

НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ  
ІНСТИТУТ ГІДРОБІОЛОГІЇ

**ГУПАЛО**

**Олена Олександрівна**

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

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

03.00.10 – іхтіологія

**АВТОРЕФЕРАТ**

Дисертації на здобуття наукового ступеня  
кандидата біологічних наук

**Київ – 2018**

Дисертацією є рукопис

Робота виконана в Інституті гідробіології НАН України

**Науковий керівник:** Член-кореспондент НАН України, доктор біологічних наук, професор  
**Афанасьєв Сергій Олександрович**  
Інститут гідробіології НАН України,  
директор ІГБ НАНУ, завідуючий відділом іхтіології та гідробіології річкових систем

**Офіційні опоненти:** доктор біологічних наук, професор  
**Межжерін Сергій Віталійович**  
Інститут зоології імені І. І. Шмальгаузена НАН України, завідуючий відділом еволюційно-генетичних основ систематики

Кандидат біологічних наук  
**Маренков Олег Миколайович**  
Дніпровський національний університет  
ім. Олеса Гончара, доцент кафедри загальної біології та водних біоресурсів

Захист дисертації відбудеться «25» жовтня 2018 р. об 11<sup>00</sup> годині на засіданні спеціалізованої вченої ради Д 26.213.01 Інституту гідробіології НАН України за адресою: 04210, м. Київ, пр. Героїв Сталінграда, 12.

З дисертацією можна ознайомитись у бібліотеці Інституту гідробіології НАН України (04210, м. Київ, пр. Героїв Сталінграда, 12).

Автореферат розісланий «21» вересня 2018 р.

Вчений секретар  
спеціалізованої вченої ради,  
доктор біологічних наук

Н.І. Кірпенко

## ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА РОБОТИ

**Актуальність теми.** Плітка звичайна *Rutilus rutilus* (L.) та окунь звичайний *Perca fluviatilis* (L.) є поширеними видами у водоймах України і характеризуються високою екологічною пластичністю (Никольський, 1974). Ці види риб мають господарську цінність, можуть досягати значних розмірів та показників жирності і вгодованості (Вятчанина, 1973; Зубенко, 1975). Вони здатні утворювати екоморфологічні групи, які відрізняються за тривалістю життя особин, темпом росту, просторовим розподілом, поведінкою та характером живлення (Тюрин, 1935; Берг, 1949; Попова, 1993). 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 (Dörner, Schultz, Mehner, 2001; Radke, Eckmann, 2001).

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 (Попова, 1993; Дгебуадзе, 2001; Кошелєв, 1984; Решетніков, 2002) 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 (1971) та Є.Б. Зубенко (1979), 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 статеві 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 32 таблицями та 59 рисунками. Список використаних джерел нараховує 222 найменувань (з них 33 – іншомовних).

## ОСНОВНИЙ ЗМІСТ РОБОТИ

### АНАЛІЗ МОРФОЛОГІЧНОЇ МІНЛИВОСТІ ТА СТРУКТУРИ ПОПУЛЯЦІЙ ПЛІТКИ ТА ОКУНЯ (ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ)

В розділі наведено аналіз особливостей морфобіологічних характеристик, живлення та біотопічної приуроченості особин в популяціях плітки та окуня у водоймах різного типу (Новикова, 1951; Павлов, 1961; Мельничук, 1970; Зубенко, 1979, 1982). З середини ХХ ст. основна увага приділялась вивченню особливостей морфологічної та біологічної структури популяцій плітки та окуня, географічної мінливості видів (Зубенко, 1974; Вятчанина, 1974; Щербуха, 1982; Подобайло, 1995), а дослідження популяційної структури та ролі обох видів у водоймах проводилось переважно в контексті їх рибогосподарської цінності (Зубенко, 1982; Цедик, 2003).

Популяції плітки та окуня деяких водойм характеризуються неоднорідністю за морфологічною, біологічною та екологічною структурою (Попова, 1960; Поддубный, 1966; Ильина, 1973). Відомі окремі роботи щодо біологічних особливостей і морфологічної мінливості плітки та окуня, проведені в 90-х роках, які показали здатність цих видів риб утворювати декілька екоморфологічних груп у межах однієї водойми (Изюмов, 1981; Кошелев, 1984, Попова и др., 1993). Проте немає усталеного погляду щодо їх розподілу на екоморфологічні групи та їх організаційний рівень (Берг, 1949; Жуков, 1965; Покровский, 1951; Попова, 1993; Zhokhov, Kas'yanov, 1995).

Механізми розподілу особин в популяціях хижих та мирних риб на різні екоморфологічні групи реалізуються вже на етапах личинкового розвитку риб, проте не існує чітко сформульованої точки зору про причини виникнення цього явища (Ланге, 1960; Лебедев, 1967; Бобырев, 2013). Однією з вагомих причин вважається виснаження кормового ресурсу у місцях підростання молоді риб та необхідність їх переходу до іншого типу живлення, що викликає прискорення росту риб (Dörner, Schultz, Mehner, 2001; Radke, Eckmann, 2001). Така диференціація вважається адаптивною і має наслідком зміни у морфології та поведінці риб (Svanbäck, Eklöv, 2003; Olsson et al, 2007).

Загалом, аналіз ретроспективних даних та сучасних досліджень особливостей розподілу хижих та мирних риб на екоморфологічні групи продемонстрував фрагментарний характер вивченості цього питання. Окремо слід зазначити, що для плітки та окуня досі залишаються недослідженими співвідношення екоморфологічних груп у водоймах різного типу та їх роль в екосистемі річки.

Вищезазначене свідчить про відсутність системного підходу до вивчення екологічної структури популяцій плітки та окуня, що й визначає актуальність і новизну досліджень їх структурної організації та механізмів розподілу на екоморфологічні групи, представленість яких в екосистемах річок різного типу може значно варіювати.

## МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИКА ДОСЛІДЖЕНЬ

Проведено комплексні дослідження морфологічної, біологічної, екологічної та генетичної структури популяцій плітки та окуня в річках різного типу. Типізацію водних об'єктів виконано за принципами Водної Рамкової Директиви ЄС, відповідно р. Дніпро, р. Південний Буг, і р. Десна віднесені до типу дуже великих та великих річок, р. Віта – до середніх, а р. Котурка – до малих річок.

Дослідження проводили протягом 2014–2017 р.р. на наступних ділянках:

- Олександрівське водосховище на р. Південний Буг;
- протока р. Дніпро в районі м. Києва – протока Козача;
- русло р. Десни разом з придатковою системою в межах від с. Вища Дубечня до гирла;
- р. Віта в гирловій ділянці;
- р. Котурка на ділянці від ст. Горащиха до ст. Карачун.

Відбір іхтіологічного матеріалу виконували протягом року з урахуванням сезонної динаміки та біотопічної приуроченості плітки та окуня. Іхтіологічні лови проводили на підставі дозволу на спеціальне використання водних живих ресурсів, виданого Державним комітетом рибного господарства України № ДР 43 від 22.01.2014 р. Іхтіологічні лови проводили ставними і рамковими сітками з розмірами вічка 20–60 мм та гачковими снастями. Молодші вікові групи обловлювали мальковою волокушею, спливаючими пастками, іхтіологічними сачками та рамковими сітками з розмірами вічка 10–20 мм. Загалом проведено 64 іхтіологічні лови і відібрано 1156 екз. плітки звичайної та 520 екз. окуня звичайного.

Вивчення морфобіологічних показників проводили за загальноприйнятими в іхтіології методиками (Правдин, 1966), з кожної станції відбирали по 20 екз. риб кожної розмірно-вікової групи та статі. Вік риби визначали за лускою та зябровими кришками (Чугунова, 1959). Вимірювання проводили за допомогою штангенциркуля з точністю до 0,1 мм. Були досліджені пластичні та меристичні ознаки плітки та окуня: число лусок в бічній лінії ( $l.l.$ ), над бічною лінією ( $Squ_1$ ), під бічною лінією ( $Squ_2$ ), на хвостовому стеблі ( $Squ\ pl$ ); стандартна довжина тіла ( $l$ ), довжина тулуба ( $l\ cor$ ) і рила ( $lr$ ), діаметр ока ( $do$ ), позаочна відстань ( $po$ ), висота ( $ho$ ) і ширина лоба ( $io$ ), довжина верхньої щелепи ( $mx$ ), нижньої щелепи ( $mn$ ) і голови ( $lc$ ); висота голови через середину ока ( $hc$ ) і біля потилиці ( $hc_1$ ); найбільша ( $H$ ) і найменша висота тіла ( $h$ ); відстані – антедорсальна ( $aD$ ), – постдорсальна ( $pD$ ), антепектральна ( $aP$ ), антевентральна ( $aV$ ), антеанальна ( $aA$ ), пектровентральна ( $PV$ ), вентроанальна ( $VA$ ); довжини – хвостового стебла ( $pl$ ), основи спинного плавця ( $ID$ ) і анального плавця ( $IA$ ), грудного плавця ( $IP$ ) і черевного плавця ( $IV$ ), верхньої ( $IC_1$ ) і нижньої лопаті хвостового плавця ( $IC_2$ ); найбільша висота спинного плавця ( $hD$ ), найбільша висота анального плавця ( $hA$ ); довжина нижньої ( $mn$ ) і верхньої щелепи ( $mx$ ).

Для окуня додатково були досліджені наступні ознаки: діаметр ока вертикальний ( $do_1$ ), довжина основи 1-го спинного плавця ( $ID_1$ ) та 2-го спинного плавця ( $ID_2$ ), найбільша висота 1-го спинного плавця ( $hD_1$ ); пектроанальна ( $PA$ ) та уроанальна відстань ( $UA$ ).

Пластичні ознаки співвідносили з довжиною тіла, а виміри на голові – з довжиною голови. Порівняння середніх значень між вибірками проводили за  $t$ -критерієм Стюдента (Лакин, 1990). Аналіз розподілу середніх значень індексів у особин з різних вибірок виконували у просторі головних компонент, методом дискримінантного аналізу та за допомогою тесту MANOVA/CVA.

Абсолютну плодючість самиць плітки та окуня визначали шляхом відбору із середньої частини гонад наважки 0,5 г та перераховували кількість ікринок у ній на гонаду в цілому. Для визначення середньої плодючості риб з кожної водойми відбирали 10–15 екз. (Правдин, 1966).

Для дослідження живлення риб всіх розмірно-вікових груп проводили якісний аналіз методом індивідуального збору та обробки шлунково-кишкового тракту риб. Загальний індекс наповнення та добовий раціон розраховували за загальноприйнятими методиками (Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях, 1974). Вгодованість риб за Фультоном встановлювали за загальноприйнятою методикою (Методи гідроекологічних досліджень, 2006).

Біохімічні дослідження здійснювали на базі Інституту зоології ім. Шмальгаузена НАНУ, використовуючи метод електрофоретичного аналізу білків крові та м'язів риб у 7,5%-ному поліакріламідному гелі в тріс-ЕДТА- $\text{Na}_2$ -боратній системі буферів з рН 8,5 (Peacock et al., 1965). Кров із серця отримували за допомогою пастерівської голки та гепаринізованого шприца і заморожували в морозильній камері при  $-18^\circ\text{C}$ . Електрофоретичному аналізу були піддані: ферменти 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). Фарбування препаратів та гелів на загальний білок проводилось за стандартними методиками (Harris, Norkinson, 1976).

Стимуляцію нересту плідників проводили, використовуючи метод гіпофізарних ін'єкцій. Запліднену ікру окуня інкубували в 70-літрових акваріумах з постійною аерацією води та за умов природного світлового режиму, з щоденною заміною 1/7 частини води. Личинок першого, другого та третього дня виходу з ікри розсаджували по 150 екз. у садках в акваріум об'ємом 120 л для забезпечення однакових умов. Личинок годували зоопланктоном. Кожні 3–4 дні вибірку (10 екз.) фіксували формаліном та вимірювали довжину тіла, вагу і співвідношення личинок різних етапів розвитку. Всі дослідження риб проведені з дотриманням норм біоетики.

Розрахунки виконували з використанням програм Microsoft Exel v. 10.0 та Past v. 2.17.



## МОРФОЛОГІЧНА ХАРАКТЕРИСТИКА ТА СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦІЙ ПЛІТКИ ТА ОКУНЯ ВЕЛИКИХ РІЧОК

*Морфобіологічні особливості плітки Олександрівського водосховища.* Морфологічна структура популяції плітки характеризувалась однорідністю, без утворення окремих кластерів. Розмірно-вікова мінливість у вибірках віком 3–4 роки проявлялася слабо. Достовірна різниця відмічена лише за  $l.l.$ ,  $l$ , та  $h_o$ , які були більшими у чотирирічних особин. Суттєві відмінності морфометричних показників були відмічені в залежності від статі досліджуваних екземплярів. Самиці відрізнялися більшими показниками  $H$ ,  $aD$ ,  $aP$ ,  $aA$ ,  $pl$ ,  $lA$ ,  $lC_1$ ,  $lC_2$  та  $io$ , ніж самці. Морфологічна мінливість плітки за умов різних режимів роботи ГАЕС проявлялася у збільшенні значень індексів  $iH$ ,  $h$ ,  $hD$ ,  $lV$ ,  $io$ ,  $h_o$  у період заповнення водосховища.

Плітка з Олександрівського водосховища характеризувалась високими показниками вгодованості, жирності та темпу росту. У сіткових ловах були представлені особини віком 2–4 роки, середній розмір становив 220 мм, маса тіла – 140 г. Середнє значення коефіцієнта вгодованості за Фультоном становило 2,36.

*Структура популяції плітки гирлової ділянки р. Десни.* Морфологічна структура популяції плітки характеризувалась неоднорідністю. Найбільший внесок в диференціацію на окремі морфологічні групи риб мали наступні пластичні ознаки:  $l$ ,  $l\ cor$ ,  $H$ ,  $lc$ ,  $lr$ ,  $do$ ,  $po$ ,  $io$ ,  $ho$ ,  $hc$ ,  $hc_1$ ,  $tn$ ,  $tx$ . Результати дискримінантного аналізу (рис. 1) показали дві вершини частот розподілу, відсоток правильності розподілу на групи дорівнював 96,15, критерій Фішера – 7,40. За результатами багатofакторного дисперсійного аналізу (рис. 2) значення лямбди Уїлкса дорівнювало 0,32.

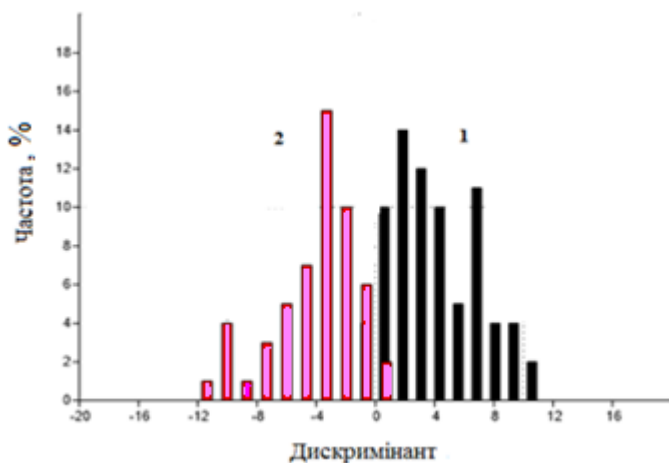


Рис. 1. Розподіл популяції плітки р. Десни на морфологічні групи з різним темпом росту за результатами дискримінантного аналізу: 1 – тугоросла плітка, 2 – швидкоросла плітка.

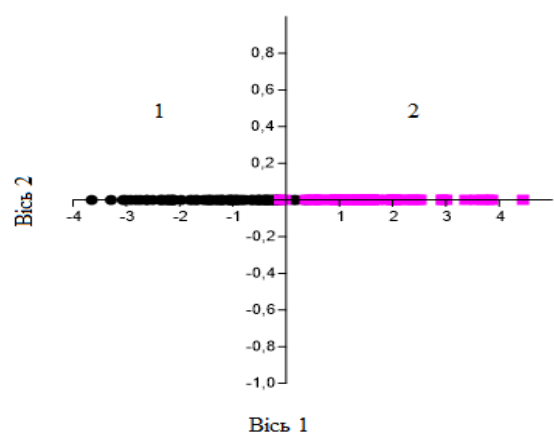


Рис. 2. Розподіл популяції плітки р. Десни на морфологічні групи з різним темпом росту за результатами дисперсійного аналізу: 1 – тугоросла плітка, 2 – швидкоросла плітка.

Розмірно-вікова мінливість швидкорослої плітки проявлялася за більшими  $l$ ,  $H$ ,  $iH$ ,  $lr$ ,  $ho$ ,  $io$  та меншими  $lP$ ,  $lA$ ,  $l$ ,  $do$  у особин старшого віку. Розмірно-вікова мінливість у вибірках тугорослої плітки була виражена за  $Squ$   $pl$ ,  $l$ ,  $H$ ,  $iH$ ,  $pD$ ,  $ho$ , які були більшими у особин старшого віку, у той же час  $aA$ ,  $lA$ ,  $lc$ ,  $do$  були меншими.

Статевий диморфізм у вибірках плітки обох екоморфологічних груп проявлявся лише за деякими ознаками в окремих вікових групах: самиці у віці 3+ мали більші показники  $aA$ ,  $PV$ ,  $VA$ , а самиці (4+) – менші  $hD$ ,  $lP$ , ніж самці.

Морфологічна мінливість між групами тугорослої та швидкорослої плітки яскраво проявлялася у групі вибірок трирічної плітки. Так, швидкоросла морфа виділялася більшими розмірами тіла (більшою  $l.l.$ ,  $l$ ,  $H$ ,  $iH$ ,  $lD$ ,  $pl$ , та меншою  $lP$ ), а також меншими розмірами голови ( $lc$ ,  $mn$ ,  $do$  були меншими, а  $po$ ,  $io$  – більшими), порівняно з тугорослою морфою такого ж віку.

Вікова структура популяції плітки була представлена віковими групами від 1 до 6 років. Найбільше в уловах були представлені 2–5-річні особини, з піком чисельності особин трирічного віку.

У нерестовому стаді були представлені особини віком 1–6 років. Його основу складали особини віком 2–5 років. Серед виловлених екземплярів ювенільних особин було 10,1%, з них самців – 46,9% і самиць – 43,5%. Співвідношення статей в розпалі нересту наближалось до 1:1. Загальне співвідношення статей у особин 2–3 років було також 1:1, а з чотирирічного віку воно змінювалось у сторону переважання самиць (2:3).

*Структура популяції плітки протоки Дніпра - Козача.* Для морфологічної структури популяції плітки протоки було характерним переважання швидкорослої частини популяції, частка якої складала 91% (рис. 3). Дані підтвердилися результатами дисперсійного аналізу (рис. 4). Значення лямбди Уїлкса дорівнювало 0,44, критерій Фішера – 6,15.

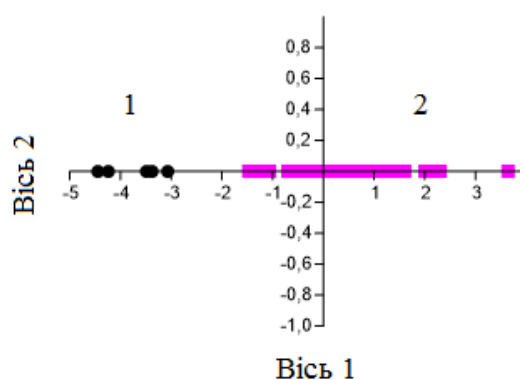
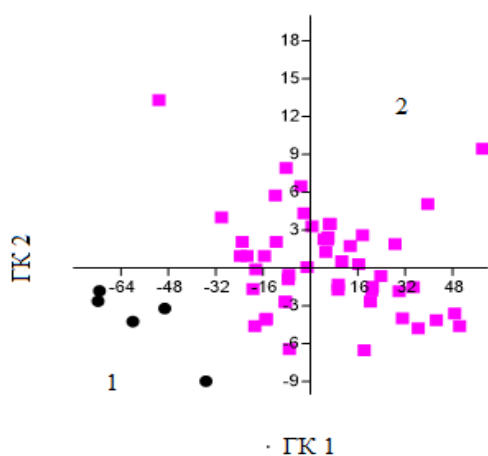


Рис. 3. Розподіл популяції плітки протоки Козачої за результатами аналізу в просторі головних компонент: 1 – тугоросла плітка, 2 – швидкоросла плітка.

Рис. 4. Розподіл популяції плітки на морфологічні групи за результатами дисперсійного аналізу: 1 – тугоросла плітка, 2 – швидкоросла плітка.

Розмірно-вікова мінливість швидкорослої плітки з протоки Козачої проявлялася переважно за  $l$ ,  $iH$  та  $Squ_1$ . Статевий диморфізм був виражений лише за деякими ознаками: самиці мали меншу  $aP$ ,  $lP$  і більшу  $ho$ .

Морфологічна мінливість між вибірками плітки, відібраними з прибережних заростей вищих водних рослин у неглибоких затоках та на русловій частині річки, у протоках з розвинутими угрупованнями дрейсен, була яскраво виражена за низкою ознак: швидкоросла плітка характеризувалися більшими  $l$ ,  $H$ ,  $iH$ ,  $ho$ ,  $hc$ ,  $hc_1$ ,  $PV$ ,  $VA$ ,  $h$ ,  $lr$ , і меншими  $aP$ ,  $lP$ ,  $lC_1$ ,  $lC_2$ ,  $lc$ ,  $do$  порівняно з тугорослою пліткою.

Статевозріла частина популяції плітки була представлена особинами віком 2–9 років. Найбільше в уловах були представлені 3–5-річні вікові групи. Найбільші прирости довжини і маси тіла зареєстровані у віці 4+. В нерестовому стаді були представлені особини віком 2–9 років. Його основу становили особини віком 3–6 років. Загалом, серед досліджених екземплярів плітки переважали самиці – співвідношення самиць і самців становило 8:1.

Найбільша кількість самців в екоморфологічній групі швидкорослої плітки була представлена дворічними екземплярами у співвідношенні 5:1 (самців до самиць). Найбільша кількість самиць була представлена п'ятирічними особинами. Самців старше шестирічного віку не зустрічалося.

*Структура популяції окуня протоки Козачої.* Морфологічна структура популяції окуня протоки великої річки за результатами комплексного аналізу була однорідною. Окунь був представлений лише швидкорослою формою.

Розмірно-вікова мінливість швидкорослого окуня виражалася за  $l$ ,  $H$ ,  $lA$ , які були більшими у старших особин, та  $do$ ,  $do_1$ , які з віком ставали меншими. Статевий диморфізм проявлявся у менших значеннях індексів  $aP$ ,  $lc$ ,  $lP$ ,  $pl$  у самиць порівняно з самцями.

Статевозріла частина популяції окуня була представлена плідниками віком 1–7 років. Найбільш численно в уловах були представлені 2–3-річні вікові групи, з піком чисельності особин дворічного віку.

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

## СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦІЙ ПЛІТКИ ТА ОКУНЯ СЕРЕДНЬОЇ РІЧКИ

*Структура популяції плітки.* Морфологічна структура популяції плітки в р. Віта виявилась неоднорідною. За комплексом індексів зовнішніх морфологічних ознак виокремились морфологічні групи тугорослої плітки з прибережних заростей вищих водних рослин та швидкорослої з руслової ділянки річки (рис. 5). Найбільший внесок в диференціацію за ГК 1 мали ознаки:  $l$ ,  $H$ ,  $h$ ,  $iH$ ,  $lc$ ,  $lr$ ,  $do$ ,  $ho$ ,  $hc$ ,  $hc_1$ . Значення інших компонент були менші 1% загальної дисперсії ознак. Отримані дані підтверджуються результатами

багатофакторного дисперсійного аналізу (рис. 6). Значення лямбди Уїлкса становило 0,33. Критерій Фішера – 25,97.

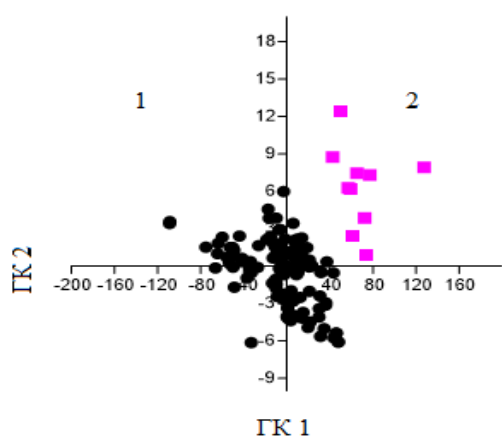


Рис. 5. Розподіл популяції плітки р. Віти за результатами аналізу в просторі головних компонент: 1 – тугоросла плітка, 2 – швидкоросла плітка.

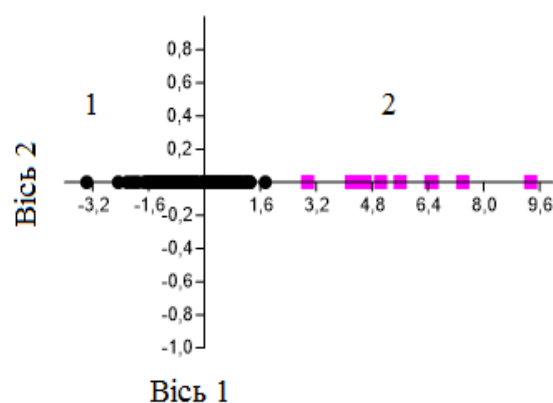


Рис. 6. Розподіл популяції плітки р. Віти за результатами дисперсійного аналізу: 1 – тугоросла плітка, 2 – швидкоросла плітка.

Розмірно-вікова мінливість тугорослої плітки річки Віти проявлялася за  $l$ ,  $iH$ ,  $PV$ ,  $lr$ ,  $ho$ ,  $hc$ ,  $hc_1$ ,  $io$ , які були більшими у особин старшого віку, та  $lc$ ,  $do$ ,  $IP$ ,  $IV$ ,  $hA$ ,  $IC_1$ , які були меншими. Статевий диморфізм тугорослої плітки був виражений за малою кількістю ознак:  $iH$ ,  $lc$ ,  $lr$  у самиць була більшою, а  $h$  – меншою, ніж у самців.

Вікова структура плітки була представлена віковими групами особин 1–9 років. Статевозріла частина популяції складалась з особин віком 2–8 років, її основу складали екземпляри віком 3–5 років. У цілому, серед всіх екземплярів ювенільних особин було 12,5%, самців 18,1% і самиць – 69,4%.

Співвідношення самців до самиць плітки в нерестовий період становило 1:8. Значне переважання самиць відмічене в уловах протягом усього року. В нерестовому стаді були представлені риби віком 2–8 років, його основу становили особини віком 2–6 років.

Тугоросла частина популяції плітки характеризувалась доволі низькими середніми значеннями довжини і маси тіла та їх середньорічними приростами. Відмічене різке сповільнення росту плітки після досягнення трирічного віку: середні річні прирости довжини і маси тіла після статевого дозрівання склали 1,3 см та 27,9 г.

*Структура популяції окуня.* Морфологічна структура популяції окуня характеризувалась неоднорідністю. Окунь в р. Віта був представлений двома екоморфологічними групами з переважанням тугорослої (рис. 7). Диференціація відбувається переважно за ГК 1 (97,7% дисперсії ознак), яка визначається пропорціями тіла риби  $l$ ,  $lcor$ ,  $h$ ,  $aP$ ,  $aV$ ,  $aA$ ,  $PV$ ,  $VA$ ,  $ID_2$ ,  $hD_1$ ,  $IP$ ,  $PA$ ,  $UA$ ,  $do$ . Результати багатофакторного дискримінантного аналізу (рис. 8) підтверджують

існування різних морфологічних груп окуня. Відсоток правильності розподілу на групи дорівнював 95,05. Значення лямбди Уїлкса дорівнювало 0,28, критерія Фішера – 31,63.

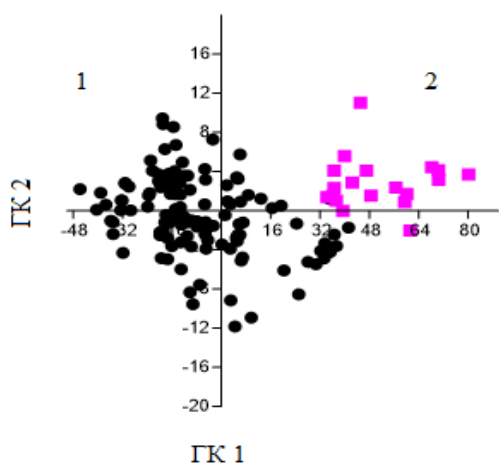


Рис. 7. Розподіл популяції окуня р. Віти за результатами аналізу в просторі головних компонент: 1 – тугорослий окунь, 2 – швидкорослий окунь.

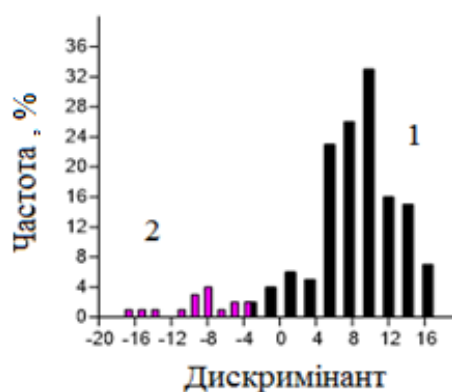


Рис. 8. Розподіл популяції окуня р. Віти за результатами дискримінантного аналізу: 1 – тугорослий окунь, 2 – швидкорослий окунь.

Розмірно-вікова мінливість тугорослого окуня з мілководних заток середньої річки, зарослих вищими водними рослинами, проявлялася за  $l$ ,  $ID_1$ , які були більшими у особин старшого віку, та  $pl$ ,  $ID_2$ ,  $do$ ,  $hc$ , які були меншими. Статевий диморфізм тугорослого окуня р. Віти у трирічному віці виражений за низкою ознак: самиці були крупнішими, мали більшу  $H$ ,  $pl$ ,  $hc$  та менші  $l$ ,  $do$ ,  $do_1$ .

Статевозріла частина популяції була представлена екземплярами віком 1–7 років. Найбільше були представлені 2–3-річні вікові групи, з піком чисельності особин дворічного віку. Ювенільні особини склали 47,4%, а статевозрілі – 52,6% всієї популяції. У 5% статевозрілих самиць окуня, виловлених з прибережних ділянок мілководних заток пізньої осені та взимку, гонади залишались на II стадії розвитку, що свідчило про неготовність до нересту наступної весни.

В нерестовому стаді окуня 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.

Відмічена достовірна різниця в лінійних показниках та плодючості у самиць окуня одного віку. Самці окуня відрізнялись меншими розмірами та масою тіла, порівняно із самицями того ж віку. Найбільший приріст довжини та маси тіла у самців спостерігався у п'ятирічному віці, а у самиць – в чотирирічному.

## СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦІЙ ПЛІТКИ ТА ОКУНЯ МАЛОЇ РІЧКИ

*Структура популяції плітки.* Морфологічна структура популяції плітки малої р. Котурки за результатами комплексного аналізу характеризувалась неоднорідністю та була представлена групами особин з різним темпом росту з переважанням частки тугорослих. Для підтвердження результатів був застосований канонічний дисперсійний аналіз MANOVA. Значення лямбди Уїлкса дорівнювало 0,37, критерій Фішера – 5,36.

Розмірно-вікова мінливість плітки в групі тугорослих особин проявлялася за ознаками:  $l$ ,  $iH$ ,  $lA$ ,  $VA$ ,  $mn$ , які були більшими у особин старшого віку. Статевий диморфізм в тугорослих екоморфах плітки та окуня не відмічався.

В уловах були представлені особини віком 1–7 років. У складі тугорослої групи переважали особини молодших вікових груп (1–3 роки). Співвідношення самців та самиць в популяції змінювалось з віком. Статеве дозрівання плідників відбувалось переважно на другому році життя. У 2–3-річному віці співвідношення самців до самиць було 2:1, починаючи з чотирирічного віку кількість самців значно зменшувалась – 1:1. Групи віком 5–7 років були представлені виключно самицями.

*Структура популяції окуня.* Морфологічна структура популяції окуня малої річки за результатами комплексного аналізу характеризувалась неоднорідністю та була представлена групами особин з різним темпом росту з переважанням тугорослих особин в популяції. Значення лямбди Уїлкса дорівнювало 0,11, критерій Фішера – 5,40.

Розмірно-вікова мінливість окуня проявлялася за  $l$ ,  $lD_2$ ,  $mn$ , які у особин старшого віку були більшими, та  $lcor$  і  $hc_1$ , які були меншими.

В уловах були представлені особини окуня віком 1–5 років. Найбільш численними були однорічки. Помітний приріст довжини та маси тіла у виловлених екземплярів спостерігався до трирічного віку, а з четвертого ріст значно сповільнювався.

У нерестовому стаді окуня малої річки у молодому віці переважали самці, а у старших вікових групах їх частка зменшувалась. У 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.

## ГЕНЕТИЧНІ АСПЕКТИ СТРУКТУРИ ПОПУЛЯЦІЙ ПЛІТКИ ТА ОКУНЯ

Поліморфні білки є прямими продуктами генів та їх зручними біохімічними маркерами. Електрофоретичне фракціонування білків з крові та м'язів екземплярів плітки та окуня проводили з метою встановлення таксономічного рівня розподілу особин на екоморфологічні групи. За результатами аналізу на рівні алелів визначено розбіжність між екоморфологічними групами в популяції плітки за трьома поліморфними локусами:  $Tf$  (кодує білок плазми крові трансферин),  $Ldh-B$  (кодує

лактатдегідрогеназу), *Es-3* (кодує естеразу м'язів).

Генетичних розбіжностей між екоморфологічними групами окуня на рівні алозимів не встановлено.

## ОСОБЛИВОСТІ РОСТУ ТА ЖИВЛЕННЯ ЕКОМОРФОЛОГІЧНИХ ГРУП ПЛІТКИ ТА ОКУНЯ

Біологічний аналіз екземплярів плітки та окуня підтвердив розподіл особин однакового віку на групи з різним темпом росту, які значно відрізнялися між собою за лінійними показниками (рис. 9, 10).

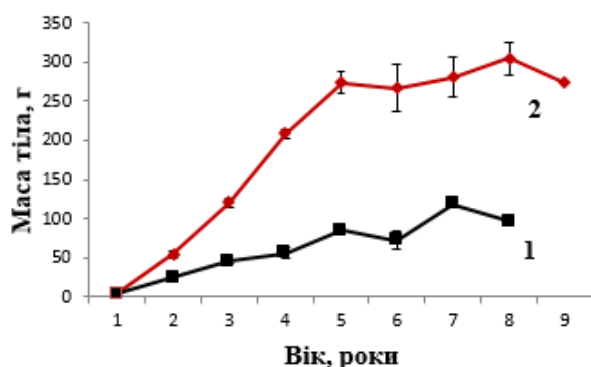


Рис. 9. Маса тіла плітки різних екоморфологічних груп р. Віти: 1 – тугоросла плітка, 2 – швидкоросла плітка.

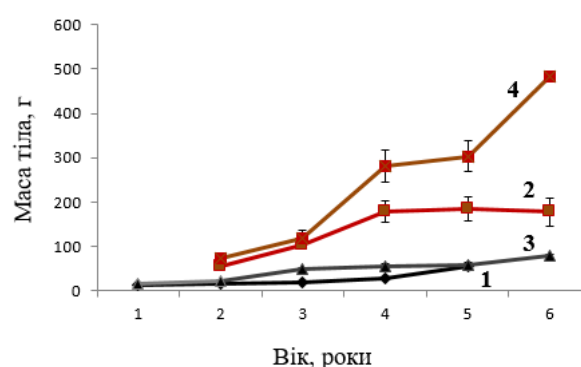


Рис. 10. Маса тіла окуня різних екоморфологічних груп р. Віти: 1, 3 – самці і самиці тугорослого окуня; 2, 4 – самці і самиці швидкорослого окуня.

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. В результаті аналізу приростів швидкорослої плітки було виділено два періоди прискорення росту: в 1–2-річному та 3–4-річному віці, що пов'язано відповідно з переходом на живлення безхребетними і на живлення молюсками (дрейсеною) при досягненні довжини тіла 15 см та розвитку глоткових зубів. Для тугорослої плітки пік приросту спостерігався у 5-річному віці, при досягненні довжини тіла 15 см та за умови переходу на живлення молюсками (рис. 11).

Для окуня також існує розмежування між групами особин з різним темпом росту за розмірно-масовими показниками. 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 спостерігається інтенсивний ріст на 3–4-му році життя, при переході на виключно хижацький спосіб життя, у цей же час спостерігається найбільший приріст маси тіла, після чого самці сповільнюються



в рості, а самиці ще продовжують нарощувати біомасу (рис. 12).

Для тугорослого окуня найбільший приріст був характерний на 3-му році життя. У спектрі живлення особин даної вікової групи значну частку (20–30% харчової грудки) становили личинки бабок.

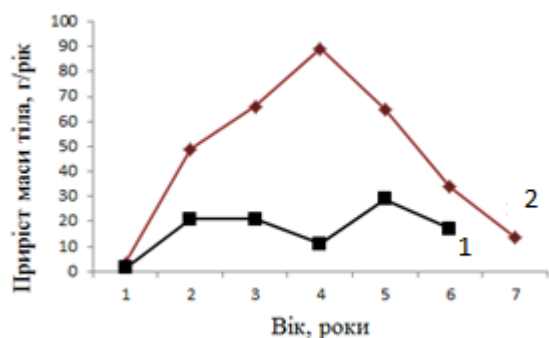


Рис. 11. Прирости маси тіла екоморфологічних груп плітки р. Віти: 1 – тугоросла; 2 – швидкоросла.

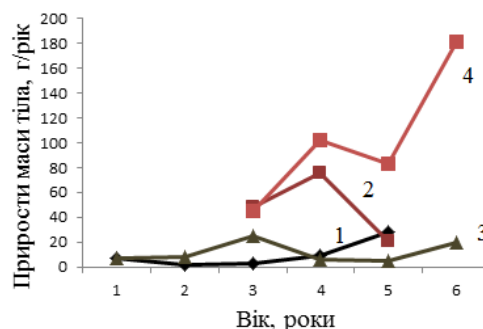


Рис. 12. Прирости маси тіла екоморфологічних груп окуня р. Віти: 1 – тугорослі самці; 2 – швидкорослі самці; 3 – тугорослі самиці; 4 – швидкорослі самиці.

Експериментально встановлено, що в обох екоморфологічних групах окуня за однакових умов у вибірці личинок 1-ї доби виходу з ікри виживаність молоді виявилась значно вищою, ніж у вибірках 2-ї та 3-ї доби. У процесі розвитку було зареєстровано дві хвилі високої смертності личинок – на 6-й та 14-й день личинкового розвитку, що пояснюється проходженням критичних періодів при переході з етапу на етап.

Встановлено, що найвищий ступінь різноякісності був характерним для личинок плідників тугорослого окуня 1-ї доби виходу з ікри, а плідників швидкорослого окуня – для личинок 2-ї доби виходу з ікри.

**Спектри живлення різновікових і екоморфологічних груп плітки та окуня.** Молодь плітки та окуня, як правило, розвивається у прибережному біотопі (в заростях вищих водних рослин), по мірі росту та виснаження кормового ресурсу відбувається їх перехід до іншого біотопу. Особини, які не змогли вчасно змінити біотоп відповідно стадії свого розвитку та енергетичних потреб, стають тугорослими.

Так, за неможливості зміни біотопу на етапі переходу на живлення дрейсною, молодь швидкорослої молюскоїдної форми плітки, яка мала високий темп росту у перші 2–3 роки, характеризувалась його значним сповільненням при обмеженні кормової бази. Під час дослідження живлення плітки та окуня, у обох видів були виділені два типи спектрів живлення, які відрізнялись за складом компонентів та належали до груп особин з різним темпом росту.



*Живлення різновікових та екоморфологічних груп плітки.* Основу раціону тугорослої плітки складали нитчасті та одноклітинні водорості (по 23%), червоногі моллюски (13%) та личинки клопів, жуків і хірономід (по 8%). Загалом, частка рослинних компонентів становила 50% вмісту харчової грудки. Спектр живлення швидкорослої екоморфи був принципово іншим – 60% харчової грудки становила дрейсена і ще 20% – інші червоногі моллюски.

*Живлення різновікових та екоморфологічних груп окуня.* Основу раціону тугорослого окуня складали личинки хірономід (30%) і бабок (25%), гамариди (20%), личинки вислокрилок і лускатокрилих безхребетних (по 10%). Натомість у швидкорослого окуня у складі харчової грудки було зареєстровано 54% рибної поживи, а частка хірономід і гамарид була майже вповнину меншою. Також у складі поживи були присутні п'явки, які складали близько 9% раціону. Окремі випадки канібалізму серед личинок окуня швидкорослої екоморфологічної групи були зареєстровані, починаючи з етапу розвитку Е.

**Трофічні взаємовідносини у популяціях плітки та окуня.** Молодь плітки на ранніх етапах розвитку споживала фіто- і зоопланктон: одноклітинні водорості, циклопів, церіодафній та дафній. Молодь окуня на ранніх етапах розвитку живилася коловертками, копеподами, кладоцерами, церіодафніями і дафніями. За умови погіршення кормової бази у водоймі між молоддю обох видів можуть виникати конкурентні взаємовідносини. Плітка, як більш конкурентоспроможний вид, здатна пригнічувати молодь окуня віком 0+, що призводить до елімінації більшої частини його генерації у перше літо життя. За умови виникнення конкурентних стосунків, частина молоді окуня раніше переходить на хижацький тип живлення. Експериментально встановлено, що личинки окуня стають здатними до живлення личинками інших видів вже на етапі розвитку Е. Такі екземпляри окуня значно прискорювались в рості та переходили на повністю хижацький спосіб живлення. Натомість інші екземпляри починали сповільнюватися в розвитку.

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

Спектри живлення дорослих особин різних екоморфологічних груп плітки та окуня суттєво відрізнялись. Усереднені дані живлення особин швидкорослої плітки свідчать, що близько 80% харчової грудки досліджених екземплярів припадало на моллюсків, всі інші компоненти складали незначну частку грудки. Основними компонентами у харчовій грудці швидкорослого окуня були молодь риб, личинки хірономід та дрібні ракоподібні, у той час як у тугорослого окуня рибної поживи не відмічалось взагалі.

Індекс подібності живлення (ІПЖ) статевозрілих екземплярів окуня та плітки тугорослої та швидкорослої екоморфологічних груп з довжиною тіла 10,0–20,0 см продемонстрував, що у першому випадку плітка та окунь конкурували за поживний ресурс (ІПЖ = 0,71), а в другому – знаходились у взаємостосунках за типом «хижак – жертва» (ІПЖ = 0,30). Слід зазначити, що

жертвами швидкорослого окуня була молодь плітки обох екоморфологічних груп.

**Роль екоморфологічних груп плітки у потоках речовини та енергії була досліджена на прикладі середньої річки.**

Співвідношення тугорослих та швидкорослих особин в популяції становило 93 і 7 % особин, тобто 13:1, Енергоємність раціону у тугорослої та швидкорослої екоморф плітки співвідносилась переважно як 1:2. На розмноження тугорослих особин витрачалося близько 13% енергетичного бюджету, швидкорослих – 18%.

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

Таким чином, різні екоморфологічні групи відрізняються між собою не лише за морфологічними та біологічними показниками, а також за особливостями енергетичних витрат на ріст, розвиток та розмноження, що зумовлює можливість займати різні екологічні ніші та забезпечує реалізацію стратегії виживання та поширення виду.

## **ЕКОЛОГІЧНІ АСПЕКТИ ФОРМУВАННЯ СТРУКТУРИ ПОПУЛЯЦІЙ ПЛІТКИ ТА ОКУНЯ В РІЧКАХ РІЗНОГО ТИПУ (УЗАГАЛЬНЕННЯ)**

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. На прикладі досліджених 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 залежить від типу водойми.

У великих водоймах – великих річках, їх протоках, водосховищах тощо, більшою є частка швидкорослої групи, на частку тугорослих здебільшого припадає менше 10% 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 у мирних, так і хижих видів, та є пристосуванням популяції, що дозволяє краще засвоювати ресурс і займати більше екологічних ніш.

Тип взаємостосунків мирних та хижих видів, на прикладі плітки та окуня, залежить від кількості поживного ресурсу і може змінюватись від конкуренції до хижацтва – як на різних етапах розвитку риб, так і між представниками різних екоморфологічних груп риб в їх популяціях.

Роль екоморфологічних груп риб у водоймі полягає у тому, що один вид за рахунок утворення екоморфологічних форм, які займають різні екологічні ніші та відрізняються за морфобіологічними характеристиками, поведінкою і типом

живлення поводить себе як два види у 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 статевої 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 E (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 основних наукових праць, опублікованих за темою дисертації Статті у фахових виданнях

1. 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. *(Збір, обробка, участь в написанні статті)*.
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. 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. *(Збір, обробка, участь в написанні статті)*.
4. 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. *(Збір, обробка, участь в написанні статті)*.
5. 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. *(Збір матеріалу, участь в написанні статті)*.

### Матеріали та тези конференцій

1. 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.

2. 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.
3. 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. Херсон, 2014. С. 116–119. (*Збір, обробка, участь в написанні статті*).
4. 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.
5. 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 ІХ міжнар. іхтіологічн. наук.-практ. конф. Одеса, 2016. С. 80–83. (*Збір, обробка матеріалу*).
6. 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.

### Подяка

Автор висловлює глибоку шану та щирю вдячність науковому керівнику члену-кореспонденту НАНУ, д.б.н., проф. С.О. Афанасьєву за цінні поради та наукове керівництво роботою, а також О.П. Кирилюк, О.В. Мантуровій, В.Л. Долинському та всім колегам відділу іхтіології та гідробіології річкових систем за надану допомогу, цінні поради та консультації під час збору, опрацювання матеріалу і написання роботи.

### Анотація

**Гупало О.О. Морфологічна мінливість та структура популяцій плітки та окуня в річкових системах різного типу.** – На правах рукопису.

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

Дисертація присвячена встановленню морфологічної мінливості та структури популяцій плітки та окуня в річкових системах різного типу. У роботі викладено результати комплексних досліджень морфобіологічних характеристик та закономірностей співвідношення екоморфологічних груп у популяціях плітки та окуня в річках різного типу.

Вперше визначено особливості росту окремих екоморфологічних груп плітки та окуня, а також механізм розподілу їхньої молоді на ці групи.

Проведено біохімічний аналіз однорідності структури популяцій плітки та окуня електрофоретичним методом в річках різних типів. Встановлено роль екоморфологічних груп плітки в потоках речовини та енергії річкових екосистем.

Показано, що структура популяцій обох досліджених видів у великих річках достовірно характеризується неоднорідністю та складається з двох субпопуляційних екоморфологічних груп: тугорослої і швидкорослої плітки та тугорослого і швидкорослого окуня з переважанням швидкорослої частини популяції. Водночас популяції плітки та окуня середніх та малих річок представлені переважно екоморфологічною групою тугорослих особин, швидкорослі екоморфи присутні в незначній кількості. На основі аналізу морфометричних параметрів встановлено стійкі комплекси ознак екоморфологічних груп плітки та окуня незалежно від типу річки.

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

#### Аннотація

**Гупало Е.А. Морфологическая изменчивость и структура популяций плотвы и окуня в речных системах разного типа.** – На правах рукописи.

Диссертация на соискание научной степени кандидата биологических наук (доктора философии) по специальности 03.00.10 – ихтиология. – Институт гидробиологии НАН Украины, Киев, 2018.

Диссертация посвящена определению морфологической изменчивости и структуры популяции плотвы и окуня в речных системах разного типа. В работе изложены результаты комплексных исследований морфобиологических характеристик и закономерностей формирования соотношения экоморфологических групп в популяциях плотвы и окуня в реках разного типа.

Впервые определены особенности роста экоморфологических групп плотвы и окуня и механизм распределения их молоди на отдельные экоморфологические группы. Размерно-возрастная изменчивость и половой диморфизм особей тугорослой плотвы и окуня проявлялись по незначительному количеству признаков, либо отсутствовали вообще. Половое созревание особей плотвы и окуня с высоким темпом роста наступало в более позднем возрасте и при больших размерах тела, чем у представителей тугорослой экоморфологической группы. Экземпляры быстрорастущей плотвы и окуня характеризовались большей продолжительностью жизни и высокими показателями жирности и упитанности.

Экспериментальные исследования роста и развития ранней молоди тугорослого и быстрорастущего окуня выявили различия в степени разнокачественности молоди для личинок обеих форм в зависимости от сроков их выклева из икры. Показано, что дифференциация молоди окуня на экоморфологические группы происходит на поздних этапах личиночного развития. Для быстрорастущих экземпляров молоди окуня зарегистрированы

случаи каннибализма уже на стадиях позднего личиночного периода. Подобное разграничение в спектрах питания экземпляров с разным темпом роста в популяции рыб уже на ранних стадиях их развития формирует основу для образования экоморфологических групп и способствует более полному использованию экологических ниш в водоеме.

Проведен биохимический анализ однородности структуры популяций плотвы и окуня методом электрофореза белков. Показаны различия между тугорослой и быстрорастущей экоморфологическими группами плотвы по трем полиморфным локусам. Установлена роль экоморфологических групп плотвы в потоках вещества и энергии речных экосистем. Отмечено, что быстрорастущая плотва затрачивала на приросты в три раза больше энергии, чем тугорослая.

Показано, что структура популяций обоих видов в больших реках достоверно характеризуется неоднородностью и представлена преимущественно двумя экоморфологическими группами: тугорослой и быстрорастущей плотвой и тугорослым и быстрорастущим окунем с преобладанием быстрорастущей части популяций. Установлено, что популяции плотвы и окуня малых и средних рек представлены преимущественно экоморфологической группой тугорослых особей, быстрорастущие формы присутствуют в небольшом количестве. При переходе от одного типа реки к другому в ряду большая – средняя – малая река, доля быстрорастущих особей в популяции рыб уменьшается. На основе анализа морфометрических параметров экоморфологических групп плотвы и окуня установлены стойкие комплексы признаков независимо от типа реки. Быстрорастущие экземпляры плотвы отличались от тугорослых большей прогонистостью тела и меньшими размерами головы, а быстрорастущие особи окуня – большей длиной тела, расстояниями между плавниками и меньшими размерами глаза в пределах группы особей одного возраста.

Показано, что разница в спектрах питания тугорослой и быстрорастущей экоморфологических групп плотвы и окуня носит не только количественный, но и качественный характер. В основу рациона тугорослой плотвы входили макрофиты и водоросли, а быстрорастущей – дрейссена. Основу рациона тугорослого окуня составляли личинки беспозвоночных, а у экземпляров с высоким темпом роста – рыба. На основе исследования спектров питания тугорослых и быстрорастущих форм плотвы и окуня установлены типы взаимоотношений их молоди и взрослых особей, которые зависят от количества пищевых ресурсов и могут изменяться от конкуренции до хищничества на разных этапах развития рыб и между представителями разных экоморфологических групп рыб в их популяциях.

Исследования роли экоморфологических групп рыб в экосистеме водоема показали, что их образование является механизмом, который способствует более эффективному использованию ими экологических ниш и, таким образом, повышению стабильности экосистемы реки.

Результаты диссертации могут быть рекомендованы для использования в рыбохозяйственной отрасли для прогнозирования продуктивности водоемов

разных типов и повышения эффективности воспроизведения быстрорастущей части популяций рыб, а также для повышения точности расчетов потока вещества и энергии в экосистемах рек разных типов и при проведении оценок влияния на окружающую среду.

*Ключевые слова:* плотва, окунь, морфологическая изменчивость, структура популяций, речные системы.

### **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 thesis is devoted to establishing the morphological variability and structure of roach and perch populations in different types of river systems. The paper 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.

For the first time, the growth peculiarities of roach and perch eco-morphological groups and the mechanism of their juveniles' distribution into separate eco-morphological groups were determined. The biochemical analysis of structure homogeneity of roach and perch populations by electrophoretic method in rivers of different types was carried out. The role of roach eco-morphological groups in matter and energy flux in river ecosystems has been established.

It has been shown that the population structure of both species in large rivers is characterized by heterogeneity and consists of two subpopulation eco-morphological groups: a stunted and a fast-growing roach and a stunted and a fast-growing perch, with the prevalence of a fast-growing part of the population. It was established that the roach and perch populations in medium and small rivers are represented predominantly by the eco-morphological group of stunted individuals, while the rapidly growing ecomorphs are present in small quantities. On the basis of analysis of the morphometric parameters of eco-morphological groups of roach and perch the stable complexes of characteristics were revealed, independent on the river type.

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