of its distribution from Eurasia to North America // Acta Musei Nationalis Pragae. 1975. 31 B. P. 57–89.
198. Colette B.B, Banarescu P. Systematics and zoogeography of the fishes of the family Percidae // Journal of the Fisheries Research Board of Canada. 1977. 34. P. 1450–1463.
199. Dolinskiy V., Afanasyev S., Savchenko E., Abramiuk I., Velykopolskiy I. Finding of *Rutilus virgo* (Heckel, 1852) (Pisces, Cyprinidae) in the Ukrainian section of the Upper Tisa basin // Living Danube. 39th IAD Conference, 21–24 August. 2012. Szentendre, Hungary. P. 95.
200. Dorner H., Schultz H., Mehner T., Benndorf J. Interaction between Prey Availability and Feeding Behaviour of Age-1 and Age-2 Perch (*Perca fluviatilis*

- L.) in a Biomanipulated Lake (Bautzen Reservoir, Germany) // *Limnologica*. 2001. 31. P. 11–16.
201. Georgiev D., Zhelyazkov G., Georgieva K. Sex and Size Structure of Roach (*Rutilus rutilus*) and Bleak (*Alburnus alburnus*) Populations in Zhrebchevo Dam // *Ecologia balkanica*. 2015. Vol. 7. Iss. 2. P. 51–56.
 202. Harris H., Hopkinson D.A. Handbook of enzyme electrophoresis in human genetics. Amsterdam, 1976. 257 p.
 203. Hölker F., Breckling B. An individual-based approach to depict the influence of the feeding strategy on the population structure of roach (*Rutilus rutilus* L.) // *Limnologica*. 2001. 31. P. 69–78.
 204. Januszkiewicz A., Robinson B.W. Divergent walleye (*Sander vitreus*) – mediated inducible defenses in the Centrarchid pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*) // *Biol. J. Linnean Soc.* 2007. V. 90. P. 25–36.
 205. Jastrebski C.J., Robinson B.W. Natural selection and the evolution of replicated trophic polymorphisms in pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*) // *Evol. Ecol. Res.* 2004. V. 6. P. 285–305.
 206. Kahl U., Dorner H., Radke R. J. The Roach Population in the Hypertrophic Bautzen Reservoir: Structure, Diet and Impact on *Daphnia galeata* // *Limnologica*. 2001. 31. P. 61–68.
 207. Kottelat M., Freyhof J. Handbook of European Fresh-water Fishes. Berlin, 2007. 646 p.
 208. Molloy D.P., Karatayev A.Y., Burlakova L.E., Kurandina D.P., Laruelle F. Natural enemies of zebra massels predators, parasites, and ecological competitors // *Reviews in Fisheries science*. 1997. 5 (1). P. 27–97.
 209. Olsson J., Svanbäck R., Eklöv P. Effects of resource level and habitat type on behavioral and morphological plasticity in Eurasian perch // *Oecologia*. 2007. V. 152. P. 48–56.
 210. Peacock F.C. Serum protein electrophoresis in acrilamylde gel patterns from normal human subjects // *Science*. 1965. V. 147. P. 1451–1455.

211. Persson L. Effects of intra- and interspecific competition on dynamics and size structure of a perch *Perca fluviatilis* and roach *Rutilus rutilus* population // Oikos. 1983. 41. P. 126–132.
212. Persson L. Effects of habitat and season on competitive interactions between roach (*Rutilus rutilus*) and perch (*Perca fluviatilis*) // Oecologia. 1987. 73. P. 170–177.
213. Persson L. Effects of reduced interspecific competition on resource utilization in perch (*Perca fluviatilis*) // Ecology. 1986. 67. P. 355–364.
214. Radke R. J., Eckmann R. No general percid dominance under mesotrophic lake conditions: a test of several hypotheses // Limnologia. 2001. 31. P. 37–44.
215. Riopel C., Robinson B.W., Parsons K.J. Analyzing nested variation in the body form of Lepomid sunfishes // Envir. Biol. Fish. 2008. V. 82(4). P. 409–420.
216. Ruiz-Navarro A., Gillingham P. K., Britton J. R. Predicting shifts in the climate space of freshwater fishes in Great Britain due to climate change // Biological Conservation. 2016. 203. P. 33–42.
217. Schulze T., Dörner H., Baade U., Hölker F. Dietary niche partitioning in a piscivorous fish guild in response to stocking of an additional competitor – The role of diet specialization // Limnologia. 2012. V. 42. P. 56–64.
218. Scott, W.B. and Crossman, E.J. Freshwater Fishes of Canada // Bull. Fish Research Board. 1973. 184.
219. Svanbäck R., Eklöv P. Morphology dependent foraging efficiency in perch: a trade-off for ecological speciation? // Oikos. 2003. V. 102. P. 273–284.
220. Talabishka E., Didenko A., Velykopskiy I. – Some biological data on cactus roach, *Rutilus virgo* (Heckel), in rivers of the Transcarpathian region of Ukraine // Arch. Pol. Fish. 2015. 23. P. 67–77.
221. Wysujack K., Laude U., Anwand K., Mehner T. Stocking, population development and food composition of pike *Esox lucius* in the biomanipulated Feldberger Haussee (Germany) - implications for fisheries management // Limnologia. 2001. 31. P. 45–51.

222. Zhokhov A.E., Kas'yanov A.N. On the possibility of using parasites as biological markers to identify ectomorphs of roach, *Rutilus rutilus*, in Rybinsk reservoir // J. Ichthyology. 1995. V. 35. №1. P. 44–51.