

ІНСТИТУТ ЗООЛОГІЇ ІМ. І. І. ШМАЛЬГАУЗЕНА
НАЦІОНАЛЬНОЇ АКАДЕМІЇ НАУК УКРАЇНИ

Кваліфікаційна наукова
праця на правах рукопису

ШУХ АНАСТАСІЯ ЄВГЕНІВНА

УДК 597.2/.5:591.524.1(477)

ДИСЕРТАЦІЯ
**ПОПУЛЯЦІЇ ІНВАЗИВНИХ ЧУЖОРІДНИХ ВИДІВ РИБ ВОДОЙМ
УКРАЇНИ: ОСОБЛИВОСТІ ВІКОВОЇ СТРУКТУРИ, ТЕМПІВ РОСТУ ТА
ПЛОДЮЧОСТІ**

091 – Біологія

09 – Біологія

Подається на здобуття наукового ступеня доктора філософії

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

_____ А. Є. Шух

Науковий керівник: Куцоконь Юлія Костянтинівна, к.б.н., старший дослідник

Київ – 2026

АНОТАЦІЯ

Шух А. Є. Популяції інвазивних чужорідних видів риб водойм України: особливості вікової структури, темпів росту та плодючості. Кваліфікаційна наукова праця на правах рукопису.

Дисертація на здобуття наукового ступеня доктора філософії за спеціальністю 091 – «Біологія». Інститут зоології імені І. І. Шмальгаузена НАН України, Київ, 2026.

Дисертаційна робота присвячена встановленню сучасного стану популяцій чебачка амурського *Pseudorasbora parva*, ротаня-головешки *Perccottus glenii* та сонячного окуня звичайного *Lepomis gibbosus* в обраних прісних водоймах України. У роботі проаналізовано сучасне поширення зазначених видів у межах набутого ареалу, охарактеризовано вікову та статеву структуру їхніх популяцій, темпи росту і плодючість самиць у досліджених водоймах. Особливу увагу приділено порівнянню популяційних характеристик інвазивних видів риб у різних частинах ареалу на основі власних досліджень і літературних даних.

Дослідження було проведене на базі Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України (м. Київ, Україна). Польові дослідження здійснені переважно у 2020–2025 рр. Були використані як власні матеріали, так і надані науковим керівником та колегами. Також було опрацьовано та проаналізовано збори іхтіологічної колекції Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України, зібрані в попередні роки. Для дослідження чебачка амурського були обрані водойми різних типів (річки, ставки рибних господарств, озера, канали) з басейнів Дніпра та Дністра в Україні, а також, для порівняння, з басейну Дунаю у Словаччині. Загалом було досліджено 1244 особини чебачка амурського (563 зі Словаччини та 681 з України). Для дослідження ротаня-головешки було обрано 11 водойм різних типів (річки, озера, канали) у басейнах Дніпра, Тиси та Сіверського Донця. Всього проаналізовано 553 особини ротаня-головешки. Для дослідження сонячного окуня звичайного було обрано 9 водойм у басейнах Дніпра та Тиси. Опрацьовано 351 особину сонячного окуня звичайного.

Відбір проб здійснювали за допомогою підсака та малькової волокуші, для відбору проб у словацьких водоймах був використаний електролов. Зібраний матеріал фіксували у 4% розчині формаліну або заморожували. Для кожної особини вимірювали стандартну (іхтіологічну) довжину штангенциркулем з точністю до 0,1 мм. Масу риб визначали за допомогою терезів з точністю до 0,01 г. Стать визначали за зовнішнім виглядом гонад під час розтину. Для визначення віку виготовляли препарати луски за загальноприйнятою методикою (Bagenal, 1978; Panfili, 2002). При роботі з препаратами луски сонячного окуня звичайного та ротаня-головешки також були використані отоліти для уточнення результатів, отриманих за лускою. Готові препарати переглядали за допомогою бінокюляра Konus Crystal 7x-45x на збільшенні 1,5 та фотографували, використовуючи цифрову камеру SIGETA M3CMOS 15.0MP та лінзу-адаптер для мікроскопа FMA050. За допомогою програми ToupTek ToupView 4.11 (ToupTek Photonics, 2021) вимірювали загальний радіус луски та радіуси річних кілець з точністю до 0,1 мм. Стадії зрілості гонад та ікри були визначені за відповідними схемами (Шихшабеков, 2014; Marenkov, 2018). Статистична обробка проведена у програмі PAST 4.16c (Hammer et al., 2001) та у середовищі R Studio 2024.04.0 (RStudio Team, 2024) за допомогою пакетів `gvlma` ver. 1.0.0.3. (Pena and Slate, 2019), `emmeans` ver. 2.0.3. (Lenth and Piaskowski, 2026), `car` (Fox and Weisberg, 2019), `FSA` ver. 0.9.5. (Ogle et al., 2023), `nlstools` (Baty et al., 2015). Для створення мап була використана програма QGIS ver. 3.34.14-Prizren (QGIS Development Team, 2024).

Проведені дослідження показали, що для чебачка амурського характерною є ізометрія, а статева зрілість настає в ранньому віці (на другому році життя) при стандартній довжині 30–40 мм, що є важливою передумовою швидкого формування стабільних популяцій. Тривалість життя досліджених особин чебачка амурського – до шести років, максимальні розміри не перевищують стандартної довжини 75 мм. Встановлено, що структура популяцій чебачка амурського суттєво залежить від умов середовища існування. У рибних господарствах переважають старші вікові групи та більші за розмірами особини, що пов'язано з достатньою кормовою базою, низьким рівнем хижацтва та сприятливими умовами існування. Натомість у природних водоймах, зокрема річках і меліоративних каналах, домінують молодші вікові групи

(цьоголітки та дволітки), а особини характеризуються меншими розмірами та меншою тривалістю життя через вплив хижаків та конкуренцію за ресурси. Для чебачка амурського є характерним пролонгований нерест до кінця вересня, що прискорює його натуралізацію в нових водоймах. Отримані результати свідчать, що чебачок амурський здатний ефективно пристосовуватися до різноманітних екологічних умов, зберігаючи водночас основні риси життєвого циклу в різних частинах набутого ареалу. Значна чисельність виду в ставкових господарствах може мати негативний вплив на молодь промислово цінних видів риб, що підкреслює необхідність подальшого моніторингу та оцінки його впливу на водні екосистеми.

За результатами проведених досліджень встановлено, що у водоймах України статева зрілість ротаня-головешки настає переважно на другому році життя, що відповідає середнім показникам для європейських популяцій виду, за стандартної довжини понад 40 мм. Максимальна довжина досліджених особин ротаня-головешки становить 144 мм, тривалість життя – до семи років. Здатність до раннього статевого дозрівання, поєднана з високою плодючістю, пролонгованим порційним нерестом та турботою про потомство, є важливою адаптивною перевагою ротаня-головешки. Крім того, ротань-головешка здатний виїдати ікру та молодь інших видів риб, безпосередньо впливаючи на видове багатство у водоймах. Було виявлено, що ротань-головешка здатний утворювати монодомінантні угруповання у невеликих озерах. Сукупність цих адаптивних особливостей зумовлює високий інвазивний потенціал ротаня-головешки, здатність витіснити аборигенні види та формувати стабільні монодомінантні угруповання у водоймах різного типу.

Статева зрілість сонячного окуня звичайного в умовах водойм України настає переважно на другому році життя за стандартної довжини понад 40 мм, хоча в інтродукованих європейських популяціях статевозрілими стають особини більших розмірів. Максимальна довжина серед досліджених особин сонячного окуня звичайного становить 127 мм, його тривалість життя – до семи років. Серед трьох досліджених видів для сонячного окуня характерною є найкоротша тривалість нересту, проте показники його плодючості є високими. Поєднання цих репродуктивних стратегій забезпечує сонячному окуню звичайному стійке

відтворення навіть в умовах нового середовища, що визначає його успішну натуралізацію у водоймах України.

Дисертаційне дослідження було виконане в рамках науково-дослідних тем Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України: «Розробка наукових засад комплексного моніторингу та загроз поширення інвазивних видів риб річковою мережею і перехідними водами України (на основі паразитарних, популяційних і генетичних маркерів)», за грантом НФДУ, роки виконання 2020–2021, 2023, номер держреєстрації 0120U104722; «Ключові аспекти сучасного стану популяцій автохтонних та інвазивних видів деяких груп хребетних (птахи і прісноводні риби)», роки виконання 2024–2026, номер держреєстрації 0124U000400; «Чисельність, поширення та особливостей біології деяких рідкісних та чужорідних видів хребетних тварин України: стан, ефективність охорони та менеджменту популяцій», роки виконання 2023–2025, номер держреєстрації 0123U100126.

Наукова новизна роботи. Уперше: комплексно охарактеризовано вікову та статеву структуру популяцій трьох інвазивних чужорідних видів риб (чебачка амурського *Pseudorasbora parva*, ротаня-головешки *Perccottus glenii* та сонячного окуня звичайного *Lepomis gibbosus*) у обраних водоймах основних річкових басейнів України; встановлено вік і розміри настання статевої зрілості зазначених видів у водоймах України; виявлено залежність структури популяцій чебачка амурського від типу водойми: у природних водоймах переважають молодші вікові групи (0+, 1+), у рибогосподарських ставках – старші; на основі власних даних виконано порівняльний аналіз популяційних характеристик чебачка амурського, ротаня-головешки та сонячного окуня звичайного у різних типах водойм та на прикладі басейнів Дніпра та Дунаю в межах України; для досліджуваних видів у водоймах України охарактеризовано співвідношення стадій зрілості гонад та ікри у літньо-осінній період. Уточнено: параметри максимальної тривалості життя чебачка амурського, ротаня-головешки та сонячного окуня звичайного в умовах України та показано їх відповідність даним з інших частин набутого ареалу кожного виду; характер залежності довжини та маси (ізометрія – у чебачка амурського і ротаня-головешки, аллометрія – у сонячного окуня звичайного) та темпи росту досліджуваних видів у

водоймах різних типів; кількісні значення абсолютної та відносної плодючості, гонадо-соматичного індексу й коефіцієнтів вгодованості для популяцій з українських водойм. Дістали подальшого розвитку: уявлення про комплекс адаптаційних ознак чужорідних інвазивних видів риб у нових водоймах - раннє статеве дозрівання, невисока абсолютна плодючість при порційному нересті та широка екологічна валентність, переважання у популяціях молодших вікових груп, - який зумовлює їхній інвазивний потенціал і визначає пріоритет превентивних заходів управління над елімінаційними.

Практична значущість роботи. Результати дисертаційного дослідження є кількісною та фактологічною основою для розробки й удосконалення заходів моніторингу й управління популяціями інвазивних чужорідних видів риб у водоймах України. Були встановлені такі параметри популяцій: вік і розміри настання статевої зрілості, темпи росту, абсолютна та відносна плодючість, гонадо-соматичний індекс і часова структура нересту чебачка амурського, ротаня-головешки та сонячного окуня звичайного. Ці параметри можуть бути використані для оцінки ризику подальших інвазій та прогнозування динаміки чисельності досліджуваних видів у водоймах різних типів і різних річкових басейнів; у складі методичних підходів до моніторингу інвазивних чужорідних видів риб, що розробляються в рамках виконання Україною зобов'язань за Конвенцією про біологічне різноманіття та імплементації Регламенту (ЄС) № 1143/2014 відповідно до Угоди про асоціацію з Європейським Союзом; як кількісне підґрунтя для управлінських рішень у рибогосподарських об'єктах, насамперед ставкового типу, де, як показано в роботі, чебачок амурський формує популяції з домінуванням старших вікових груп і потенційно високим конкурентним тиском на молодь промислових видів; при визначенні оптимальних строків проведення біотехнічних і заходів з регулювання чисельності – з урахуванням встановленого в роботі пролонгованого характеру нересту досліджуваних видів; у роботі установ природно-заповідного фонду та територіальних органів управління водними ресурсами при оцінці стану іхтіоценозів і виявленні ранніх стадій інвазії чужорідних видів риб. Обґрунтований у роботі висновок про пріоритет превентивних

заходів (запобігання новим інтродукціям, ранній моніторинг, біотичний контроль) над елімінаційними при управлінні популяціями досліджуваних видів може бути врахований при розробці національних і регіональних стратегій поводження з інвазивними чужорідними видами та збереження аборигенної іхтіофауни України.

Ключові слова: риби, біологічні інвазії, чужорідні види, Європа, Україна, ріст, плодючість, вікова структура, екологічні умови, річки, ставки, озера.

ANNOTATION

Shukh A. Populations of invasive alien fish species in Ukrainian water bodies: characteristics of age structure, growth rate, fecundity.

The dissertation for a scientific degree of the Doctor of Philosophy on a specialty 091 – «Biology». I. I. Schmalhausen Institute of Zoology, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv, 2026.

The dissertation is devoted to the study of the current populations of the topmouth gudgeon *Pseudorasbora parva*, the Amur sleeper *Perccottus glenii*, and the pumpkinseed *Lepomis gibbosus* in selected freshwater bodies of Ukraine. The study analyzes the current distribution of these species within their non-native range and characterizes the age and sex structure of their populations, growth rates, and female fecundity in the investigated water bodies. Particular attention is paid to the comparison of population characteristics of these invasive fish species in different parts of their introduced range based on original research and literature data.

The study was conducted at the I. I. Schmalhausen Institute of Zoology of the National Academy of Sciences of Ukraine. Field investigations were mainly carried out from 2020 to 2025. Both original materials and samples provided by the scientific supervisor and colleagues were used in the study. In addition, samples from the ichthyological collection of the I. I. Schmalhausen Institute of Zoology of the National Academy of Sciences of Ukraine collected in previous years were processed and analyzed. For the study of the topmouth gudgeon (*Pseudorasbora parva*), water bodies of different types (rivers, fish ponds, lakes, and canals) from the Dnipro and Dniester river basins in Ukraine, as well as from the Danube basin in Slovakia, were selected. In total, 1244 individuals of the topmouth gudgeon were examined (563 from Slovakia and 681 from Ukraine). For the study of the Amur sleeper (*Perccottus glenii*), 11 water bodies of various types (rivers, lakes, canals, etc.) located within the Dnipro, Tisza, and Siverskyi Donets river basins were selected. In total, 553 individuals of the Amur sleeper were examined. For the study of the

pumpkinseed (*Lepomis gibbosus*), water bodies within the Dnipro and Tisza river basins were selected. Altogether, 351 individuals of the pumpkinseed were examined.

Sampling was carried out using a hand net and a seine net, while electrofishing was applied in Slovak water bodies. Collected material was fixed in a 4% formalin solution or frozen. For each specimen, standard length was measured using calipers with an accuracy of 0.1 mm, and body mass was determined using a scale with an accuracy of 0.01 g. Sex was identified based on the macroscopic examination of gonads during dissection. Age determination was performed by preparing scale samples according to standard methods (Bagenal, 1978; Panfili, 2002). For the pumpkinseed (*Lepomis gibbosus*) and the Amur sleeper (*Perccottus glenii*), otoliths were additionally used to verify age estimates obtained from scales. Prepared samples were examined using a Konus Crystal 7x–45x binocular microscope at 1.5× magnification and photographed using a SIGETA M3CMOS 15.0MP digital camera with an FMA050 microscope adapter. Measurements of total scale radius and annual ring radii (to an accuracy of 0.1 mm) were carried out using ToupView 4.11 (ToupTek Photonics, 2021). Gonadal maturity stages were determined according to the scheme proposed by Marenkov (2018), while egg developmental stages were assessed following Shykhshabekov (2014). Statistical analysis was performed using PAST 4.16c (Hammer et al., 2001) and R Studio 2024.04.0 (RStudio Team, 2024) with the gvlma package ver. 1.0.0.3. (Pena and Slate, 2019), emmeans package ver. 2.0.3. (Lenth and Piaskowski, 2026), car (Fox and Weisberg, 2019), FSA ver. 0.9.5. (Ogle et al., 2023), and nlstools package (Baty et al., 2015). Maps were created using QGIS 3.34.14 Prizren (QGIS Development Team, 2024).

The conducted research showed that the growth of topmouth gudgeon (*Pseudorasbora parva*) in different types of water bodies is isometric, while maturity is reached at an early age (during the second year of life) at a standard length of 30–40 mm, which is an important prerequisite for the rapid establishment of stable populations. The lifespan of the species reaches up to six years, and the maximum size does not exceed a standard length of 75 mm. It was established that the population structure of topmouth gudgeon strongly depends on environmental conditions. In fish farms, older age groups and

larger individuals prevail, which is associated with an abundant food base, low predation pressure, and favorable habitat conditions. In contrast, in natural water bodies, particularly rivers and reclamation canals, younger age groups (0+ and 1+) dominate, while individuals are characterized by smaller sizes and shorter lifespans due to predation and competition for resources. The species is characterized by a prolonged spawning period lasting until the end of September, which facilitates its rapid adaptation to new water bodies. The obtained results indicate that the topmouth gudgeon is capable of effectively adapting to a wide range of environmental conditions while maintaining the main features of its life cycle across different parts of its introduced range. Its high abundance in pond aquaculture systems may negatively affect the recruitment of commercially valuable fish species, highlighting the need for further monitoring and assessment of its impact on aquatic ecosystems.

According to the results of the conducted research, it was established that in the studied water bodies of Ukraine, maturity of the Amur sleeper (*Perccottus glenii*) is reached mainly in the second year of life, which corresponds to average values for European populations of the species, at a standard length exceeding 40 mm. The maximum recorded size for the species is 144 mm, while lifespan reaches up to seven years. The ability to attain early maturity, combined with high fecundity, prolonged batch spawning, and parental care, represents an important adaptive advantage of the Amur sleeper. In addition, this species is capable of consuming eggs and juveniles of other fish species, thereby directly affecting species diversity in aquatic ecosystems. It was also found that the Amur sleeper can form monospecific populations in small lakes. Such life-history traits contribute to the successful establishment of the species in new water bodies, rapid population growth, and further expansion of its range within introduced territories.

According to the results of the conducted research, it was established that in the studied water bodies of Ukraine, maturity of the pumpkinseed (*Lepomis gibbosus*) is reached mainly in the second year of life at a standard length exceeding 40 mm, although in introduced European populations individuals become mature at larger sizes. Among the examined specimens, the maximum recorded length of the pumpkinseed was 127 mm, and its lifespan reaches up to seven years. Among the three studied species, the pumpkinseed is

characterized by the shortest spawning period; however, its fecundity remains high. Early maturity, high fecundity, parental care, and batch spawning contribute to the successful establishment of the species in new water bodies and its further spread within the introduced range.

The dissertation research was carried out within the framework of research projects of the I. I. Schmalhausen Institute of Zoology of the National Academy of Sciences of Ukraine: “Development of scientific foundations for integrated monitoring and assessment of threats posed by the spread of invasive fish species through river networks and transitional waters of Ukraine (based on parasitological, population, and genetic markers)”, supported by the National Research Foundation of Ukraine, implemented in 2020–2021 and 2023 (state registration number 0120U104722); “Key aspects of the current status of populations of native and invasive species of selected vertebrate groups (birds and freshwater fishes)”, implemented in 2024–2026 (state registration number 0124U000400); and “Abundance, distribution, and biological features of selected rare and alien vertebrate species of Ukraine: status, effectiveness of conservation and population management”, implemented in 2023–2025 (state registration number 0123U100126).

Scientific novelty of the study. The following concepts have been identified for the first time: a comprehensive characterization of the age and sex structure of populations of three invasive alien fish species (topmouth gudgeon *Pseudorasbora parva*, Amur sleeper *Perccottus glenii*, pumpkinseed *Lepomis gibbosus*) in selected water bodies of Ukraine’s major river basins has been provided; the age and size at maturity of these species in Ukrainian water bodies have been determined; a dependence of the population structure of the topmouth gudgeon on the type of water body has been revealed: younger age groups (0+, 1+) predominate in natural water bodies, while older age groups predominate in fish farming ponds; based on our own data, a comparative analysis of the population characteristics of topmouth gudgeon, Amur sleeper, and pumpkinseed was conducted in different types of water bodies, using the Dnieper and Danube basins within Ukraine as examples; for the said species in Ukrainian water bodies, the relationship between gonadal and egg maturity stages during the summer-autumn period was characterized. The following

concepts were clarified: parameters of the maximum lifespan of topmouth gudgeon, Amur sleeper, and pumpkinseed in Ukrainian water bodies, and their correspondence to data from other parts of each species' acquired range was demonstrated; the nature of the length-weight relationship (isometry for topmouth gudgeon and Amur sleeper, allometry for pumpkinseed) and the growth rates of the studied species in various types of water bodies; quantitative values of absolute and relative fecundity, gonadosomatic index, and condition factors for populations from Ukrainian water bodies. The following concepts have been further developed: the set of adaptive traits exhibited by invasive alien fish species in new water bodies (early maturation, low absolute fecundity during batch spawning, and broad ecological adaptability, the predominance of younger age groups in populations) which determines their invasive potential and establishes the priority of preventive management measures over elimination measures.

Practical significance of the study. The results of this dissertation research provide a quantitative and factual basis for the development and improvement of measures for monitoring and managing populations of invasive alien fish species in Ukrainian water bodies. The following population parameters were established: age and size at maturity, growth rates, absolute and relative fecundity, gonado-somatic index, and spawning time structure for topmouth gudgeon, Amur sleeper and pumpkinseed. These parameters can be used to assess the risk of further invasions and to forecast the population dynamics of the studied species in water bodies of various types and in different river basins; as part of methodological approaches to monitoring invasive alien fish species, which are being developed as part of Ukraine's fulfillment of its obligations under the Convention on Biological Diversity and the implementation of Regulation (EU) No. 1143/2014 in accordance with the Association Agreement with the European Union; as a quantitative basis for management decisions at fisheries facilities, primarily pond-type facilities, where, as shown in this study, topmouth gudgeon forms populations dominated by older age groups and exerts potentially high competitive pressure on juveniles of commercial species; in determining the optimal timing for biotechnical measures and population control measures taking into account the prolonged nature of spawning in the studied species, as established

in this study; in the work of nature reserve agencies and territorial water resource management bodies when assessing the status of ichthyocenoses and the detection of early stages of invasion by alien fish species. The conclusion presented in this study regarding the priority of preventive measures (preventing new introductions, early monitoring, biological control) over elimination measures in the management of the populations of the studied species can be taken into account when developing national and regional strategies for managing invasive alien species and conserving the native ichthyofauna of Ukraine.

Keywords: fish, biological invasions, alien species, Europe, Ukraine, growth, fecundity, age structure, ecological conditions, rivers, ponds, lakes.

Список публікацій здобувача, в яких опубліковані основні наукові результати дисертації

У виданнях, які включені до міжнародних наукометричних баз даних:

1. Podobailo, A., Shukh, A., & Kutsokon, Y. (2021). Age and growth of the European bitterling *Rhodeus amarus* (Cyprinidae, Actinopterygii) in the Uday and Perevod rivers (Dnipro basin, Ukraine). *Zoodiversity*, 55(5). <https://doi.org/10.15407/zoo2021.05.361> (Scopus). *(особистий внесок Шух А.Є.: збір та обробка даних, написання статті; Подобайло А.В. - концепція дослідження, загальне керівництво; Куцоконь Ю.К. - підбір методології, інтерпретація та формулювання висновків, загальна редакція тексту)*
2. Shukh, A., Fedorčák, J., Pekárik, L., & Kutsokon, Y. (2025). Length–weight relationships and sex ratio in populations of topmouth gudgeon (*Pseudorasbora parva*) in Ukraine and Slovakia. *BioInvasions Records*, 14(1), 141–153. <https://doi.org/10.3391/bir.2025.14.1.12> (Scopus, WOS). *(особистий внесок Шух А.Є.: концепція, методологія, формальний аналіз і дослідження, написання тексту та його редагування; Федорчак Я. - методологія, формальний аналіз і дослідження, редагування тексту; Пекарік Л. - методологія, формальний аналіз і дослідження, редагування тексту; Куцоконь Ю.К. - концепція, методологія, формальний аналіз і дослідження, написання тексту та його редагування)*
3. Shukh, A., Markovych, M., & Kutsokon, Y. (2025). Age and growth of invasive alien fish species, *Perccottus glenii* and *Lepomis gibbosus*, in water bodies of Transcarpathia (Ukraine). *Fisheries & Aquatic Life*, 33(4). <https://doi.org/10.2478/aopf-2025-0017> (Scopus). *(особистий внесок Шух А.Є.: концепція, методологія, формальний аналіз і дослідження, написання тексту та його редагування; Маркович М.П. - методологія, формальний аналіз і дослідження, редагування тексту; Куцоконь Ю.К. - концепція, методологія, формальний аналіз і дослідження, написання тексту та його редагування)*

У виданнях, які включені до переліку наукових фахових видань України:

1. Берія, В., Шух, А., Гандзюра, В. (2023). Еколого-фауністичні особливості угруповань зоопланктону, іхтіофауни у річці Ірпінь. *Вісник Київського національного університету імені Тараса Шевченка. Біологія.* 4(95), 9–12. <https://doi.org/10.17721/1728.2748.2023.95.9-12> (Фахове, категорія Б). (особистий внесок Шух А.Є.: збір та обробка іхтіологічної частини матеріалу, написання частини тексту, участь у формулюванні висновків та узагальнень; Берія В. - збір та обробка частини матеріалу, написання частини тексту, участь у формулюванні висновків та узагальнень; Гандзюра В.П. - концепція роботи, загальне керівництво)
2. Куцоконь, Ю. К., Шух, А. Є., Романь, А. М., Щербатюк, М. М. (2024). Сучасний склад іхтіофауни річки Чумгак (басейн Сули). *Вісник Черкаського університету: серія «Біологічні науки»*, 1, 72–78. <https://doi.org/10.31651/2076-5835-2018-1-2024-1-72-78> (Фахове, категорія Б). (особистий внесок Шух А.Є.: збір та опрацювання частини матеріалу, написання частини тексту; Куцоконь Ю.К. - концепція досліджень, збір та опрацювання частини матеріалу, написання тексту, загальне керівництво; Романь А.М. - концепція досліджень, збір та опрацювання частини матеріалу, написання частини тексту, візуалізація даних; Щербатюк М.М. - збір та опрацювання частини матеріалу, написання частини тексту)
3. Шух, А. Є., Кузьменюк, Д. Л., Куцоконь, Ю. К., Подобайло, А. В. (2025). Деякі особливості розмноження чебачка амурського (*Pseudorasbora parva* Temminck & Schlegel, 1846) у ставовому рибницькому господарстві, розташованому у зоні Полісся України. *Рибогосподарська наука України*, 1(71), 49–65. <https://doi.org/10.61976/fsu2025.01.049> (Фахове, категорія Б). (особистий внесок Шух А.Є.: лабораторний та статистичний аналіз, концепція досліджень, візуалізація, написання та редагування тексту; Кузьменюк Д.Л. - збір матеріалу, лабораторний аналіз, написання частини тексту; Куцоконь Ю.К. - концепція досліджень, написання та редагування тексту, загальне керівництво; Подобайло А.В. - концепція досліджень, написання частини та редагування тексту)

Публікації, які засвідчують апробацію результатів дисертації:

1. Кузьменюк, Д., Шух, А. (2023). Морфо-фізіологічні особливості чебачка амурського (*Pseudorasbora parva*) р. Сукіль (басейн Дністра). In *Шевченківська весна: досягнення в науках про життя / Advancements in Life Sciences 2023: збірник тез XX Міжнародної наукової конференції студентів та молодих вчених* (с. 103). Київ. (особистий внесок Шух А.Є.: лабораторна та статистична обробка, написання частини тексту; Кузьменюк Д.Л. - збір матеріалу, лабораторна обробка, написання частини тексту)
2. Шух, А., Куцоконь, Ю. (2023). Розмірно-масова характеристика чебачка амурського (*Pseudorasbora parva* (Temminck, Schlegel, 1846)) в набутому ареалі р. Дніпро (Дніпровське водосховище). *Тези доповідей Конференції молодих дослідників-зоологів – 2023* (с. 26). Київ. (особистий внесок Шух А.Є.: написання тексту, аналіз даних, візуалізація; Куцоконь Ю.К. - редагування тексту, загальне керівництво)
3. Шух, А. Є., Кузьменюк, Д. Л., Куцоконь, Ю. К. (2024). Плодючість чебачка амурського, *Pseudorasbora parva* (Temminck et Schlegel, 1846), у р. Сукіль (басейн Дністра). *Тези доповідей Конференції молодих дослідників-зоологів – 2024* (с. 24). Київ. (особистий внесок Шух А.Є.: лабораторна та статистична обробка, написання тексту, візуалізація; Кузьменюк Д.Л. - збір матеріалу, лабораторна обробка, написання частини тексту; Куцоконь Ю.К. - редагування тексту, загальне керівництво)
4. Шух, А. Є., & Куцоконь, Ю. К. (2025). Розмірно-масова характеристика ротання-головешки *Perccottus glenii* у озерах НПП Залісся. *Лісові екосистеми: сучасні проблеми і перспективи досліджень – 2025: Матеріали IV Всеукраїнської науково-практичної конференції* (с. 121). Житомир. (особистий внесок Шух А.Є.: написання тексту, аналіз даних, візуалізація; Куцоконь Ю.К. - редагування тексту, загальне керівництво)
5. Шух, А. Є., Куцоконь, Ю. К., & Маркович, М. П. (2025). Деякі характеристики популяції сонячного окуня у штучних водоймах рівнинного Закарпаття. *Матеріали XV Міжнародної іхтіологічної науково-практичної*

конференції (с. 167). Київ. (особистий внесок Шух А.Є.: концепція, методологія, формальний аналіз і дослідження, написання тексту та його редагування; Маркович М.П. - методологія, формальний аналіз і дослідження, редагування тексту; Куцоконь Ю.К. - концепція, методологія, формальний аналіз і дослідження, написання тексту та його редагування)

ЗМІСТ

АНОТАЦІЯ	2
ANNOTATION.....	8
ВСТУП.....	19
РОЗДІЛ 1. ПОШИРЕННЯ ТА СТАН ВИВЧЕНОСТІ ПОПУЛЯЦІЙ ОСНОВНИХ ІНВАЗИВНИХ ЧУЖОРІДНИХ ВИДІВ РИБ У ВОДОЙМАХ УКРАЇНИ	27
1.1. Чебачок амурський.....	33
1.2. Ротань-головешка.....	38
1.3. Сонячний окунь звичайний.....	42
РОЗДІЛ 2. МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ	47
2.1. Фізико-географічна характеристика району досліджень та методи польових досліджень	47
2.2. Методи визначення віку та темпів росту.....	57
2.3. Методи визначення плодючості	59
2.4. Статистична обробка результатів.....	63
РОЗДІЛ 3. РЕЗУЛЬТАТИ ТА ОБГОВОРЕННЯ	64
3.1 Чебачок амурський.....	64
3.1.1. Ріст чебачка амурського	64
3.1.2. Плодючість чебачка амурського	87
3.2. Ротань-головешка.....	90
3.2.1. Ріст ротаня-головешки	90
3.2.2. Плодючість ротаня-головешки.....	116
3.3. Сонячний окунь звичайний.....	120
3.3.1. Ріст сонячного окуня звичайного	120
3.3.2. Плодючість сонячного окуня звичайного	137
3.4. Узагальнення	141
ВИСНОВКИ.....	146
СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ	148

ВСТУП

Актуальність теми. Проблема інвазивних чужорідних видів тварин є однією з найактуальніших у сучасній екології, оскільки вона безпосередньо пов'язана зі збереженням біорізноманіття, стабільністю екосистем і безпекою людського суспільства. Згідно з Конвенцією про біологічне різноманіття (КБР), інвазивні чужорідні види (ІЧВ) — це рослини, тварини або мікроорганізми, завезені в результаті діяльності людини — навмисно або випадково — за межі їхнього природного історичного ареалу, що створює загрозу для екосистем, середовищ існування або інших видів (Конвенція..., 1992). Вони є основною причиною втрати біорізноманіття, шкоди навколишньому середовищу та економічних збитків. Інвазивні прісноводні риби успішно натуралізуються і дають спалахи чисельності як у штучних, так і у природних водоймах і представляють загрозу для аборигенних видів риб. В умовах глобалізації сучасного світу, розвитку міжнародної торгівлі, транспорту і туризму швидкість поширення таких видів значно зросла, що робить проблему інвазій особливо масштабною (Meyerson and Mooney, 2007).

Вплив інвазивних чужорідних видів на аборигенні види є різноманітним. Одним із найважливіших його проявів є хижацтво та конкуренція за ресурси. Інвазивні чужорідні види часто мають переваги над аборигенними видами, які не мають еволюційно сформованих захисних реакцій від них, унаслідок чого популяції аборигенних видів швидко скорочуються. Крім того, інвазивні види можуть витіснити представників місцевої фауни з їхніх екологічних ніш, конкуруючи за їжу, територію та місця розмноження. Іншим важливим аспектом є передача захворювань: інвазивні тварини нерідко виступають переносниками нових патогенів або є резервуарами інфекцій, що можуть поширюватися серед аборигенних видів і призводять до зменшення їхньої чисельності через відсутність стійкості до цих захворювань (Roy et al., 2023). Ще одним механізмом впливу є гібридизація з місцевими видами, яка призводить до генетичного «розмивання» популяцій і втрати унікальних генетичних характеристик (Rhymer and Simberloff 1996). Окрім цього, інвазивні тварини здатні змінювати фундаментальні екосистемні процеси, зокрема трофічні взаємозв'язки,

кругообіг речовин і структуру середовища існування. Такі зміни можуть мати довготривалі наслідки і призводити до трансформації цілих екосистем (Ehrenfeld, 2010).

У нових середовищах існування у багатьох чужорідних видів відсутні природні вороги або інші обмежувальні фактори, такі як корм, простір чи конкуренція з іншими видами — всі ці умови можуть сприяти їхньому закріпленню та швидкому поширенню (Polce et al., 2023). Таким чином, чужорідні види можуть стати інвазивними, витіснити та спричинити зникнення місцевих видів, змінити місця існування, порушити структуру угруповань та вплинути на взаємозв'язки в харчовому ланцюзі й процеси в екосистемах. Крім того, багато чужорідних видів можуть бути переносниками хвороб, що посилює потенційну загрозу для місцевого біорізноманіття, здоров'я людей та економіки.

Існує висока ймовірність, що ще більше нових чужорідних видів буде переноситися зі своїх природних регіонів у нові райони внаслідок активізації переміщення товарів та людей. Зусилля повинні бути спрямовані на виявлення та контроль шляхів інтродукції, ліквідацію інвазивних видів на ранніх стадіях та припинення поширення видів, що були інтродуковані раніше. Відповідно, необхідно вживати скоординованих превентивних заходів та менеджменту для зменшення ймовірності нових інтродукцій та шкоди, яку вони можуть заподіяти. Стаття 8 Конвенції про біологічне різноманіття (Конвенція..., 1992) встановлює, що «Кожна Договірна Сторона, наскільки це можливо та доцільно: [...] запобігає впровадженню чужорідних видів, які загрожують екосистемам, місцям мешкання або видам, контролює або знищує такі чужорідні види». Питання щодо стійкості та масштабів цього тиску також розглядається в цілі АБЦ 9.

Відповідно до Глобального оціночного звіту щодо біорізноманіття та екосистемних послуг, підготовлений Міжурядовою науково-політичною платформою з питань біорізноманіття та екосистемних послуг (IPBES, 2019) ціль АБЦ 9 була досягнута лише частково. Зокрема, хоча пріоритетність ІЧВ була визнана задовільною, прогрес у досягненні інших елементів цілі, таких як визначення

пріоритетності шляхів проникнення та управління ними, а також контроль та викорінення видів, був визнаний недостатнім або обмеженим інформацією. Тому ІЧВ продовжують поширюватися у всьому світі та залишаються однією з головних загроз для біорізноманіття.

Шостий національний звіт про виконання Україною Конвенції ООН про охорону біологічного різноманіття (2018) визначає чебачка амурського, сонячного окуня звичайного та ротаня-головешку як найбільш небезпечні серед інвазивних чужорідних видів риб у водоймах України. Одним із завдань Конвенції про біологічне різноманіття є поводження з ІЧВ. З іншого боку, у Європейському Союзі (ЄС) також є Регламент ЄС № 1143/2014 (Regulation (EU) No 1143/2014) «про запобігання та управління введенням і поширенням інвазивних чужорідних видів», що зобов'язує Європейську комісію затверджувати та за необхідності оновлювати перелік інвазивних чужорідних видів, які становлять загрозу для ЄС. Список базується на оцінках ризиків, пов'язаних з інвазивними чужорідними видами, які включають документальні докази щодо здатності видів до освоєння нових ареалів та поширення. На рівні Європейського Союзу вживаються скоординовані заходи щодо інвазивних чужорідних видів, що входять до переліку. Крім того, Регламент щодо інвазивних чужорідних видів вимагає впровадження заходів з їхнього викорінення, якщо аналіз витрат і вигод не демонструє, що пов'язані з цим витрати є непропорційними до вигод; у такому випадку необхідно вжити заходів щодо локалізації. Для мінімізації впливу широко поширених інвазивних чужорідних видів на біорізноманіття, екосистемні послуги та, за необхідності, на здоров'я людей або економіку, також необхідні ефективні заходи менеджменту.

Враховуючи статус України як підписанта Конвенції про біологічне різноманіття, а також асоціацію з ЄС, необхідно впроваджувати заходи поводження з ІЧВ, які неможливі без знання біології цих видів, особливостей пристосувань в набутому ареалі. Разом з вивченням поширення чужорідних видів є надзвичайно актуальним встановлення особливостей біології цих видів, що дозволяють їм успішно вбудовуватись у нові умови. На сьогодні для України про більшість інвазивних видів

риб плодючість, вік, темпи росту відомі лише описово. Однак, важливим є вивчення реальних значень строків нересту, плодючості, темпів росту, що дозволить в подальшому успішніше запобігати поширенню цих видів та здійснювати заходи щодо зменшення їхнього впливу на аборигенні угруповання.

Об'єкт дослідження. Об'єктом дослідження є інвазивні види риб фауни України.

Предмет дослідження. Предметом дослідження є вік, темп росту, плодючість чебачка амурського, ротаня-головешки, сонячного окуня звичайного у водоймах України.

Мета роботи — встановити популяційно-біологічні передумови успішної натуралізації чебачка амурського, ротаня-головешки і сонячного окуня звичайного у набутому ареалі в Україні та оцінити їхній інвазивний потенціал.

Відповідно до мети нами були поставлені такі **завдання**:

1. Охарактеризувати вікову та статеву структуру популяцій чебачка амурського, ротаня-головешки та сонячного окуня звичайного у модельних водоймах.
2. Встановити особливості темпів росту та характер залежності між довжиною та масою у досліджуваних видів.
3. Оцінити репродуктивні характеристики самиць — абсолютну та відносну плодючість, гонадо-соматичний індекс, ступінь зрілості гонад та різних порцій ікри.
4. Виявити відмінності популяційних характеристик чебачка амурського, ротаня-головешки та сонячного окуня звичайного у водоймах різного типу (природні водойми та рибогосподарські ставки) та у різних частинах набутого ареалу (наприкладі басейнів Дніпра, Дністра і Дунаю).
5. На основі отриманих даних оцінити особливості адаптаційних стратегій та інвазивний потенціал досліджуваних видів риб у водоймах України.

Методи дослідження. Стандартні методи збору матеріалу (польові дослідження), традиційна морфометрія, методи статистичного аналізу отриманих даних, методи дослідження віку та плодючості, методи геоінформаційного (ГІС) моделювання та візуалізації.

Наукова новизна отриманих результатів. Уперше: комплексно охарактеризовано вікову та статеву структуру популяцій трьох інвазивних чужорідних видів риб (чебачка амурського *Pseudorasbora parva*, ротаня-головешки *Perccottus glenii* та сонячного окуня звичайного *Lepomis gibbosus*) у обраних водоймах основних річкових басейнів України; встановлено вік і розміри настання статевої зрілості зазначених видів у водоймах України; виявлено залежність структури популяцій чебачка амурського від типу водойми: у природних водоймах переважають молодші вікові групи (0+, 1+), у рибогосподарських ставках – старші; на основі власних даних виконано порівняльний аналіз популяційних характеристик чебачка амурського, ротаня-головешки та сонячного окуня звичайного у різних типах водойм та на прикладі басейнів Дніпра та Дунаю в межах України; для досліджуваних видів у водоймах України охарактеризовано співвідношення стадій зрілості гонад та ікри у літньо-осінній період.

Уточнено: параметри максимальної тривалості життя чебачка амурського, ротаня-головешки та сонячного окуня звичайного в умовах України та показано їх відповідність даним з інших частин набутого ареалу кожного виду; характер залежності довжини та маси (ізометрія – у чебачка амурського і ротаня-головешки, алометрія – у сонячного окуня звичайного) та темпи росту досліджуваних видів у водоймах різних типів; кількісні значення абсолютної та відносної плодючості, гонадо-соматичного індексу й коефіцієнтів вгодованості для популяцій з українських водойм.

Дістали подальшого розвитку: уявлення про комплекс адаптаційних ознак чужорідних інвазивних видів риб у нових водоймах - раннє статеве дозрівання, невисока абсолютна плодючість при порційному нересті та широка екологічна валентність, переважання у популяціях молодших вікових груп, - який зумовлює

їхній інвазивний потенціал і визначає пріоритет превентивних заходів управління над елімінаційними.

Особистий внесок здобувача. Дисертаційна робота є самостійним дослідженням здобувачки. Дисертанткою проведено аналіз літературних джерел за темою, самостійно зібрано частину матеріалу під час польових досліджень. Опрацьовані матеріали колекції Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України. Здобувачкою самостійно проведено лабораторну обробку усього вказаного матеріалу. Візуалізація, моделювання, статистична обробка даних проведені самостійно.

Публікації. За темою дисертації вийшли друком 6 статей, 3 з яких - публікації в наукових виданнях, проіндексованих у базі даних Scopus (Q2, Q3 та Q4) та 3 статті у виданнях, що на момент публікації входили до переліку наукових фахових видань, затверджених МОН України.

Апробація матеріалів дисертації. Доповіді за результатами дисертаційного дослідження було представлено й обговорено на конференціях молодих дослідників-зоологів, які проводили на базі Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України (м. Київ, 2023 та 2024 рр.) та на декількох конференціях, зокрема на XX Міжнародній науковій конференції студентів та молодих вчених «Шевченківська весна: досягнення в науках про життя /Advancements in Life Sciences 2023» (м. Київ, 2023 р.), IV Всеукраїнській науково-практичній конференції «Лісові екосистеми: сучасні проблеми і перспективи досліджень – 2025» (м. Житомир, 2025 р.) та XV Міжнародній іхтіологічній науково-практичній конференції (до 25-річчя кафедри гідробіології та іхтіології НУБіП України) (м. Київ, 2025).

Структура та обсяг дисертації. Дисертаційна робота викладена на сторінках, складається з анотації, змісту, основної частини, списку використаних джерел (181 посилань). Основна частина складається з наступних розділів: вступ, огляд літератури, матеріали і методи, результати та обговорення, висновки, та викладена на 129 сторінках. Текст дисертації містить 23 ілюстрації та 45 таблиць.

Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами, грантами.

Дисертаційне дослідження було виконане в рамках науково-дослідних тем Інституту зоології ім. І.І. Шмальгаузена НАН України: «Розробка наукових засад комплексного моніторингу та загроз поширення інвазивних видів риб річковою мережею і перехідними водами України (на основі паразитарних, популяційних і генетичних маркерів)», за грантом НФДУ, роки виконання 2020-2021, 2023, номер держреєстрації 0120U104722; “Ключові аспекти сучасного стану популяцій автохтонних та інвазивних видів деяких груп хребетних (птахи і прісноводні риби)”, роки виконання 2024-2026, номер держреєстрації 0124U000400, “Чисельність, поширення та особливостей біології деяких рідкісних та чужорідних видів хребетних тварин України: стан, ефективність охорони та менеджменту популяцій”, роки виконання 2023-2025, номер держреєстрації 0123U100126.

Практичне значення отриманих результатів. Результати дисертаційного дослідження є кількісною та фактологічною основою для розробки й удосконалення заходів моніторингу й управління популяціями інвазивних чужорідних видів риб у водоймах України. Були встановлені такі параметри популяцій: вік і розміри настання статевої зрілості, темпи росту, абсолютна та відносна плодючість, гонадо-соматичний індекс і часова структура нересту чебачка амурського, ротаня-головешки та сонячного окуня звичайного. Ці параметри можуть бути використані для оцінки ризику подальших інвазій та прогнозування динаміки чисельності досліджуваних видів у водоймах різних типів і різних річкових басейнів; у складі методичних підходів до моніторингу інвазивних чужорідних видів риб, що розробляються в рамках виконання Україною зобов'язань за Конвенцією про біологічне різноманіття та імплементації Регламенту (ЄС) № 1143/2014 відповідно до Угоди про асоціацію з Європейським Союзом; як кількісне підґрунтя для управлінських рішень у рибогосподарських об'єктах, насамперед ставкового типу, де, як показано в роботі, чебачок амурський формує популяції з домінуванням старших вікових груп і потенційно високим конкурентним тиском на молодь промислових видів; при визначенні оптимальних строків проведення біотехнічних і заходів з регулювання

чисельності – з урахуванням встановленого в роботі пролонгованого характеру нересту досліджуваних видів; у роботі установ природно-заповідного фонду та територіальних органів управління водними ресурсами при оцінці стану іхтіоценозів і виявленні ранніх стадій інвазії чужорідних видів риб.

Обґрунтований у роботі висновок про пріоритет превентивних заходів (запобігання новим інтродукціям, ранній моніторинг, біотичний контроль) над елімінаційними при управлінні популяціями досліджуваних видів може бути врахований при розробці національних і регіональних стратегій поводження з інвазивними чужорідними видами та збереження аборигенної іхтіофауни України.

Подяки. Авторка висловлює щиру вдячність своєму науковому керівнику Юлії Костянтинівні Куцоконь за підтримку під час роботи над усіма етапами дослідження, допомогу у зборі матеріалу та його камеральній обробці, допомогу в інтерпретації отриманих матеріалів та цінні поради. Окремі подяки колегам, що допомагали у зборі матеріалу, а саме О. В. Діденку (Інститут рибного господарства НААН України), А. В. Подобайлу та Д. Л. Кузьменюку (ННЦ “Інститут біології та медицини” Київського національного університету імені Тараса Шевченка), Г. Л. Гончарову (Харківський національний університет імені В.Н. Каразіна), О. С. Нестеренку (Дніпровський національний університет імені Олеся Гончара), І. О. Кошовому (НПП “Пирятинський”), Пекаріку Л. (Центр біології рослин та біорізноманіття Словацької академії наук, Братислава), Я.Федорчаку (Прешовський університет в Прешові, Словаччина).

Авторка висловлює подяку своїм одногрупникам Денису Лазарєву та Олександру Сліпенькому за підтримку впродовж навчання в аспірантурі. Авторка висловлює щиру вдячність Збройним Силам України за можливість виконати, написати та захистити цю роботу. Щира вдячність моїм друзям та близьким за моральну підтримку, особлива подяка моїй мамі Морсковій Оксані Юріївні та моїм собакам за підтримку впродовж цих років.

РОЗДІЛ 1. ПОШИРЕННЯ ТА СТАН ВИВЧЕНОСТІ ПОПУЛЯЦІЙ ОСНОВНИХ ІНВАЗИВНИХ ЧУЖОРІДНИХ ВИДІВ РИБ У ВОДОЙМАХ УКРАЇНИ

Інтродукції чужорідних видів є одними з найважливіших, найменш контрольованих і найменш оборотних наслідків людського впливу на екосистеми світу, суттєво впливаючи на їхнє біорізноманіття, біогеохімічні процеси та економічне використання (Strayer, 2010). Екологічні, економічні та еволюційні зміни, спричинені чужорідними видами, є настільки глибокими, що деякі біологи припустили, ніби ми вступаємо в нову епоху — Гомогоцен (Rosenzweig, 2001), у якій усі континенти з'єднані в «Нову Пангею» завдяки людській діяльності. Екосистеми Гомогоцену відрізнятимуться від тих екосистем, до яких звикли прісноводні екологи, і створюватимуть важливі виклики як для науковців, так і для управлінців (Strayer, 2010).

За визначенням Конвенції про біологічне різноманіття (КБР), інвазивні чужорідні види (ІЧВ) — це рослини, тварини або мікроорганізми, завезені в результаті діяльності людини — навмисно або випадково — за межі їхнього природного історичного ареалу, що створює загрозу для екосистем, середовищ існування або інших видів (Конвенція..., 1992). Інвазивні чужорідні види належать до ключових чинників скорочення біорізноманіття, деградації природних екосистем та виникнення значних економічних втрат. У сучасних умовах глобалізації, активного розвитку міжнародної торгівлі, транспортного сполучення та туризму темпи поширення інвазивних чужорідних видів суттєво зросли, що значно посилило масштаби проблеми біологічних інвазій (Meyerson and Mooney, 2007). Особливу небезпеку становлять інвазивні прісноводні риби, які здатні успішно натуралізуватися та формувати масові популяції як у штучних, так і в природних водоймах, створюючи загрозу для місцевих видів риб.

Вплив інвазивних чужорідних видів на аборигенну фауну проявляється у різних формах і часто має комплексний характер. Одним із головних механізмів

такого впливу є хижацтво та конкуренція за обмежені ресурси. Інвазивні види нерідко мають екологічні переваги над аборигенними видами, які не мають еволюційно сформованих захисних реакцій від них, унаслідок чого популяції аборигенних видів швидко скорочуються, що може призводити до стрімкого зменшення чисельності аборигенних популяцій. Крім прямого хижацтва, чужорідні види часто витісняють аборигенні види з їхніх екологічних ніш, конкуруючи за кормові ресурси, простір та місця для розмноження. Значною загрозою також є поширення захворювань. Чужорідні інвазивні види можуть переносити нові патогени або виступати резервуаром інфекцій, до яких аборигенні види не мають природної стійкості. Це нерідко призводить до спалахів захворювань і скорочення чисельності аборигенних популяцій (Roy et al., 2023). Ще одним важливим наслідком біологічних інвазій є гібридизація з місцевими видами, яка спричиняє генетичне «змішування» популяцій та втрату їхніх унікальних спадкових особливостей (Rhymer and Simberloff, 1996). Окрім прямого впливу на окремі види, інвазивні організми здатні змінювати базові екосистемні процеси. Вони можуть порушувати трофічні взаємозв'язки, впливати на кругообіг поживних речовин та трансформувати структуру середовищ існування. Подібні зміни часто мають тривалий характер і можуть призводити до суттєвої перебудови функціонування цілих екосистем (Ehrenfeld, 2010). У нових середовищах існування у багатьох чужорідних видів відсутні природні вороги або інші обмежувальні фактори, такі як корм, простір чи конкуренція з іншими видами — всі ці умови можуть сприяти їхньому закріпленню та швидкому поширенню (Polce et al., 2023). Під інвазивним потенціалом у роботі розуміють сукупність біологічних характеристик виду — насамперед особливостей вікової структури, темпів росту, репродуктивної стратегії та екологічної валентності, — які визначають імовірність його успішної натуралізації та поширення в нових водоймах за межами природного ареалу (Copp et al., 2005).

Багато видів риб були навмисно інтродуковані по всьому світу для забезпечення харчових потреб або спортивного рибальства. Окрім цих цілеспрямованих інтродукцій, значна кількість видів риб поширилася за межі своїх

природних ареалів через випуски з акваріумів, контейнерів із наживкою та декоративних водойм, як домішки до риб, призначених для зариблення, або з баластними водами. Деякі з цих риб мали значний екологічний вплив. Люди нерідко вселяють нові види риб у прісноводні водойми, де риби вже мешкають, — як ненавмисно, так і свідомо, прагнучи «удосконалити» рибне угруповання. Найпомітнішими наслідками таких дій стає зменшення чисельності або зникнення цінних кормових видів, особливо коли інтродукований вид не має природного трофічного відповідника в екосистемі (Strayer, 2010). Одним із найяскравіших прикладів є зникнення близько 200 видів цихлід в озері Вікторія після інтродукції нільського окуня *Lates niloticus* (Linnaeus, 1758) (Strayer, 2010). Подібні випадки спостерігалися й в інших регіонах: скорочення популяцій озерної форелі *Salvelinus namaycush* (Walbaum, 1792) у верхніх Великих озерах після появи морської міноги *Petromyzon marinus* Linnaeus, 1758, майже повне зникнення галаксієподібних риб у річках Південної півкулі після вселення лососевих, а також зменшення чисельності чи повне зникнення коропових риб в американських озерах після появи великих рибоїдних хижаків (McDowall, 2006). Чужорідні види риб, навіть якщо вони не є хижаками, здатні істотно змінювати кормову базу екосистеми. Інтродуковані лососеві, своєю чергою, мають як прямий, так і опосередкований вплив на струмкових безхребетних (Strayer, 2010) навіть у водоймах із уже сформованими рибними угрупованнями. Навіть невеликі за розмірами гамбузії *Gambusia* spp. можуть зменшувати чисельність місцевих безхребетних та витіснити аборигенні види (Рукс, 2008). Не менш значний вплив мають і рослиноїдні чужорідні риби, наприклад білий амур *Ctenopharyngodon idella* (Valenciennes, 1844), які здатні змінювати як біомасу, так і видовий склад водної рослинності (Strayer, 2010). Нині загальновизнано, що вплив чужорідних риб не обмежується прямою взаємодією з окремими видами, а може передаватися через усю трофічну мережу, змінюючи функціонування різних компонентів екосистеми. Зокрема, як рибоїдні, так і види, що живляться безхребетними, здатні суттєво впливати на первинних продуцентів, а також на взаємозв'язки між суміжними екосистемами (Baxter et al., 2004). Крім того, біотурбація та виділення поживних речовин інтродукованими рибами можуть

змінювати рівень освітленості водойм і доступність поживних елементів (Strayer, 2010).

Таким чином, подібно до чужорідних молюсків, інтродуковані риби спричиняють масштабні та комплексні зміни майже в усіх складових прісноводних екосистем — як у стоячих, так і в проточних водоймах. Імовірно, така сила впливу пояснюється тим, що більшість видів риб мають обмежену здатність до природного розселення між континентами та річковими басейнами. Унаслідок цього багато водойм характеризуються природно збідненим видовим складом риб.

Імовірно, у майбутньому ще більша кількість чужорідних видів буде переміщуватися за межі своїх природних ареалів у нові регіони через зростання інтенсивності переміщення товарів і людей. У зв'язку з цим основні зусилля мають бути зосереджені на виявленні та контролі шляхів їхнього проникнення, своєчасному знищенні інвазивних популяцій на ранніх етапах інвазії, а також на стримуванні подальшого поширення вже завезених видів. Відповідно, необхідно вживати скоординованих превентивних заходів та менеджменту для зменшення ймовірності нових інтродукцій та шкоди, яку вони можуть заподіяти. Стаття 8 Конвенції про біологічне різноманіття (Конвенція..., 1992) встановлює, що «Кожна Договірна Сторона, наскільки це можливо та доцільно: [...] запобігає впровадженню чужорідних видів, які загрожують екосистемам, місцям мешкання або видам, контролює або знищує такі чужорідні види». Питання щодо стійкості та масштабів цього тиску також розглядається в цілі АБЦ 9.

Відповідно до Глобального оціночного звіту щодо біорізноманіття та екосистемних послуг, підготовлений Міжурядовою науково-політичною платформою з питань біорізноманіття та екосистемних послуг (IPBES, 2019) ціль АБЦ 9 була досягнута лише частково. Зокрема, хоча пріоритетність ІЧВ була визнана задовільною, прогрес у досягненні інших елементів цілі, таких як визначення пріоритетності шляхів проникнення та управління ними, а також контроль та викорінення видів, був визнаний недостатнім або обмеженим інформацією. Тому ІЧВ

продовжують поширюватися у всьому світі та залишаються однією з головних загроз для біорізноманіття.

У Європейському Союзі (ЄС) Регламент ЄС № 1143/2014¹⁷ (Regulation (EU) No 1143/2014) «про запобігання та управління введенням і поширенням інвазивних чужорідних видів» зобов'язує Європейську комісію затверджувати та за необхідності оновлювати перелік інвазивних чужорідних видів, що становлять загрозу для ЄС. Цей список ґрунтується на оцінці ризиків, яка враховує наукові дані щодо здатності видів колонізувати нові території та ефективно поширюватися. На рівні Європейського союзу щодо видів, включених до цього переліку, реалізуються скоординовані заходи управління. Регламент також передбачає, що такі інвазивні види мають бути знищені, якщо аналіз витрат і вигод не показує, що витрати на викорінення є непропорційно високими порівняно з очікуваними результатами. У випадках, коли повне знищення недоцільне, мають застосовуватися заходи з локалізації та стримування їх подальшого поширення.

Перший список набув чинності у 2016 році та містив 37 видів тварин і рослин (Commission Implementing Regulation (EU) 2016/1141), а в ході оновлень 2017 та 2019 років до нього було додано відповідно 12 та 17 видів (Commission Implementing Regulation (EU) 2017/1263; Commission Implementing Regulation (EU) 2019/1262). До Європейського чорного списку інвазивних чужорідних видів 2016 р. (Commission Implementing Regulation (EU) 2016/1141) було включено два види риб: ротань-головешка (*Percocottus glenii* Dybowski, 1877), чебачок амурський (*Pseudorasbora parva* Temminck & Schlegel, 1846). У 2019 році до нього додали прісноводного сонячного окуня звичайного (*Lepomis gibbosus* (Linnaeus, 1758)) та морського - вугресома смугастого (*Plotosus lineatus* (Thunberg, 1787)), що становить небезпеку для Середземного моря. Пізніше цей список був розширений, у редакції 2025 р. (Commission Implementing Regulation (EU) 2025/1422) він нараховує 110 видів рослин і тварин, серед них є й прісноводні риби, що присутні у фауні України: сомик чорний (*Ameiurus melas* Rafinesque, 1820), гамбузія західна (*Gambusia affinis* (Baird & Girard, 1853)) та гамбузія східна (*Gambusia holbrooki* Girard, 1859), змієголов північний

(*Channa argus* (Cantor, 1842)). Однак, в Україні ці види поки присутні локально або точково і ще не сформували стабільних популяцій.

Ротань-головешка, сонячний окунь звичайний та чебачок амурський є першими прісноводними інвазивними чужорідними видами риб, що їх визначено особливо небезпечними для екосистем Європейського союзу. В межах набутого ареалу вони є об'єктами численних досліджень, присвячених різним аспектам їхньої біології (Kirankaya et al., 2014; Benzer et al., 2016; Benzer and Benzer, 2019, 2020; Erdoğan et al., 2022; Ağdamar and Gaygusuz, 2021; Stavrescu-Bedivan et al., 2017; Davies and Britton, 2020; Jakubčínová et al., 2018; Zahorska and Kováč, 2009; Koščo et al., 2008; Grabowska et al., 2009; Pupina et al., 2018; Reshetnikov, 2013; Rakauskas et al., 2019; Czerniejewski et al., 2025; Kutsokon, 2017; Copp et al., 2002, 2004; Fox, 1994; van Kleef et al., 2008; Çiçek et al., 2022; Halilović et al., 2021; Uzunova et al., 2008; Domalaga et al., 2016; Yıldırım and Çetinkaya, 2024; Douligeri et al., 2023).

Україна є підписантом Конвенції про біологічне різноманіття, тож зобов'язана впроваджувати заходи поводження з інвазивними чужорідними видами. Шостий національний звіт про виконання Україною Конвенції ООН про охорону біологічного різноманіття (2018) визначає чебачка амурського, сонячного окуня звичайного та ротаня-головешку як найбільш небезпечні серед інвазивних чужорідних видів риб у водоймах України. Одним із завдань Конвенції про біологічне різноманіття є поводження з ІЧВ. З іншого боку, у Європейському Союзі (ЄС) також є Регламент ЄС № 1143/201417 (Regulation (EU) No 1143/2014) «про запобігання та управління введенням і поширенням інвазивних чужорідних видів», що зобов'язує Європейську комісію затверджувати та за необхідності оновлювати перелік інвазивних чужорідних видів, які становлять загрозу для ЄС. Список базується на оцінках ризиків, пов'язаних з інвазивними чужорідними видами, які включають документальні докази щодо здатності видів до освоєння нових ареалів та поширення. На рівні Європейського Союзу вживаються скоординовані заходи щодо інвазивних чужорідних видів, що входять до переліку. Крім того, Регламент щодо інвазивних чужорідних видів вимагає впровадження заходів з їхнього викорінення, якщо аналіз витрат і вигод не

демонструє, що пов'язані з цим витрати є непропорційними до вигод; у такому випадку необхідно вжити заходів щодо локалізації. Для мінімізації впливу широко поширених інвазивних чужорідних видів на біорізноманіття, екосистемні послуги та, за необхідності, на здоров'я людей або економіку, також необхідні ефективні заходи менеджменту.

У Шостому національному звіті щодо виконання Україною Конвенції ООН про охорону біологічного різноманіття (2018) чебачка амурського, сонячного окуня звичайного та ротаня-головешку віднесено до найнебезпечніших інвазивних чужорідних видів риб у водоймах країни. Одним із ключових напрямів Конвенції про біологічне різноманіття є регулювання та управління інвазивними чужорідними видами. Водночас у Європейському Союзі питання інвазій врегульоване Регламентом (ЄС) № 1143/2014 (Regulation (EU) No 1143/2014), який спрямований на запобігання занесенню та контроль поширення інвазивних чужорідних видів. Документ передбачає, що Європейська комісія формує та оновлює перелік видів, які становлять загрозу для ЄС. Цей перелік ґрунтується на оцінках ризику, що враховують наукові дані про здатність видів колонізувати нові території та ефективно поширюватися. Для видів із цього списку на рівні ЄС запроваджуються узгоджені заходи управління. Враховуючи асоціацію України з Європейським союзом, дотримання вимог Регламенту (ЄС) № 1143/2014 (Regulation (EU) No 1143/2014) є важливою ланкою у процесі євроінтеграції, що є неможливим без розуміння біології інвазивних чужорідних видів риб.

1.1. Чебачок амурський

Чебачок амурський *Pseudorasbora parva* Temminck & Schlegel, 1846 належить до підродини Gobioninae. Нативним ареалом для чебачка амурського є східна Азія, включаючи Корейський півострів, Японію, центральний Китай та басейн річки Амур (Берг, 1949). Спочатку чебачок амурський поширився у водоймах Китаю на схід завдяки різкому зростанню населення на цих територіях та заселенням місцевих

водойм промисловими видами риб (білий та чорний амури, строкатий та білий товстолики). Ікра чебачка амурського помилково потрапила до посадкового матеріалу (Kottelat and Freyhof, 2007).

У Європі чебачок амурський відомий з 1960-х. Вперше його присутність було задокументовано у 1961 р. на рибному господарстві у притоці річки Дамбовиця (басейн Дунаю, Румунія; Bănărescu, 1964; Copp et al., 2005) під час першого імпорту ікри білого товстолика та білого амура. Приблизно у цей же період датовані знахідки чебачка амурського в Угорщині, Литві та Україні. Пізніше чебачок амурський поширився також у водоймах центральної Європи, а саме Німеччини, Бельгії, Нідерландів та Великобританії (Copp et al., 2005). Поширення чебачка амурського Європою в першу чергу пов'язують з Дунаєм та його притоками. Чебачок амурський внесений до Європейського чорного списку інвазивних чужорідних видів (Commission Implementing Regulation (EU) 2019/1262).

В Україні чебачок амурський відомий з 1970-х (Козлов, 1974). Вперше виявлений в 1972 році в рибних ставках і скидних каналах нижньої течії Дністра (Козлов, 1974). Практично одночасно його виявили в басейні Дніпра (Мовчан та Козлов, 1978). Імовірно, поява чебачка амурського в цих водоймах була результатом ненавмисного занесення під час зариблення далекосхідних видів риб (Мовчан та Смірнов, 1981). До кінця 1980-х років цей вид був зареєстрований у всьому каскаді Дніпровських водосховищ (Karabanov et al., 2010). У 2000-х роках є дані щодо присутності чебачка амурського в басейнах усіх великих річок України: Дніпро, Дунай, Дністер, Південний Буг (Karabanov et al., 2010; рис. 1.1). Зокрема відомі знахідки чебачка амурського в річці Тиса (Мовчан, 2000), водоймах рівнинного Закарпаття (Куцоконь, Маркович, 2018), річках Київської області — Ірпені (Мовчан та ін., 2003) та у внутрішніх водоймах міста, у правій притоці Дніпра — річці Рось (Куцоконь та Подобайло, 2005), у водоймах Криму (Болтачев и др., 2006), у річці Прут (Мовчан та ін., 2003), у річках Північного Приазов'я (Насека, Дирипаско, 2005), у Південному Бузі (Мовчан та ін., 2002). З урахуванням даних іхтіологічної колекції Зоологічного музею Національної академії наук України, вид набув широкого

поширення не тільки в основному руслі, а й у придатковій системі річок (Дніпро, Південний Буг, Дунай, Дністер), а також у Західному Бугі (басейн Вісли).

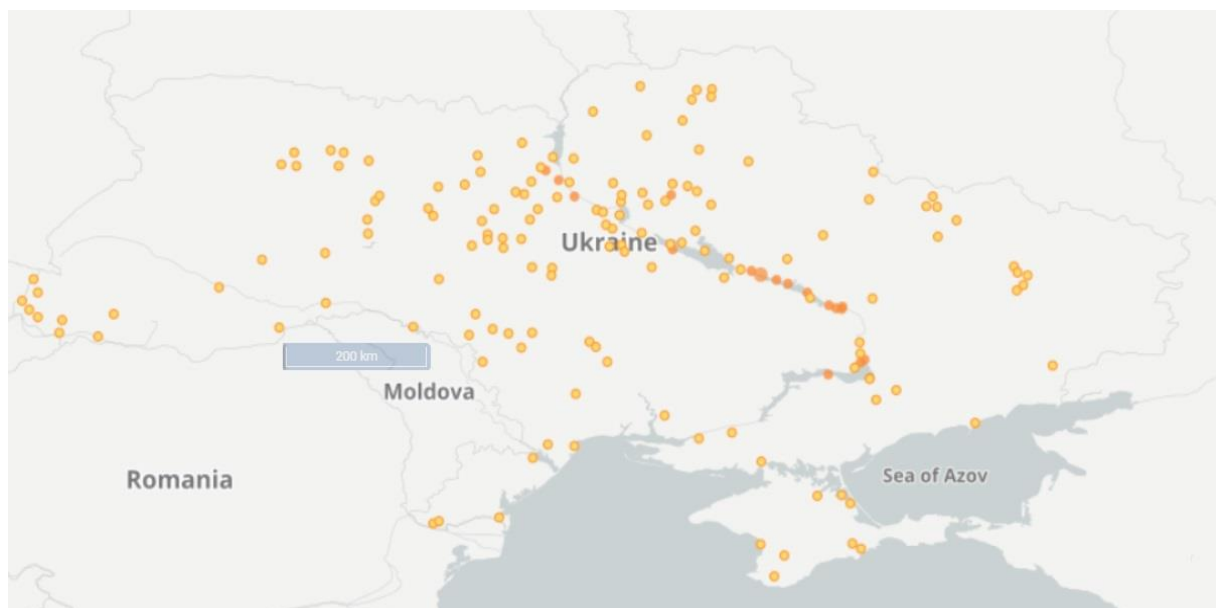


Рис. 1.1. Карта сучасного поширення чебачка амурського у водоймах України за даними GBIF

Чебачок амурський — це невелика риба, яка живе в мілководних озерах, ставках, зрошувальних каналах і річках з розвиненою водною рослинністю (Witkowski, 2011). Чебачок амурський тяжіє до водойм з більш теплою водою (18-25°C) та великою кількістю водних рослин (Karabanov et al., 2010). Віддає перевагу водоймам з низькою або помірною каламутністю води та високим рівнем розчиненого кисню, збирається невеликими групами і ховається у заростях водної рослинності (Мовчан, Козлов, 1978). Швидке поширення можна пояснити опортуністичними особливостями життєвого циклу (швидке дозрівання і короткий термін життя, порційний нерест, висока плодючість, турбота про потомство і невибагливість до субстрату для нересту; Rosocchi et al., 2001) та широкою фізіологічною толерантністю до низького рівня води, підвищеної температури, низької концентрації кисню і активним розвитком водоростей, цвітіння води (Bănărescu, 1999; Pollux and Pollux, 2004; Kapusta et al., 2014).

Крім того, чебачок амурський є всеїдним (Ding et al., 2019). Живиться бентосом, може виїдати ікру та мальків інших риб або амфібій (Stein and Herl, 1986), конкурує з іншими видами корошових за харчову базу (Didenko and Kruzhylina, 2015). Цей вид може привносити у водойми нових паразитів, що шкодить аборигенним видам (Gozlan et al., 2010), зафіксовано прояви факультативного паразитизму у густонаселених водоймах, може пошкоджувати шкірні покриви, виїдати м'язи у товстолобиків, об'їдати хвостові плавці сріблястих карасів, що призводить до появи вторинних інфекцій та загибелі риби (Куцоконь, 2011).

Чебачок амурський нереститься на другому році життя у басейні Амуру за довжини тіла понад 3 см. У водоймах України чебачок амурський йде на нерест під час другого літа життя. У басейні Амура нерест починається за температури води 15-19 °C (травень-серпень), тоді як в Європі нереститься раніше – у квітні-червні (Мовчан та Смірнов, 1981). Плодючість коливається від кількох від ста до кількох тисяч яєць: у р. Амур – 388-3060; у Дунаї - 610-3200; Дніпро – 800-4200 (Мовчан, Козлов, 1978). Яйця еліпсоїдної форми (найбільший діаметр 2,0-2,5 мм), клейкі та жовтуваті (Zahorska and Kovacs, 2009; Мовчан та Смірнов, 1981). Надає перевагу літофільному або рослинному субстрату для нересту (Козлов, 1974; Мовчан та Смірнов, 1981). Нерест порційний, відбувається на мілководді. Для виду характерна активна турбота про потомство: самці охороняють ікру до вилуплення та агресивно відганяють інших, часто більших, риб (Мовчан та Смірнов, 1981).

Молодь чебачка амурського демонструє зграйну поведінку в ділянках із густою рослинністю (Karabanov et al., 2010). Інтродукція чебачка амурського може впливати на загальну щільність риб і склад угруповань, потенційно призводячи до витіснення окремих видів риб (наприклад, *Leucaspis delineatus* Heckel, 1843) у довгостроковій перспективі. Водночас хижі види риб можуть ефективно обмежувати інвазію чебачка амурського (Rechulicz, 2019). Крім того, видалення чебачка амурського сприяє зростанню та підвищенню продуктивності аборигенних видів у водоймах (Britton et al., 2009).

Особливості життєвого циклу чебачка амурського є предметом багатьох досліджень. Дослідження проводились у нативному ареалі у східній Азії (Fan et al., 2015; Lin et al., 2017), а також у набутому ареалі у Європі. Таким чином, є дані щодо росту чебачка амурського у різних типах водойм у Туреччині (Kirankaya et al., 2014; Benzer et al., 2016; Benzer and Benzer, 2019, 2020; Erdoğan et al., 2022; Ağdamar and Gaygusuz, 2021), Сербії (Stavrescu-Bedivan et al., 2017), Великобританії (Davies and Britton, 2020).. У Словаччині проводились дослідження паттернів поширення (Jakubčinová et al., 2018) та особливостей розмноження чебачка амурського (Zahorska and Kováč, 2009).

Для українських популяцій наявні дані переважно про поширення чебачка амурського (Мовчан, 2012; Kolomytsev and Kutsokon, 2012; Сондак та ін., 2021; Kutsokon et al., 2021) та про його живлення (Didenko and Kruzhylina, 2015). Дані щодо розмноження та росту є застарілими та локальними (Мовчан та Смірнов, 1981).

Поширення та розмноження чебачка амурського можна пояснити кількома факторами: широкою екологічною амплітудою (Sunardi et al. 2005, 2007); високою пластичністю життєвого циклу (Rosocchi et al., 2001; Pinder et al., 2005; Britton et al., 2007; Onikura and Nakajima, 2012); широким спектром живлення (Rosocchi et al., 1993; Xie et al., 2000). Špelić and Piria (2023) виявили, що чебачок амурський віддає перевагу водоймам з низькою швидкістю течії та піщаним або мулистим субстратами, а чисельність його залежить від різноманіття інших видів риб. Однак природний або регульований стан водойми не є значущим фактором присутності чебачка амурського (Špelić and Piria, 2023).

Боротьба з інвазією чебачка амурського у водоймах Європи є складною через його високу екологічну пластичність, раннє статеве дозрівання та здатність формувати чисельні популяції у різних типах водойм, тому сучасні підходи до контролю цього виду базуються переважно на профілактиці подальшого поширення та ранньому виявленні нових популяцій. Важливу роль у контролі чисельності чебачка амурського відіграють аборигенні хижаки. Дослідження показують, що наявність таких видів, як щука (*Esox lucius*) або окунь (*Perca fluviatilis*), може суттєво зменшувати щільність

популяції чебачка амурського у замкнених водоймах. У експериментальних умовах було продемонстровано, що тиск хижих видів риб здатний пригнічувати як біомасу, так і успішність розмноження цього виду, що робить підтримку природних трофічних зв'язків важливим елементом біологічного контролю (Lammens et al., 2013).

Окрім біологічних методів, застосовуються й механічні заходи, зокрема вилов риб пастками та часткове осушення невеликих водойм у випадку локальних популяцій. Такі методи можуть бути ефективними на ранніх етапах інвазії, коли чисельність виду ще невелика і він не встиг сформувати стабільну популяційну структуру (Britton et al., 2009). Також використовуються підходи екологічного менеджменту водойм, спрямовані на зміну умов середовища, наприклад зменшення евтрофікації та покращення кисневого режиму, що знижує конкурентні переваги виду (Britton et al., 2009).

1.2. Ротань-головешка

Ротань-головешка *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 є одним з найбільш небезпечних інвазивних прісноводних видів риб у Євразії. Нативним ареалом ротаня-головешки є північно-східний Китай, північ Корейського півострова та Далекий Схід Росії (Никольский, 1956). Басейн ріки Амур є значною частиною нативного ареалу ротаня-головешки. На півночі нативний ареал сягає басейну річки Тугур, на півдні ротань-головешка зустрічається у річках, що впадають у Японське море (Никольский, 1956).

Поширення ротаня-головешки у Європі почалося у 1916 році у Санкт-Петербурзі (Росія), після чого він дуже швидко розповсюдився східною та центральною Європою (Reshetnikov, 2013; Kottelat and Freyhof, 2007). У 1950-х роках його виявили в мілководних водах Фінської затоки Балтійського моря, у 1960-х роках ротаня-головешку завезли до Казахстану, Узбекистану та озера Байкал, разом з посадковим матеріалом коропа (Reshetnikov, 2013; Kutsokon, 2017). Історія популяції виду в Центральній Європі почалася в 1972 році, коли його виявили в рибному

господарстві Великий Любінь (басейн річки Дністер) поблизу Львова (Kutsokon, 2017). Наприкінці 1980-х років ротань-головешка був зареєстрований у річці Вишня, притока Сяну, басейн Вісли (Мовчан, 1989). Пізніше було зареєстровано численні випадки його появи в басейні Вісли на заході України, зокрема в Шацьких озерах (Bigun & Afanasyev, 2010), річках басейну Дунаю (Didenko et al., 2010; Markovych, Kutsokon, 2012), на нижньому Дунаї (Kvach, 2012), у Південному Бузі (Kutsokon et al., 2014) та Дніпрі (Сабодаш та ін., 2002) і його притоках (Kutsokon, 2017; рис. 1.2). На території Закарпаття ротань-головешка уперше був зафіксований у 1990-х роках (Козуб та Сивохоп, 2000), згодом поширився і нині відзначається майже всіма дослідниками для водойм рівнинної частини. Ротань-головешка є одним із найпоширеніших інвазивних чужорідних видів риб у Закарпатті, разом із чебачком амурським *Pseudorasbora parva* (Абрам'юк та ін., 2020; Afanasyev et al., 2022; Тимошенко, 2022).

У 2024 р. ротань-головешка вперше був відмічений у басейні Сіверського Донця (Honcharov and Drohvalenko, 2024).

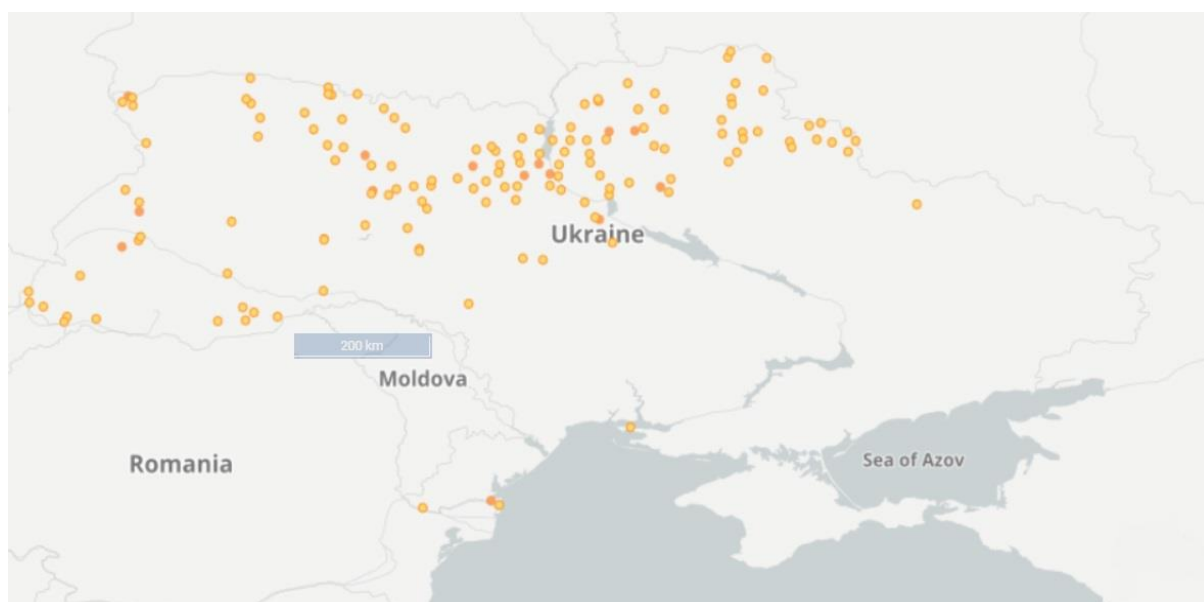


Рис. 1.2. Карта сучасного поширення ротаня-головешки у водоймах України за даними GBIF

Поширення ротаня-головешки у нові водойми активно продовжується як активним, так і пасивними шляхами. Промислове розведення риб далекосхідного комплексу вважається однією з основних причин поширення ротаня-головешки у віддалені регіони, оскільки він переноситься з їхнім посадковим матеріалом (Kutsokon, 2017).

Ротань-головешка уникає проточних водойм і віддає перевагу стоячим водам, каналам, озерам, ставкам, затонам і болотам з густою зануреною рослинністю (Kottelat and Freyhof, 2007; Kutsokon, 2017). Ротань-головешка стійкий до дефіциту кисню, помірного хімічного забруднення та значних перепадів температури і може виживати у водоймах з низькою продуктивністю (Kutsokon et al., 2021). Також ротань-головешка є всеїдним, молодь віддає перевагу зоопланктону, тоді як дорослі особини живляться бентосом та дрібною рибою (включаючи випадки канібалізму) (Koščo et al., 2008; Rau et al., 2017). Популяції ротаня-головешки здатні виснажувати різноманіття макробезхребетних, амфібій, рептилій та риб (Koščo et al., 2008; Grabowska et al., 2009; Pupina et al., 2018; Reshetnikov, 2013), що робить його серйозною загрозою для європейських прісноводних екосистем.

Присутність ротаня-головешки у водоймах визначається комплексом факторів. Цей вид є типовим представником інвазивних риб, здатним швидко адаптуватися до різних умов середовища, особливо у малопроточних і замкнених водоймах із високим рівнем органічного забруднення (Reshetnikov, 2013; Kottelat & Freyhof, 2007). Ротань-головешка найчастіше трапляється у ставках, невеликих озерах, меліоративних каналах та заплавних водоймах, де відсутня сильна течія та є стабільні умови для розмноження. Такі водойми зазвичай характеризуються евтрофікацією та наявністю густої водної рослинності, яка забезпечує укриття для молоді та знижує вплив хижаків (Kutsokon, 2017).

Важливим фактором є також біотичні умови, зокрема наявність або відсутність хижих риб. У водоймах, де чисельність хижаків є низькою або вони відсутні, ротань-головешка демонструє значно вищу ймовірність виживання та домінування в угрупованнях, а присутність хижаків може суттєво обмежувати його

поширення (Rechulicz et al., 2015). Крім того, висока толерантність виду до низької якості води та дефіциту кисню також сприяє його виживанню в деградованих екосистемах (Czeglédi et al., 2025).

Існує небагато праць про ріст ротаня-головешки в європейських популяціях, а щодо українських популяцій є лише дані про поширення (Kutsokon, 2017), живлення (Bigun and Afanasyev, 2010), та паразитів (Kvach et al., 2013).

Основна стратегія боротьби з інвазією ротаня-головешки у водойми Європи базується на поєднанні профілактичних заходів, біологічного контролю та локальних методів елімінації популяцій. Найефективнішим підходом вважається попередження подальшого поширення виду. Дослідження підкреслюють, що профілактика є значно ефективнішою і дешевшою, ніж боротьба з уже сформованими популяціями, особливо з огляду на швидке поширення виду в Європі (Rakauskas et al., 2019). Серед практичних методів контролю найбільш перспективним є біологічний контроль за допомогою хижих риб. Експериментальні дослідження у водоймах Литви показали, що вселення аборигенних хижаків, таких як щука (*Esox lucius*) та окунь (*Perca fluviatilis*), призводило до швидкого зниження чисельності ротаня-головешки, а при повторному зарибленні — навіть до його повного зникнення у невеликих евтрофних озерах (Rakauskas et al., 2019). Це свідчить про важливу роль природних трофічних взаємодій у стримуванні інвазії та підтверджує доцільність відновлення структури іхтіоценозів. Окрім біологічних методів, застосовуються механічні та управлінські заходи, зокрема вилов риби, осушення малих водойм або їх ізоляція (Czerniejewski et al., 2025). Такі підходи можуть бути ефективними лише на ранніх етапах інвазії або у невеликих замкнених водоймах, де популяція ще не стабілізувалася. У більших водних системах повне викорінення виду практично неможливе, тому основна увага приділяється контролю чисельності та мінімізації негативного впливу на аборигенні види (Czerniejewski et al., 2025).

1.3. Сонячний окунь звичайний

Поява сонячного окуня звичайного *Lepomis gibbosus* (Linnaeus, 1758) у водоймах Європи зумовлена поєднанням інтродукцій та сприятливих екологічних умов. Цей вид походить із Північної Америки і був завезений до Європи наприкінці ХІХ століття як декоративна та акваріумна риба, після чого почав активно поширюватися у природних водоймах (Copp and Fox, 2007). Подальше розселення значною мірою пов'язане з діяльністю людини, зокрема випуском риби рибалками та створенням штучних водойм, що сприяло формуванню численних ізольованих популяцій у різних регіонах Європи (Garcia-Berthou et al., 2005). Сонячний окунь звичайний, як один з найуспішніших завезених видів риб в Європі, може зустрічатися в різних типах водойм. Типовими для нього є невеликі евтрофні озера та заболочені території (van Kleef et al., 2008).

У басейні Дунаю цей вид відомий з початку 1914–1918 років у Румунії, приблизно в цей же час є підтверджені знахідки з української частини дельти Дунаю (Мовчан та Смірнов, 1981).

Наразі є дані про наявність сонячного окуня в усіх трьох річкових басейнах Карпатського регіону (Станкевич-Волосянчук та ін., 2023). Вид присутній у нижній течії Дунаю, озерах Ялпуг і Кагул, Сасик, нижній течії Дністра (дельта і гирло Дністра), Одеській затоці, гирлах Тилігулу, Березанки та Дніпро-Бугу, а також у водосховищах Дніпра, басейні Південного Бугу, внутрішніх водосховищах Криму та Дніпропетровської області (Diripasko et al., 2008; Fedonenko and Marenkov, 2013). Останні знахідки цього виду відомі з водосховищ Північного Приазов'я, річок Молочної та Кальміуса (Diripasko et al., 2008), річки Сіверський Донець (Коваль та Форощук, 2020; рис. 1.3).

Існують дані про поширення цього виду (Diripasko et al., 2008; Khutornoi et al., 2023; Fedonenko and Marenkov, 2013), морфологічні особливості сонячного окуня звичайного з різних річок України (Коваль та Форощук, 2020; Marenkov and Nesterenko, 2018; Афанасьєв та ін., 2017), паразитів (Kvach et al., 2022; Yuryshynets et

al., 2019), живлення та розмноження (Nesterenko et al., 2021; Marenkov and Nesterenko, 2018; Nesterenko and Marenkov, 2018).

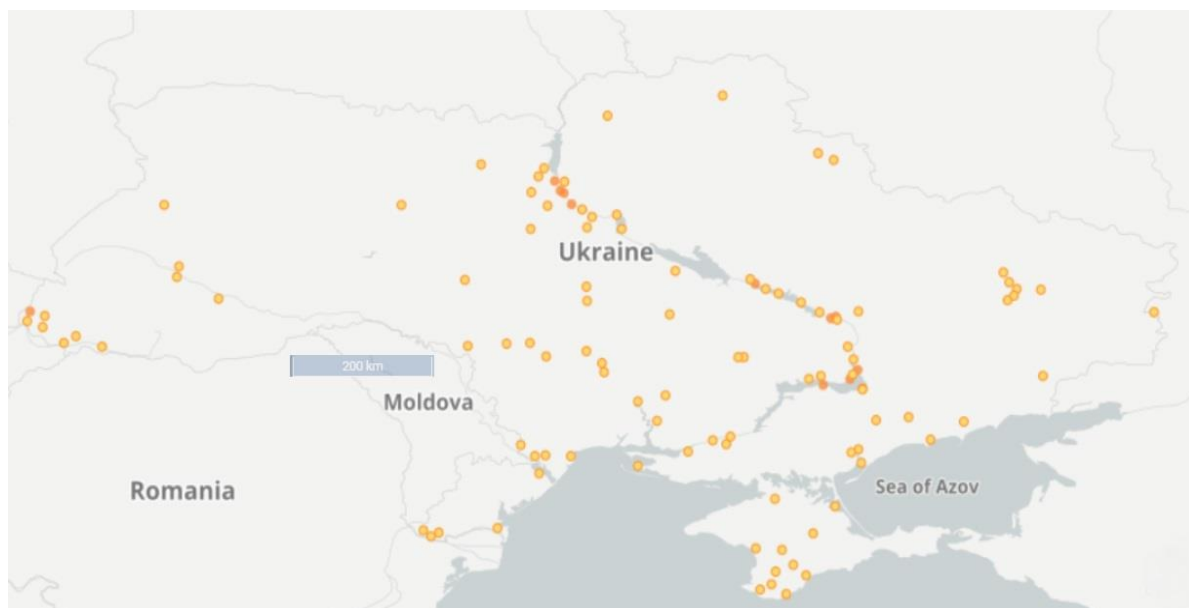


Рис. 1.3. Карта сучасного поширення сонячного окуня звичайного у водоймах України за даними GBIF

Важливим фактором, що визначає успішність появи сонячного окуня у водоймах, є тип середовища. Сонячний окунь надає перевагу стоячим або слабопроточним водоймам, таким як малі озера, ставки, заплавні водойми. У таких умовах він формує популяції значної чисельності, особливо за наявності густої водної рослинності, яка забезпечує укриття та сприятливі умови для нересту і розвитку молоді (van Kleef et al., 2008). Крім того, сонячний окунь демонструє високу екологічну пластичність, що дозволяє йому заселяти різні типи водойм і витримувати значні коливання умов середовища. Дослідження показують, що його успішність у нових регіонах пов'язана з високою толерантністю до температурних коливань, низького вмісту кисню та різної трофності водойм, що робить його конкурентоспроможним у порівнянні з аборигенними видами (Cucherousset et al., 2009).

В Іберійському регіоні сонячний окунь був занесений випадково разом із великоротим окунем (*Micropterus salmoides* (Lacépède, 1802)), якого інтродукували як

об'єкт спортивного рибальства (Copp et al., 2004). Подібні ненавмисні інтродукції цього виду, ймовірно, мають поширений характер у Європі. Зокрема, молодь сонячного окуня потрапила до водойм колишньої Чехословаччини разом із зарибком коропа; аналогічні випадкові переселення, імовірно, сприяли поширенню виду у стоячих водоймах Південної Англії (Copp et al., 2004).

Вплив сонячного окуня на екосистеми Центральної Європи залишається недостатньо дослідженим. Натомість в Іберії встановлено, що його інтродукція може мати негативні наслідки, зокрема через хижацтво щодо ікри риб та ендемічних підвидів моллюсків (García-Berthou and Moreno-Amich, 2000). Також доведено, що цей вид здатний сприяти зменшенню чисельності окремих аборигенних риб, імовірно внаслідок конкуренції за кормові ресурси та іхтіофагії (Copp et al., 2004). За результатами досліджень, представники роду *Lepomis* характеризуються високою чутливістю до харчової конкуренції навіть за незначного перекриття раціонів (Copp et al., 2004).

Водночас встановлено, що хижацтво може суттєво впливати на формування розмірів тіла риб. У природному ареалі сонячний окунь здатен досягати більших розмірів, частково завдяки необхідності уникати хижаків. (Copp et al., 2004). Наявні дослідження для північної Європи (Copp et al., 2002) вказують на те, що інтенсивні внутрішньовидові взаємодії у поєднанні з відсутністю або незначним тиском з боку хижаків можуть бути ключовими чинниками, які зумовлюють невеликі розміри та низьку плодючість окремих європейських популяцій сонячного окуня (Copp et al., 2002). Подібні закономірності також відзначені для деяких популяцій Північної Америки (Fox, 1994). У водосховищах Португалії конкуренцію, ймовірно, посилюють висока температура води та обмеженість кормових ресурсів, насамперед донних безхребетних (Copp et al., 2004). У водоймах України для сонячного окуня загроза з боку хижаків є незначною (Мовчан та Смірнов, 1981).

У північній частині Європи сонячний окунь звичайний має небагато природних ворогів, серед яких виділяють судака *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758) та щуку *Esox lucius* Linnaeus, 1758 (Copp et al., 2004). Хоча вважалося, що щука рідко

споживає сонячного окуня за наявності альтернативної здобичі, дослідження Guti et al. (1991) показали, що в окремих водоймах Угорщини він може становити значну частку її раціону. Іншим природним ворогом сонячного окуня вважається великоротий окунь *Micropterus salmoides* Lacépède, 1802, інтродукований у Європі, проте його поширення у європейських водоймах є обмеженим у порівнянні з сонячним окунем звичайним (Copp et al., 2004). У Південній Європі, зокрема в Іспанії та Португалії, де аборигенні хижі риби відсутні, інтродукція щуки, великоротого окуня та сонячного окуня у першій половині XX століття призвела до суттєвих негативних наслідків для місцевих екосистем (García-Berthou and Moreno-Amich, 2000). За таких умов початкові темпи росту (у віці 0–4 роки) є відносно високими, що свідчить про те, що формування повільнорослих популяцій у Європі пов'язане насамперед із підвищеною внутрішньовидовою конкуренцією та дефіцитом хижаків (Copp et al., 2004).

Дефіцит кормових ресурсів, ймовірно, є однією з причин уповільненого росту в багатьох європейських популяціях (Bănărescu, 1964). У Північній Америці підвищені темпи росту дорослих особин пов'язують із переходом до живлення молюсками (Osenberg et al., 1988), що для європейських популяцій є нетиповим явищем. Хоча молюски іноді можуть становити значну частку раціону, загалом вони не є домінуючим кормом. Винятком є популяція озера Банйолес (Іспанія), де зафіксовано чіткий онтогенетичний перехід до споживання молюсків, що супроводжується найвищими темпами росту серед іберійських популяцій (Copp et al., 2004).

Боротьба з інвазією сонячного окуня звичайного направлена на стримування поширення та управління вже існуючими популяціями. Одним із ключових напрямів є профілактика інтродукцій. Дослідження показують, що поширення сонячного окуня значною мірою пов'язане з діяльністю людини — зокрема випуском декоративних риб і створенням нових водойм (van Kleef et al., 2008). Тому важливими заходами є обмеження продажу виду, контроль аквакультури та підвищення обізнаності населення щодо наслідків інтродукцій (van Kleef et al., 2008). Також рекомендовано

планувати створення нових рибогосподарських водойм на відстані від населених пунктів, щоб зменшити ризик випадкового перенесення виду людьми, оскільки було виявлено, що сонячний окунь частіше з'являється у ізольованих водоймах поблизу населених пунктів та об'єктів інфраструктури (van Kleef et al., 2008). Біологічний контроль із використанням хижих риб (наприклад, щуки *Esox lucius*) розглядається як потенційний метод обмеження чисельності. Проте дослідження показали, що навіть за наявності хижаків повне знищення популяцій сонячного окуня малоімовірно: він здатний адаптуватися, швидше рости та раніше дозрівати в умовах хижацького тиску (Beaune et al., 2019). Це свідчить про обмежену ефективність біологічного методу як єдиного для контролю. Серед практичних заходів застосовують також гідротехнічні та механічні методи, зокрема осушення невеликих водойм, їх періодичне пересихання або зміна глибини. Такі дії можуть порушувати умови розмноження виду і знижувати його чисельність. У наукових роботах також розглядається використання біорозкладних іхтіоцидів і введення конкурентних або хижих видів, однак ці методи потребують обережного застосування через ризики для аборигенних екосистем (van Kleef et al., 2008). Важливим є і екосистемний підхід до управління водоймами. Встановлено, що сонячний окунь суттєво змінює трофічну структуру екосистем, знижуючи чисельність безхребетних і впливаючи на кормові ресурси аборигенних риб (Copp et al., 2017). Тому підтримка природної структури угруповань, зокрема збереження хижих риб і біорізноманіття, є важливою складовою довгострокового контролю.

РОЗДІЛ 2. МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ

2.1. Фізико-географічна характеристика району досліджень та методи польових досліджень

Для кожного з трьох досліджених видів були обрані водойми переважно у басейні річки Дніпро, для порівняння були відібрані проби з басейнів деяких інших річок. Крім того, для чебачка амурського були використані проби з водойм Словаччини (рис 2.1, табл. 2.1).

Польові дослідження були проведені в основному з 2020 по 2025 рік. Також було опрацьовано та проаналізовано проби іхтіологічної колекції Інституту зоології ім. І.І. Шмальгаузена НАН України, зібрані в попередні роки.

Всього було досліджено 1244 особини чебачка амурського (563 зі Словаччини та 681 з України), 553 особин ротаня-головешки та 351 особину сонячного окуня звичайного.

Відбір проб для дослідження здійснювався за допомогою малькової волокуші, підсака та методом електролову (для проб чебачка амурського зі Словаччини). В усіх випадках були наявні відповідні дозволи приймаючої сторони: програм науково-дослідних робіт НПП «Залісся», ННП «Пирятинський» тощо, а також Центру біології рослин та біорізноманіття Словацької академії наук та Прешовського університету в Прешові (Словаччина). На малих водоймах, для яких не виділені ліміти, проводили відбір проб як загальне використання любительськими знаряддями лову (вудки, підсаки) не більше 3 кг на особу за день. Усі процедури з рибами здійснювали відповідно до Закону України «Про захист тварин від жорстокого поводження» (№ 3447-IV від 21.02.2006 р.), Європейської конвенції про захист хребетних тварин, що використовуються для дослідних та інших наукових цілей (ETS № 123, Страсбург, 1986 р.), та Директиви 2010/63/ЄС Європейського Парламенту і Ради від 22 вересня 2010 року (Directive 2010/63/EU). Перед фіксацією риб піддавали евтаназії шляхом передозування гвоздичною олією (діюча речовина — евгенол) у концентрації ~100

мг/л після попереднього розчинення в етанолі у співвідношенні 1:10, з витримкою у розчині анестетика не менше 10 хв після повної зупинки оперкулярних рухів. Метод відповідає рекомендаціям AVMA Guidelines for the Euthanasia of Animals (2020) для риб. В подальшому риб фіксували в 4% розчині формаліну або в 70% розчині етилового спирту, або заморожували.

Для дослідження проби чебачка амурського були відібрані у трьох водоймах України. Дві проби були відібрані у басейні Дніпра, одна – у басейні Дністра.



Рис. 2.1. Мапа досліджуваних масових знахідок чебачка амурського

Оз. Каплино. Проба була відібрана у великому озері на р. Удай біля с. Каплинці (Полтавська область) на території національного природного парку «Пирятинський». Дно на місці відбору проб було піщане, течія відсутня. Збір матеріалу проводився за допомогою малькової волокуші довжиною 6 м з вічком 5 мм. Після евтаназії, матеріал було зафіксовано за допомогою 4% розчину формаліну.

Сукіль. Проба була відібрана у ставку рибного господарства на р. Сукіль у с. Лани-Соколівські (Львівська область). Р. Сукіль належить до басейну Дністра. В

умовах цього ставового господарства з метою отримання продукції аквакультури використовують полікультуру, до якої входять п'ять видів: товстолобик білий *Hypophthalmichthys molitrix* (Valenciennes 1844), товстолобик строкатий *Hypophthalmichthys nobilis* (Richardson 1845), амур білий *Ctenopharyngodon idella* (Valenciennes, 1844), коропи *Cyprinus carpio* (Linnaeus, 1758) лускатий та малолускатий, щука звичайна *Esox lucius* Linnaeus, 175). На місці відбору проби течія була слабкою. Дно — суглинний ґрунт. Рослинність у даному ставку була представлена рогозом широколистим *Typha latifolia* Linnaeus, 1753, осокою шорстковолосою *Carex hirta* Linnaeus, 1753, очеретом звичайним *Phragmites australis* (Cavanilles) Trinius ex Steudel., 1841, лепехою звичайною *Acorus calamus* Linnaeus, 1753, водяним горіхом звичайним *Trapa natans* Linnaeus, 1753 та ряскою малою *Lemna minor* Linnaeus, 1753. Збір матеріалу проводився за допомогою малярниці розміром 100×100 см із розміром вічка 4 мм. Після евтаназії, зібраний матеріал фіксували миттєвим замороженням при –25°C.

Дніпро. Проба була відібрана на Дніпровському водосховищі біля с. Старі Кодаки (Дніпропетровська область). Дно було піщане, заросле куширем *Ceratophyllum demersum* L., 1753, тілорізом *Stratiotes aloides* L., 1753 та рогозом *Typha* sp. Глибина на місці лову до 1,5 м. Всього зафіксовано 20 видів риб. Збір матеріалу відбувався за допомогою малькової волокуші з розміром вічка 5 мм. Після евтаназії, риби були зафіксовані в 4 % формаліні.

Крім того, для порівняння були відібрані проби чебачка амурського з п'яти водойм Словаччини. Проби були зібрані Л. Пекаріком (Центр біології рослин та біорізноманіття Словацької академії наук, м. Братислава) і Я. Федорчаком (Прешовський університет, м. Прешов) та надані на опрацювання. Для відбору цих п'яти проб використовували електролов. Після евтаназії, матеріал фіксували у 4% розчині формаліну.

Таблиця 2.1

Перелік досліджених знахідок чебачка амурського

Локація	ID	Дата	К-ть ос.	Тип водойми
Дніпровське вдсх біля с. Старі Кодакі, Дніпропетровська область	PPDN	5.08.2021	316	Річка
Робогосподарський ставок на р. Сукіль, Львівська область	PPSU	24.09.2022	240	Ставок
Оз. Каплино на р. Удай, НПП «Пирятинський», Полтавська область	PPKA	1.08.2022	125	Озеро
Гамський канал, Словаччина	PPHA	8.07.2022	208	Канал
Рибогосподарський ставок Гргов, Словаччина	PPHR	8.07.2022	200	Ставок
Р. Мала Нітра, Словаччина	PPNI	31.08.2022	69	Річка
Рибогосподарський ставок Перін, Словаччина	PPPE	4.07.2022	50	Ставок
Зрошувальний канал Понелови, Словаччина	PPPO	22.07.2022	36	Канал

Гамський канал. Проба була відібрана у зрошувальному каналі у Нітранському краї. Ширина каналу до 5 м, глибина до 1,5 м. Дно мулисте, місцями піщано-мулисте. Течія присутня, слабка. Канал частково зарослий водною рослинністю та затінений прибережними деревами.

Р. Мала Нітра. Проба була відібрана у р. Мала Нітра у Нітранському краї. Ширина русла на місці лову до 10 м, глибини до 2 м, при березі менше. Течія відчутна, дно піщано-мулисте. Рослин у воді мало, в основному осоки.

Канал Понелови. Проба була відібрана у каналі у Кошицькому краї. Ширина каналу до 10 м, глибини від 1,5 до 2 м. Течія слабка, присутня. Дно мулисте. Канал частково зарослий рослинами - очерет, осоки, ряска.

Рибгосп Перин. Проба була відібрана у ставку рибного господарства у Кошицькому краї. Глибина до 2 м, по берегу росте очерет, дно мулисте, глинисто-піщане.

Рибгосп Гргов. Проба була відібрана у ставку рибного господарства у Кошицькому краї. Глибина ставка більше 2 м, дно піщано-мулисте, водне дзеркало майже вільне від водної рослинності.

Таким чином, для дослідження були відібрані як природні (річки і водосховище), так і штучні водойми (канали та ставки рибних господарств). Загалом було досліджено 1244 особини чебачка амурського: 563 зі Словаччини та 681 з України.

Для дослідження ротаня-головешки були відібрані проби з водойм, які належать до басейну Дніпра, а також з басейнів інших річок. Крім того, були відмічені поодинокі знахідки ротаня-головешки у різних типах водойм (рис. 2.2, табл. 2.2). Збір матеріалу проводився за допомогою малькової волокуші або підсаком. Після евтаназії, риб було зафіксовано за допомогою 4% розчину формаліну.

Р. Перевод. Проба була відібрана на р. Перевод біля с. Сасинівка (Полтавська область) на території національного природного парку «Пирятинський». Дно у місці відбору проб було мулистим з великою кількістю макрофітів.

Оз. Каплино. Проба була відібрана у великому озері на р. Удай біля с. Каплинці (Полтавська область) на території національного природного парку «Пирятинський». Дно на місці відбору проб було піщане, течія відсутня.

Рибальська затока. Проба була відібрана у невеликій затоці Канівського водосховища у м. Ржищів (Київська область). Місце відбору проб сильно заросле макрофітами. Дно у місці відбору проби дуже мулисте, глибина близько 2 м. Матеріал переданий Діденком О.В.

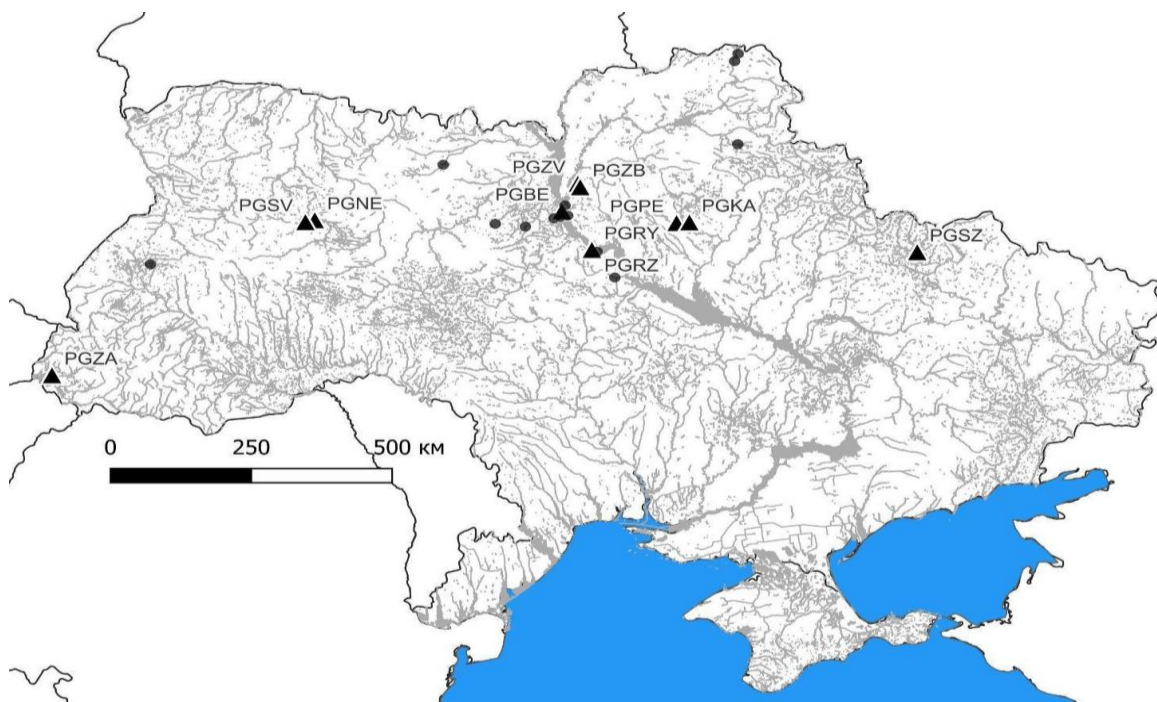


Рис. 2.2. Мапа досліджуваних знахідок ротаня-головешки (трикутниками позначені масові знахідки, кружечками – поодинокі знахідки)

Оз. Ржищів. Проба була відібрана у маленькому заплавному озері на території м. Ржищів (Київська область). Озеро розташоване біля основного русла Дніпра, сильно заросле куширем, глибина 1 – 1,5 м, дно мулисте. Поряд зона активної рекреації.

Оз. Берізка. Проба була відібрана з озера Берізка, яке розташоване на о. Гідропарк у Києві. Фактично, це заплавне озеро. Дно в місці відбору проб було мулистим, при березі густі макрофітні зарості, глибина до 2 м.

Оз. Верхнє Велике. Проба була відібрана з водойми Верхнє Велике, яка утворена з торфовидобувних кар'єрів та природного заплавного озера Десни, на території національного природного парку «Залісся». Це велика за площею водойма, що сильно обміліла за останні роки, оскільки раніше штучно закачувалась водою. Наразі водне дзеркало здебільшого заросле макрофітами (очерет, рогіз тощо), глибина до 2 м, дно мулисте.

Оз. Безтравне. Проба була відібрана з озера Безтравне на території національного природного парку «Залісся». Водойма розташована в лісі, глибина в місці досліджень до 1 м. Дно мулисте, далі піщане. Рослини: осока *Carex sp.*, рдесник *Potamogeton sp.*, пухирник *Utricularia vulgaris* L., 1753.

Кар'єр на р. Сухий Жихор. Проба була відібрана зі штучного кар'єру на річці Сухий Жихор (басейн річки Сіверський Донець) у м. Харків (Харківська область). Матеріал переданий Гончаровим Г. Л.

Р. Світенька. Проба була відібрана на русловому ставку річки Світенька біля с. Межиріч (Рівненська область). Ширина водойми більше 30 м, течія відсутня, дно мулисте, глибина більше 1,5 м. Рослини у воді: стрілолист *Sagittaria sagittifolia* L., 1753, рогіз, їжача голівка *Sparganium sp.*, куга *Schoenoplectus sp.*, водопериця *Myriophyllum sp.*, кушир, рдесник.

Канал Нетішин. Проба була відібрана у обвідному каналі у м. Нетішин, канал сполучений з р. Горинь. Течія дуже слабка, глибина при березі близько 1,5 м, ширина каналу 20 м, дно мулисте, кам'янисто-мулисте. У воді багато нитчастих водоростей, ряска, кушир, рогіз.

Закарпаття. Збір матеріалу на території рівнинного Закарпаття проводили у липні 2015 року. Було досліджено п'ять штучних водойм: в Мукачівському районі канали біля сіл Баркасово і Драгиня, в Ужгородському районі ставок біля с. Підгорб і канал біля с. Тисауйфалу, у Виноградівському районі канал біля с. Перехрестя. Всі водойми були непроточними, неглибокими, до 2 м максимальної глибини, при березі мілкіші, сильно зарослі макрофітами, з водою низької прозорості. Дно піщано-мулисте або глинисто-мулисте. Більшість з них використовуються як водопої для худоби.

Крім того, з 13 різних локацій було відібрано 43 особини, що не ввійшли до основного аналізу через малі розміри вибірок (Табл. 3.25).

Таблиця 2.2

Перелік досліджених знахідок ротаня-головешки

Локація	ID	Дата	К-ть ос.	Тип водойми
Штучні водойми Закарпатської області	PGZA	21-26.07.2015	95	Канали, ставок
Оз. Безтравне, НПП «Залісся», Київська область	PGZB	5.09.2024	87	Озеро
О. Берізка, м. Київ	PGBE	29.09.2021	76	Озеро
Штучний кар'єр на р. Сухий Жихор, Харківська область	PGSZ	16.09.2023	59	Річка
Оз. Каплино на р. Удай, НПП «Пирятинський», Полтавська область	PGKA	1.08.2022	43	Озеро
Р. Світенька, с Межиріч, Рівненська область	PGSV	11.09.2024	34	Річка
Заплавне озеро у м. Ржищів, Київська область	PGRZ	12.05.2023	32	Озеро
Оз. Верхнє Велике, НПП «Залісся», Київська область	PGZV	7.08.2023	22	Озеро
Рибальська затока, Київська область	PGRY	18.06.2023	21	Затока
Обвідний канал м. Нетішин, Хмельницька область	PGNE	10.09.2024	21	Канал
Р. Перевод, НПП «Пирятинський», Полтавська область	PGPE	29.07.2023	20	Річка

Для дослідження сонячного окуня звичайного були відібрані проби з басейну Дніпра, штучних водойм рівнинного Закарпаття (рис. 2.3, табл. 2.3). Так само, як і для двох попередніх видів, збір матеріалу проводився за допомогою малькової волокуші, ставними сітками або підсаком. Після евтаназії, риб було зафіксовано за допомогою 4% розчину формаліну.

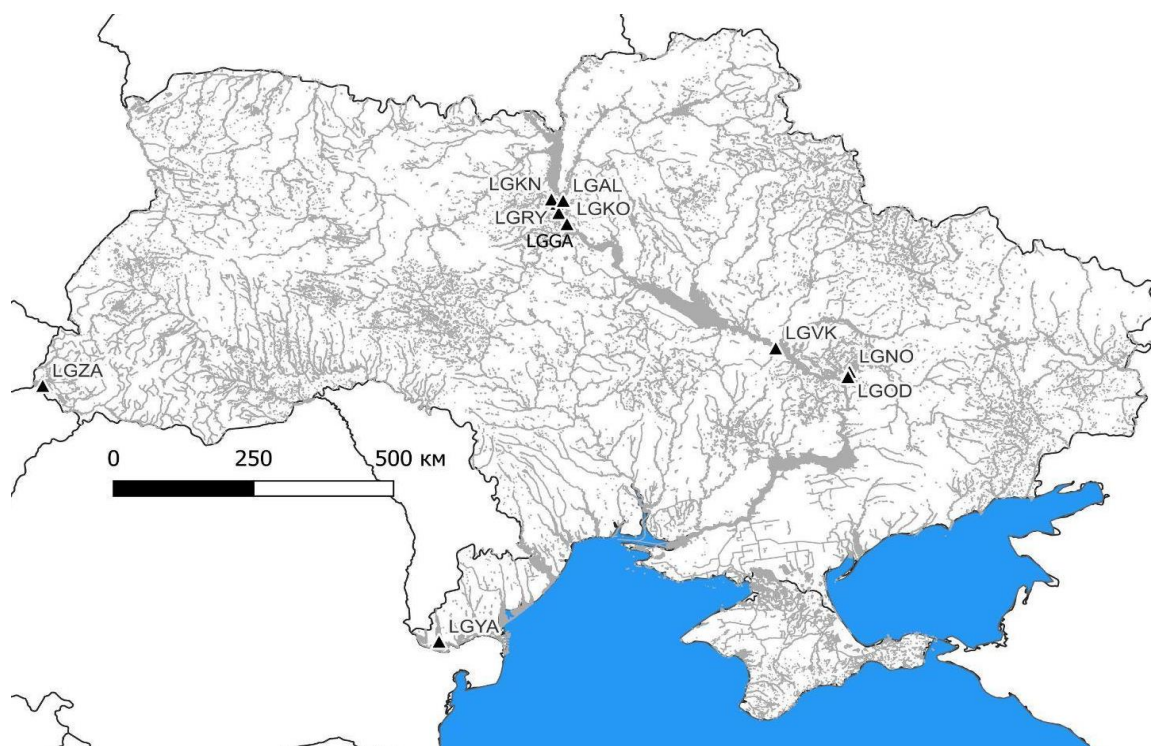


Рис. 2.3. Мапа досліджуваних знахідок сонячного окуня звичайного

Одниківка. Проба була відібрана у Самарській затоці біля с. Одниківка та Новоселівка (Самарська затока Дніпровського водосховища, Дніпропетровська область). Самарська затока являє собою велику мілководну акваторію Запорізького (Дніпровського) водосховища, тому є основним нерестовищем та місцем нагулу риб. Дно у місці відбору проб піщане. Відбір проб здійснювався стандартними дрібновічковими сітками з кроком вічка 30–36 мм. Матеріал наданий Нестеренком О.С.

Новоселівка. Проба була відібрана у Самарській затоці біля с. Новоселівка відповідно (Самарська затока Дніпровського водосховища, Дніпропетровська область). Дно у місці відбору проб піщане. Відбір проб здійснювався стандартними дрібновічковими сітками з кроком вічка 30–36 мм. Матеріал наданий Нестеренком О.С.

Матеріал з **Рибальської затоки** відібраний у затоці Дніпра (м. Ржищів, Київська область), там само, де й проба ротаня-головешки. Риби з **Галерної затоки** зібрані теж з Дніпра, але вже в межах Києва. Також з Дніпра були зафіксовані проби поблизу **о. Козин** (Київська область), і з **Кам'янського водосховища** на Дніпрі (Дніпропетровська область). Весь матеріал переданий Діденком О.В.

На **оз. Ялпуг**, басейн Дунаю, Одеська область, була відібрана проба, що також передана Діденком О.В.

Таблиця 2.3

Перелік досліджених знахідок сонячного окуня звичайного

Локація	ID	Дата	К-ть ос.	Тип водойми
Самарська затока с. Одинківка, Дніпропетровська область	LGOD	07.2020	115	Річка
Самарська затока с. Новоселівка, Дніпропетровська область	LGNO	07.2021	32	Річка
Штучні водойми Закарпатської області	LGZA	21-26.07.2015	100	Канали, ставок
Вдсх Кам'янське, Дніпропетровська область	LGVK	30.08.2023	27	Річка
Оз. Алмазне, м. Київ	LGAL	9.06.2021	26	Озеро
О. Козин, Київська область	LGKO	10.08.2023	18	Річка
Р. Княжиха, м. Київ	LGKN	17.07.2024	12	Річка
Галерна затока, м. Київ	LGGA	10.08.2023	10	Затока
Оз. Ялпуг, Одеська область	LGYA	4.10.2023	7	Озеро
Рибальська затока, Київська область	LGRY	18.06.2023	4	Затока

Княжиха. Матеріал відібраний на ставку руслового типу, розташованому в парку Кинь-Грусть (житловий масив Виноградар, м. Київ). Глибина водойми до 1,5 м, дно мулисте, з камінням, рослини - рогіз, ряска, спостерігалось сильне “цвітіння води” внаслідок розвитку синьозелених водоростей.

Оз. Алмазне. Проба була відібрана на однойменному озері, що розташоване в житловому районі Троєщина (м. Київ). Ширина - більше 100 м, дно мулисте, піщано-мулисте, глибина на місці лову до 1 - 1,5 м. Багато нитчастих водоростей, рдесники, очерет. Також помітне синьо-зелене “цвітіння води”.

Закарпаття. Збір матеріалу був там само, де й ротаня-головешки, а саме в ставку та каналах рівнинної частини даного регіону.

2.2. Методи визначення віку та темпів росту

Для визначення віку риби виготовляли препарати луски за загальноприйнятою методикою (Чугунова, 1959; Bagenal, 1978; Panfili, 2002). Для цього луску збирали з середини тіла під передньою частиною спинного плавця вище бічної лінії, попередньо очистивши рибу від слизу (Чугунова, 1959). Для обернених розрахунків росту рекомендують брати луску правильної форми. Для визначення віку і розрахунку темпів росту у більшості видів риб прийнято брати луску з тієї частини тіла, де вона найбільша, у Cyprinidae це місце вище на ряд від бічної лінії, під переднім краєм спинного плавця. Луска має бути без видимих пошкоджень, важливо обирати луски без резорбції, оскільки на таких лусках зони та кільця неможливо визначити (Чугунова, 1959).

З кожної риби відбирали до 10 лусок, щоб потім відібрати одну луску правильної форми, без резорбції та з максимально цілими краями для вивчення (Чугунова, 1959). Луску діставали з лускової кишені пінцетом (для крупних особин), перед цим очистивши від слизу та епітелію, або скальпелем (для дрібних особин).

Луску складали між сторінками “лускової книжки”, до яких луска добре приклеюється за допомогою власного слизу. Біля луски підписували місце та дату відбору проби, стать риби, її масу, довжину та порядковий номер.

Для кожної особини вимірювали іхтіологічну (стандартну) довжину штангенциркулем з точністю до 0,1 мм. Маса риб визначали за допомогою вагів з точністю до 0,01 г. Стать визначали за зовнішнім виглядом гонад. Лускові книжки залишали до повного висихання луски.

В умовах лабораторії виготовляли препарати для мікроскопії. Для цього луску розмочували у слабкому (3%) розчині нашатирного спирту, обережно розділяли окремі луски за допомогою голок, очищали їх від залишків епітелію та слизу і поміщали між двома предметними скельцями, щільно притискаючи одне до одного. На етикетці підписували номер, масу та довжину риби, після чого препарат залишали до висихання (Чугунова, 1959).

Готові препарати роздивлялися за допомогою бінокюляра Konus Crystal 7x-45x на збільшенні 1,5 та фотографували, використовуючи цифрову SIGETA M3CMOS 15.0MP та лінзу-адаптер для мікроскопа FMA050.

За допомогою програми ToupTek ToupView 4.11 (ToupTek Photonics, 2021) виміряли загальний радіус луски та радіуси річних кілець з точністю до 0,1 мм. Для вимірювання обирали луску з максимально цілим краєм та з добре вираженими річними кільцями. Вимірювання проводили від центру луски до зовнішнього краю річного кільця у місці з найбільшим діаметром для циклоїдної луски та до краю середнього зубця для ктеноїдної луски (Bagenal, 1978; Panfili, 2002).

Для розрахунків темпів росту використовували рівняння фон Берталанфі (Ricker, 1975) за формулою (2.1):

$$L_t = L_{\infty} * [1 - \exp(-k(t-t_0))], \quad (2.1)$$

де L_t — довжина (мм) у віці t (роки), L_{∞} — асимптотична максимальна довжина (мм), якої досягає риба, k , t_0 — параметри для визначення.

Співвідношення довжини та маси (length-weight relationship, LWR) (Ricker, 1975) визначали за формулою (2.2):

$$W = a * SL^b, \quad (2.2)$$

де W – загальна маса (г), SL – стандартна довжина (мм), a – коефіцієнт масштабування, b – коефіцієнт росту.

Значення $b = 3$ означає ізометрію, тоді як відмінні від 3 значення означають аллометрію (Tesch, 1971; Bagenal, 1978). Якщо $b < 3$, збільшення риби у довжину швидше за приріст маси; якщо $b > 3$, приріст маси відбувається швидше, ніж приріст у довжину (Karachle and Stergiou, 2012).

2.3. Методи визначення плодючості

Для визначення статі проводили розтин кожної особини. Стать визначали за зовнішнім виглядом гонад під час розтину. Гонади зважували з точністю до 0,01 г. Ікру позначали етикеткою з номером особини та зберігали у мікропробірках типу епендорф у розчині 4% формаліну для подальшого дослідження плодючості самок.

Показник індивідуальної абсолютної плодючості (ІАП) розраховували ваговим методом як кількість зрілих ікринок в яєчниках однієї риби за формулою (2.3) (Marenkov, 2018):

$$ІАП = g \cdot n, \quad (2.3)$$

де g – маса яєчника, г; n – кількість ікринок у 1 г проби.

Абсолютну плодючість (АП) розраховували як середню кількість ікринок у самиць риб певної групи (розмірної, вікової) за нерестовий сезон (Marenkov, 2018).

Відносну плодючість риб (ВП) вираховували як кількість ікринок із розрахунку на одиницю маси або на одиницю довжини тіла риб. ВП розраховували за формулою (2.4) (Marenkov, 2018):

$$ВП = АП/m, \quad (2.4)$$

де АП – абсолютна плодючість; m – маса риби, г.

Для дослідження було обрано використовувати наступну схему визначення зрілості гонад, що описує стадію зрілості найближчої до нересту порції у порційно-нерестуючих риб (Marenkov, 2018):

Стадія I. Статевонезрілі особини – juvenales. Статеві залози нерозвинені, щільно прилягають до внутрішньої сторони стінок тіла (з боків і нижче плавального міхура) і представлені довгими вузькими шнурами або стрічками, по яких не можна оком визначити стать.

Стадія II. Статеві залози почали розвиватися. На шнурах утворюються затемнення потовщення, в яких вже упізнаються яєчники і сім'яники. Ікринки настільки дрібні, що їх не видно неозброєним оком. Статеві залози малі і не заповнюють порожнини тіла.

Стадія III. Особини, у яких статеві залози порівняно розвинені. Яєчники значно збільшилися в розмірах, заповнюють від 1/3 до 1/2 всієї черевної порожнини і наповнені дрібними непрозорими, білими ікринками, ясно помітними неозброєним оком. Поверхня їх має рожеве забарвлення, а у деяких риб – червонувата від великої кількості дрібних розгалужуються кровоносних судин.

Стадія IV. Особи, у яких статеві органи досягли майже максимального розвитку. Яєчники дуже великі і заповнюють до 2/3 всієї черевної порожнини. Ікринки великі, прозорі і при натисканні випливають. Сім'яники наповнені рідкими молочками, які легко випливають при натисканні черевця. Ця стадія нетривала і швидко переходить в наступну.

Стадія V. Текучі особини. Ікра і молочко настільки зрілі, що вільно витікають струменем при найлегшому натисканні. Якщо тримати рибу у вертикальному положенні за голову, то ікра і молочко вільно витікають.

Стадія VI. Особини, які завершили нерест. Яєчники і сім'яники дуже малі, в'ялі, запалені, темно-червоного кольору. Через кілька днів запалення проходить, і статеві залози переходять у стадію II–III.

Якщо статеві продукти знаходяться на проміжній стадії, вона позначається двома цифрами, з'єднаними знаком тире. При цьому стадія, до якої ближче статеві продукти, ставиться попереду. Наприклад: III–IV, IV–III, VI–II і т. д.

Стадії зрілості ікри визначали за схемою гаметогенезу, наведеною на рис. 2.4.

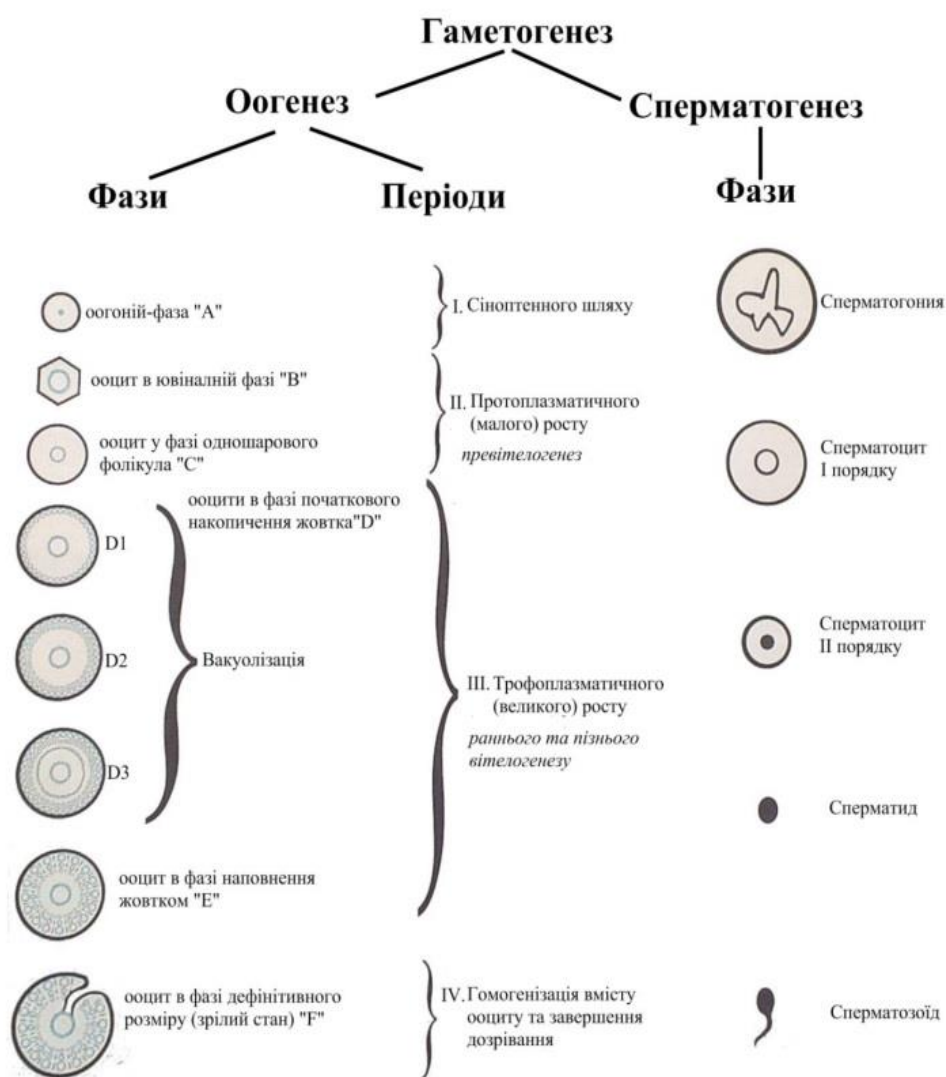


Рис. 2.4 Схема гаметогенезу (Шихшабеков, 2014)

Гонадо-соматичний індекс (ГСІ) розраховували як відношення маси статевих залоз до маси тіла риби у відсотках за формулою (2.5) (Grabowska et al., 2011):

$$\text{ГСІ} = (P_{\text{г}} \times 100) / P \quad (2.5)$$

де, ГСІ – гонадо-соматичний індекс; $P_{\text{г}}$ – маса статевих залоз, г; P – загальна маса риби, г.

Коефіцієнт вгодованості за Фультоном (KF) був визначений за формулою (2.6):

$$\text{KF} = \text{TW} / \text{SL}^3 \times 100 \quad (2.6)$$

де TW – загальна маса риби, г; SL – стандартна довжина, см (Fulton, 1902).

Коефіцієнт вгодованості за Кларком (KC) був визначений за формулою (2.7):

$$\text{KC} = \text{GW} / \text{SL}^3 \times 100 \quad (2.7)$$

де GW – маса риби без нутрошів, г; SL – стандартна довжина, см (Clark, 1928).

Співвідношення між плодючістю (F) та розмірами риби визначали за формулою (Bagenal, 1978) (2.8):

$$F = aX^b; F = \ln a + b \cdot \ln X \quad (2.8)$$

де X – загальна маса (г), маса без нутрошів (г), маса гонад (г) та стандартна довжина (мм); a – константа, що відповідає перетину осі; b – коефіцієнт регресії (Bagenal, 1978).

Значення b зазвичай приблизно дорівнює 3, коли мова йде про співвідношення плодючості та довжини риби, і набуває близького до 1 значення, коли розраховують співвідношення плодючості та маси (Bagenal, 1978).

2.4. Статистична обробка результатів

Статистична обробка була проведена у програмах PAST 4.16с (Hammer et al., 2001) та за допомогою середовища R Studio 2026.04.0 (RStudio Team, 2024). Усі статистичні тести проводились з рівнем значимості $\alpha = 0.05$.

У програмі PAST були проведені перевірки вибірок на нормальність за допомогою тесту Шапіро-Уїлка, порівняння стандартної довжини та маси між групами використовувався метод ANOVA та тести Ст'юдента та Мана-Уїтні.

Для порівняння співвідношення статей з очікуваним був використаний біноміальний тест (`binom.test` у R).

Для порівняння нахилу кривих та коефіцієнта регресії були використані пакети `gvlma` ver. 1.0.0.3. (Pena and Slate, 2019), `emmeans` ver. 2.0.3. (Lenth and Piaskowski, 2026) та `car` (Fox and Weisberg, 2019).

Моделювання функції фон Берталанфі проводилось за допомогою середовища R Studio 2026.04.0 (RStudio Team, 2024), а саме пакетів `FSA` ver. 0.9.5. (Ogle et al., 2023), бутстреп-ресемплінг проводили за допомогою пакету `nlstools` (Baty et al., 2015). Параметри були оцінені за допомогою нелінійного методу найменших квадратів (функція `nls` у R), а невизначеність оцінювали шляхом бутстреп-ресемплінгу (`nlsBoot`, 1000 ітерацій).

Для побудови графіків був використаний пакет `ggplot2` (Wickham, 2016).

Для створення мап була використана програма QGIS ver. 3.34.14-Prizren (QGIS Development Team, 2024).

РОЗДІЛ 3. РЕЗУЛЬТАТИ ТА ОБГОВОРЕННЯ

3.1 Чебачок амурський

3.1.1. Ріст чебачка амурського

Загальноприйнятим методом визначення віку для чебачка амурського, як і для інших видів корошових риб (Чугунова, 1959), є використання препаратів луски для підрахунку річних кілець за допомогою світлової мікроскопії (Benzer, Benzer, 2020; Nocita et al., 2023). Оскільки взимку температура води знижується і риба впадає в стан анабіозу, на лусці утворюються більш темні зони зближених склеритів, за допомогою яких можна відрізнити зимову зону росту від літньої, де склерити розташовані не так щільно (Чугунова, 1959; Vagenal, 1978).

Для даного дослідження була відібрана луска та виготовлені препарати з неї, однак в процесі ми зіткнулися з труднощами у визначенні віку. У частини досліджених особин річні кільця були яскраво виражені, тому їх підрахунок був точним, проте у більшості особин чебачка амурського зі Словаччини річні кільця були виражені дуже слабо, майже непомітно (рис. 3.1). Звичне зближення склеритів під час холодного сезону у деяких особин було наявним лише на деяких лусках, але ступінь зближення була меншою, ніж за холодних зим. Це може бути пов'язано з тим, що у Словаччині клімат є теплішим, ніж в Україні, зими за кілька років до відбору наших проб були відносно теплими, без значних морозів, через що чебачок амурський у цьому регіоні міг не впадати в анабіоз на період, достатньо довгий для утворення добре помітної зимової смуги зближених склеритів. Окрім того, за вищих температур чебачок амурський продовжував житись і мав більше доступних ресурсів для живлення, відповідно, його ріст не сповільнювався або майже не сповільнювався впродовж зимових періодів.

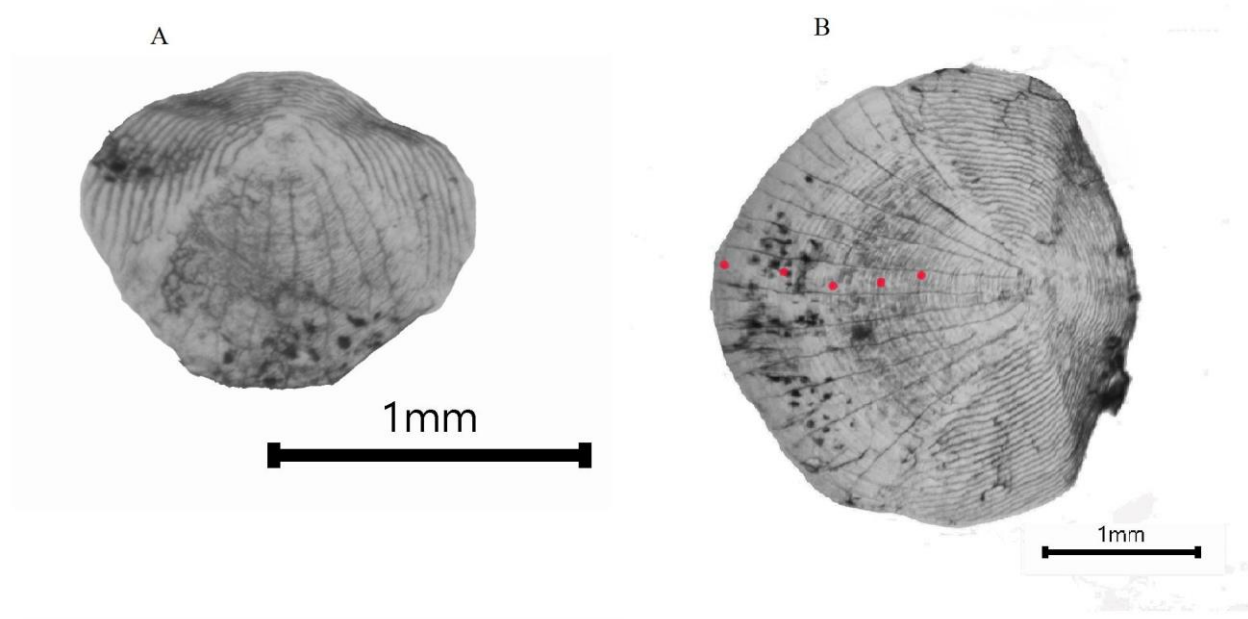


Рис. 3.1. Луска чебачка амурського у різному віці, ліворуч – 0+, праворуч – 5+.

Подібна ситуація була відмічена також у пробі з рибогосподарського ставка у Львівській області. Найімовірніше це пов'язано з тим, що у чебачка амурського у даній водоймі була достатня кормова база, щоб продовжувати житись. Таким чином, річні кільця більшості особин є недостатньо добре вираженими.

Крім того, для чебачка амурського, як і для більшості риб, характерною є резорбція центральної частини луски та порушення цілісності її зовнішнього краю, що ускладнює визначення віку. Пошкодження зовнішнього краю луски (тріщини, сколи) зустрічаються у багатьох особин, що досягли великих розмірів, у найстарших вікових груп майже всі відібрані луски мали той чи інших ступінь пошкодження. У той самий час резорбція зустрічається також і у особин меншого розміру.

Для визначення віку у тих особин, у яких річні кільця було недостатньо чітко видно, використовували повторні заміри, а також консультації з колегами. Таким чином вдалося визначити вік майже усіх особин.

Стандартна довжина досліджених особин коливалася від 13 до 71 мм, а вага — від 0,01 до 7,4 г (табл. 3.1). Серед проб, відібраних в Україні, найбільших розмірів

чебачок амурський досягає у водоймі рибного господарства на р. Сукіль. У природніх водоймах чебачок амурський досягає дещо менших розмірів. Серед проб, відібраних у Словаччині, значно відрізняється лише проба з Гамського каналу, де усі особини, крім однієї, є молоддю, там стандартна довжина складає від 15,1 до 55,81 мм, маса – від 0,03 до 2,74 г. У інших чотирьох досліджених водоймах максимальні розміри мало відрізняються.

Таблиця 3.1

Розмірно-масова характеристика чебачка амурського у досліджених
 водоймах

Водойми	N	Стандартна довжина, мм				Загальна маса, г			
		Min	Max	M	SE	Min	Max	M	SE
Рибгосп Сукіль	240	30,28	70,86	54,47	0,43	0,52	7,39	3,54	0,08
Оз. Каплино	125	13,45	58,14	25,20	0,79	0,01	3,59	0,37	0,05
Дніпро	316	21,53	65,41	32,96	0,44	0,07	5,63	0,89	0,05
Гамський канал	208	15,10	55,81	27,64	0,24	0,03	2,74	0,35	0,01
Р. Мала Нітра	69	28,60	67,60	41,33	0,76	0,08	6,10	1,43	0,10
Канал Понелови	36	37,0	68,40	50,94	1,46	1,23	7,26	2,93	0,25
Рибгосп Перін	50	28,60	65,30	41,96	1,02	0,44	5,03	1,64	0,13
Рибгосп Гргов	200	24,0	64,60	37,92	0,67	0,33	5,94	1,31	0,08

M — середнє значення; SE — стандартна похибка.

Результати аналізу ANOVA (табл. 3.2) показали наявність статистично достовірної різниці між стандартними довжинами у всіх досліджених водоймах ($F = 321,9$, $df = 7$, $p \ll 0.05$ для усіх проб), крім:

1. оз. Каплино та Гамський канал ($p = 0,07$), обидві проби переважно складаються з цьоголіток, завдяки чому середні розміри у вибірках близькі за значенням.

2. Канал Понелови та рибогосподарський ставок на р. Сукіль ($p = 0,13$), у обох пробах незначна кількість нестатевозрілих особин.

3. Річка Мала Нітра та рибгосп Перін ($p = 0,99$).

Таблиця 3.2

Результати ANOVA для порівняння середньої стандартної довжини чебачка амурського між пробами

	SU	KA	DN	HA	NI	PO	PE	HR
SU		0,01*	0,01*	0,01*	0,01*	0,13	0,01*	0,01*
KA	50,74		0,01*	0,07	0,01*	0,01*	0,01*	0,01*
DN	48,04	14,04		0,01*	0,01*	0,01*	0,01*	0,001*
HA	54,14	4,129	11,38		0,01*	0,01*	0,01*	0,01*
NI	18,39	20,57	12,05	18,84		0,001*	0,99	0,02*
PO	3,78	26,02	19,54	24,67	8,93		0,001*	0,01*
PE	15,39	19,15	11,31	17,38	0,6454	7,851		0,013*
HR	33,04	21,34	10,51	19,85	4,67	13,74	4,882	

* $p < 0,05$; нижче діагоналі наведено значення критерію Тьюкі Q, вище – р. SU – рибогосподарський ставок на р. Сукіль; KA – оз. Каплино; DN – Дніпро; HA – Гамський канал; NI – р. Мала Нітра; PO – канал Понелови; PE – рибгосп Перін; HR – рибгосп Гргов.

Чебачок амурський – це невелика риба, яка зазвичай досягає 50 мм загальної довжини (TL), при цьому максимальна зафіксована довжина становить від 60 до 120 мм. Статевої зрілості зазвичай досягають у перший рік життя (Gozlan et al. 2010). У нативному ареалі довжина чебачка амурського може досягати 110 мм (Huang et al., 2013; Fan et al., 2015). Для набутого ареалу довжина чебачка амурського зазвичай

менше 100 мм (Ağdamar and Gaygusuz, 2021; Kirankaya et al., 2014; Onikura and Nakajima, 2012; Benzer and Benzer, 2020; Zahorska et al., 2010).

Серед українських зразків максимальна довжина становила 71 мм, з варіаціями між місцями відбору зразків. Чебачок амурський у оз. Каплино досягає найменших розмірів, а з рибогосподарського ставка на р. Сукіль — найбільших. Більший розмір риб з рибного господарства, можна пояснити кращою доступністю корму та меншим тиском хижаків, що дозволило особинам досягти більших розмірів. Максимальна стандартна довжина серед усіх словацьких проб становила 68 мм, з мінімальними відмінностями між місцями відбору (64-68 мм). Проте проба з Гамського каналу не є репрезентативною через відсутність статевозрілих особин.

Значення коефіцієнту росту b коливається в межах від 2,94 до 3,0 для українських популяцій (табл. 3.3). В усіх досліджених водоймах як в Україні, так і у Словаччині для чебачка амурського характерною є ізометрія. Значення коефіцієнту детермінації (r^2) для усіх трьох популяцій є високим. Найнижчі значення у пробі з Гамського каналу, що пов'язане з тим, що у даній пробі були відсутні статевозрілі особини, тож крива співвідношення довжини та маси є неповною. Усі співвідношення довжини та маси (LWR) були статистично достовірними ($p < 0,05$ для всіх зразків), а значення коефіцієнта детермінації (r^2) перевищують 0,75 (крім Гамського каналу), що свідчить про сильну позитивну кореляцію між довжиною та масою в усіх зразках. У р. Сукіль самці та самиці мають близькі за значеннями показники, як і у Дніпровському водосховищі. У пробі з оз. Каплино було недостатньо статевозрілих особин для аналізу і порівняння.

У нативному ареалі для чебачка амурського характерною є позитивна алометрія, значення коефіцієнту росту b знаходяться в межах 3,08-3,29 (Huang et al., 2013; Fan et al., 2015; Lin et al., 2017). Для популяцій у інших частинах набутого ареалу характерними є значення коефіцієнту росту b більші за 3 (Benzer and Benzer 2020; Kirankaya et al. 2014). Для деяких водойм також зафіксовані значення, менші за 3, а саме для р. Тиміш у Сербії (Stavrescu-Bedivan et al., 2017) та озер у Греції (Bobori et

al., 2010). Загалом, отримані нами результати узгоджуються з даними щодо інших популяцій чебачка амурського у європейських водоймах.

Таблиця 3.3

Співвідношення довжини та маси чебачка амурського

Проба	Стать	N	a			b			r ²	p
			M	SE	CI	M	SE	CI		
Оз. Капино	всього	123	0,000015	0,34	0,000007- 0,000032	2,99	0,12	2,76- 3,22	0,84	0,01
	самці	6	0,000017	0,32	0,000007- 0,000004	3,03	0,08	2,76- 3,26	0,99	0,01
	самиці	12	0,0032	1,78	0,00006- 0,16	1,65	0,48	0,57- 2,72	0,94	0,01
Рибгосп Сукіль	всього	240	0,000027	0,23	0,00002- 0,000043	2,94	0,06	2,83- 3,06	0,91	0,01
	самці	122	0,000032	0,39	0,000015- 0,000007	2,9	0,09	2,71- 2,71	0,88	0,01
	самиці	113	0,000037	0,35	0,000018- 0,000007	2,87	0,09	2,69- 3,05	0,9	0,01
Дніпро	всього	316	0,000021	0,17	0,00002- 0,000003	3,0	0,05	2,91- 3,10	0,93	0,01
	самиці	17	0,000035	0,92	0,000005- 0,000024	2,88	0,23	2,39- 3,37	0,88	0,01
	самці	22	0,000023	0,43	0,000009- 0,000006	2,99	0,11	2,75- 3,23	0,98	0,01
Р. Мала Нітра	всього	69	0,000006	0,84	0,0000012- 0,000003	3,30	0,23	2,85- 3,75	0,76	0,01
	самці	28	0,000014	0,42	0,000006- 0,000031	3,10	0,11	2,87- 3,32	0,97	0,01
	самиці	19	0,000049	0,82	0,000009- 0,00003	2,76	0,22	2,30- 3,22	0,9	0,01
Канал Понелови	всього	36	0,000033	0,34	0,000016- 0,000006	2,89	0,09	2,71- 3,06	0,97	0,01
	самиці	21	0,0000017	0,35	0,000008- 0,000003	3,06	0,09	2,87- 3,24	0,98	0,01
	самці	13	0,000083	0,83	0,000013- 0,00005	2,65	0,21	2,18- 3,12	0,93	0,01
Рибгосп Перін	всього	50	0,000022	0,4	0,00001- 0,000005	2,99	0,11	2,78- 3,2	0,94	0,01
	самиці	13	0,000079	0,52	0,000025- 0,000024	2,66	0,13	2,36- 2,95	0,97	0,01
	самці	12	0,000006	2,97	0,00000008- 0,004	3,33	0,78	1,60- 5,06	0,61	0,01

Рибгосп Гргов	всього	200	0,00002	0,09	0,000017- 0,00002	3,01	0,02	2,96- 3,06	0,99	0,01
	самиці	32	0,000021	0,38	0,000009- 0,00005	3,0	0,1	2,79- 3,2	0,97	0,01
	самці	65	0,000018	0,23	0,000012- 0,00003	3,03	0,06	2,91- 3,15	0,98	0,01
Гамський канал	всього	208	0,00009	0,58	0,00003- 0,0003	2,46	0,18	2,11- 2,81	0,48	0,01

М – середнє значення; SE - стандартна помилка; CI – довірчий інтервал.

Значення коефіцієнта регресії b порівнювали між пробами. Тест ANOVA показав наявність статистично достовірної різниці у сукупності досліджених проб (табл 3.4).

Таблиця 3.4

Результати тесту ANOVA порівняння значень коефіцієнта регресії b між пробами чебачка амурського

	Sum Sq	df	F value	Pr(>F)
(Intercept)	130,01	1 271	9,91	<<0,05*
log(l)	121,44	1 254	0,72	<<0,05*
loc	0,88	7	2,64	0,01*
log(l):loc	0,91	7	2,73	0,008*

* $p < 0,05$.

У таблиці 3.5 наведені попарні порівняння коефіцієнту росту для досліджених водойм. Статистично достовірну різницю у куті нахилу кривої було виявлено лише у порівняннях Гамського каналу з пробами з Дніпра, оз. Каплино, р. Мала Нітра та каналу Понелови. У інших попарних порівняннях різниці не було виявлено, що свідчить про те, що зміна пропорцій тіла у чебачка амурського відбувається однаково незалежно від типу водойми, у якій він мешкає, та від способу лову, що був використаний.

Таблиця 3.5

Результати попарного порівняння значень коефіцієнту регресії b між пробами
для чебачка амурського

Проби	estimate	SE	df	t-value	p
Дніпро - Гамський канал	0,54	0,15	1228	3,75	0,005*
Дніпро - рибгосп Гргов	-0,004	0,09	1228	-0,05	1,00
Дніпро – оз. Каплино	0,013	0,09	1228	0,16	1,00
Дніпро – р. Мала Нітра	-0,29	0,19	1228	-1,54	0,79
Дніпро - рибгосп Перін	0,01	0,20	1228	0,06	1,00
Дніпро - канал Понелови	0,12	0,22	1228	0,52	0,99
Дніпро – рибгосп Сукіль	0,06	0,12	1228	0,49	0,99
Гамський канал - рибгосп Гргов	-0,55	0,15	1228	-3,71	0,005*
Гамський канал – оз. Каплино	-0,53	0,15	1228	-3,64	0,007*
Гамський канал – р. Мала Нітра	-0,84	0,23	1228	-3,72	0,005*
Гамський канал - рибгосп Перін	-0,53	0,23	1228	-2,31	0,29
Гамський канал - канал Понелови	-0,43	0,25	1228	-1,69	0,69
Гамський канал – рибгосп Сукіль	-0,48	0,17	1228	-2,82	0,09
рибгосп Гргов – оз. Каплино	0,02	0,09	1228	0,21	1,00
рибгосп Гргов – р. Мала Нітра	-0,29	0,19	1228	-1,50	0,81
рибгосп Гргов - рибгосп Перін	0,02	0,20	1228	0,08	1,00
рибгосп Гргов - канал Понелови	0,12	0,23	1228	0,534	0,99
рибгосп Гргов - рибгосп Сукіль	0,07	0,13	1228	0,51	0,99
оз. Каплино – р. Мала Нітра	-0,31	0,19	1228	-1,61	0,75
оз. Каплино - рибгосп Перін	-0,001	0,20	1228	-0,01	1,00
оз. Каплино - канал Понелови	0,10	0,22	1228	0,46	0,99
оз. Каплино – рибгосп Сукіль	0,05	0,13	1228	0,38	1,00
р. Мала Нітра - рибгосп Перін	0,31	0,26	1228	1,17	0,94
р. Мала Нітра - канал Понелови	0,41	0,28	1228	1,46	0,83
р. Мала Нітра – рибгосп Сукіль	0,36	0,21	1228	1,67	0,71
рибгосп Перін - канал Понелови	0,10	0,29	1228	0,37	1,00
рибгосп Перін – рибгосп Сукіль	0,05	0,22	1228	0,23	1,00
канал Понелови – рибгосп Сукіль	-0,06	0,24	1228	-0,23	1,00

* $p < 0,05$.

На параметри співвідношення довжини і маси (LWR) впливають різні фактори, включаючи стать, статеву зрілість, стан здоров'я, сезон, місце проживання,

харчування, умови навколишнього середовища (наприклад, температура і солоність), наповненість шлунка, загальний фізіологічний стан, діапазон довжини зразків і методи збору (Froese, 2006; Tesch, 1971).

Попередні дослідження стверджують, що максимальний вік чебачка амурського шість років (5+) (Ding et al., 2019; Benzer and Benzer, 2020). Серед досліджених нами особин було декілька, що досягли семирічного віку (6+), а саме чотири особини з рибного господарства на р. Сукіль та одна особина з каналу Понелови.

Однак, з огляду на рідкість особин 6+ (лише 5 з 1255 досліджених), це може бути винятком, а не нормою. Більшість наших проб мали максимальний спостережуваний вік 5+, за двома винятками (максимальний спостережуваний вік для оз. Каплино та р. Мала Нітра становив 4+).

Примітно, що зразки з оз. Каплино і р. Мала Нітра також були найменшими за максимальною спостережуваною довжиною. Різницю в розмірах можна пояснити умовами середовища існування, зокрема присутністю хижих видів риб (щука звичайна (*Esox lucius*) для Каплино, головень європейський (*Squalius cephalus*) для Малої Нітри), які були виловлені під час наших досліджень. Присутність цих хижаків може впливати на виживаність більших, старших особин чебачка амурського в цих річкових середовищах.

Співвідношення статей у вибірках коливалося від 1:1,08 (рибгосп Перін) до 1:2,03 (рибгосп Гргов) (табл. 3.6).

Співвідношення статей у популяціях чебачка амурського зазвичай наближене до 1:1 (Benzer and Benzer, 2020), хоча Zahorska et al. (2010) зазначає, що у досліджуваному ними ставку у Братиславі (Словаччина) самиці майже втричі переважали самців за кількістю. У більшості досліджених нами водойм співвідношення було наближеним до 1:1. Так, у рибогосподарському ставку на р. Сукіль це співвідношення є найближчим до 1:1 з усіх досліджених водойм в Україні. У пробах з Дніпровського водосховища та з оз. Каплино кількість статевозрілих

особин була незначною, у обох випадках відмічене незначне переважання самців. Біноміальний тест не виявив статистично достовірних відхилень від співвідношення 1:1 у жодній із досліджених груп ($p > 0,05$ для всіх порівнянь), крім проби з рибогосподарського ставка у Гргові, де самці переважають вдвічі.

Таблиця 3.6

Співвідношення статей у популяціях чебачка амурського

	Дніпро	Рибгосп Сукіль	Оз. Каплино	Р. Мала Нітра	Канал Понелови	Рибгосп Перін	Рибгосп Гргов
Співвіднош. статей (♂/♀)	22/17	123/113	12/6	28/19	13/21	12/13	65/32
p	0,52	0,65	0,23	0,24	0,23	1,00	0,01*

* $p < 0,05$.

Нестатевозрілі особини є домінуючими у пробі з Гамського каналу (99,5%), пробі Гргов (51,5%), пробі Каплино (86%) та пробі з Дніпровського водосховища (88%). У пробі з рибгоспу Перін було 50% статевозрілих особин. В інших пробах переважають статевозрілі особини (68% для проби Малої Нітри, 94% для проби Понелови, 98% для проби Сукіль). Така різниця може бути пов'язана з вищою смертністю риб у природних водоймах (річки, водосховища), внаслідок чого багато молоді не доживає до статевої зрілості; ніж у водоймах рибних господарств.

Найбільш поширеною віковою групою є цьоголітки 0+ (76% у пробі оз. Каплино, 67% у пробі з Дніпровського водосховища, 35% у пробі Гргов, 56% у пробі з Гамського каналу, у пробі Перін 1+ і 0+ складають по 22%). Для старших вікових груп були деякі відмінності між пробами. Для українських проб найчисельнішою віковою групою були п'ятилітки 4+ у пробах Сукіль і Каплино (30% і 6% відповідно) і чотирилітки 3+ (5%) у пробі Дніпро. Серед статевозрілих екземплярів у словацьких зразках у більшості проб переважала вікова група тріліток 2+, за винятком рибгоспу Перін, де найпоширенішою була вікова група чотириліток 3+. Ці відмінності в

структурі популяції, ймовірно, відображають різні умови навколишнього середовища та особливості менеджменту конкретних рибних господарств.

Однак за результатами спостережень з інших локацій такої селективності не спостерігалось. Також причиною такого співвідношення між кількістю молоді та особин старших вікових груп може бути пов'язана з тим, що проба була відібрана у ставку рибного господарства, де відсутній дефіцит кормової бази та міжвидова конкуренція є нижчою, ніж у природних популяціях, а внутрішньовидова конкуренція, можливо, зростає. Тоді як у популяціях з водойм, де є велика кількість аборигенних видів, в тому числі хижаків (річки, канали, водосховища), за чисельністю переважає молодь, навіть за умови використання аналогічних методів та знарядь лову.

Лінійний ріст моделювали за допомогою функції росту фон Берталанфі (табл. 3.7) на основі спостережуваного зв'язку між віком і довжиною. Для усіх досліджених популяцій розраховане значення L_{∞} є вищим за максимальну відмічену у кожній з популяцій. Чебачок амурський досягає довжини від 60 до 120 мм, проте зазвичай його загальна довжина не перевищує 50 мм (Gozlan et al., 2010). Максимальна відмічена стандартна довжина у досліджених нами українських водоймах 70,86 мм. При цьому результати моделювання з рівнянням фон Берталанфі показують, що у досліджених популяцій наявний потенціал для росту та збільшення максимальних розмірів. Найбільш це помітно у каналі Понелови, де значення L_{∞} є найвищим.

Значення L_{∞} найменше коливаються у пробах з Дніпра та рибогосподарського ставка на р. Сукіль, що свідчить про те, що для цих водойм моделі є більш стабільними. У оз. Каплино та рибогосподарському ставку у Гргові значення довжини коливаються у більш широкому діапазоні. При цьому довірчі інтервали для усіх проб перекриваються, різниця між ними відсутня.

Для швидкості росту (коефіцієнт K) у цих чотирьох водоймах є відмінності. Темп росту в Дніпрі є найвищим, що не дивно, оскільки конкуренція за ресурси та прес хижаків є найвищими у відкритій водоймі. Значення коефіцієнту K для

рибогосподарського ставка у Гргові є найнижчим, проте достовірно відрізняється лише від проби з Дніпра.

Таблиця 3.7

Параметри рівняння фон Берталанффі для чебачка амурського

Водойма	L_{∞}			K			t_0		
	M	L CI	p	M	CI	p	M	CI	p
Оз. Каплино	68,64	50,49-103,92	0,001*	0,26	0,11-0,45	0,01*	-1,57	-2,2 — -1,16	0,001*
Рибгосп Сукіль	73,15	63,69-92,43	0,001*	0,26	0,15-0,35	0,001*	-1,27	-2,22 — -0,7	0,001*
Дніпро	68,09	67,56-72,56	0,001*	0,40	0,37-0,40	0,001*	-1,00	-1,01 — -0,94	0,001*
Рибгосп Гргов	82,88	58,51-107,49	0,001*	0,14	0,06-0,21	0,001*	-2,89	-3,52 — -2,24	0,001*
Р. Мала Нітра	73,15	60,21-80,11	0,01*	0,15	0,13-0,31	0,04*	-2,3	-3,17 — -1,03	0,03*
Канал Понелови	111,9	61,32-226,45	0,03*	0,12	0,04-0,72	0,38	-1,86	-3,23 — -0,57	0,48
Рибгосп Перін	75,06	70,98-238,19	0,04*	0,14	0,20-0,70	0,63	-2,01	-5,53 — -1,5	0,27

* $p < 0,05$; L_{∞} — теоретична максимальна довжина (мм); K (роки⁻¹) — коефіцієнт росту; t_0 — теоретичний вік риби за довжини 0 мм; M — середнє значення; CI — довірчий інтервал.

У таблиці 3.8 наведені значення параметрів рівняння фон Берталанффі з інших частин набутого ареалу за літературними даними.

Чебачок амурський у Японії досягає найменших розмірів, тож і асимптотична довжина у нього набуває найменших значень (Onikura and Nakajima, 2012), проте темп росту є найвищим серед досліджених популяцій. За виключенням каналу Понелови, у досліджених нами водоймах максимальні розміри чебачка амурського є

наближеними до інших популяцій у набутому ареалі. При цьому у досліджених нами словацьких водоймах темпи росту є невисокими та навіть нижчими, ніж за даними Zahorska et al. (2010).

Таблиця 3.8

Значення параметрів рівняння фон Берталанфі для чебачка амурського з інших водойм набутого ареалу за літературними даними

Локація	Стать	L_{∞}	K	t_0	Джерело
Ставок Шур, Братислава, Словаччина	самці	49,82	0,212	-1,071	Zahorska et al., 2010
	самиці	59,35	0,210	-1,646	
Озеро Моган, Туреччина	самці	107,64	0,316	-0,74	Benzer et al., 2016
	самиці	100,64	0,375	-0,57	
Вдсх Хірфанли, Туреччина	самці	92,70	0,380	-0,50	Benzer and Benzer, 2020
	самиці	88,20	0,359	-0,59	
Р. Ушізе, Японія	разом	49,71	0,97	-0,60	Onikura and Nakajima, 2012

Серед досліджених особин не було статевозрілих цьоголіток, наймолодшою віковою групою зі статевозрілими особинами є дволітки (1+). Довжина статевозрілих особин зазвичай перевищує 30-40 мм в залежності від водойми. У водоймах з природною кормовою базою статевозрілими стають особини меншого розміру, тоді як у рибному господарстві, де кормова база є більш легко доступною, чебачок амурський того ж віку досягає дещо більших розмірів. Для словацьких популяцій ситуація подібна, проте через малу кількість молоді у популяціях з Малої Нітри та каналу Понелови, а також майже повну відсутність статевозрілих особин у Гамському каналі дані є не такими повними. Статева зрілість настає так само на другому році життя за стандартної довжини 35-40 мм.

У таблиці 3.9 наведено середню стандартну довжину за статтю та віковою групою для всіх проб, крім Гамського каналу, у якій була наявна лише одна статевозріла особина. Для порівняння середньої стандартної довжини між статтями для кожної проби було проведено тести Манна-Уїтні. У більшості проб не було виявлено значущих відмінностей (значення p коливалися від 0,09 у SU до 0,67 у КА).

Однак у пробі Гргов було виявлено значущу відмінність ($U=6006,5$, $z=1,99$, $p=0,046$), причому самки були більшими за самців. Таким чином, можна стверджувати, що для усіх досліджених популяцій чебачка амурського статі не відрізняються за довжиною тіла.

Таблиця 3.9

Стандартна довжина самців і самиць чебачка амурського

Проба	Стать	N	Min	Max	M	SE	p
Оз. Каплино	самиці	12	28,15	51,27	39,83	1,97	0,67
	самці	6	32,05	58,14	42,26	4,05	
Рибгосп Сукіль	самиці	113	41,96	67,52	54,41	0,55	0,09
	самці	122	36,54	70,86	55,36	0,55	
Дніпро	самиці	17	37,32	62,67	48,52	1,85	0,18
	самці	22	42,95	65,41	51,58	1,32	
Р. Мала Нітра	самиці	19	39,80	55,60	44,75	1,11	0,27
	самці	28	36,10	67,60	43,59	1,17	
Канал Понелови	самиці	21	40,60	68,40	52,77	1,99	0,34
	самці	13	41,00	64,50	49,95	1,96	
Рибгосп Перін	самиці	13	40,60	65,30	48,83	2,03	0,41
	самці	12	39,60	51,80	45,75	1,13	
Рибгосп Гргов	самиці	32	38,10	63,60	47,53	1,18	0,046*
	самці	65	32,00	64,60	45,13	0,96	

* $p<0.05$; M – середнє значення; SE - стандартне відхилення.

У таблиці 3.10 показано середню стандартну довжину (мм) чебачка амурського в залежності від вікової групи та статі.

Таблиця 3.10

Стандартна довжина (мм) самців і самиць чебачка амурського у різному віці

Проба	Стать		Вік						
			0+	1+	2+	3+	4+	5+	6+
Оз. Капліно	Нестатевозрілі	N	95	9	2				
		min	13,45	26,98	34,77				
		max	32,50	32,92	35,3				
		M	21,44	29,86	35,04				
		SE	0,50	0,70	0,27				
	Самці	N		1	2		4		
		min			32,05		43,39		
		max			36,60		51,27		
		M		34,27	34,33		46,78		
		SE			2,28		1,85		
	Самиці	N		3	3	2	3		
		min		28,15	34,84	42,91	44,39		
		max		33,82	39,37	42,92	58,14		
		M		31,77	36,58	42,92	50,21		
		SE		1,82	1,41	0,01	4,10		
Рибгосп Сукіль	Нестатевозрілі	N		4	1				
		min		30,28					
		max		34,99					
		M		33,43	37,16				
		SE		1,09					
	Самці	N			7	26	38	22	3
		min			36,54	44,65	51,58	56,81	67,7
		max			44,66	56,38	63,17	65,46	70,86
		M			42,42	50,76	57,07	59,62	69,03
		SE			1,03	0,53	0,50	0,51	0,95
	Самиці	N			10	29	35	19	1
		min			41,96	46,06	51,17	56,61	

		max			46,73	56,06	63,06	66,15	
		M			43,94	51,17	55,88	60,81	67,52
		SE			0,51	0,64	0,53	0,73	
Дніпро	Нестатевозрілі	N	211	40	26				
		min	21,53	26,42	36,31				
		max	33,2	36,29	41,85				
		M	28,85	34,10	38,60				
		SE	0,85	0,24	0,31				
	Самці	N				12	7	3	
		min				42,95	51,67	60,52	
		max				52,88	57,69	65,41	
		M				47,15	54,5	62,54	
		SE				0,90	0,74	1,48	
	Самиці	N				4	5	2	
		min				44,91	50,90	61,27	
		max				51,96	55,55	62,67	
		M				48,49	52,82	61,97	
		SE				1,85	0,86	0,70	
Гамський канал	Нестатевозрілі	N	117	61	18	10			
		min	15,10	26,12	29,82	33,16			
		max	28,47	31,21	35,22	35,68			
		M	25,85	28,25	31,77	34,35			
		SE	0,16	0,17	0,43	0,26			
	Самці	N					1		
		M					55,81		
Р. Мала Нітра	Нестатевозрілі	N		2	20				
		min		28,60	33,000				
		max		30,30	39,80				
		M		29,45	36,13				
		SE		0,85	0,38				
	Самці	N			12	9	5		
		min			36,10	37,70	45,40		

		max			43,60	46,70	50,90		
		M			40,24	42,12	48,12		
		SE			0,61	1,10	1,09		
	Самиці	N			7	7	5		
		min			40,00	39,80	46,00		
		max			42,80	45,00	55,6		
		M			41,64	43,00	51,54		
		SE			0,46	0,830	1,79		
Канал Понелови	Нестатевозрілі	N			2				
		min			37,00				
		max			39,20				
		M			38,10				
		SE			1,10				
	Самці	N			3	3	2	1	
		min			41,00	45,60	51,20		
		max			42,10	51,70	59,10		
		M			41,67	49,43	55,15	64,50	
		SE			0,34	1,93	3,95		
	Самиці	N			6	4	6	1	1
		min			40,60	43,40	58,60		
		max			43,70	55,0	61,70		
		M			42,31	47,23	59,92	63,70	68,40
		SE			0,50	2,69	0,44		
Рибгосп Перін	Нестатевозрілі	N	11	10	3				
		min	28,60	37,60	40,30				
		max	36,70	39,60	41,00				
		M	34,01	38,50	40,57				
		SE	0,76	0,23	0,22				
	Самці	N		1	1	4	4	1	
		min				42,40	45,60		
		max				46,50	50,60		
		M		39,60	41,10	44,00	47,50	51,80	

Рибгосп Гргов	Самиці	SE				0,88	1,17		
		N			1	5	4	3	
		min				43,00	48,00	57,00	
		max				44,60	49,00	65,30	
		M			40,60	43,74	48,55	60,43	
		SE				0,29	0,21	2,50	
	Нестатевозрілі	N	69	33					
		min	24,0	29,60					
		max	32,80	36,70					
		M	29,37	32,42					
		SE	0,18	0,37					
	Самиці	N		11	22	15	9	4	
		min		32,0	37,0	43,60	50,60	59,10	
		max		39,60	44,40	48,00	56,00	64,60	
		M		36,91	40,40	46,27	53,18	61,73	
		SE		0,76	0,52	0,34	0,65	1,14	
	Самиці	N			11	10	8	1	
		min			38,10	44,30	48,0		
		max			43,60	49,10	58,20		
		M			40,59	47,10	53,79	63,60	
		SE			0,46	0,45	1,27		

M – середнє значення; SE – стандартна похибка.

Крім того, для порівняння середньої стандартної довжини риб однієї вікової групи в різних вибірках було проведено тести Манна-Уїтні. Через відмінності в розмірах вибірок та вікових групах (табл. 3.11) для даного аналізу були використані лише деякі групи, які були достатнього обсягу. Вікова група 2+ була проаналізована у пробах Сукіль, Мала Нітра, Понелови, Гргов. Вікова група 3+ була проаналізована у пробах Сукіль, Мала Нітра, Перін, Гргов. Вікова група 4+ була проаналізована у пробах Сукіль, Дніпро, Мала Нітра, Перін, Гргов. Вікова група 5+ була проаналізована тільки у пробі Сукіль. У всіх порівнюваних групах не було значних

відмінностей у стандартній довжині між самцями та самками одного віку (табл. 3.11). Можна припустити, що для груп, які не порівнювалися, ця тенденція не відрізняється.

Таблиця 3.11

Результати порівняння стандартної довжини самців та самиць одного віку між собою за допомогою тесту Мана-Уїтні

Водойма	Вікова група			
	2+	3+	4+	5+
Рибгосп Сукіль	U = 25 z = 0,92 p = 0,35	U = 352,5 z = 0,4 p = 0,69	U = 518 z = 1,62 p = 0,11	U = 171 z = 0,98 p = 0,33
Дніпро			U = 8 z = 1,46 p = 0,14	
Р. Мала Нітра	U = 25 z = 1,40 p = 0,16	U = 26,5 z = 0,48 p = 0,63	U = 6 z = 1,25 p = 0,21	
Канал Понелови	U = 5 z = 0,94 p = 0,37			
Рибгосп Перін		U = 9 z = 0,12 p = 0,9	U = 4,5 z = 0,88 p = 0,38	
Рибгосп Гргов	U = 109,5 z = 0,42 p = 0,67	U = 49,5 z = 1,39 p = 0,17	U = 32 z = 0,34 p = 0,74	

У таблиці 3.12 наведені середні значення коефіцієнтів вгодованості за Фультоном та Кларком. Серед українських проб найвище значення цих коефіцієнтів було відмічено у рибогосподарському ставку на річці Сукіль, найменше – у озері Каплино. Серед словацьких водойм найбільші значення спостерігали у каналі Понелови, найменше – у Гамському каналі.

Таблиця 3.12

Параметри вгодваності чебачка амурського

Проба	Коефіцієнт вгодваності за Фультоном		Коефіцієнт вгодваності за Кларком	
	М	SE	М	SE
Дніпро	2,07	0,01	1,71	0,01
Оз. Каплино	1,56	0,06	1,78	0,08
Рибгосп Сукіль	2,12	0,02	1,85	0,02
Гамський канал	1,63	0,06	1,37	0,05
Р. Мала Нітра	1,88	0,03	1,60	0,03
Канал Понелови	2,06	0,03	1,78	0,03
Рибгосп Перін	2,05	0,03	1,75	0,06
Рибгосп Гргов	1,99	0,01	1,63	0,02

М – середнє значення; SE – стандартна похибка.

Чебачок амурський у озері Каплино та у Гамському каналі досягає найменших розмірів серед досліджених водойм (стандартна довжина менше 60 мм), крім того, обидві водойми мають значний відсоток молоді, що впливає на зменшення коефіцієнтів вгодваності. Результати аналізу ANOVA ($F=38,08$ $df=7$ $p<<0,05$ для коефіцієнту вгодваності за Фультоном, $F=141,3$ $df=7$ $p<<0,05$ для коефіцієнту вгодваності за Кларком) показали, що значення цих коефіцієнтів для озера Каплино є значущо меншими за інші водойми (табл. 3.13)

Іншими двома природніми водоймами серед досліджених є Дніпровське водосховище та річка Мала Нітра. У Дніпровському водосховищі також значно переважає молодь, як і у озері Каплино та Гамському каналі, тому коефіцієнт вгодваності набуває нижчих значень, ніж для річки Мала Нітра, де переважають дорослі особини. Загалом серед водойм, у яких переважають статевозрілі особини, найвищі значення коефіцієнтів вгодваності – у рибогосподарському ставку на річці Сукіль. Це пояснюється більш доступними кормовими ресурсами, зниженим пресом

хижаків. Крім того, отримані нами значення коефіцієнту вгодованості за Фультоном є вищими, ніж у інших досліджених водоймах набутого ареалу (Kirankaya et al., 2014).

Таблиця 3.13

Результати ANOVA для порівняння коефіцієнтів вгодованості

	DN	KA	SU	HA	NI	PO	PE	HR
DN		0,00*	0,92	0,00*	0,03*	1,00	1,00	0,53
KA	0,00*		0,00*	0,84	0,001*	0,001*	0,001*	0,00*
SU	0,00*	0,00*		0,00*	0,002*	1,00	0,97	0,07
HA	0,00*	0,00*	0,00*		0,002*	0,01*	0,01*	0,00*
NI	0,63	0,00*	0,00*	0,005*		0,50	0,45	0,59
PO	0,97	0,00*	0,99	0,001*	0,47		1,00*	0,99
PE	1,00	0,00*	0,82	0,001*	0,63	1,00		0,99
HR	0,58	0,00*	0,001*	0,001*	1,00	0,55	0,71	

* $p < 0,05$; нижче діагоналі показані значення p для коефіцієнта вгодованості за Кларком, вище діагоналі – значення p для коефіцієнта вгодованості за Фультоном. SU – рибогосподарський ставок на р. Сукіль; KA – оз. Каплино; DN – Дніпро; HA – Гамський канал; NI – р. Мала Нітра; PO – канал Понелови; PE – рибгосп Перін; HR – рибгосп Гргов.

Значення коефіцієнту вгодованості за Кларком дещо відрізняються, оскільки не враховують масу внутрішніх органів включно з гонадами. Найнижче значення спостерігається у Гамському каналі, проба з якого складається майже виключно з молоді. У пробах з озера Каплиного та річки Мала Нітра, які мають низькі значення коефіцієнту вгодованості за Фультоном, показник за Кларком є ближчим за значенням до інших водойм. При цьому серед словацьких проб найвищі значення обох коефіцієнтів відмічено у каналі Понелови, а не у рибних господарствах Перін та Гргов. Найімовірніше це пов'язано з тим, що у каналі Понелови майже відсутня молодь, у якої показники вгодованості є нижчими, ніж у дорослих особин, а у обох рибних господарствах молодь складає близько половини від усіх виловлених особин. Для трьох досліджених рибних господарств коефіцієнт вгодованості за Кларком

відрізняється: найвищим він є у рибному господарстві на річці Сукіль, а найнижчим – у рибному господарстві у Гргові. Це можна пояснити незначним відсотком молоді у пробі з українського рибного господарства, а також тим, що вона була відібрана на початку осені, коли риба починає готуватись до зимівлі.

Таким чином, показники вгодованості чебачка амурського варіюють в залежності від типу водойми та доступності там кормових ресурсів (у рибних господарствах значення будуть вищими). Також на вгодованість чебачка амурського впливає сезонність та співвідношення статевозрілих і нестатевозрілих особин.

Отже, розміри чебачка амурського у водоймах України не перевищують 75 мм стандартної довжини та маси 8 г. Статева зрілість настає на другому році життя за довжини 30-40 мм, максимальна тривалість життя при цьому - шість років. Загалом для чебачка амурського у досліджених водоймах характерною є ізометрія. Для нативного ареалу у р. Амур у Китаї Huang et al. (2014) вказують також позитивну аллометрію (рис. 3.2).

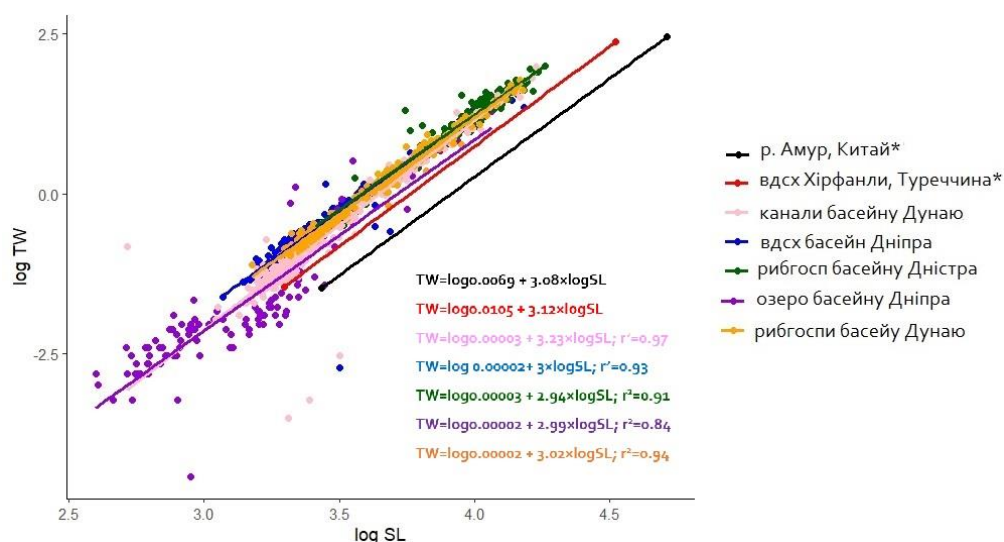


Рис. 3.2. Співвідношення довжини та маси для чебачка амурського у досліджених водоймах за типом водойми та басейном у порівнянні з нативним ареалом (Huang et al., 2013) та набутиим (Benzer and Benzer, 2020)

Статистично достовірна різниця у характері зміни пропорцій тіла була відмічена між рибогосподарськими та природними водоймами, у той час як між популяціями чебачка з рибгоспу на Дністрі та словацьких рибгоспів на Дунаї різниці не виявлено.

На рис. 3.3 зображено функцію фон Берталанфі для чебачка амурського з досліджених водойм у порівнянні з даними з іншої частини набутого ареалу (вдсх Хірфанли, Туреччина). Для чебачка амурського у Туреччині характерними є вищі темпи росту, ніж для досліджених нами водойм, тож графік його росту відрізняється. Серед досліджених нами водойм коефіцієнт росту K є найвищим у басейні Дніпра.

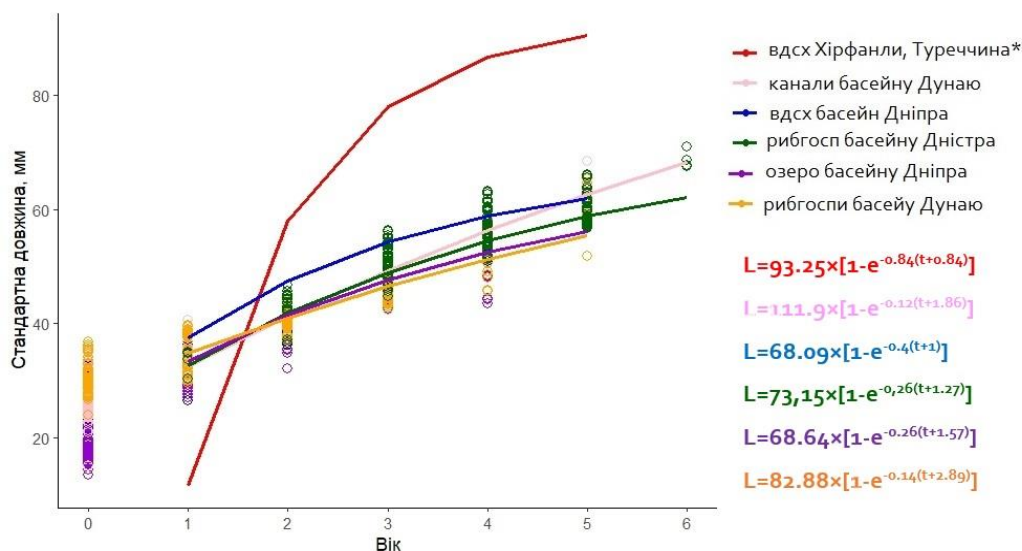


Рис. 3.3 Графіки функції фон Берталанфі для чебачка амурського за типом водойм та басейном у порівнянні з іншими частинами набутого ареалу (Benzer and Benzer, 2020)

Виявлено, що структура популяцій чебачка амурського значною мірою визначається умовами середовища. У рибних господарствах переважають старші вікові групи та особини більших розмірів, що пояснюється достатньою кормовою базою, низьким тиском хижаків й загалом сприятливими умовами існування. Натомість у природних водоймах, зокрема річках і меліоративних каналах, домінують

молоді особини — цьоголітки та дволітки. Вони характеризуються меншими розмірами і коротшою тривалістю життя через тиск хижаків та конкуренцію за ресурси.

3.1.2. Плодючість чебачка амурського

Для дослідження плодючості чебачка амурського були взяті самиці з рибного господарства на р. Сукіль. Дослідження проводилось у завершальний період нерестового сезону та підготовки до зимівлі, й відповідно, наступного нерестового сезону.

Абсолютна плодючість самок чебачка амурського коливається в межах від 129 до 1388 ікринок, відносна плодючість коливається у межах 31,4-481,5 ікринок на грам маси тіла. Середнє значення показника індивідуальної абсолютної плодючості (ІАП) 630,8 ікринок. Середнє значення відносної плодючості 232,1 ікринок на грам маси тіла, що є близьким до даних з інших популяцій (Adamek, Siddiqui, 1977).

Для статевозрілих особин було визначено гонадо-соматичний індекс, значення якого перебувають в межах від 0,25% до 6,62% (рис. 3.1.2.1). При цьому значення гонадо-соматичного індексу у самців ($1,6 \pm 1,3\%$) достовірно менші, ніж у самок ($2,3 \pm 1,7\%$) ($t=3,5$, $p=0,0005$), це спостерігається для усіх вікових груп (рис 3.4) та співпадає з даними з інших водойм (Nocita et al., 2023).

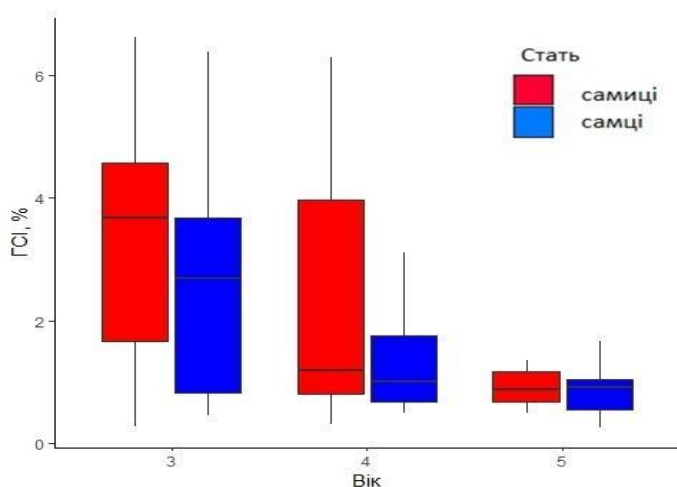


Рис 3.4. Гонадо-соматичний індекс чебачка амурського в залежності від віку

та статі

Абсолютна плодючість чебачка амурського зростає з віком, для триліток (2+) значення складає 416,4; чотириліток (3+) – 569,3; п'ятиліток (4+) – 959,9. Кількість ікри на різних стадіях зрілості зображена на рис. 3.5.

Оскільки чебачок амурський є видом з порційним нерестом, у яєчниках самиць одночасно представлена ікра на кількох стадіях зрілості. Для усіх вікових груп найбільша кількість ікри належить до стадії зрілості D. Дозріла ікра стадії E є найменш представленою (рис. 3.1.2.2). Стадія C була представлена у вигляді аморфної маси, тож не підлягала підрахунку. Таке співвідношення різних стадій зрілості пов'язане з завершенням нерестового сезону.

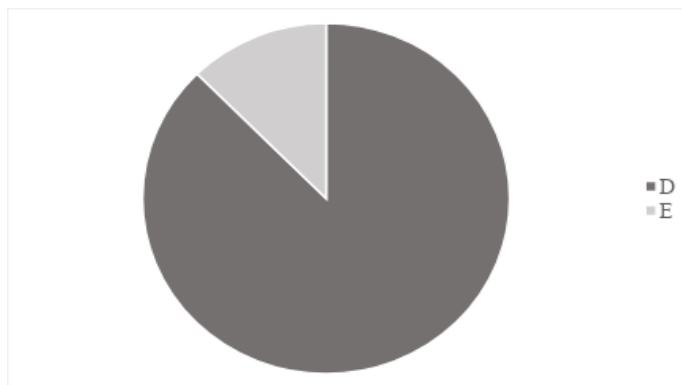


Рис. 3.5. Співвідношення кількості ікри різних стадій зрілості у самиць чебачка амурського

Співвідношення гонад чебачка амурського за стадіями зрілості зображене на рис. 3.6. Близько половини особин серед досліджених завершили нерест (стадії зрілості II, VI). Окремі особини, що йдуть на нерест, також були присутні у пробі. Можна стверджувати, що значна кількість особин чебачка амурського йде на зимівлю з гонадами на стадіях зрілості III, IV, що сприятиме швидшому початку нерестового сезону наступної весни.

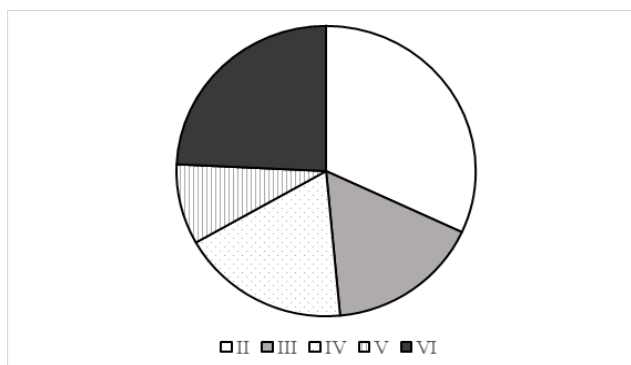


Рис. 3.6. Співвідношення гонад чебачка амурського за стадіями зрілості

Співвідношення між абсолютною плодючістю та розмірами тіла виглядає наступним чином:

$$F = e^{5,43} * TW^{0,92}; \ln F = 5,43 + 0,92 * \ln TW; r^2=0,17;$$

$$F = e^{5,56} * GW^{0,93}; \ln F = 5,56 + 0,93 * \ln GW; r^2=0,17;$$

$$F = e^{7,34} * OW^{0,49}; \ln F = 7,34 + 0,49 * \ln OW; r^2=0,17;$$

$$F = e^{(-6,94)} * SL^{3,39}; \ln F = 3,39 * \ln TW - 6,94; r^2=0,22,$$

де F – абсолютна плодючість, TW – загальна маса тіла (г), GW – маса тіла без нутрощів (г), OW – маса гонад (г), SL – стандартна довжина (мм), r^2 – коефіцієнт детермінації.

Кореляція між плодючістю та розмірами тіла, а також масою гонад є слабо вираженою; найбільш помітний зв'язок спостерігається саме між плодючістю і довжиною тіла. У цьому випадку низьке значення коефіцієнта регресії, ймовірно, пояснюється тим, що відбір проб відбувався у вересні — у період підготовки до зимівлі, коли маса гонад менша, ніж у активний нерестовий сезон. Індивідуальні характеристики риб, зокрема стан здоров'я, вік і рівень фізіологічного розвитку, також впливають на кількість продукованої ікри: навіть за значної маси гонад плодючість може відрізнятися. Таким чином, особини з однаковою масою гонад здатні мати різну плодючість залежно від свого стану.

Для деяких інших видів встановлено стійкий зв'язок між масою гонад і плодючістю: *Clarias gariepinus*, *Labeobarbus intermedius* (Tesfahun et al., 2023), *Puntius sophore* (Kant et al., 2016). У цих видів, а також у *Oreochromis niloticus*

(Adamek, Siddiqui, 1977) і *Salmo trutta macrostigma* (Alp et al., 2003), характерна висока кореляція між розмірами тіла та плодючістю. Водночас для *Puntius sophore* (Kant et al., 2016) цей зв'язок є слабким — так само, як і у дослідженій популяції чебачка амурського.

Низька кореляція між плодючістю та розмірами тіла і масою гонад пов'язана з тим, що дослідження було проведене під час підготовки чебачка амурського до періоду зимівлі.

Отже, для чебачка амурського характерним є пролонгований нерест, що триває до кінця вересня. Разом з турботою про потомство це сприяє масовому розмноженню та швидкій адаптації до нових водойм. Крім того, було відмічено, що частина особин (близько третини) йде на зимівлю з гонадами на стадії зрілості III та IV, що сприятиме швидшому початку нерестового сезону наступного року. Таким чином завдяки високій екологічній пластичності чебачок амурський здатний швидко пристосовуватись до нових водойм, а також може негативно впливати на молодь промислово цінних видів риби у водоймах рибних господарств.

3.2. Ротань-головешка

3.2.1. Ріст ротаня-головешки

Для дослідження віку ротаня-головешки зазвичай використовують луску та/або отоліти. Луска є простішою для дослідження, і у даній роботі вік визначали підраховуючи річні кільця на лусці та звіряли результати за допомогою отолітів там, де це було можливо. Через те, що отоліти не зберігаються тривалий час у зафіксованих у формаліні риб, у частини особин вони були зруйнованими і недоступними для дослідження.

На лусці ротаня-головешки річні кільця виражені яскраво (рис. 3.7). Незважаючи на те, що завдяки своїй здатності витримувати низькі температури ротань-головешка може продовжувати жити впродовж тепліших зим, у більшості

особин були сформовані досить чітко виражені темні «зимові» зони росту, завдяки чому була можливість визначити вік. Річні кільця дещо гірше видно на лусках особин менших розмірів, що може бути пов'язане з тим, що зими в Україні останні кілька років є теплішими. У крупних особин часто зустрічалися луски з пошкодженнями зовнішнього краю, тріщинами. Резорбція є поширеним явищем для лусок риб старшого віку, хоча зрідка зустрічається і у молодших вікових груп. Процес резорбції пов'язують з нерестом, коли більшість ресурсів організму направлені на утворення гонад, через що можливі зміни мінерального балансу в організмі риби.

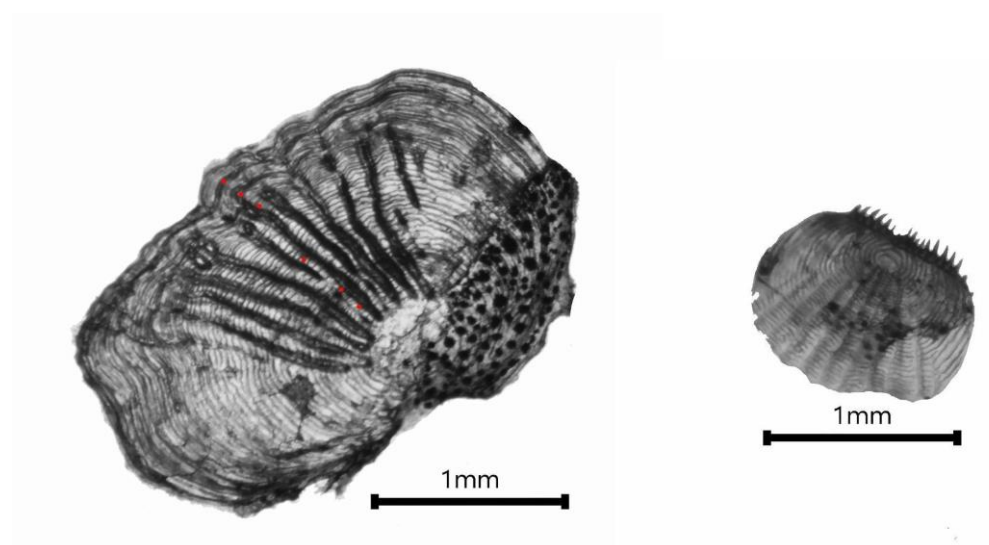


Рис. 3.7. Луска ротань-головешки у різному віці (ліворуч – 6+, праворуч – 0+)

Серед досліджених водойм були три річки, два канали та шість озер. Ротань-головешка не є поширеним видом у річці Перевод (РЕ), зустрічається зрідка, у пробах найбільша особина досягає стандартної довжини 66,9 мм. На відміну від проби РЕ, ротань-головешка у Рибальській затоці досягає значно більших розмірів (максимальна стандартна довжина 121,4 мм). У обох водоймах ротань-головешка зустрічається у невеликій кількості, але у пробі з Рибальської затоки було більше дорослих особин, тоді як більшість екземплярів у р. Перевод були дуже дрібними цьоголітками. У р. Світенька ротань-головешка досягає стандартної довжини 84,1 мм, проте більшість упійманих там особин є цьоголітками. У обвідному каналі м.

Нетішин ротань-головешка досягає найменших розмірів, всього 57,9 мм стандартної довжини (табл. 3.14).

Особини, відібрані в Закарпатській області у кількох штучних водоймах: трьох каналах та одному ставку. Канали знаходяться у Мукачівському районі біля с. Баркасово і біля с. Драгиня, у Виноградівському районі біля с. Перехрестя, а ставок знаходиться в Ужгородському районі біля с. Підгорб. Найбільше особин ротаня-головешки було виловлено у каналі біля с. Баркасово – 51 особину, серед яких переважає молодь, найбільші особини сягають стандартної довжини 66,8 мм. З каналу біля с. Драгиня було виловлено 14 цьоголіток довжиною до 30 мм. З каналу біля с. Перехрестя було виловлено 20 дорослих особин, найбільша сягає стандартної довжини 94,9 мм. Зі ставку у с. Підгорб було виловлено 10 дорослих особин, стандартна довжина найбільшої склала 92,7 мм. Оскільки ці чотири проби були відібрані у подібних за умовами водоймах та впродовж дуже короткого проміжку часу, для подальшого аналізу їх було об'єднано в одну пробу.

Серед озер було два невеликих озера з площею менше 1 га і шість великих озер з площею більше одного гектара. Проби з великих озер – штучний кар'єр на р. Сухий Жихор, озера Каплино, Берізка, Верхнє Велике. Штучний кар'єр на р. Сухий Жихор та оз. Верхнє Велике – це озера, які не мають зв'язку з найближчими річками, тоді як Берізка та Каплино мають. У цих зразках розміри ротаня-головешки сильно варіювалися. Екземпляри з оз. Верхнє Велике були найменшими і досягали стандартної довжини 56,7 мм, у пробі Сухий Жихор зразки були дещо більшими і досягали 78,7 мм. У оз. Берізка і оз. Каплино максимальна стандартна довжина перевищувала 115 мм. Проби з заплавного озера у м. Ржищів та оз. Безтравного були відібрані з малих озер. В обох пробах ротань-головешка утворював численні популяції, а його стандартна довжина перевищувала 110 мм (табл. 3.14).

Стандартна довжина ротаня-головешки в зразках коливається від 10,0 мм до 143,6 мм (табл. 3.14). Загальна вага коливається від 0,05 г до 79 г. Середня стандартна довжина варіювалася в різних місцях відбору зразків від 25,23 мм (р. Перевод) до 66,42 мм (Рибальська затока). Літературні дані показують, що розмір ротаня-

головешки значно варіює в його географічному ареалі. Максимальні розміри ротань-головешки у нативному ареалі не перевищують 12 см (Liu et al., 2012; Huang et al., 2013). Найбільші екземпляри досягають загальної довжини 250 мм і віку 10 років (Reshetnikov, 2003). У Центральній Європі ротань-головешка живе менше і досягає меншого розміру (Nyeste et al., 2017; Skoric et al., 2017; Czerniejewski et al., 2020). Найбільші самці (130 мм SL) і самиці (142 мм SL) були спостережені у водосховищі Влоцлавек на річці Вісла, Польща (Grabowska et al., 2011). У наших зразках найбільша самиця була відмічена у пробі КА (138,6 мм). Найбільший самець був відмічений у пробі з оз. Безтравне (143,6 мм). Найменшими були риби з річок (р. Перевод та Світенька), каналів (у м. Нетішин та на Закарпатті) та двох озер (Верхнє Велике та Берізка), найбільші екземпляри з цих трьох проб не досягали розміру 100 мм. Серед них найменшого розміру ротань-головешка досягає у обвідному каналі у м. Нетішин. Максимальна довжина в інших пробах становила 110 мм або більше.

Таблиця 3.14

Стандартна довжина та маса ротань-головешки у досліджених водоймах

Водойма	N	Стандартна довжина, мм				Загальна маса, г			
		Min	Max	M	SE	Min	Max	M	SE
Р. Перевод	20	10,07	66,85	25,23	2,93	0,05	6,38	0,66	0,31
Оз. Берізка	76	21,76	118,56	34,53	1,75	0,25	48,21	1,94	0,68
Оз. Ржиців	32	30,44	110,14	50,46	3,44	0,63	29,96	4,50	1,27
Рибальська затока	21	18,85	121,42	66,42	5,97	0,11	53,71	12,12	3,39
Оз. Каплино	86	14,76	138,55	53,39	4,14	0,07	59,0	9,99	1,66
Сухий Жихор	59	11,54	78,71	38,33	1,89	0,05	16,63	2,35	0,41
Оз. Верхнє Велике	22	21,65	56,69	32,20	2,20	0,22	5,87	1,31	0,31
Оз. Безтравне	87	16,52	143,63	43,11	2,83	0,16	78,95	4,82	1,17
Р. Світенька	34	26,13	84,08	39,41	2,30	0,48	14,09	2,27	0,31
Канал Нетішин	21	18,06	57,89	39,84	2,50	0,11	5,37	2,08	0,56
Закарпаття	95	14,4	94,85	41,54	2,34	0,11	20,05	3,43	0,45

*М – середнє значення, SE – стандартна похибка.

Аналіз ANOVA був проведений для порівняння розмірів ротаня-головешки між дослідженими водоймами ($F=6,93$, $df=10$, $p<<0,05$). Для більшості проб статистично достовірної різниці не виявлено, виключенням є проба з Рибальської затоки, яка є меншою за усі інші проби, крім оз. Каплино та заплавного озера у м. Ржищів. Також середня маса ротаня-головешки у пробі з оз. Каплино має значущі відмінності від інших проб (табл. 3.15).

Таблиця 3.15

Значення p для порівняння середніх значень стандартної довжини між пробами за допомогою ANOVA

	PE	BE	RZ	RY	KA	SZ	ZV	ZB	NE	SV	ZA
PE		0,90	0,01*	0,01*	0,01*	0,55	1,00	0,09	0,67	0,56	0,16
BE	2,21		0,06	0,01*	0,01*	1,00	1,00	0,43	1,00	1,00	0,70
RZ	5,28	4,51		0,37	1,00	0,42	0,17	0,92	0,88	0,72	0,76
RY	7,86	7,71	3,39		0,47	0,01*	0,01*	0,01*	0,01*	0,01*	0,01*
KA	6,76	7,14	0,84	3,19		0,01*	0,01*	0,14	0,40	0,12	0,03*
SZ	3,02	1,31	3,29	6,59	5,31		0,99	0,98	1,00	1,00	1,00
ZV	1,34	0,57	3,93	6,69	5,29	1,46		0,70	0,99	0,99	0,85
ZB	4,30	3,26	2,12	5,71	4,03	1,69	2,73		1,00	1,00	1,00
NE	2,79	1,29	2,25	5,13	3,32	0,35	1,49	0,80		1,00	1,00
SV	3,00	1,41	2,68	5,80	4,12	0,30	1,57	1,09	0,09		1,00
ZA	3,95	2,72	2,60	6,15	4,75	1,15	2,35	0,63	0,42	0,64	

* $p<0,05$; ; нижче діагоналі наведено значення критерію Тьюкі Q, вище – p . PE – р. Перевод; BE – оз. Берізка; RZ – заплавне озеро у м. Ржищів; RY – Рибальська затока; KA – оз. Каплино; SZ – штучний кар'єр на р. Сухий Жихор; ZV – оз. Верхнє Велике; ZB – оз. Безтравне; NE – канал у м. Нетішин; SV – р. Світенька; ZA – штучні водойми Закарпаття.

Співвідношення довжини та маси (LWR) наведене у таблиці 3.16. Значення коефіцієнта a варіювалися від 0,00001 до 0,00005. Коефіцієнт росту (b) коливався від 2,68 до 3,19. Ізометрія є характерною для ротаня-головешки з більшості водойм, крім річки Перевод та штучних водойм Закарпаття. У обох випадках була виявлена

негативна алометрія. Ймовірно, у р. Перевод це пов'язано з умовами середовища – ротань-головешка там не досягає великих розмірів і зустрічається зрідка. У штучних водоймах Закарпаття він є широко розповсюдженим видом, проте не досягає великих розмірів, що може свідчити про високу конкуренцію за ресурси з іншими видами.

Таблиця 3.16

Співвідношення довжини та маси (LWR) для ротаня-головешки

Водойма	Стать	N	a			b			r ²	p
			M	SE	CI	M	SE	CI		
Р. Перевод	всього	20	0,00002	0,32	0,00003— 0,0001	2,68	0,1	2,46—2,89	0,97	0,01
Оз. Берізка	всього	76	0,00003	0,23	0,00002— 0,00005	2,95	0,07	2,82—3,08	0,96	0,01
	самці	9	0,0001	1,83	0,000002— —0,01	2,60	0,44	1,56—3,64	0,83	0,01
Оз. Ржиців	всього	21	0,00002	0,22	0,00002— 0,00003	3,00	0,06	2,89—3,12	0,99	0,01
	самці	12	0,00007	0,53	0,00001— 0,0004	2,74	0,13	2,32—3,16	0,99	0,01
	самиці	5	0,00002	0,34	0,00001— 0,00005	3,02	0,08	2,84—3,21	0,99	0,01
Рибальська затока	всього	21	0,00001	0,21	0,000008— —0,00002	3,19	0,05	3,09—3,3	0,99	0,10
	самці	15	0,0001	0,53	0,0000007— —0,04	2,86	0,12	1,39—4,34	0,99	0,01
Оз. Каплино	всього	43	0,00003	0,13	0,00002— 0,00003	2,99	0,03	2,92—3,05	0,99	0,01
	самці	26	0,0001	1,28	0,000006— —0,003	2,63	0,27	1,99—3,28	0,93	0,01
	самиці	9	0,0001	0,84	0,000019— —0,0006	2,68	0,19	2,3—3,07	0,9	0,01
Кар'єр на р. Сухий Жихор	всього	59	0,00004	0,2	0,00003— 0,00006	2,92	0,05	2,81—3,03	0,98	0,01
	самці	18	0,0002	1,15	0,00001— 0,003	2,55	0,3	1,85—3,25	0,91	0,01
	самиці	8	0,00002	0,36	0,000005— —0,00003	3,23	0,09	3,02—3,43	0,99	0,01
Оз. Верхнє Велике	всього	22	0,00002	0,25	0,00001— 0,00004	3,07	0,07	2,92—3,22	0,99	0,01
Канал Нетішин	всього	21	0,00001	0,31	0,000007— —0,00003	3,18	0,08	3,01—3,36	0,99	0,01
	самці	7	0,00001	0,97	0,0000009— —0,0001	3,26	0,25	2,61—3,89	0,97	0,01

Р. Світенька	всього	34	0,00004	0,19	0,000002 —0,00004	2,92	0,05	2,81—3,02	0,99	0,01
	самці	7	0,00003	0,52	0,000006 —0,00002	2,94	0,13	2,53—3,36	0,99	0,10
	самиці	5	0,00004	0,7	0,000001 —0,00002	2,91	0,18	2,46—3,37	0,98	0,01
Оз. Безтравне	всього	87	0,00002	0,16	0,000002— 0,000003	3,04	0,04	2,96—3,13	0,98	0,01
	самці	19	0,00002	0,51	0,000007 —0,00006	3,03	0,12	2,77—3,3	0,98	0,01
	самиці	13	0,00004	0,73	0,0000009 —0,00002	2,89	0,17	2,53—3,25	0,94	0,01
Закарпаття	всього	95	0,00005	0,07	0,000004— 0,000005	2,86	0,02	2,82—2,9	0,99	0,01
	самці	28	0,000005	1,34	0,0000003 —0,00001	3,39	0,32	2,67—4,01	0,92	0,01
	самиці	12	0,00006	0,31	0,000003— 0,00001	2,78	0,07	2,62—2,93	0,98	0,01

*М – середнє значення; SE – стандартна похибка; CI – довірчий інтервал.

Всі співвідношення довжини та маси були дуже значущими ($p < 0,05$ для всіх зразків), з коефіцієнтом детермінації (r^2) більше 0,95, що вказує на сильну позитивну кореляцію між довжиною і вагою у всіх зразках. Отримані значення були меншими, ніж ті, що були зафіксовані в нативному ареалі (Liu et al., 2012, Huang et al., 2013), але вкладаються в діапазон від $3 \cdot 10^{-7}$ до $7 \cdot 10^{-5}$, зафіксований для європейських популяцій (Czerniejewski et al., 2020; Nyeste et al., 2017; Skorić et al., 2017). Зареєстровані значення b знаходяться в діапазоні 2,5–3,5, що вважається звичайним (Froese, 2006). У нативному ареалі для ротаня=головешки характерною є як позитивна алометрія (Huang et al., 2013), так і негативна алометрія (Liu et al., 2012) зі значенням коефіцієнту росту b 3,08 та 2,6 відповідно. Для європейських популяцій значення b коливалися від 2,92 до 3,32 (Grabowska et al., 2011; Nyeste et al., 2017; Skorić et al., 2017). Усі наші проби, крім Переводу та Закарпаття, потрапили в європейський діапазон, але результат р. Перевод був ближчим до значення коефіцієнту росту b у природному ареалі ($b = 2,68$).

Було проведено порівняння значень коефіцієнта регресії між водоймами. За допомогою аналізу ANOVA було виявлено статистично значущі відмінності (табл. 3.17).

Таблиця 3.17

Результати аналізу ANOVA Результати тесту ANOVA порівняння значень коефіцієнта регресії b між пробами ротання-головешки

	Sum Sq	df	F value	p
(Intercept)	66,48	1216	4,87	0,001*
log(l)	64,70	1210	6,81	0,001*
loc	1,18	8	4,81	0,001*
log(l):loc	1,07	8	4,37	0,001*

* $p < 0,05$.

Результати попарного порівняння нахилу кривої наведено у таблиці 3.18.

Таблиця 3.18

Попарне порівняння коефіцієнту регресії для ротання-головешки з різних водойм

contrast	estimate	SE	df	t.ratio	p.value
Оз. Берізка – оз. Каплино	-0,04	0,07	477	-0,55	0,99
Оз. Берізка – р. Перевод	0,27	0,110	477	2,49	0,24
Оз. Берізка - Рибальська затока	-0,24	0,11	477	-2,15	0,43
Оз. Берізка – оз. Ржищів	-0,05	0,12	477	-0,43	1,00
Оз. Берізка – кар'єр на р. Сухий Жихор	0,03	0,09	477	0,364	1,00
Оз. Берізка - Закарпаття	0,10	0,07	477	1,36	0,91
Оз. Берізка – оз. Безтравне	-0,09	0,07	477	-1,21	0,95
Оз. Берізка – оз. Верхнє Велике	-0,12	0,15	477	-0,81	0,99
Оз. Каплино – р. Перевод	0,31	0,09	477	3,36	0,02*
Оз. Каплино - Рибальська затока	-0,20	0,10	477	-2,12	0,46
Оз. Каплино – оз. Ржищів	-0,01	0,11	477	-0,13	1,00
Оз. Каплино – кар'єр на р. Сухий Жихор	0,07	0,07	477	1,08	0,98
Оз. Каплино - Закарпаття	0,14	0,04	477	3,25	0,03
Оз. Каплино – оз. Безтравне	-0,05	0,04	477	-1,14	0,97
Оз. Каплино – оз. Верхнє Велике	-0,08	0,13	477	-0,60	0,99
Р. Перевод - Рибальська затока	-0,51	0,13	477	-4,03	0,001*
Р. Перевод – оз. Ржищів	-0,32	0,14	477	-2,37	0,30
Р. Перевод – кар'єр на р. Сухий Жихор	-0,24	0,11	477	-2,25	0,37

Р. Перевод - Закарпаття	-0,17	0,09	477	-1,84	0,66
Р. Перевод – оз. Безтравне	-0,36	0,10	477	-3,79	0,005*
Р. Перевод – оз. Верхнє Велике	-0,39	0,16	477	-2,47	0,25
Рибальська затока – оз. Ржищів	0,19	0,14	477	1,36	0,91
Рибальська затока – кар'єр на р. Сухий Жихор	0,27	0,11	477	2,50	0,24
Рибальська затока - Закарпаття	0,34	0,10	477	3,49	0,02*
Рибальська затока – оз. Безтравне	0,15	0,10	477	1,55	0,83
Рибальська затока – оз. Верхнє Велике	0,12	0,16	477	0,76	0,99
Оз. Ржищів – кар'єр на р. Сухий Жихор	0,08	0,12	477	0,70	0,99
Оз. Ржищів - Закарпаття	0,15	0,11	477	1,38	0,91
Оз. Ржищів – оз. Безтравне	-0,04	0,11	477	-0,33	1,00
Оз. Ржищів – оз. Верхнє Велике	-0,07	0,17	477	-0,40	1,00
Кар'єр на р. Сухий Жихор - Закарпаття	0,07	0,07	477	0,980	0,99
Кар'єр на р. Сухий Жихор – оз. Безтравне	-0,12	0,07	477	-1,75	0,72
Кар'єр на р. Сухий Жихор – оз. Верхнє Велике	-0,15	0,15	477	-1,05	0,98
Закарпаття – оз. Безтравне	-0,19	0,05	477	-3,89	0,004*
Закарпаття – оз. Верхнє Велике	-0,22	0,14	477	-1,60	0,80
Оз. Безтравне – оз. Верхнє Велике	-0,03	0,14	477	-0,22	1,00

* $p < 0,05$.

Для більшості попарних порівнянь різниці виявлено не було за виключенням п'яти пар. Закарпаття та Перевод відрізняються від Берізки та Рибальської затоки. У пробах з Переводу та Закарпаття відсутні особини великого розміру, тож кут нахилу кривої відрізняється від тих проб, де ротань-головешка досягає більшого розміру. Для обох цих проб характерною є негативна алометрія, результати даного порівняння тільки підтверджують, що у даних водоймах параметри ротаня-головешки відрізняються через умови середовища.

Зрілі особини переважали лише у двох пробах (Рибальська затока, заплавне озеро у м. Ржищів). У Рибальській затоці було 85,7 % зрілих особин. У заплавному озері у м. Ржищів, каналі м. Нетішин та штучному кар'єрі на р. Сухий Жихор співвідношення між зрілими та незрілими рибами було близько 50/50: 53,1 %, 47,62% та 44,1 % статевозрілих особин відповідно. У Закарпатті статевозрілі особини склали 42,11% від усіх, а у р. Світенька – 35,29%. Оз. Берізка та р. Перевод мали найвищу частку нестатевозрілих особин (85,5 % та 85 % відповідно). У оз. Верхнє Велике було 72,7 % нестатевозрілих особин, у оз. Безтравне – 63,2 %, а в оз. Каплино – 59,3 %.

У всіх досліджених пробах відмічено переважання самців, проте у більшості випадків вибірки статевозрілих особин є недостатньо великими для аналізу. Результати біноміального тесту наведені у таблиці 3.19. Статистично достовірна різниця виявлена у пробах з Рибальської затоки, оз. Каплиного, каналу у м. Нетішин та штучних водойм Закарпаття.

Таблиця 3.19

Співвідношення статей ротаня-головешки у різних водоймах

	BE	RY	RY	KA	ZA	BE	SZ	NE	SV
Співвідношення статей	9/2	12/15	15/3	26/9	28/12	19/13	18/8	21/3	7/5
p	0,07	0,14	0,008*	0,006*	0,02*	0,38	0,08	0,01*	0,77

* $p < 0,05$. PE – р. Перевод; BE – оз. Берізка; RZ – заплавне озеро у м. Ржищів; RY – Рибальська затока; KA – оз. Каплино; SZ – штучний кар'єр на р. Сухий Жихор; ZV – оз. Верхнє Велике; ZB – оз. Безтравне; NE – канал у м. Нетішин; SV – р. Світенька; ZA – штучні водойми Закарпаття.

У проаналізованих пробах зафіксовано помітне відхилення фактичного співвідношення самців і самиць від теоретично очікуваного. Зокрема, спостерігається виразне домінування самців, що може вказувати на посилену внутрішньостатеву конкуренцію за репродуктивні ресурси та потенційно нерівномірний внесок особин різної статі у формування наступних поколінь. За даними попередніх досліджень, у межах інтродукованого ареалу ротаня-головешки співвідношення статей зазвичай є близьким до паритетного (1:1), як це зазначено в роботах Grabowska et al. (2011) і Nyeste et al. (2017). Водночас Czerniejewski et al. (2020) зафіксували альтернативну тенденцію, що характеризується значним переважанням самців. Аналогічну закономірність виявлено і в нашому дослідженні: у всіх проаналізованих пробах кількість самиць була меншою порівняно з кількістю самців. Важливо врахувати, що відбір матеріалу здійснювався у прибережній зоні водойм. Поведінкові особливості

виду, зокрема активна охорона кладок ікри самцями та їхня підвищена агресивність під час захисту гнізда (Grabowska et al., 2011; Wałowski and Wolnicki, 2010), можуть зумовлювати більшу ймовірність їх потрапляння до вибірки під час відлову сачком, що, своєю чергою, впливає на зафіксоване співвідношення статей.

Серед цих проб значні відмінності між довжиною самців і самиць було виявлено лише у оз. Каплино (табл. 3.20). У інших пробах статевий диморфізм у розмірах не виявлений.

Таблиця 3.20

Стандартна довжина ротаня-головешки в залежності від статі

Водойма	Стать	N	Min	Max	M	SE	p
Оз. Каплино	самці	26	69,75	131,71	90,06	3,50	0,02*
	самиці	9	71,04	138,55	113,51	7,70	
Кар'єр на р. Сухий Жихор	самці	18	36,21	78,71	49,18	2,95	0,68
	самиці	8	38,85	69,66	52,72	4,65	
Оз. Ржищів	самиці	5	43,21	88,41	55,46	8,36	0,71
	самці	12	41,86	110,14	59,47	7,64	
Оз. Безтравне	самці	19	41,24	143,63	71,05	5,70	1,0
	самиці	13	48,32	127,57	72,06	6,09	
Закарпаття	самці	28	49,33	94,85	67,74	2,24	0,47
	самиці	12	56,05	75,78	63,75	1,75	
Р. Світенька	самці	7	41,25	77,64	53,32	6,21	0,75
	самиці	5	41,58	84,08	54,25	7,74	
Канал Нетішин	самці	7	42,44	57,89	49,13	2,18	—
	самиці	1	—	—	51,48	—	
Р. Перевод	самці	2	40,00	66,85	53,43	13,43	—
	самиці	1	—	—	40,04	—	
Оз. Берізка	самці	9	40,35	118,56	67,48	7,81	—
	самиці	2	48,2	51,43	49,82	1,62	

Рибальська затока	самці	15	48,34	121,42	67,66	5,79	–
	самиці	3	61,28	116,05	94,56	16,87	
Оз. Верхнє Велике	самці	4	39,71	56,69	47,91	3,49	–
	самиці	2	40,93	51,21	46,07	5,14	

* $p < 0.05$; M – середнє значення; SE – стандартна похибка.

Ротань-головешка досягає статевої зрілості на другому році життя при довжині близько 40 мм. Ми не змогли визначити вік статевої зрілості тільки в оз. Каплино через відсутність особин довжиною від 35 до 70 мм, але всі невеликі особини там були нестатевозрілими. У пробі Сухий Жихор найменші статевозрілі особини мали довжину 36 мм. У пробах Рибальська затока, Ржищів та Безтравне було кілька ювенільних особин довжиною 40-47 мм, тому можна припустити, що деякі особини ротаня-головешки досяють статевої зрілості за дещо більших розмірів.

Вікова структура в кожній пробі наведена в таблиці 3.21. Відсутність цьоголіток у пробі з заплавного озера у м. Ржищів пов'язана з часом відбору проб (травень), коли сезон нересту цього виду ще не розпочався.

У більшості проб найпоширенішою віковою групою була 0+. Усі особини цього віку були незрілими. Старші вікові групи були представлені в невеликій кількості. Стандартна довжина за віком за статтю наведена в таблиці 3.21, але порівняння між віковими групами не проводилося через їх невеликий розмір. Максимальний вік ротаня-головешки в залежності від проби коливається від 3+ до 7+. Ріст ротаня-головешки варіює в різних популяціях, що є типовим для риб з широким ареалом поширення (Mann, 1991). У набутому ареалі приріст довжини вищий, ніж у природному ареалі (Grabowska et al., 2011). Однак у немісцевих популяціях приріст довжини зменшується раніше (переважно після двох років життя) (Nyeste et al., 2017) порівняно з місцевими популяціями ротаня-головешки (Никольский, 1956). Це, ймовірно, є наслідком зменшення приросту довжини після досягнення рибою статевої зрілості.

Таблиця 3.21

Стандартна довжина (мм) ротаня-головешки в залежності від віку

Водойма		Вік							
		0+	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+
Р. Перевод	N	17	2		1				
	Min	10,07	40,00						
	Max	33,4	40,04						
	M	21,04	40,02		66,85				
	SE	1,72	0,02						
Оз. Берізка	N	66	3	5		1	1		
	Min	21,76	48,20	58,72					
	Max	40,35	51,43	68,66					
	M	29,66	49,56	61,93		89,71	118,56		
	SE	0,54	0,97	1,73					
Оз. Ржищів	N		25	3		2	2		
	Min		30,44	48,54		88,41	100,80		
	Max		49,13	53,41		97,4	110,14		
	M		42,58	51,19		92,91	105,47		
	SE		0,87	1,42		4,50	4,67		
Рибальська затока	N	2	3	3	5	2	2	1	3
	Min	18,85	40,43	51,16	56,65	68,57	64,12		116,05
	Max	37,07	49,69	59,22	61,28	76,78	71,50		121,42
	M	27,96	46,15	54,31	59,16	72,68	67,81	106,35	118,16
	SE	9,11	2,89	2,49	0,84	4,11	3,69		1,65
Оз. Каплино	N	51		6	15	3	4	6	
	Min	14,76		69,75	75,34	88,85	111,25	122,45	
	Max	35,55		76,10	92,00	113,8	126,8	138,55	
	M	24,09		73,03	84,12	99,02	118,17	131,15	
	SE	0,83		1,02	1,35	7,56	3,87	2,57	
	N	29	18	4	3	3	2		
	Min	11,54	33,31	43,16	58,63	61,99	67,54		

Кар'єр на р. Сухий Жихор	Max	38,74	47,60	59,18	61,79	74,72	78,71		
	M	27,91	40,05	49,44	60,31	68,79	73,13		
	SE	1,29	0,80	3,43	0,92	3,70	5,59		
Оз. Верхнє Велике	N	16	2	3	1				
	Min	21,65	39,71	46,76					
	Max	32,39	40,93	51,21					
	M	26,54	40,32	48,81	56,69				
	SE	0,81	0,61	1,30					
Оз. Безтравне	N	47	11	7	8	5	7	1	1
	Min	16,52	37,52	48,32	60,71	70,59	83,08		
	Max	31,54	45,53	53,34	69,60	81,82	97,60		
	M	24,15	41,70	51,04	65,39	74,75	90,33	127,57	143,63
	SE	0,48	0,56	0,74	1,21	2,20	1,96		
Закарпаття	N	55	6	19	8	5			
	Min	14,4	49,33	56,05	66,41	81,38			
	Max	33,60	59,10	69,92	75,78	94,85			
	M	23,36	55,43	62,87	69,90	89,84			
	SE	0,65	1,40	0,86	1,10	2,35			
Р. Світенька	N	21	6	1	3				
	Min	26,13	37,8		76,8				
	Max	41,93	46,34		84,08				
	M	31,39	43,43	54,31	79,51				
	SE	0,97	1,34		2,30				
Канал Нетішин	N	12	8						
	Min	18,06	41,62						
	Max	42,09	57,89						
	M	33,30	49,34						
	SE	2,42	1,96						

M – середнє значення; SE – стандартна похибка.

Ротань-головешка досягає статевої зрілості у віці 2+ і 3+ у своєму нативному ареалі (Bogutskaya and Naseka, 2002), тоді як вік статевої зрілості у набутому популяціях варіюється. За даними Grabowska et al. (2011), самки досягали статевої зрілості у віці 1+, а самці – у віці 2+, але за даними Czerniejewski et al. (2020), обидві статі досягають статевої зрілості у віці 1+. Однак у басейні Ракамазі-Надь-Моротва, Карпатський басейн, Угорщина (Nyeste et al., 2017) зрілими були особини 0+. Усі особини обох статей у віці 2+ в наших пробах досягли статевої зрілості, а загалом в наших матеріалах ротань-головешка досягає статевої зрілості у віці 1+ при довжині приблизно 40 мм.

Інтенсивному поширенню ротаня-головешки сприяють швидше дозрівання, невеликі розміри, багаторазовий нерест, подовжений сезон розмноження та догляд за потомством (Grabowska and Przybylski, 2015). Існують дані про відмінності у рості між самцями та самками протягом перших двох років життя. У каналі Габдзінський, Польща (Czerniejewski et al., 2020), водосховищі Влоцлавек, Польща (Grabowska et al., 2011) та річці Дунай (Nyeste et al., 2017) самці ростуть швидше і є більшими за самок. Це може бути пов'язано з розвитком статевих залоз протягом перших двох років життя, оскільки енергія, що направляється в статеві залози, відволікає від соматичного росту (Kozłowski, 1996). У нашому дослідженні було невелика кількість самок для аналізу, але тільки в одній вибірці (оз. Каплино) були значні відмінності між довжиною самців і самок, де самки були більшими.

Віковоспецифічний лінійний ріст моделювали за допомогою функції росту фон Берталанфі на основі спостережуваного зв'язку між віком і довжиною. Оцінки параметрів для кожної з досліджених популяцій наведено в таблиці 3.22. Для усіх досліджених популяцій розрахункове значення L_{∞} є вищим за максимальну стандартну довжину, відмічену у кожній з популяцій. При цьому результати моделювання з рівнянням фон Берталанфі показують, що у досліджених популяцій наявний потенціал для росту та збільшення максимальних розмірів.

У трьох досліджених водоймах не вдалося отримати достовірні результати моделювання, а саме у річці Перевод та озерах Безтравне за Ржищів. Проба з р.

Перевод була недостатньо великого обсягу для проведення успішного моделювання через значне домінування у ній молоді та невелику кількість дорослих особин. У заплавному озері у місті Ржищів склалась подібна ситуація з незначною кількістю особин старших вікових груп. Проба з озера Безтравного, незважаючи на достатній обсяг та представленість усіх вікових груп, також показала недостовірну модель.

Для інших водойм є характерним широкий довірчий інтервал значень L_{∞} . Лише у штучних водоймах Закарпаття інтервал є відносно невеликим. При цьому різниця присутня лише між ротанем-головешкою з оз. Каплино та штучних водойм Закарпаття, що може бути пов'язане з тим, що серед шести водойм, для яких проводили моделювання, ротань-головешка у оз. Каплиному досягає найбільших розмірів, а у штучних водоймах Закарпаття – найменших. Так само для цих двох проб відрізняються коефіцієнти росту K .

Таблиця 3.22

Параметри функції фон Берталанфі для ротаня-головешки

Водойма	L_{∞}			K			t_0		
	М	CI	p	М	CI	p	М	CI	p
Оз. Верхнє Велике	73,74	54,42-226,64	0,005*	0,33	0,06-0,85	0,17	-1,36	-2,17 — -0,79	0,007*
Рибальська затока	188,75	58,86-321,36	0,007*	0,12	0,002-0,24	0,03*	-0,34	-0,72 — -0,03	0,08
Оз. Каплино	246,17	191,25-386,75	0,001*	0,11	0,06-0,16	0,001*	-0,96	-1,13 — -0,82	0,001*
Кар'єр на р. Сухий Жихор	119,33	78,86-341,2	0,005*	0,14	0,03-0,33	0,04*	-1,87	-2,63 — -1,25	0,005*
Оз. Берізка	178,96	60,18-297,84	0,004*	0,13	0,002-0,26	0,04*	-0,32	-0,70 — -0,06	0,1
Закарпаття	101,28	88,76-123,26	0,001*	0,37	0,24-0,50	0,001*	-0,73	-0,89 — -0,60	0,001*
Оз. Безтравне	276,21	—	—	0,05	0,04-1,18	0,49	-0,84	-1,24 — -0,43	0,003*

Р. Перевод	111,34	58,66- 561,8	0,29	0,24	0,03- 1,06	0,52	- 0,89	-1,47 — -0,34	0,09*
Оз. Ржищів	179,11	—	—	0,12	-0,39- 0,64	0,64	- 0,55	-2,38 — -1,28	0,56

* $p < 0,05$; L_{∞} — теоретична максимальна довжина; K — коефіцієнт швидкості росту; t_0 — умовний вік, у якому довжина організму дорівнює нулю; M — середнє значення; CI — довірчий інтервал.

Подібне моделювання для ротаня-головешки у його нативному ареалі не проводилось, проте наші дані можна порівняти з даними з інших частин набутого ареалу. У таблиці 3.23 наведені показники рівняння фон Берталанффі за літературними джерелами.

Таблиця 3.23

Параметри рівняння фон Берталанффі для ротаня-головешки з різних водойм набутого ареалу за літературними даними

Локація	L_{∞}	SE	K	SE	t_0	SE	Джерело
Влоцлавське водосховище, Польща	181,5	12,8	0,13	0,014	-0,72	0,06	Grabowska et al., 2011
Канал у басейні Вісли, Польща	119,37	19,98	0,24	0,07	-0,48	0,06	Czerniejewski et al., 2020
Стариця біля р. Тиса, Угорщина	154,01	24,54	0,90	0,01	-0,45	0,04	Nyeste et al., 2017

L_{∞} — теоретична максимальна довжина; K — коефіцієнт швидкості росту; t_0 — умовний вік, у якому довжина організму дорівнює нулю; SE — стандартна похибка.

Порівняння параметрів рівняння фон Берталанффі для ротаня-головешки у водоймах України та інших регіонах Європи свідчить про суттєву варіабельність ростових характеристик виду в межах набутого ареалу. Зокрема, значення асимптотичної довжини (L_{∞}) в українських водоймах коливаються у широких межах — від близько 73,74 мм (оз. Верхнє Велике) до 246,17 мм (оз. Каплино). У

європейських водоймах ці показники також демонструють значну мінливість. Розміри ротаня-головешки у набутому ареалі є більшими за нативний ареал (Liu et al., 2012, Huang et al., 2013), тож показники рівняння фон Берталанфі демонструють можливості для потенційного збільшення розмірів.

Коефіцієнт росту (K) в українських популяціях загалом варіює від 0,11 до 0,37, причому найвищі значення характерні для Закарпаття (0,37) та озера Верхнє Велике (0,33), що свідчить про інтенсивніший ріст особин у цих водоймах. Для європейських популяцій цей показник змінюється в межах 0,13–0,90, причому особливо високе значення (0,90) зафіксоване у стариці р. Тиса (Угорщина), що може вказувати на сприятливі умови середовища або специфічні екологічні фактори. Водночас у більшості випадків значення k в Європі є або співставними, або дещо нижчими, ніж у частині українських водойм.

Загалом отримані результати вказують на високу пластичність росту ротаня-головешки в набутому ареалі. Відмінності між українськими та європейськими популяціями можуть бути зумовлені як екологічними чинниками (температура, трофічний стан водойм, щільність популяцій), так і особливостями вибірки та методиками розрахунків. Це підтверджує здатність виду адаптуватися до різних умов існування, що є однією з причин його успішного поширення в Європі.

При дослідженнях на половині локалітетів виявлено більше 10 видів (Перевод, Берізка, Верхнє Велике, Рибальська затока) (табл. 3.24). Ми спостерігали, що карась сріблястий *Carassius gibelio* (Bloch, 1782) був присутній у семи з восьми стацій (відсутній тільки в оз. Каплино). *C. carassius* був зареєстрований в одній пробі (оз. Верхнє Велике). Повний список видів наведено в таблиці 7. Rechulicz et al. (2015) виявили кореляцію між поширенням ротаня-головешки, карася сріблястого та щипавки звичайної *Cobitis taenia* Linnaeus, 1758. Можна припустити, що наші дані підтверджують кореляцію між присутністю карася сріблястого і ротаня-головешки у водоймах. Також є деякі дані про вплив ротаня-головешки на видове багатство (Rechulicz et al., 2015; Reshetnikov, 2003). У деяких старицях долини Віпш (Rechulicz

<i>Alburnus alburnus</i>	+	+	+					
<i>Blicca bjoerkna</i>	+						+	
<i>Leucaspis delineatus</i>	+		+				+	
<i>Leuciscus idus</i>	+							
<i>Leuciscus leuciscus</i>	+							
<i>Petroleuciscus borysthenticus</i>	+							
<i>Rutilus rutilus</i>	+	+	+					
<i>Scardinius erythrophthalmus</i>	+	+	+			+	+	
Родина Nemacheilidae								
<i>Barbatula barbatula</i>	+							
Родина Tincidae								
<i>Tinca tinca</i>			+					
Order Perciformes								
Родина Gasterosteidae								
<i>Pungitius platygaster</i>	+							
Родина Percidae								
<i>Perca fluviatilis</i>	+	+			+	+	+	
Ряд Centrarchiformes родина Centrarchidae								
<i>Lepomis gibbosus</i>		+						
Ряд Esociformes родина Esocidae								
<i>Esox lucius</i>	+		+			+	+	
Ряд Syngnathiformes Родина Syngnathidae								
<i>Syngnathus abaster</i>		+						

РЕ – р. Перевод; БЕ – оз. Берізка; RZ – заплавне озеро у м. Ржищів; RY – Рибальська затока; КА – оз. Каплино; SZ – штучний кар'єр на р. Сухий Жихор; ZV – оз. Верхнє Велике; ZB – оз. Безтравне; NE – канал у м. Нетішин; SV – р. Світенька; ZA – штучні водойми Закарпаття.

На двох локалітетах були представлені тільки ці два види: Безтравне та Ржищів. Обидва є невеликими озерами площею менше 1 га. Озеро у місті Ржищів є заплавним, під час весняних паводків води з Дніпра можуть його затоплювати, але

Безтравне є озером посеред лісу без поєднання з іншими водоймами. У цьому місці відбору проб було зафіксовано низьку чисельність *C. gibelio*, тому можна припустити, що одного дня там буде монопопуляція ротаня-головешки.

Рибоїдні види, такі як щука звичайна *Esox lucius* Linnaeus, 1758 та окунь звичайний *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758, були зафіксовані лише в половині проб. Ці види здатні впливати на чисельність ротаня-головешки у водоймах. Наприклад, ротань-головешка був виявлений у раціоні окуня звичайного у Канівському водосховищі (Didenko and Gurbyk, 2016). Також існує дослідження про потенційну здатність щуки звичайної та окуня звичайного виїдати ротаня-головешку завдяки тому, що вони харчуються здобиччю різного розміру (Rakauskas et al., 2019).

Окрім того, були зафіксовані поодинокі знахідки ротаня-головешки у різних водоймах. Оскільки кількість є недостатньою, повноцінний аналіз цих знахідок не проводився. Розмірно-масова характеристика досліджених особин ротаня-головешки наведена у таблиці 3.25.

Таблиця 3.25

Параметри поодиноких знахідок ротаня-головешки у різних водоймах

Локація	К-ть ос.	Стандартна довжина, мм		Загальна маса, г		Вікові групи
		min	max	min	max	
Новосілки	1	78,57		11,22		4+
Р. Єзуч	1	91,96		27,64		5+
оз. Алмазне	1	88,19		21,15		5+
Балико-Щучинка	2	75,98	109,65	11,44	42,48	3+, 7+
Росава, Гамарня	2	64,76	102,32	7,67	23,59	3+, 5+
Галерна затока	2	48,43	60,95	3,45	5,66	4+, 5+
Деснянсько-Старогутський НПП, оз. Красне	2	41,27	75,25	2,04	11,66	2+, 4+

Бортничі, канал	3	40,65	58,65	1,15	4,23	2+, 3+
Деснянсько-Старогутський НПП, Очкине	4	46,49	56,02	2,56	5,04	2+, 3+
Львів, ставок на Стрийській	4	46,85	60,39	0,76	4,55	3+, 4+
Ірпінь, Перевіз	5	23,46	49,08	0,25	2,57	0+, 1+, 2+, 3+
Р. Уж, Коростень	6	34,41	87,23	1,43	15,93	0+, 1+, 3+
Здвиж	10	34,42	61,2	1,26	7,5	1+, 2+, 3+

Значення коефіцієнтів вгодованості за Фультоном та Кларком наведено у таблиці 3.26. Найбільше значення коефіцієнту вгодованості за Фультоном спостерігаються у озері Верхнє Велике, найменше – у штучному кар'єрі на річці Сухий Жихор. Найбільше значення коефіцієнту вгодованості за Кларком спостерігаються у озері Верхнє Велике, найменше – у річці Перевод.

На відміну від проб чебачка амурського, для якого показники вгодованості зменшувались зі збільшенням кількості нестатевозрілих особин у пробі, для ротаня-головешки подібна тенденція не спостерігається. У більшості досліджених водойм переважає молодь, окрім Рибальської затоки, де вона складає меншу частину проби, проте показники вгодованості ротаня-головешки є вищими за чебачка амурського.

Таблиця 3.26

Коефіцієнти вгодованості ротаня-головешки у досліджених водоймах України

Проба	Коефіцієнт вгодованості за Фультоном		Коефіцієнт вгодованості за Кларком	
	М	SE	М	SE
Р. Перевод	2,26	0,16	1,66	0,07
Оз. Берізка	2,47	0,07	2,04	0,04
Оз. Ржиців	2,28	0,04	1,88	0,03
Рибальська затока	2,58	0,06	2,19	0,06

Оз. Каплино	2,43	0,06	2,03	0,05
Кар'єр на р. Сухий Жихор	2,83	0,07	2,26	0,07
Оз. Верхнє Велике	2,90	0,06	2,40	0,04
Канал Нетішин	2,70	0,07	2,20	0,07
Р. Світенька	2,59	0,04	2,19	0,04
Оз. Безтравне	2,36	0,06	2,08	0,07
Закарпаття	2,66	0,04	2,19	0,03

М – середнє значення; SE – стандартна похибка.

Серед досліджених водойм найнижчі значення обох показників плодючості були відмічені у річці Перевод та у заплавному озері у місті Ржищів. У річці Перевод ротань-головешка зустрічається зрідка, досягає невеликих розмірів (менше 70 мм стандартної довжини), тому такі низькі значення коефіцієнтів вгодованості можуть свідчити про недостатню кількість харчової бази у даній водоймі. Проба з озера була відібрана у середині травня, до початку нерестового сезону, тож низькі значення можуть бути пов'язані з тим, що ротань-головешка нещодавно вийшов з анабіозу. Крім того, у цьому озері зустрічаються всього два види риб, включно з ротанем-головешкою, тож міжвидова конкуренція є високою. Іншим малим озером, у якому потенційно може утворитись монопопуляція ротаня-головешки, є озеро Безтравне. Серед усіх досліджених водойм ротань-головешка виростає тут до найбільших розмірів, проте середній розмір особин у пробі є невеликих за рахунок переважання молоді. Показники вгодованості і цьому невеликому лісовому озері є середніми і не відрізняються від озер більшої площі.

Результати порівняння показників вгодованості між водоймами за допомогою ANOVA ($F=7,39$ $df=10$ $p<<0,05$ для коефіцієнту вгодованості за Фультоном, $F=7,06$ $df=10$ $p<<0,05$ для коефіцієнта вгодованості за Кларком) наведено в таблиці 3.27. Найбільше від інших водойм відрізняється ротань-головешка у р. Перевод, що є ще одним свідченням про те, що у даній водоймі цей вид є малопоширеним і відносно новим. Крім того, відмінності наявні для штучного кар'єру на р. Сухий Жихор. Це

перша знахідка ротаня-головешки у басейні Сіверського Донця, тож, ймовірно, низькі показники вгодованості та невеликі розміри виловлених особин пов'язані з тим, що цей вид є новим у даній водоймі.

Таблиця 3.27

Результати порівняння показників вгодованості ротаня-головешки між водоймами за допомогою ANOVA

	PE	BE	RZ	RY	KA	SZ	ZV	NE	SV	ZB	ZA
PE		0,82	1,00	0,56	0,94	0,01*	0,01*	0,12	0,38	1,00	0,04*
BE	0,01*		0,73	1,00	1,00	0,01*	0,01*	0,70	0,99	0,95	0,33
RZ	0,63	0,73		0,49	0,91	0,01*	0,01*	0,07	0,27	1,00	0,01*
RY	0,01*	0,89	0,16		0,97	0,68	0,55	1,00	1,00	0,76	1,00
KA	0,02*	1,00	0,87	0,87		0,01*	0,01*	0,45	0,90	1,00	0,08*
SZ	0,01*	0,04*	0,01*	1,00	0,06		1,00	1,00	0,45	0,01*	0,58
ZV	0,01*	0,01*	0,01*	0,78	0,01*	0,92		0,96	0,40	0,01*	0,56
NE	0,01*	0,82	0,12	1,00	0,80	1,00	0,85		1,00	0,14	1,00
SV	0,01*	0,75	0,06	1,00	0,74	1,00	0,62	1,00		0,48	1,00
ZB	0,01*	1,00	0,38	0,99	1,00	0,23	0,03*	0,97	0,96		0,01*
ZA	0,01*	0,39	0,01*	1,00	0,43	0,99	0,42	1,00	1,00	0,84	

* $p < 0,05$; нижче діагоналі наведені значення p для коефіцієнту вгодованості за Кларком, вище – для коефіцієнту вгодованості за Фультоном. PE – р. Перевод; BE – оз. Берізка; RZ – заплавне озеро у м. Ржищів; RY – Рибальська затока; KA – оз. Каплино; Сухий Жихор – штучний кар'єр на р. Сухий Жихор; ZV – оз. Верхнє Велике; ZB – оз. Безтравне; NE – канал у м. Нетішин; SV – р. Світенька; ZA – штучні водойми Закарпаття.

Серед досліджених водойм було три штучних водойми (кар'єр на річці Сухий Жихор, канали у місті Нетішин та на Закарпатті). У всіх цих водоймах ротань-головешка досягає невеликих розмірів (менше 100 мм стандартної довжини). Проте незважаючи на це, показники вгодованості для проб Нетішин та Закарпаття майже не відрізняються від природних водойм. Проба Сухий Жихор має відмінності від усіх проб, крім Закарпаття.

Проби ротаня-головешки були відібрані у період з травня по вересень. У травневій пробі (заплавне озеро у місті Ржищів) показники вгодованості є невисокими. У вересневих пробах помітне незначне зростання цих показників. Найвище значення у пробі зі штучного кар'єру на річці Сухий Жихор, оскільки вона відібрана у середині вересня. При цьому ротань-головешка у даній водоймі є одним з найменших серед усіх досліджених водойм.

Отже, ротань-головешка у досліджених водоймах України досягає максимальних розмірів 144 мм та 79 г. Для ротаня-головешки характерною є ізометрія, крім штучних водойм Закарпаття (рис. 3.8). Різниця у куті нахилу між кривими була виявлена лише між малими озерами та штучними водоймами, що пов'язане з різним доступом до кормової бази у цих водоймах. При цьому у нативному ареалі у р. Амур в Китаї (Huang et al., 2013) та у басейні Тиси в Угорщині (Nyeste et al., 2017) для ротаня головешки є характерною негативна алометрія. За нашими даними у штучних водоймах Закарпаття ротань-головешка також тяжіє до негативної алометрії.

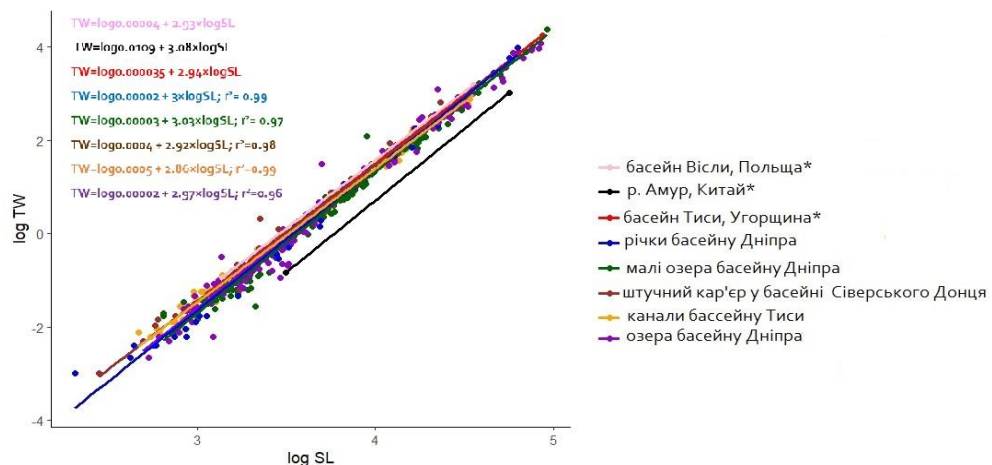


Рис. 3.8. Співвідношення довжини та маси ротаня-головешки в залежності від типу водойм та басейнів у порівнянні з іншими частинами набутого ареалу (Nyeste et al., 2017; Czerniejewski et al., 2020) та нативним ареалом (Huang et al., 2013)

Тривалість життя становить до семи років. Статева зрілість настає на другому році життя за стандартної довжини більше 40 мм, що співпадає з даними для цього

виду у інших водоймах набутого ареалу. Темп росту ротаня-головешки в усіх досліджених водоймах не відрізняється, крім каналів басейну Тиси, де він є трохи вищим. У той час як за даними Nyeste et al. (2017) в угорському басейні Тиси темп росту ротаня-головешки є значно вищим, ніж в усіх досліджених нами українських водоймах (рис. 3.9). У Віслі (Czerniejewski et al., 2020) при цьому темп росту ротаня-головешки подібний до розрахованого нами.

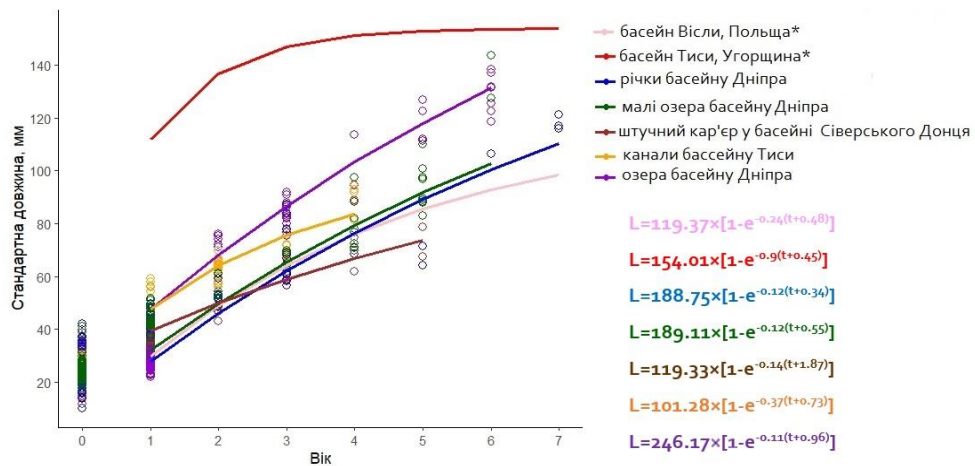


Рис. 3.9. Функція фон Берталанфі для ротаня-головешки в залежності від типу водойм та басейнів у порівнянні з іншими частинами набутого ареалу (Nyeste et al., 2017; Czerniejewski et al., 2020)

Серед досліджених нами водойм вирізняються канали басейну Тиси, де швидкість росту ротаня-головешки сповільнюється раніше, ніж у інших водоймах, що пов'язане з високою міжводовою конкуренцією у даних водоймах. На противагу їм у малих озерах басейну Дніпра, де ротань-головешка формує монопопуляцію, він доживає до старшого віку та досягає значно більших розмірів за рахунок більш повільного росту.

Наші дані підтверджують кореляцію між присутністю карася сріблястого та ротаня-головешки у водоймах. Ротань-головешка може впливати на видове багатство: у двох досліджених озерах спостерігалася тенденція до монопопуляції

ротаня-головешки. У всіх досліджених місцях ротань-головешка швидко росте і досягає статевої зрілості зі стандартною довжиною близько 40 мм на другий рік життя. Для ротаня-головешки характерним є переважання самців у популяціях, проте статевий диморфізм у розмірах не був виявлений. Також було встановлено, що у невеликих водоймах ротань-головешка тяжіє до утворення монопопуляцій шляхом виїдання молоді та ікри інших видів риб. Показники вгодованості ротаня-головешки збільшуються впродовж літнього сезону, але лише за наявності достатньої харчової бази. При цьому не виявлено кореляції між структурою популяції та вгодованістю.

3.2.2. Плодючість ротаня-головешки

Серед досліджених самиць показники абсолютної індивідуальної плодючості коливались в межах від 230 до 3749 ікринок, середнє значення склало $1301,38 \pm 277,67$. Значення відносної плодючості коливаються в межах від 17,78 до 202,92 ікринки з середнім значенням $94,65 \pm 14,41$.

Для ротаня-головешки характерним є порційний нерест. Крім того, усі досліджені самиці були відібрані у різні часові проміжки впродовж літа, тому розподіл ікри між порціями виглядає наступним чином (рис. 3.10).

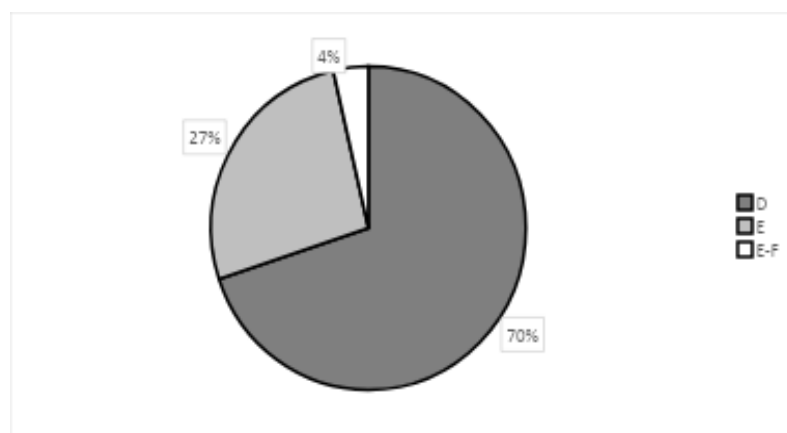


Рис. 3.10 Розподіл ікри ротаня-головешки за стадіями зрілості

Найбільш представленою є стадія ікри D, що складала більше двох третин від усієї ікри. Дозрілої ікри на стадії E було менше, а ікринок на стадії резорбції E-F виявилось найменше. Ікра на стадії C була представлена у вигляді аморфної маси і не підлягала підрахунку.

Значення гонадо-соматичного індексу коливаються в межах від 0,4% до 15,7%. Для порівняння гонадо-соматичного індексу між статями були використані найбільші з досліджених проб (табл. 3.28). За допомогою тесту Мана-Вітні не біло виявлено різниці між ГСІ самців та самиць, окрім проби зі штучних водойм Закарпаття, де цей показник у самиць є більшим.

Таблиця 3.28

Гонадо-соматичний індекс ротаня-головешки

Проба	Стать	min	max	M	SE	p
Закарпаття	самці	0,47	2,23	0,92	0,08	0,02*
	самиці	0,59	6,07	2,25	0,57	
Оз. Безтравне	самці	0,53	5,34	2,25	0,33	0,13
	самиці	0,85	4,01	2,71	0,25	
Кар'єр на р. Сухий Жихор	самці	0,62	5,08	2,19	0,38	0,17
	самиці	1,27	15,7	4,92	1,95	
Оз. Каплино	самці	0,4	3,7	1,47	0,22	0,52
	самиці	0,41	5,7	1,49	0,55	

* $p < 0,05$; M – середнє значення; SE – стандартна похибка.

У таблиці 3.29 наведено результати ANOVA ($F=5,94$ $df=3$ $p=0,001$) для порівняння гонадо-соматичного індексу між водоймами без розподілу за статтю.

Незважаючи на те, що проба зі штучного кар'єру на р. Сухий Жихор була відібрана у вересні, значення гонадо-соматичного індексу ротаня-головешки з цієї водойми є найвищим. У ротаня-головешки з озера Берізка значення гонадо-соматичного індексу теж є вищим. У пробі з озера Берізка, що була відібрана у кінці вересня, була відмічена велика кількість молоді дрібного розміру. Це може свідчити про здатність ротаня-головешки до пролонгованого нересту, що дає йому перевагу перед аборигенними видами, у яких нерестовий період завершується значно раніше. У літніх пробах з озера Каплино та штучних водойм Закарпаття показники є найнижчими.

Таблиця 3.29

Результати ANOVA для порівняння гонадо-соматичного індексу між водоймами без розподілу за статтю

	Оз. Каплино	Кар'єр на р. Сухий Жихор	Оз. Берізка	Закарпаття
Оз. Каплино		0,01*	0,19	0,99
Кар'єр на р. Сухий Жихор	4,35		0,55	0,002*
Оз. Берізка	2,85	1,88		0,04*
Закарпаття	0,48	5,24	3,72	

* $p < 0,05$; нижче діагоналі наведено значення критерію Тьюкі Q, вище – p.

За даними Kirczuk et al. (2024) гонадо-соматичний індекс самців ротаня-головешки впродовж року майже не змінюється, тоді як для самиць пікові значення спостерігають у травні, а найменші – у серпні. За нашими даними не було виявлено значних коливань гонадо-соматичного індексу в залежності від сезону вилову.

На діаграмах (рис. 3.11) зображено стадіях зрілості гонад ротаня-головешки у різних водоймах. У кінці вересня (Безтравне) нерестовий період завершується, на зимівлю ротань-головешка йде з гонадами на третій стадії зрілості, що сприяє більш

ранньому початку нересту. У середині травня (Ржищів) ротань готується до початку нерестового сезону, починається поступове дозрівання гонад для порційного нересту. У червні (Рибальська затока) частка особин з гонадами на стадії після нересту є значною, проте у червні та серпні, під час найбільш активної фази нересту, вони відсутні. Для ротаня-головешки характерним є пролонгований нерест. У нативному ареалі нерест триває з травня по червень (Никольский, 1956), у набутому ареалі спостерігається нерест з квітня по вересень (Nyeste et al., 2017; Grabowska et al., 2011).

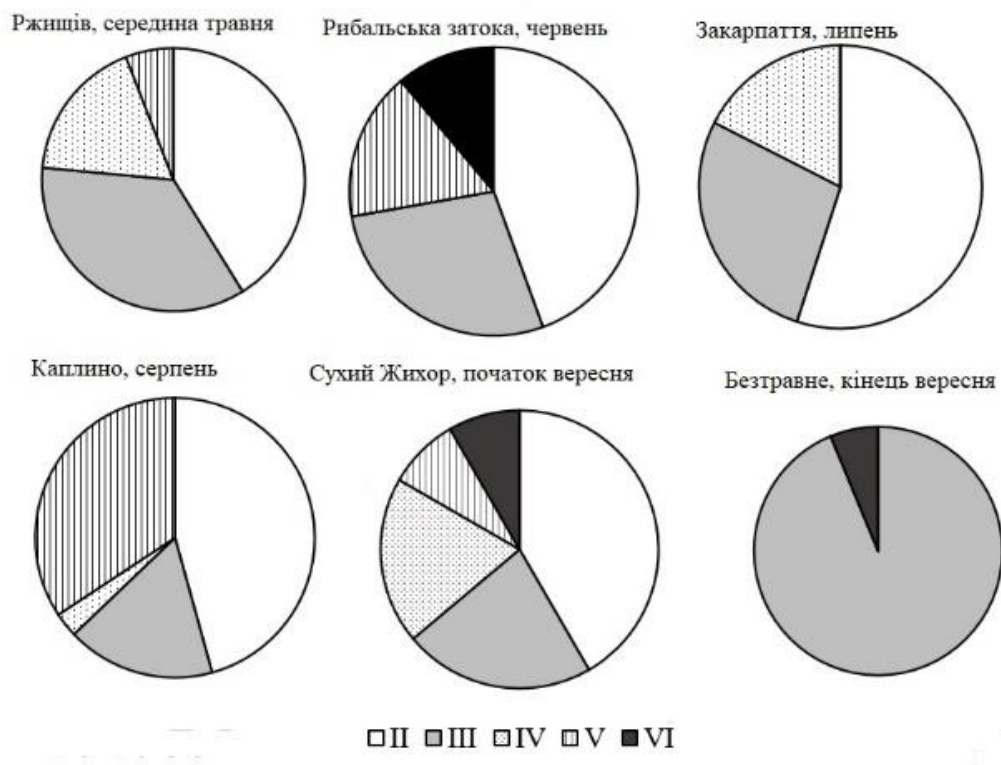


Рис. 3.11. Стадії зрілості гонад ротаня-головешки

Отже, нерест ротаня-головешки може тривати з травня по вересень, що є довшим, ніж у аборигенних видів риб. Висока плодючість та пролонгований порційний нерест, що триває довше, ніж у нативному ареалі, турбота про потомство, дозволяють ротаню-головешці успішно розмножуватись у водоймах різних типів.

3.3. Сонячний окунь звичайний

3.3.1. Ріст сонячного окуня звичайного

Для дослідження віку сонячного окуня звичайного зазвичай використовують луску та/або отоліти. Луска є більш доступною для дослідження, і у даній роботі вік визначали підраховуючи річні кільця на лусці та звіряли результати за допомогою отолітів там, де це було можливо. Через те, що отоліти не зберігаються тривалий час у зафіксованих у формаліні риб, у частини особин вони були зруйнованими і недоступними для дослідження.

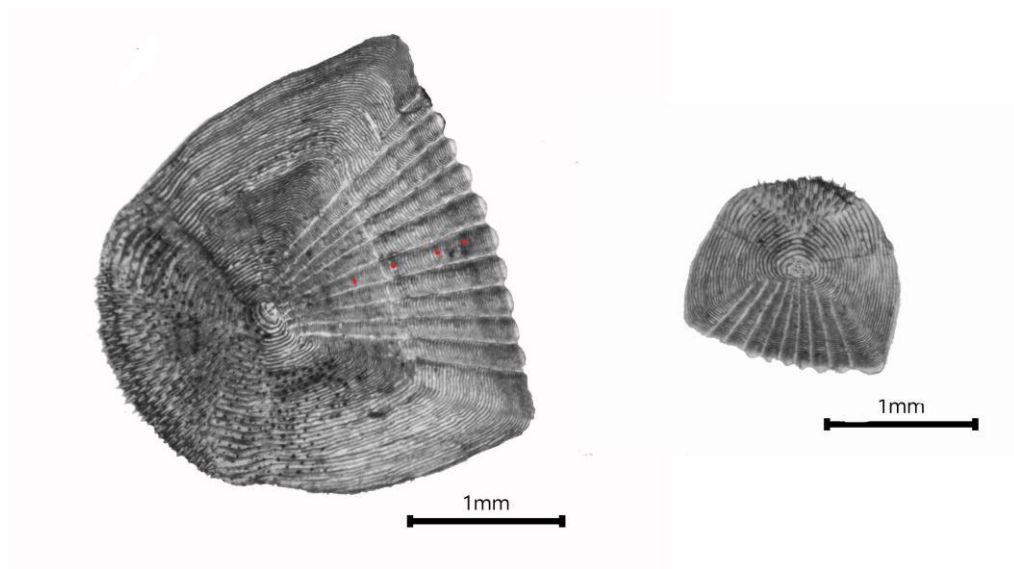


Рис. 3.12. Луска сонячного окуня звичайного (ліворуч - 4+, праворуч - 0+)

Луска сонячного окуня ктеноїдного типу з добре вираженими річними кільцями (рис. 3.12). Серед трьох досліджених видів сонячний окунь звичайний є найбільш теплолюбним, тому навіть впродовж теплих зим, коли ротань-головешка та чебачок амурський не впадають в анабіоз, для нього температура є достатньо низькою. Завдяки цьому на лусці сонячного окуня річні кільця виражені чітко, що сприяє більш успішному визначенню віку за допомогою луски. У крупних особин сонячного окуня центр луски буває резорбованим, проте це не дуже поширене явище. Крім того, на відміну від великих особин ротаня-головешки, у яких з віком частіше

зустрічаються пошкодження зовнішнього краю луски, для сонячного окуня звичайного тріщини та пошкодження лусок у дорослих особин виявились рідкісними. Крім того, у сонячного окуня луска прилягає до тіла дещо щільніше, ніж у ротаня-головешки та чебачка амурського, тож, ймовірно, це також сприяє збереженню її цілісності. Стандартна довжина сонячного окуня звичайного у досліджених водоймах коливається від 12 мм до 128 мм, загальна маса коливається в межах від 0,04 г до 85 г (табл. 3.30). Середні значення стандартної довжини різняться в залежності від водойми. У деяких пробах цілеспрямовано, для дослідження плодючості, були відібрані лише крупні особини, через що молодь у них відсутня (Одниківка, Новоселівка, Алмазне). У п'яти з десяти досліджених водойм сонячний окунь не досягає стандартної довжини 100 мм.

Таблиця 3.30

Розмірно-масова характеристика сонячного окуня звичайного

Водойма	N	Стандартна довжина, мм				Загальна маса, г			
		Min	Max	M	SE	Min	Max	M	SE
Рибальська зат.	4	40,19	60,00	50,96	4,84	2,20	7,87	5,25	1,48
Оз. Ялпуг	7	49,40	127,91	105,65	9,76	3,89	83,84	57,25	10,49
Галерна затока	10	64,47	118,10	92,18	4,12	11,12	67,22	37,22	4,41
Р. Княжиха	12	42,57	83,66	59,63	4,31	2,49	27,14	10,63	2,79
О. Козин	18	18,63	107,84	67,74	7,3	0,14	47,89	17,75	3,59
Оз. Алмазне	26	45,64	78,85	65,27	1,79	2,83	18,48	10,21	0,74
Вдсх Кам'янське	27	15,26	39,42	26,88	1,36	0,08	1,88	0,76	0,11
Новоселівка	32	89,86	119,89	105,78	1,23	34,05	75,68	50,60	1,66
Закарпаття	100	12,31	75,81	32,34	1,94	0,04	17,26	2,69	0,42
Одниківка	115	77,99	119,14	103,37	0,6	18,74	65,31	44,21	0,72

M – середнє значення; SE – стандартна похибка.

Середні розміри сонячного окуня відрізняються між пробами. Результати ANOVA ($F=361,1$, $df=5$, $p<<0,05$) для середньої стандартної довжини (табл. 3.31) показали відсутність статистично достовірної різниці для проб з Новоселівки та Одниківки, Закарпаття і вдсх Кам'янського та о. Козин і оз. Алмазного, для усіх інших пар $p<<0,05$. Це пов'язане з особливостями проб: у вдсх Кам'янському була виловлена лише молодь сонячного окуня, на о. Козин також були виловлені переважно дрібні молоді особини, у той час як у Самарській затоці (Одниківка та Новоселівка) та оз. Алмазному були відібрані лише крупні дорослі особини.

Таблиця 3.31

Результати ANOVA для середньої стандартної довжини сонячного окуня звичайного

	Оз. Алмазне	О. Козин	Вдсх Кам'янське	Новоселівка	Одниківка	Закарпаття
Оз. Алмазне		0,99	0,01*	0,01*	0,01*	0,01*
О. Козин	0,81		0,01*	0,01*	0,01*	0,01*
Вдсх Кам'янське	13,96	13,42		0,01*	0,01*	0,48
Новоселівка	15,33	12,9	30,17		0,96	0,01*
Одниківка	17,53	14,04	35,74	1,202		0,01*
Закарпаття	14,95	13,82	2,514	36,13	51,91	

* $p<0,05$; нижче діагоналі наведено значення критерію Тьюкі Q, вище – p.

Середня довжина сонячного окуня становить від 10 до 15 см, але в нативному ареалі він може досягати максимальної довжини 40 см (Scott and Crossman, 1973). У європейських водах він менший за розміром (Copp et al., 2002, 2004). Якість води, температура, щільність популяції та наявність інших видів риб можуть впливати на темпи росту сонячного окуня (Holtan, 1998). Klaar et al. (2004) пояснювали різницю в розмірах між популяціями сонячного окуня вищою у нативному та набутому ареалах щільністю популяції та конкуренцією у захопленні нових екологічних ніш, а також трофічною конкуренцією (територіальністю). Сонячні окуні з водосховища Ябланица мають довжину від 8 до 15 см, рідко 30 см (Trožić-Borovac et al. 2003). Їхня вага

становить від 200 до 400 г, а найбільша зареєстрована маса тіла — 630 г (Halilović et al. 2021). У Північній Ірландії сонячний окунь виростає до середньої довжини 10–15 см і досягає максимальної ваги 300 г (Halilović et al. 2021). У Болгарії розміри сонячного окуня не перевищують 10 см (Uzunova et al., 2008).

Значення коефіцієнта a коливаються в межах від 0,000007 до 0,002. Коефіцієнт росту b коливається в межах від 2,51 до 3,29. У жодній з досліджених водойм для сонячного окуня звичайного не є характерною ізометрія (табл. 3.32). У більшості випадків зміна пропорцій сонячного окуня характеризується швидшим приростом маси, ніж довжини ($b > 3$), що пов'язане з формою тіла. Сонячний окунь звичайний відчуває незначний прес від хижаків завдяки своїй високій формі тіла та колючим променям плавців. У Самарській затоці значення коефіцієнту росту b є найнижчим з низькими значеннями коефіцієнта детермінації r^2 . Це пов'язане з тим, що у пробі присутні виключно дорослі особини, тому співвідношення довжини та маси у цих випадках не є репрезентативним.

Таблиця 3.32

Співвідношення довжини та маси (LWR) сонячного окуня звичайного

Водойма	Стать	a			b			r^2	p
		M	SE	CI	M	SE	CI		
О. Козин	разом	0,00001	0,16	0,00001–0,00002	3,22	0,04	3,14–3,31	0,99	0,01*
Оз. Алмазне	разом	0,00001	0,61	0,000003–0,00004	3,29	0,15	2,99–3,59	0,95	0,01*
	самці	0,000007	0,81	0,000002–0,00004	3,41	0,19	2,98–3,84	0,96	0,01*
	самиці	0,00004	0,99	0,000004–0,0003	2,99	0,24	2,47–3,51	0,93	0,01*
Самарська затока	разом	0,0003	0,56	0,0001–0,0009	2,56	0,12	2,56–2,79	0,76	0,01*
	самці	0,0004	0,70	0,00009–0,0015	2,51	0,15	2,21–2,81	0,74	0,01*
	самиці	0,0007	0,23	0,00007–0,006	2,40	0,24	1,93–2,88	0,69	0,01*
Закарпаття	сазом	0,00002	0,1	0,0000–0,00003	3,09	0,03	3,03–3,15	0,99	0,01*
	самці	0,00001	0,5	0,000004–0,00003	3,30	0,12	3,06–3,54	0,98	0,01*
	самиці	0,000005	0,7	0,000001–0,00002	3,50	0,17	3,12–3,88	0,97	0,01*

M – середнє значення; SE – стандартна похибка; CI – довірчий інтервал.

Лише у одній дослідженій водоймі коефіцієнт регресії b вказує на ізометрію – у оз. Алмазному. Сонячний окунь з о. Козин та штучних водойм Закарпаття має тенденцію до позитивної алометрії.

ANOVA показала наявність статистично достовірної різниці між коефіцієнтами регресії (табл. 3.33).

Таблиця 3.33

Результати тесту ANOVA порівняння значень коефіцієнта регресії b між пробами сонячного окуня звичайного

	Sum Sq	df	F value	p
(Intercept)	2,78	135	8,20	0,01*
log(l)	3,98	151	2,96	0,01*
loc	0,24	3	10,41	0,01*
log(l):loc	0,21	3	9,22	0,01*

* $p < 0,05$.

Попарне порівняння коефіцієнту росту b наведено у таблиці 3.34.

Таблиця 3.34

Попарне порівняння коефіцієнта регресії b між популяціями сонячного окуня звичайного

Проби	estimate	SE	df	t.ratio	p.value
оз. Алмазне - о. Козин	0,0249	0,150	263	0,166	0,99
оз. Алмазне - Самарська затока	0,5197	0,188	263	2,770	0,03*
оз. Алмазне - Закарпаття	0,1967	0,146	263	1,345	0,54
о. Козин - Самарська затока	0,4948	0,124	263	3,977	0,0005*
о. Козин - Закарпаття	0,1718	0,041	263	4,188	0,0002*
Самарська затока - Закарпаття	-0,3230	0,120	263	-2,691	0,04*

* $p < 0,05$.

Кут нахилу кривої відрізняється у Самарської затоки, що пов'язане з вибірковістю відбору проб. Різниця між сонячним окунем з о. Козин та штучних

водойм Закарпаття напряду пов'язана з розмірами, адже сонячний окунь з о. Козин досягає значно більших розмірів, ніж у штучних водоймах Закарпаття. Це може бути пов'язане з доступністю кормових ресурсів та меншою конкуренцією.

Для сонячного окуня звичайного більш характерною є позитивна алометрія (Çiçek et al., 2022; Halilović et al., 2021). У більшості випадків для європейських водойм значення коефіцієнту росту b коливаються в межах 3,1-3,5 (Çiçek et al., 2022; Uzunova et al., 2008; Domalaga et al., 2016; Yıldırım and Çetinkaya, 2024; Douligeri et al., 2023). Лише у водосховищах Боснії та Герцоговини за даними Halilović et al. (2021) коефіцієнт росту b для сонячного окуня набуває значно вищих значень (Modrac $b = 5,19$, Vidara $b = 4,88$, Sniježnica $b = 6,95$). Наші дані співпадають з даними європейських популяцій.

Співвідношення статей у досліджених водоймах відрізняється. Результати біноміального тесту наведені в таблиці 3.35.

Таблиця 3.35

Співвідношення статей сонячного окуня звичайного

	Оз. Алмазне	Закарпаття	Одниківка	Новоселівка
Співвідношення статей	13/13	21/12	12/20	87/28
p	1	0,16	0,22	0,001*

* $p < 0,05$.

Для сонячного окуня у європейських водоймах є характерним переважання самців. У ставку на півночі Греції (Douligeri et al., 2023) було зафіксовано співвідношення 1:1,7, у той час як у водоймах Туреччини (Yıldırım and Çetinkaya, 2024) та Польщі (Domalaga et al., 2016) воно було наближене до 1:2, що співпадає з нашими даними.

Розміри самців і самиць порівнювали лише у більших за обсягом пробах (Алмазне, Одниківка, Новоселівка та Закарпаття) (табл. 3.36). У двох з них тест Мана-

Уїтні не виявив статистично достовірної різниці (оз. Алмазне, Новоселівка), а у Закарпатті та Одниківці самиці є крупнішими за самців.

Таблиця 3.36

Стандартна довжина сонячного окуня звичайного в залежності від статі

Проба	Стать	N	Min	Max	M	SE	p
Оз. Ялпуг	самці	5	49,40	127,91	104,60	14,11	—
	самиці	2	107,94	108,61	108,28	0,34	
Галерна затока	самці	10	79,80	118,10	96,35	3,51	—
	самиці	2	64,47	78,23	71,35	6,88	
Р. Княжиха	самці	11	42,57	83,66	57,74	4,24	—
	самиці	1			80,41		
О. Козин	самці	9	63,97	107,84	82,31	5,6	—
	самиці	4	87,16	93,96	90,58	1,39	
Оз. Алмазне	самці	13	45,64	77,52	65,17	2,5	0,84
	самиці	13	56,70	78,85	65,36	1,74	
Новоселівка	самці	12	89,86	119,89	104,30	2,32	0,6
	самиці	20	96,89	118,89	106,66	1,4	
Закарпаття	самці	21	42,97	74,66	56,57	1,86	0,03*
	самиці	12	54,02	75,81	62,45	2,25	
Одниківка	самці	87	77,99	117,35	102,05	0,63	0,001*
	самиці	28	95,35	119,14	107,49	1,19	

* $p < 0,05$; M – середнє значення; SE – стандартна похибка.

Нестатевозрілі особини були присутні лише у трьох досліджених пробах. У пробі з о. Козин нестатевозрілі особини складали 27,8%, тоді як у Закарпатті вони переважали (67%). Проба з Кам'янського водосховища повністю складалася з молоді.

Розподіл особин сонячного окуня за віковими групами зображено в таблиці 3.37. Найстаршою віковою групою у досліджених водоймах виявились восьмилітки 7+. Загалом максимальний вік коливається в залежності від водойми від 3 до 7 років.

Максимальний вік, зафіксований для європейських популяцій сонячного окуня, становить 8 років, а у водоймах, де цей вид зустрічається в природних умовах, — навіть 10 років (Copp et al. 2004). Невелика кількість вікових груп у досліджуваній популяції є типовою для популяцій сонячного окуня. Подібну вікову структуру було зафіксовано у кількох інших популяціях з різних типів водойм та географічних широт (Gutierrez-Estrada et al., 2000; Villeneuve, et al. 2005; Uzunova et al., 2008). У Болгарії більшість популяцій з невеликих ставків мають три або чотири вікові групи, тоді як у більших водосховищах їх на одну або дві більше (Uzunova et al., 2008). У нашому дослідженні структура деяких популяцій подібна. Деякі інші дослідження підтверджують подібні характеристики, але переважаючими віковими групами були 1+ та 2+ (Gutierrez-Estrada et al., 2000; Villeneuve et al., 2005; Uzunova et al., 2008; Konečná et al., 2015). В іншій досліджуваній популяції з України, а саме зі Запорізького водосховища (Marenkov, Nesterenko, 2018), було виявлено сім вікових груп (від 0+ до 7+), серед яких найбільшу частку становили однорічні особини, а репродуктивним ядром популяції сонячного окуня були самки віком 5 років.

Після досягнення статевої зрілості ріст тіла значно сповільнюється через значне спрямування енергії на розмноження та розвиток статевих залоз (Justus and Fox, 1994). Переважання дрібних особин у популяції також можна пояснити невеликою глибиною водойм, яка забезпечує сприятливі умови для нересту, густою рослинністю, що слугує укриттям для цьогорічних мальків, а також відсутністю хижаків. Ці особливості водойм зумовлюють низьку смертність серед молоді (Bertschy and Fox, 1999). Така рання статевая зрілість у поєднанні з переважанням молодих особин свідчить про високий приріст та швидку оновлюваність популяції, що є сприятливим для колонізації та збереження популяції сонячного окуня у штучних та невеликих природних водоймах.

Таблиця 3.37

Стандартна довжина сонячного окуня звичайного в залежності від віку

Проба		Вік							
		0+	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+
Рибальська затока	N		1	1	2				
	Min				58,22				
	Max				60,00				
	M		40,19	45,43	59,11				
	SE				0,89				
Оз. Ялпуг	N		1					5	1
	Min							107,94	
	Max							118,30	
	M		49,4					112,45	127,91
	SE							2,34	
Галерна затока	N		1	3		4			
	Min			78,23		92,10			
	Max			89,70		101,14			
	M		64,47	84,55		95,26			
	SE			3,36		2,04			
Р. Княжиха	N	2	5	2	3				
	Min	44,6	42,57	60,22	80,41				
	Max	48,34	57,86	62,26	83,66				
	M	46,47	50,61	61,24	82,38				
	SE	1,87	2,52	1,02	1,00				
О. Козин	N	5				6	5	1	1
	Min	18,63				63,97	75,25		
	Max	33,92				99,80	100,24		
	M	23,25				77,46	88,03	90,34	107,84
	SE	2,71				6,36	4,02		
Оз. Алмазне	N		14	9	2	1			
	Min		45,64	63,71	73,77				

	Max		68,03	78,85	73,86				
	M		60,09	70,06	73,82	77,52			
	SE		1,52	1,42	0,05				
Вдсх Кам'янське	N	23	4						
	Min	15,26	35,12						
	Max	35,55	39,42						
	M	25,06	37,36						
	SE	1,24	0,88						
Одниківка	N			9	25	49	26	6	
	Min			77,99	94,07	98,05	101,21	108,49	
	Max			97,52	102,34	110,7	117,35	119,14	
	M			91,59	98,46	103,99	108,59	113,87	
	SE			1,97	0,45	0,42	0,90	1,79	
Новоселівка	N			7	11	12	2		
	Min			89,86	101,06	106,50	110,01		
	Max			100,85	108,86	119,89	118,89		
	M			97,23	103,90	111,03	114,45		
	SE			1,59	0,76	1,38	4,44		
Закарпаття	N	67	8	14	8	3			
	Min	12,31	42,97	50,64	61,04	66,56			
	Max	28,77	55,28	59,17	74,66	75,81			
	M	19,35	49,42	56,05	67,41	72,66			
	SE	0,37	1,31	0,74	1,69	3,05			

M – середнє значення; SE – стандартна похибка.

Статева зрілість настає на другому році життя при стандартній довжині понад 40 мм, що раніше, ніж в інших європейських популяціях (Copp et al., 2002). Зазвичай сонячні окуні досягають статевої зрілості у дворічному віці при стандартній довжині 50–65 мм (Copp et al., 2002), і ця різниця може частково пов'язана з довголіттям цього виду в досліджуваних водосховищах, оскільки він може жити до восьми років у набутому ареалі та до десяти років у природному ареалі (Copp et al., 2002), хоча є

популяції з невеликою кількістю вікових груп (Uzunova et al., 2008) та невеликою кількістю старших груп (Douligeri et al., 2023).

Параметри рівняння фон Берталанфі були визначені лише для трьох проб (табл. 3.38), де була представлена достатня кількість особин та вікових груп.

Таблиця 3.38

Параметри рівняння фон Берталанфі для сонячного окуня звичайного

Водойма	L_{∞}			K			t_0		
	M	CI	p	M	CI	p	M	CI	p
оз. Алмазне	78,63	71,14-121,98	0,01*	0,76	0,13-2,43	0,02*	-0,90	-4,04 — -0,28	0,43
Закарпаття	74,16	69,54-80,45	0,01*	0,64	0,51-0,79	0,01*	-0,47	-0,55 — -0,44	0,01*
Самарська затока	143,32	118,32-189,11	0,01	0,13	0,06-0,35	0,02*	-5,63	-8,82 — -2,13	0,07

* $p < 0,05$; L_{∞} – теоретична максимальна довжина; K – коефіцієнт швидкості росту; t_0 – умовний вік, у якому довжина організму дорівнює нулю; M – середнє значення; CI – довірчий інтервал.

Сонячний окунь з оз. Алмазне та штучних водойм Закарпаття досягає невеликого розміру (стандартна довжина менше 80 мм), тому максимальні розраховані розміри є достовірно меншими, ніж у сонячного окуня з Самарської затоки. При цьому швидкість росту K також варіює. У Самарській затоці сонячний окунь росте повільніше, ніж у штучних водоймах Закарпаття та озері Алмазному. Коефіцієнт $K = 0,64$ свідчить про більш швидкі темпи росту.

У таблиці 3.39 наведені значення параметрів рівняння фон Берталанфі для кількох європейських та північноамериканських популяцій за Copp et al. (2004).

Більшість інтродукованих популяцій у північно-західній та центральній Європі демонструють різноманітні траєкторії росту, причому загальна довжина у віці 2 років часто становить 55–93 мм, а максимальний вік зазвичай досягає 3–4 років, що відображає реакцію на місцеві температурні режими та доступність ресурсів (Cucherousset et al., 2009). Раннє статеве дозрівання при відносно невеликих розмірах, яке спостерігалось в нашому дослідженні, відповідає закономірностям, описаним для інших немісцевих популяцій у Греції та Болгарії, де особини також дозрівали до другого року життя, а в умовах ставків або струмків у популяціях переважали молодші вікові групи (Uzunova et al., 2008; Douligeri et al., 2023). Ці порівняння свідчать про те, що стратегії життєвого циклу інвазивних риб у Європі часто сприяють швидкому росту молоді та ранньому розмноженню, що, ймовірно, сприяє заселенню та збереженню популяцій у нових середовищах існування.

Серед прісноводних риб часто спостерігається значна варіація траєкторій росту, що зазвичай пов'язують із впливом умов навколишнього середовища (Mann, 1991). Це явище помітне як у нативних американських, так і в інтродукованих європейських популяціях сонячного окуня звичайного (Copp et al., 2004). Середні траєкторії росту, змодельовані за допомогою рівняння фон Берталанффі, можуть відображати оптимізацію розподілу ресурсів між ростом та розмноженням (Kozłowski, 1996), хоча й не у всіх популяціях.

Нижчі темпи росту дорослих особин та менша кінцева довжина (L_{∞}) інтродукованих європейських популяцій порівняно з нативними північноамериканськими популяціями можуть бути результатом більших репродуктивних зусиль, пов'язаних з колонізацією нових екосистем. Очікується, що більші репродуктивні зусилля також пов'язані з виживанням у суворих умовах, де спостерігаються тривалі періоди підвищеної температури, нестача кисню та обмеженість кормових ресурсів (Copp et al., 2004).

Таблиця 3.39

Параметри рівняння фон Берталанфі для сонячного окуня звичайного у різних частинах набутого та нативного ареалів за Corp et al. (2004)

Водойма	L_{∞}	SE	K	SE	t_0	SE	r^2
Європа							
Водосховище Тапада-Пекена, Португалія	81,3	4,0	0,41	0,07	-0,151	0,195	0,995
Водосховище Керкині, Греція	163,5	7,1	0,13	0,01	-2,729	0,160	1,000
Ставок Дабас, Угорщина	94,9	7,1	0,38	0,08	-0,059	0,186	0,996
Дунай, Словаччина	168,3	5,3	0,23	0,02	-0,158	0,059	1,000
Ставок Коттесмор, Велика Британія	94,5	18,8	0,19	0,08	-0,721	0,343	0,996
річка Одра, Польща	162,7	7,2	0,31	0,05	-0,584	0,228	0,994
Середнє значення	110,5	9,3	0,40	0,02	-0,194	0,085	—
Північна Америка							
Глибоке озеро, Мічиган, США	190,7	27,2	0,17	0,05	0,048	0,257	0,990
Верхній ставок Пул, Онтаріо, Канада	145,5	28,5	0,21	0,08	-0,212	0,254	0,996
Неназване озеро, Північна Кароліна, США, D167	280,5	97,2	0,15	0,08	0,472	0,313	0,981
Озеро Пластик, Онтаріо, Канада	180,0	95,1	0,16	0,14	0,124	0,516	0,970
Лак-Вер, Квебек, Канада	153,0	60,5	0,16	0,11	-0,054	0,447	0,982
Неназвані водойми, Міннесота, США, S62	292,5	117,4	0,17	0,12	0,211	0,385	0,981
Середнє значення	147,1	9,8	0,39	0,09	0,269	0,118	—

L_{∞} – теоретична максимальна довжина; K – коефіцієнт швидкості росту; t_0 – умовний вік, у якому довжина організму дорівнює нулю; SE – стандартна похибка.

Результати у досліджених нами водоймах суттєво відрізняються між собою. Так, у Самарській затоці кінцева довжина є подібною до значень у європейських популяціях, що може свідчити про більш підходящі умови для розмноження і розвитку сонячного окуня у Дніпрі. У той час як у водоймах Закарпаття сонячний окунь є широко розповсюдженим видом, проте досягає невеликих розмірів. Ймовірно, це пов'язано з обмеженістю кормових ресурсів та більшою конкуренцією з іншими видами, оскільки усі досліджені нами водойми були невеликими та заселеними іншими видами, зокрема чужорідними інвазивними (табл. 3.40).

Таблиця 3.40

Видовий склад досліджених штучних водойм Закарпаття

	Канал у с. Баркасово	Канал у с. Драгиня	Ставок у с. Підгорб	Канал у с. Вилок (Перехрестя)	Канал у с. Есень (Тисауйфалу, Черна вода)
Ряд Centrarchiformes родина Centrarchidae					
<i>Lepomis gibbosus</i>	+	+	+	+	+
Ряд Gobiiformes Родина Odontobutidae					
<i>Perccotus glenii</i>	+	+	+	+	+
Ряд Esociformes родина Esocidae					
<i>Esox lucius</i>	+	+			
Ряд Cypriniformes					
Родина Acheilognathidae					
<i>Rhodeus amarus</i>	+	+	+	+	
Родина Cobitidae					
<i>Cobitis elongatoides</i>	+		+	+	
<i>Misgurnus fossilis</i>			+		
Родина Gobionidae					
<i>Pseudorasbora parva</i>	+	+	+	+	
Родина Leuciscidae					
<i>Alburnus alburnus</i>	+	+	+		
<i>Leucaspis delineates</i>	+	+		+	+
<i>Rutilus rutilus</i>	+	+			
<i>Scardinius erythrophthalmus</i>	+	+	+	+	+
Ряд Siluriformes Родина Ictaluridae					
<i>Ameiurus melas</i>	+		+	+	+
Ряд Perciformes Родина Percidae					
<i>Perca fluviatilis</i>	+				+

Значення коефіцієнтів вгодованості за Фультоном та Кларком наведено в таблиці 3.41. Для зручності проби з Одниківки та Новоселівки були об'єднані у спільну пробу Самарська затока, оскільки були відібрані у схожих умовах та у один часовий проміжок.

Таблиця 3.41

Коефіцієнти вгодваності для сонячного окуня звичайного

Проба	Коефіцієнт вгодваності за Фультоном		Коефіцієнт вгодваності за Кларком	
	М	SE	М	SE
Оз. Алмазне	3,50	0,06	3,12	0,06
О. Козин	3,40	0,12	2,98	0,11
Самарська затока	4,04	0,03	3,51	0,03
Закарпаття	3,30	0,05	2,86	0,05

М – середнє значення; SE – стандартна похибка.

Найбільші значення коефіцієнтів вгодваності сонячного окуня звичайного у Самарській затоці, найменші – у штучних водоймах Закарпаття. Результати аналізу ANOVA ($F=56,85$ $df=3$ $p<<0,05$ для коефіцієнту вгодваності за Фультоном, $F=46,85$ $df=3$ $p<<0,05$ для коефіцієнту вгодваності за Кларком) показують, що сонячний окунь з Самарській затоці є найбільш вгодваним серед досліджених водойм (табл. 3.42). Сонячний окунь з Самарської затоки серед досліджених водойм досягає найбільших розмірів.

Таблиця 3.42

Результати ANOVA для порівняння коефіцієнтів вгодваності сонячного окуня звичайного між водоймами

	оз. Алмазне	о. Козин	Самарська затока	Закарпаття
оз. Алмазне		0,88	0,01*	0,20*
о. Козин	0,68		0,01*	0,85
Самарська затока	0,01*	0,01*		0,01*
Закарпаття	0,02*	0,61	0,01*	

* $p<0,05$; нижче діагоналі наведено значення p для коефіцієнта вгодваності за Кларком, вище – для коефіцієнта вгодваності за Фультоном.

Крім того, серед чотирьох водойм лише у двох пробах була присутня молодь, а саме у штучних водоймах Закарпаття та з о. Козин. За максимальними розмірами сонячний окунь з Закарпаття та з озера Алмазного не відрізняється, проте переважання дуже дрібної молоді у пробі з Закарпаття впливає на значення коефіцієнтів вгодованості. Молодь також присутня у пробі з о. Козин, де значення коефіцієнтів вгодованості не відрізняються від проб з Закарпаття та озера Алмазне.

При порівнянні коефіцієнтів вгодованості тільки статевозрілих особин сонячного окуня зі штучних водойм Закарпаття з Самарською затокою і Алмазним за допомогою ANOVA ($F=44,02$ $df=2$ $p<0,05$) результат подібний. Показники вгодованості між озером Алмазним та штучними водоймами Закарпаття не відрізняються ($p=0,96$), у той час як у Самарській затоці показники вгодованості є вищими, ніж у двох інших водоймах.

Domalaga et al. (2016) наводять значення коефіцієнту вгодованості за Фультоном впродовж року для сонячного окуня з каналу біля електростанції на р. Одер, значення знаходяться в межах від 1,89 у січні до 2,06 у липні. Найвищі значення спостерігаються влітку під час нерестового сезону та на початку зими. Для р. Віт (Болгарія) за даними Uzunova et al. (2008) значення коефіцієнта вгодованості за Фультоном є дещо вищими і коливаються в межах 2,0-2,5 в залежності від віку. У обох водоймах цей показник є нижчим, ніж у досліджених нами, незважаючи на те, що сонячний окунь досягає там значно більших розмірів.

Таким чином, показники вгодованості сонячного окуня у досліджених нами водоймах впродовж нерестового сезону є вищими, ніж у інших популяціях набутого ареалу. Самарська затока є найбільш південною серед досліджених водойм, а сонячний окунь є теплолюбною рибою, тому умови середовища для активного росту є більш сприятливими, ніж у невеликих каналах на Закарпатті чи озері Алмазне у м. Київ.

Отже, сонячний окунь звичайний у досліджених водоймах України досягає розмірів до 127 мм і 84 г. Тривалість життя - до семи років. Для сонячного окуня

характерною є тенденція до позитивної аллометрії. У більшості випадків ріст сонячного окуня характеризується швидшим приростом маси, ніж довжини ($b>3$). У інших частинах набутого ареалу (Uzunova et al., 2008; Domalaga et al., 2016) для сонячного окуня також є характерною аллометрія (рис. 3.13). Між всіма дослідженими групами наявна різниця у куті нахилу кривої регресії.

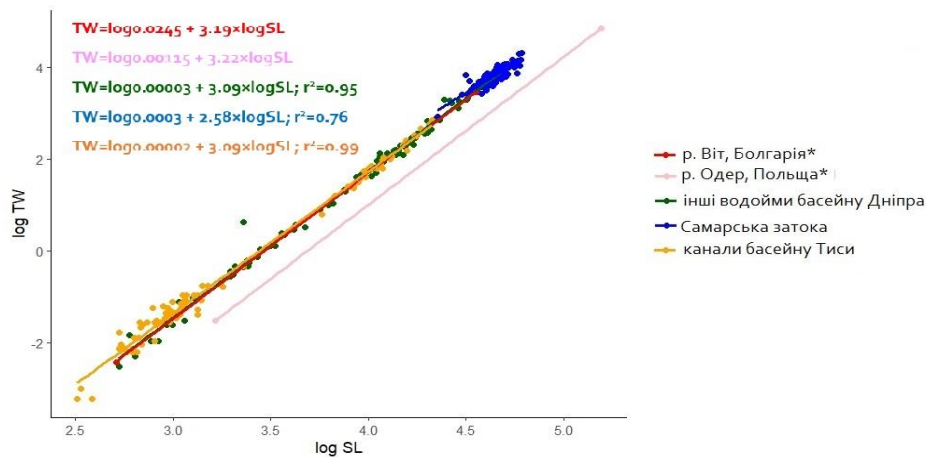


Рис. 3.13 Співвідношення довжини та маси сонячного окуня звичайного в залежності від типу водойм у порівнянні з іншими частинами набутого ареалу (Uzunova et al., 2008; Domalaga et al., 2016)

Статева зрілість настає за стандартної довжини більше 40 мм на другому році життя, тобто за менших розмірів, ніж у інших водоймах набутого ареалу. Така рання статевая зрілість може бути пов'язана з тим, що у частині з досліджених нами водойм сонячний окунь звичайний досягає менших розмірів через високу конкуренцію за ресурси та заселеність даних водойм великою кількістю інших видів риб.

У натиному ареалі в Північній Америці (Copp et al., 2004) сонячний окунь звичайний досягає більших розмірів, ніж у набутому (рис. 3.14). При цьому значення темпів росту для досліджених нами українських популяцій подібні для усереднених значень у інших європейських популяціях (Copp et al., 2004).

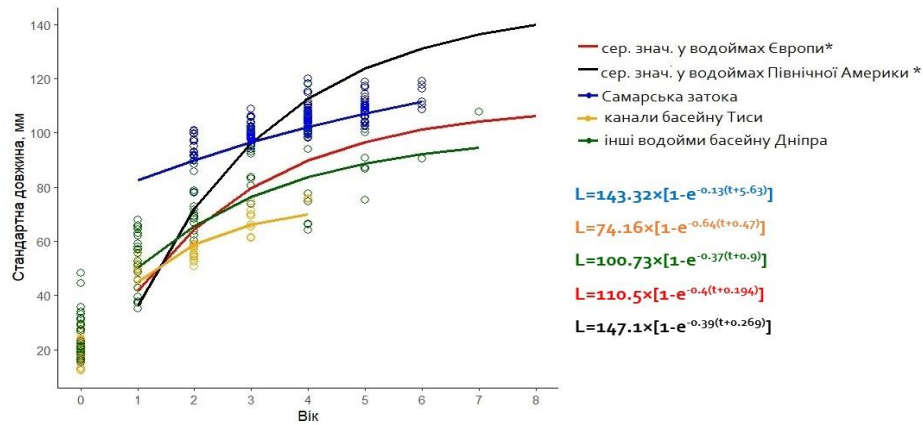


Рис. 3.14. Функція фон Берталанфі для сонячного окуня звичайного в залежності від типу водойм у порівнянні з усередненими значеннями для водойм Північної Америки та Європи (Copp et al., 2004)

Сонячний окунь у каналах басейну Тиси досягає менших розмірів та має меншу тривалість життя, подібно до ротаня-головешки з тих же водойм. Темп росту між каналами басейну Тиси та Самарською затокою відрізняється, у Самарській затоці завдяки меншому тиску міжвидової конкуренції сонячний окунь досягає більших розмірів за відносно невисоких темпів росту.

3.3.2. Плодючість сонячного окуня звичайного

Для дослідження плодючості сонячного окуня були використані матеріали із водойм Закарпаття та Самарської затоки.

Значення абсолютної індивідуальної плодючості для Закарпаття знаходяться в межах від 1098 до 5993 ікринок з середнім значенням $2829,58 \pm 466,49$ ікринок. Відносна плодючість для Закарпаття коливається в межах від 107,59 до 958,03 ікринок на г маси тіла, середнє значення $372,53 \pm 79,44$. Значення абсолютної індивідуальної плодючості для Самарської затоки знаходяться в межах від 2204 до 15163 ікринок з середнім значенням $8050,79 \pm 495,3$ ікринок. Відносна плодючість для

Самарської затоки коливається в межах від 52,58 до 346,78 ікринок на г маси тіла, середнє значення $162,49 \pm 10,76$.

Було проведено тести на нормальність для показників абсолютної та індивідуальної плодючості з обох проб. Для абсолютної плодючості з Самарської затоки $W = 0,97$ $p = 0,24$, з Закарпаття $W = 0,84$ $p = 0,03$. Для відносної плодючості з Самарської затоки $W = 0,94$ $p = 0,02$, з Закарпаття $W = 0,87$ $p = 0,06$. Таким чином для обох порівнянь було застосовано тест Мана-Уїтні. Показники абсолютної та відносної плодючості сонячного окуня з Самарської затоки є вищими, ніж у сонячного окуня зі штучних водойм Закарпаття ($U = 42$ $z = 4,51$ $p = 0,001$ для абсолютної плодючості та $U = 132$ $z = 2,82$ $p = 0,005$ для відносної плодючості).

Значення гонадо-соматичного індексу (ГСІ) наведені в таблиці 3.43. Значення гонадо-соматичного індексу коливаються в межах від 0,4% до 11,22%. У всіх трьох досліджених пробах ГСІ самиць є більшим, ніж у самців.

Таблиця 3.43

Гонадо-соматичний індекс сонячного окуня звичайного

Проба	стать	К-ть	min	max	М	SE	p
Самарська затока	самці	99	0,19	2,43	0,69	0,03	0,01*
	самиці	48	1,46	11,22	6,58	0,39	
	разом	147	0,19	11,22	2,62	0,26	
Закарпаття	самці	21	0,16	5,65	1,72	1,34	0,01*
	самиці	12	4,8	9,02	5,09	2,61	
	разом	33	0,16	9,02	2,94	0,43	

* $p < 0,05$. М – середнє значення; SE – стандартна похибка.

Для сонячного окуня звичайного є характерними вищі значення гонадо-соматичного-індексу у самиць (Douligeri et al., 2023). Аналізуючи місячні коливання коефіцієнтів вгодованості та з гонадосоматичного індексу сонячного окуня зі

штучного озера на півночі Греції, було встановлено, що коефіцієнти вгодованості досягали максимальних значень тоді, коли гонадосоматичний індекс був мінімальним (Douligeri et al., 2023). Зокрема, у липні гонадосоматичний індекс досягав найвищого значення, тоді як коефіцієнти вгодованості були найнижчими. Натомість у вересні всі коефіцієнти вгодованості зростали, тоді як гонадосоматичний індекс досягав мінімального значення (Douligeri et al., 2023). При цьому Yildirim and Çetinkaya (2024) стверджують, що найвищі значення гонадо-соматичного індексу для популяції з водосховища Гьокпинар (Туреччина) спостерігаються у травні, що пов'язане з тим, що у даній водоймі розмноження сонячного окуня відбувається у період з квітня по червень. У Самарській затоці пік нересту сонячного окуня відбувається у період з кінця червня до середини липня (Нестеренко, 2023), тож значення гонадо-соматичного індексу у цей час є найвищими.

Розподіл ікри за стадіями зрілості зображено на рисунку 3.15.

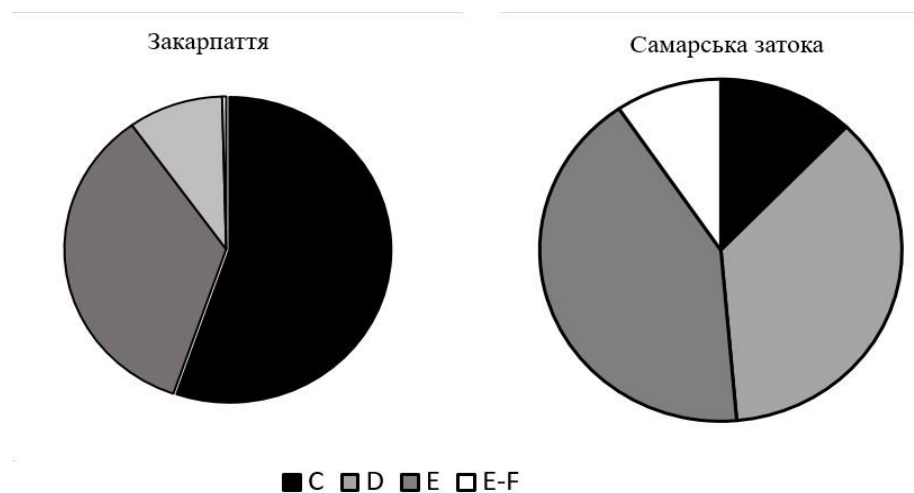


Рис. 3.15. Розподіл ікри за стадіями зрілості для сонячного окуня звичайного

Ікра на стадіях C та D складає три чверті від усієї ікри самиць зі штучних водойм Закарпаття. У пробах з Запорізького водосховища переважає ікра на стадіях D та E. В усіх трьох пробах ікра на стадії F представлена у найменшій кількості. Дані проби були відібрані під час нерестового сезону, проте незважаючи на це, між ними наявна різниця у дозріванні гонад та ікри.

Загалом частка особин з незрілими гонадами є незначною, оскільки усі проби були відібрані влітку. Найбільш представлені стадії зрілості гонад дещо різняться (рис. 3.16).

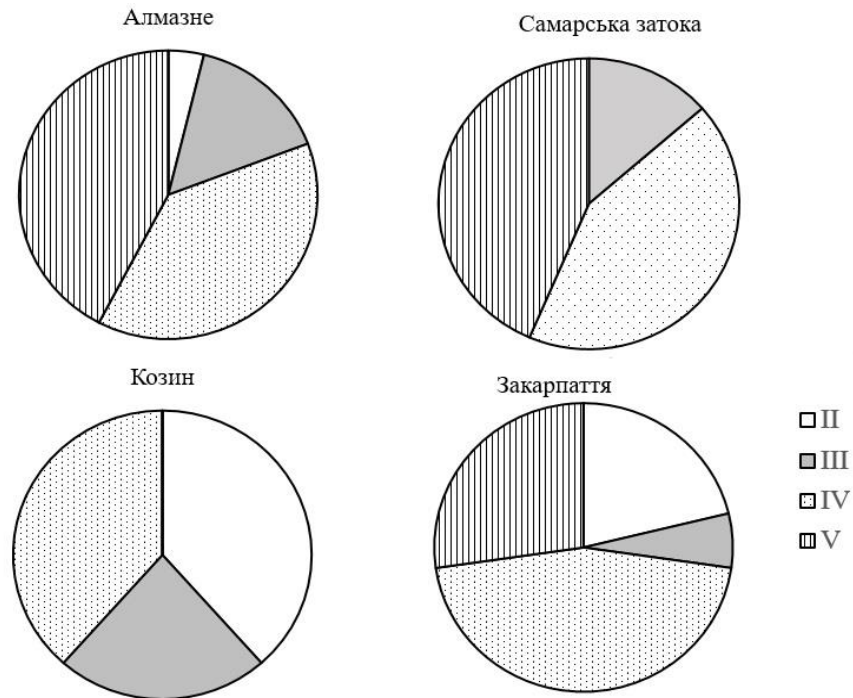


Рис. 3.16. Розподіл гонад за стадіями зрілості для сонячного окуня звичайного (враховано найближчу до нересту порцію)

Для сонячного окуня у Запорізькому водосховищі більша частина гонад у обох статей належала до стадій зрілості V та IV, а ікра була представлена переважно дозрілими стадіями. В той час як для штучних водойм Закарпаття більша частина гонад належить до стадій IV, а ікра представлена менш дозрілими стадіями. Нерест сонячного окуня триває з травня по серпень (Мовчан та Смірнов, 1981). Проби з Закарпаття були відібрані у кінці липня, ближче до закінчення нересту, ніж проби з Самарської затоки. Крім того, досліджені канали є невеликими водоймами, де сонячний окунь досягає значно менших розмірів, ніж у Самарській затоці.

Отже, було проведено дослідження плодючості сонячного окуня у період нерестової активності. Вищі значення показників плодючості у сонячного окуня з Самарської затоки у порівнянні з сонячним окунем зі штучних водойм Закарпаття

може свідчити про сприятливіші умови середовища у даній водоймі та вищий потенціал для збільшення популяції. Серед трьох досліджених видів для сонячного окуня характерною є найкоротша тривалість нересту, проте показники його плодючості є високими. Рання статева зрілість, висока плодючість, турбота про потомство, порційний нерест сприяють успішному закріпленню виду в нових водоймах та його подальшому поширенню в межах набутого ареалу.

3.4. Узагальнення

Для чебачка амурського, ротаня-головешки та сонячного окуня звичайного характерною є висока пластичність життєвого циклу, що сприяє його поширенню та успіху в нових водоймах. Наше дослідження добре сформованих популяцій показало як подібності, так і відмінності від інших популяцій для кожного з видів.

Чебачок амурський є поширеним і численним інвазивним чужорідним видом як в Україні, так і в Словаччині. У досліджуваних водоймах для даного виду характерною є ізометрія. Статева зрілість настає у віці 1+ або 2+ при довжині близько 30-40 мм. Як в українських, так і в словацьких рибних господарствах більш численними є старші вікові групи. У середовищах існування з природним живленням (річки, меліоративні канали) переважають менші вікові групи (0+ і 1+). Це може свідчити про значний інвазивний потенціал чебачка амурського. Загалом, наші дані для українських і словацьких зразків відповідають загальним закономірностям у набутому ареалі. У нашому дослідженні старші вікові групи переважали в пробах з рибних господарств, тоді як незрілі особини переважали в пробах з річок. У рибних господарствах є великі популяції чебачка амурського, що може мати негативний вплив на кількість молоді промислових видів риб у цих ставках. Також через відсутність хижаків і велику кількість кормових ресурсів чебачок амурський легко досягає більших розмірів і більша кількість особин може жити довше, тоді як у природних водоймах вони досягають менших розмірів через тиск хижаків і конкуренцію. Як результат, менше особин доживають до старшого віку.

Ця залежна від середовища існування варіація структури популяції підкреслює здатність чебачка амурського до адаптації до різноманітних умов навколишнього середовища, зберігаючи при цьому деякі стабільні особливості життєвого циклу у різних популяціях.

Висока екологічна пластичність сприяє розширенню ареалу чебачка амурського. Здатність до порційного нересту є однією зі складових його успішного поширення. У р. Сукіль чебачок амурський має пролонгований нерест майже до середини осені. Це дозволяє чебачку успішно розмножуватись та поширюватись у нові водойми. У рибогосподарських ставках необхідно вживати заходів з обмеження чисельності амурського чебачка, оскільки він при надмірному розмноженні може негативно впливати на інші види риб.

У межах природного ареалу ротань-головешка зазвичай досягає статевої зрілості у віці 2+–3+ (Bogutskaya and Naseka, 2002). Натомість у інтродукованих популяціях цей показник є значно варіабельнішим. Так, за даними Grabowska et al. (2011), самки можуть дозрівати вже у віці 1+, тоді як самці — переважно у віці 2+. Ще більш раннє дозрівання (на першому році життя) було зафіксовано в популяції з басейну Ракамазі-Надь-Моротва (Карпатський басейн, Угорщина) (Nyeste et al., 2017). За нашими даними статева зрілість ротаня-головешки відбувається на другому році життя, що є середніми значеннями поміж інших європейських популяцій. Така широка екологічна пластичність дозволяє ротаню-головешці успішно вбудовуватись у нові водойми та розширювати ареал. Така стратегія «раннього розмноження» разом із високою плодючістю та швидкою генераційною зміною є одним із головних факторів успішного поширення виду у нових водоймах.

Статеве дозрівання сонячного окуня звичайного у межах інтродукованих популяцій Європи характеризується значною варіабельністю та залежить від умов середовища існування. Загалом вид відноситься до ранньостиглих риб і зазвичай досягає статевої зрілості у віці 1–2 років, хоча цей показник може суттєво змінюватися залежно від температурного режиму, трофності водойми та щільності популяції (Cucherousset et al., 2009). У сприятливих умовах, зокрема у теплих

евтрофних водоймах із високою продуктивністю, сонячний окунь може дозрівати вже на першому році життя. Дослідження показують, що підвищена температура води прискорює розвиток гонад і сприяє ранньому настанню нерестової зрілості в обох статей (Masson et al., 2016). У популяціях, що існують у більш холодних або менш продуктивних водоймах, статеве дозрівання настає пізніше — переважно у віці 2 років, а іноді й пізніше. Такі відмінності також пов'язані з уповільненням росту та більш тривалим періодом досягнення критичної довжини тіла, необхідної для репродукції (Cucherousset et al., 2009).

У водоймах України зустрічаються аборигенні види, для яких характерний порційний нерест, проте їхні стратегії розмноження відрізняються. Для гірчака європейського *Rhodeus sericeus* (Bloch, 1782) сезон розмноження триває за різними даними від квітня до серпня (Мовчан та Смірнов, 1981), проте цей вид у якості субстрату для відкладання ікри потребує присутності у водоймі молюсків родів *Anodonta* Lamarck, 1799 та *Unio* Philipsson, 1788. Абсолютна плодючість гірчака європейського у водоймах України в середньому не перевищує 1000 ікринок за довжини до 5 см (Мовчан та Смірнов, 1981). Чебачок амурський досягає трохи більших розмірів, проте показники абсолютної плодючості для нього є значно вищими, а здатність відкладати ікру на будь-який субстрат сприяє більш успішному його розмноженню і дозволяє адаптуватись до нових водойм швидше, ніж гірчаку європейському.

Серед інших аборигенних видів фауни України порційний нерест є характерним також для верховодки звичайної *Alburnus alburnus* (Linnaeus, 1758) та плоскирки *Blicca bjoerkna* (Linnaeus, 1758). Плоскирка досягає довжини 30 см, верховодка - 17 см, тривалість життя у обох видів 7-8 років (Мовчан та Смірнов, 1981) у той час як досліджені нами інвазивні чужорідні види у такою самою тривалістю життя досягають значно менших розмірів, що свідчить про відносно невисокі темпи росту ротаня-головешки та сонячного окуня у порівнянні з аборигенними видами. Одним з факторів успішної адаптації цих видів до нових умов є активна турбота про потомство, нехарактерна для більшості аборигенних видів. Незважаючи на те, що

показники абсолютної плодючості плоскирки та верховодки є значно вищими, ніж у сонячного окуня звичайного, чебачка амурського та ротаня-головешки, виживання їхнього потомства повністю залежить від факторів навколишнього середовища, у той час як інвазивні чужорідні види риб завдяки активній турботі про потомство, а саме охороні кладки, забезпечують вищу виживаність за меншої плодючості.

Протидія подальшому поширенню є значно дешевшою за методи боротьби з уже сформованими популяціями інвазивних чужорідних видів риб. У 2000-х роках у Великій Британії була проведена програма з контролю інвазії чебачка амурського у деякі місцеві водойми, яка коштувала приблизно 190 000 фунтів стерлінгів (Britton et al., 2009). З моменту початку програми контролю впродовж трьох років з дев'яти озер, які надавали можливості для річкового розповсюдження чебачка амурського, у шести популяції було повністю знищено. У інших озерах, де наявні умови для потенційної інвазії чебачка амурського, застосовуються програми біоманіпуляції на основі економічної ефективності для стримування інвазії. Впродовж цього часу поширення чебачка амурського у водоймах Великої Британії вважається взятою під відносний контроль, проте автори зазначають, що недопущення поширення чужорідних інвазивних видів у водойми є більш економічно доцільним методом, ніж фізичне винищення вже існуючої популяції.

Загалом, досвід Європи свідчить, що повне викорінення чебачка амурського, ротаня-головешки та сонячного окуня звичайного є малоімовірним після їхнього закріплення у водоймі, тому основний акцент робиться на запобіганні новим інтродукціям, ранньому виявленні та підтримці біотичних механізмів контролю. Поєднання моніторингу, біологічного контролю та управління середовищем вважається найбільш ефективною стратегією стримування подальшого поширення цих інвазивних чужорідних видів. Крім того, для довгострокового контролю популяцій сонячного окуня звичайного також важливою є підтримка природної структури угруповань, зокрема збереження хижих риб і біорізноманіття. Окрім біологічних методів, можуть бути застосовані механічні та управлінські заходи, зокрема вилов риби дрібновічковими сітками, осушення малих водойм або їх ізоляція.

Такі підходи можуть бути ефективними лише на ранніх етапах інвазії або у невеликих замкнених водоймах, у яких популяція ще не стабілізувалася. У більших водних системах повне викорінення виду практично неможливе, тому основна увага приділяється контролю чисельності та мінімізації негативного впливу на аборигенні види.

Результати цієї роботи підтверджують важливість проведення контрольних ловів у водоймах для попередження появи чебачка амурського, ротаня-головешки та сонячного окуня звичайного. Вилови молоді дрібновічковими сітками варто проводити на початку весни, до початку нерестового сезону або пізно восени після його завершення. Через пролонгований нерест та толерантність до низьких температур чебачок амурський та ротань-головешка здатні нереститись у другій половині вересня, що не характерне для більшості аборигенних видів риби фауни України. Для рибних господарств важливою складовою є чистота посадкового матеріалу для зариблення, оскільки молодь ротаня-головешки та чебачка амурського може випадково потрапити до водойм разом з молоддю цінних для риборозведення видів.

ВИСНОВКИ

1. У водоймах України чебачок амурський, ротань-головешка та сонячний окунь звичайний досягають статевої зрілості на другому році життя: чебачок амурський – за стандартної довжини 30–40 мм, ротань-головешка та сонячний окунь звичайний – за довжини понад 40 мм. Поєднання раннього статевого дозрівання з порційним нерестом є одним із ключових механізмів успішної натуралізації цих видів у нових водоймах.
2. Максимальні розміри чебачка амурського — 72 мм і 7 г, для ротаня-головешки максимальні розміри 144 мм і 79 г, для сонячного окуня звичайного максимальні розміри 127 мм і 84 г. Максимальна тривалість життя досліджуваних видів у водоймах України становить шість років для чебачка амурського та сім років для ротаня-головешки і сонячного окуня звичайного. Ці значення відповідають даним з інших частин набутого ареалу, що свідчить про збереження базових параметрів життєвого циклу досліджуваних видів за межами нативного ареалу.
3. Для популяцій чебачка амурського та ротаня-головешки у водоймах України характерною є ізометрія, для сонячного окуня звичайного – алометрія. Темпи росту усіх досліджених видів наближені до темпів росту в інших частинах набутого ареалу.
4. Структура популяцій чебачка амурського виявляє чітку залежність від типу водойми: у рибогосподарських ставках переважають старші вікові групи, у природних водоймах – молодші. Така залежність відображає зміну демографічної структури під впливом тиску хижаків і доступності кормової бази та підтверджує здатність виду до гнучкого підлаштування життєвого циклу до умов середовища.
5. Найвищі значення гонадо-соматичного індексу властиві сонячному окуню, найнижчі – чебачку амурському, для усіх видів характерними є вищі значення ГСІ у самиць, ніж у самців. Для усіх трьох видів переважаючою стадією зрілості ікри є незріла ікра на стадії накопичення жовтка: для досліджених восени самиць чебачка амурського це означає потенційну можливість раннього початку нересту, а для

досліджених влітку самиць сонячного окуня звичайного та ротаня-головешки це свідчить про пролонгований характер порційного нересту.

6. Сукупність установлених характеристик: раннє статеве дозрівання, пролонгований порційний нерест при невисокій абсолютній плодючості, переважання молодших вікових груп у популяціях формує комплекс адаптаційних ознак, що зумовлює високий інвазивний потенціал досліджуваних видів і обґрунтовує пріоритет превентивних, а не елімінаційних заходів управління їхніми популяціями у водоймах України.

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Абрам'юк, І. І., Афанасьєв, С. О., Гупало, О. О., Лєтицька, О. М., & Тимошенко, Н. В. (2020). Особливості іхтіофауни басейну річки Стрий. *Рибогосподарська наука України*, 2(52), 5–17.
2. Берг, Л. С. (1949). *Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран*. Издательство Академии наук СССР.
3. Болтачев, А. Р., Данилюк, О. Н., Пахоруков, Н. П., & Бондарев, В. А. (2006). Распространение и некоторые особенности морфологии и биологии чебачка амурского *Pseudorasbora parva* в водоемах Крыма. *Вопросы ихтиологии*, 46(1), 62–67.
4. Дирипаско, О. А., Демченко, Н. А., Кулик, П. В., & Заброда, В. А. (2008). Расширение ареала солнечного окуня, *Lepomis gibbosus* (Centrarchidae, Perciformes), на восток Украины. *Вестник зоологии*, 42(3), 269–273.
5. Закон України «Про захист тварин від жорстокого поводження» від 21.02.2006 р. № 3447-IV. URL: <https://zakon.rada.gov.ua/laws/show/3447-15>
6. Коваль, Є., & Форощук, В. (2020). Поширення і морфологічні риси сонячного окуня звичайного *Lepomis gibbosus* (Linnaeus, 1758) у водоймах Луганської області, Україна. *GEO&BIO*, 19, 54–58.
7. Козлов, В. И. (1974). Чебачок амурский – *Pseudorasbora parva* (Schl.) – новый вид в ихтиофауне бассейна Днестра. *Вестник зоологии*, 1, 77–78.
8. Козуб, І. І., & Сивохоп, Я. М. (2000). Ротан (*Perccottus glenii* Dybowski) — новий вид іхтіофауни Закарпаття. *Науковий вісник Ужгородського університету. Біологія*, 7, 150–151.
9. Конвенція про біологічне різноманіття. (1992). : Конвенція ООН від 05.06.1992. База даних «Законодавство України». Верховна Рада України. https://zakon.rada.gov.ua/go/995_030
10. Куцоконь, Ю. К. (2011). Нові види риб в фауні України: чебачок амурський. *Біологія і хімія в школі*, 1(83), 48–49.

11. Куцоконь, Ю. К., & Маркович, М. П. (2018). Риби-вселенці в штучних водоймах Закарпаття. In *Сучасні проблеми теоретичної та практичної іхтіології: VIII Міжнар. іхтіологічна наук.-практ. конф.: тези* (pp. 105–109). Херсон: Грінь Д.С.
12. Куцоконь, Ю. К., & Подобайло, А. В. (2005). До питання збереження видового різноманіття риб верхньої течії р. Рось. *Заповідна справа в Україні*, 11(2), 30–33.
13. Мовчан, Ю. В., & Козлов, В. И. (1978). Морфологическая характеристика и некоторые черты экологии амурского чебачка *Pseudorasbora parva* (Schlegel) в водоемах Украины. *Гидробиологический журнал*, 14(5), 42–48.
14. Мовчан, Ю. В., & Смірнов, А. І. (1981). *Фауна України. Риби. Коропові (частина 1)*. Київ: Наукова думка.
15. Мовчан, Ю. В. (1989). Первая находка головешки (ротана) *Percottus glehni* Dybowski в водоемах Украины. *Вестник зоологии*, 5, 87.
16. Мовчан, Ю. В. (2000). Современный видовой состав круглоротых и рыб бассейна реки Тисы в пределах Украины. *Вопросы ихтиологии*, 40(1), 121–123.
17. Мовчан, Ю. В., Паньков, А. В., & Рабцевич, Ю. Є. (2002). Знахідки нових видів риб у середній та верхній течії Південного Бугу. *Вестник зоологии*, 36(5), 85–88.
18. Мовчан, Ю. В., Манило, Л. Г., Смирнов, А. И., & Щербуха, А. Я. (2003). *Каталог коллекций Зоологического музея ННПМ НАН Украины. Круглоротые и рыбы*. Киев: Зоомузей ННПМ НАН Украины.
19. Мовчан, Ю. В. (2012). Сучасний стан іхтіофауни басейну верхнього Дніпра. *Колекція робіт Зоологічного музею*, 43, 22–50.
20. Насека, А. М., & Дирипаско, О. А. (2005). Новые инвазионные виды рыб в водоемах Северного Приазовья. *Вестник зоологии*, 39(4), 89–94.
21. Нестеренко, О. С. (2023). *Фізіолого-біохімічні адаптації сонячного окуня *Lepomis gibbosus* (Linnaeus, 1758) до екологічних чинників басейну Запорізького (Дніпровського) водосховища* (дис. ... доктора філософії). Дніпро.
22. Никольский, Г. В. (1956). *Рыбы бассейна реки Амур*. Москва–Ленинград: Издательство Академии наук СССР.

23. Сабодаш, В. М., Ткаченко, В. А., & Цыба, А. А. (2002). Обнаружена популяция ротана *Perccottus glenii* в водоемах Киевской области. *Вестник зоологии*, 36(2), 90.
24. Сондак, В., Бігун, В., Волкоховець, О., Колеснік, Н., & Симон, М. (2021). Інвазивні види риб у іхтіоценозах водойм західного Полісся України. *Рибогосподарська наука України*, 2, 18–33. <https://doi.org/10.15407/fsu2021.02.018>
25. Станкевич-Волосянчук, О., Куртяк, Ф., Кіш, Р., & Пляшечник, В. (2023). Біорізноманіття середньої течії р. Уж басейну р. Тиса: сучасний стан та антропогенні впливи. Ужгород.
26. Тимошенко, Н. В. (2022). Інвазивні види риб у річках басейну Західного Бугу в межах України. *Рибогосподарська наука України*, 1(59), 25–44. <https://doi.org/10.15407/fsu2022.01.025>
27. Федоненко, Е. В., & Маренков, О. Н. (2013). Расселение, пространственное распространение и морфометрическая характеристика солнечного окуня *Lepomis gibbosus* Запорожского водохранилища. *Российский журнал биологических инвазий*, 2, 51–59.
28. Чугунова, Н. (1959). *Руководство по изучению возраста и роста рыб*. Москва: АН СССР.
29. Шихшабеков, М. М. (2014). *Адаптивний потенціал і функціональні особливості репродуктивних систем риб в екологічно трансформованих водоймах*. Дніпропетровськ: Журфонд.
30. Шостий національний звіт про виконання Україною Конвенції ООН про охорону біологічного різноманіття. (2018). Київ: Міністерство екології та природних ресурсів України. URL: <https://www.cbd.int/doc/nr/nr-06/ua-nr-06-uk.pdf>
31. Adamek, Z., & Siddiqui, M. M. (1977). Reproduction parameters in a natural population of topmouth gudgeon, *Pseudorasbora parva*, and its condition and food characteristics with respect to sex dissimilarities. *Polish Archives of Hydrobiology*, 44, 145–152.

32. Afanasyev, S. A., Gupalo, Ye. A., & Manturova, O. V. (2017). Distribution and peculiarities of biology of the pumpkinseed *Lepomis gibbosus* (Perciformes: Centrarchidae) in the water bodies of Kyiv City. *Hydrobiological Journal*, 53(3).
33. Afanasyev, S. O., Gupalo, O. O., Lietytska, O. M., & Tymoshenko, N. V. (2022). Alien fish species of the Ukrainian part of the Dniester River basin: Distribution and dynamics of settlement. *Hydrobiological Journal*, 58(5), 52–66.
34. Ağdamar, S., & Gaygusuz, Ö. (2021). Condition, length-length and length-weight relationships for four introduced freshwater fish species from an island ecosystem (Gökçeada, Turkey). *Journal of Anatolian Environmental and Animal Sciences*, 6, 403–408. <https://doi.org/10.35229/jaes.923425>
35. Alp, A., Kara, C., & Büyükçapar, H. M. (2003). Reproductive biology of brown trout, *Salmo trutta macrostigma*. *Journal of Applied Ichthyology*, 19, 346–351.
36. AVMA Guidelines for the Euthanasia of Animals: 2020 Edition. American Veterinary Medical Association, Schaumburg, IL. 121 p.
37. Bagenal, T. B. (1978). *Methods for assessment of fish production in fresh waters*. Blackwell Scientific.
38. Bănărescu, P. (1964). *Pisces, Osteichthyes*. Academia R.P.R.
39. Bănărescu, P. (Ed.). (1999). *The freshwater fishes of Europe* (Vol. 5/I). Aula-Verlag.
40. Baty F., Ritz, C., Charles, S., Brutsche, M., Flandrois, J.-P., & Delignette-Muller, M.-L. (2015). A toolbox for nonlinear regression in R: The package nlstools. *Journal of Statistical Software*, 66(5), 1–21. <https://doi.org/10.18637/jss.v066.i05>
41. Baxter, C.V., Fausch, K.D., Murakami, M., & Chapman P.L. (2004). Fish invasion restructures stream and forest food webs by interrupting reciprocal prey subsidies. *Ecology*, 85, 2656–2663. <https://doi.org/10.1890/04-138>
42. Beaune, D., Castelnau, F., Sellier, Y., & Cucherousset, J. (2019). Native top-predator cannot eradicate an invasive fish from small pond ecosystems. *Journal for Nature Conservation*, 50, 125716. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2019.125716>
43. Benzer, S., Benzer, R., & Gül, A. (2016). Artificial neural network applications for biological systems: The case study of *Pseudorasbora parva*. In R. Efe, L. Matchavariani,

A. Yaldir, & L. Lévai (Eds.), *Developments in science and engineering* (pp. 49–59). St. Kliment Ohridski University Press.

44. Benzer, S. (2019). Morphometric features of topmouth gudgeon *Pseudorasbora parva*. *Acta Aquatica*, 7(1), 8–12. <https://doi.org/10.29103/aa.v7i1.2030>

45. Benzer, R., & Benzer, S. (2020). Growth and length-weight relationships of *Pseudorasbora parva* in Hirfanlı Dam Lake. *Iranian Journal of Fisheries Sciences*, 19, 1098–1110. <https://doi.org/10.22092/ijfs.2018.119889>

46. Bertschy, K. A., & Fox, M. G. (1999). The influence of age-specific survivorship on pumpkinseed life histories. *Ecological Society of America*, 80(7), 2299–2313.

47. Bigun, V. K., & Afanasyev, S. A. (2010). Feeding and feed behavior of invasive fish species in Western Polesye. *Hydrobiological Journal*, 46(5), 54–63.

48. Bobori, D. C., Moutopoulos, D. K., Bekri, M., Salvarina, I., & Munoz, A. I. P. (2010). Length-weight relationships of freshwater fish species caught in three Greek lakes. *Journal of Biological Research*, 14, 219–224.

49. Bogutskaya, E. P., & Naseka, A. M. (2002). *Perccottus glenii*. ZIN Russia database.

http://www.zin.ru/Animalia/pisces/eng/taxbase_e/species_e/perccottus/perccottus_glenii_eng.pdf

50. Britton, J. R., Davies, G. D., & Brazier, M. (2007). Population ecology of *Pseudorasbora parva*. *Aquatic Conservation*, 17, 749–759. <https://doi.org/10.1002/aqc.809>

51. Britton, J. R., Davies, G. D., & Brazier, M. (2009). Eradication of invasive *Pseudorasbora parva*. *Ecology of Freshwater Fish*, 18(1), 8–14. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2008.00334.x>

52. Çiçek E., Eagderi S., & Sungur S. (2022). A review of the alien fishes of Turkish inland waters. *Turkish Journal of Zoology*, 46(1), 1–13. <https://doi.org/10.3906/zoo-2109-13>

53. Clark, F. N. (1928). The weight-length relationship of the California sardine (*Sardina caerulea*) at San Pedro. *Division of Fish and Game of California, Fish Bulletin*, 12, 59.

54. Copp, G. H., Fox, M. G., & Kováč, V. (2002). Growth, morphology and life history traits of a cool-water European population of pumpkinseed *Lepomis gibbosus*. *Archiv für Hydrobiologie*, 155, 585–614
55. Copp, G. H., Fox, M. G., Przybylski, M., Godinho, F. N., & Vila-Gispert, A. (2004). Life-time growth patterns of pumpkinseed *Lepomis gibbosus* introduced to Europe, relative to native North American populations. *Folia Zoologica*, 53(3), 237–254.
56. Copp, G. H., et al. (2005). To be, or not to be, a non-native freshwater fish? *Journal of Applied Ichthyology*, 21, 242–262.
57. Copp, G. H., & Fox, M. G. (2007). Growth and life history traits of introduced pumpkinseed (*Lepomis gibbosus*) in Europe, and the relevance to invasiveness potential. In F. Gherardi (Ed.), *Freshwater bioinvaders: Profiles, distribution and threats* (pp. 289–306). Springer.
58. Copp, G. H., Britton, J. R., Guo, Z., et al. (2017). Trophic consequences of non-native pumpkinseed *Lepomis gibbosus* for native pond fishes. *Biological Invasions*, 19, 25–41. <https://doi.org/10.1007/s10530-016-1261-8>
59. Cucherousset, J., Copp, G. H., Fox, M. G., et al. (2009). Life-history traits and potential invasiveness of introduced pumpkinseed *Lepomis gibbosus* populations in northwestern Europe. *Biological Invasions*, 11, 2171–2180. [https://doi.org/10.1007/s10530-009-9493-](https://doi.org/10.1007/s10530-009-9493-0)
60. Czeplédi, I., Erős, T., Somogyi, D., Nyeste, K., Antal, L., Grabowska, J., & Mozsár, A. (2025). Invasion history and biology of the Amur sleeper (*Perccottus glenii* Dybowski, 1877) – an overview. *Hydrobiologia*, 853, 1655–1679. <https://doi.org/10.1007/s10750-025-06025-7>
61. Czerniejewski, P., et al. (2020). Growth and condition of *Perccottus glenii*. *Journal of Water and Land Development*, 44, 33–42. <https://doi.org/10.24425/jwld.2019.127043>
62. Czerniejewski, P., et al. (2025). Growth and seasonal changes of *Perccottus glenii*. *Sustainability*, 17, 8782. <https://doi.org/10.3390/su17198782>
63. Davies, G. D., & Britton, J. R. (2020). Life history traits of *Pseudorasbora parva*. *Journal of Applied Ichthyology*, 37, 295–302. <https://doi.org/10.1111/jai.14175>

64. Didenko, A., Velykopolsky, I., & Ustych, V. (2010). Use of some fishing gear for fish sampling in rivers of Transcarpathian region. *Fisheries Science of Ukraine*, 2(12), 40–46.
65. Didenko, A. V., & Kruzhylina, S. V. (2015). Trophic interaction between topmouth gudgeon (*Pseudorasbora parva*) and the co-occurring species during summer in the Dniprodzerzhynsk Reservoir. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, 416, 13. <https://doi.org/10.1051/kmae/2015009>
66. Didenko, A. V., & Gurbyk, A. B. (2016). Spring diet and trophic relationships between piscivorous fishes in Kaniv Reservoir (Ukraine). *Folia Zoologica*, 65(1), 15–26. <https://doi.org/10.25225/fozo.v65.i1.a4.2016>
67. Ding, H., Gu, X., Zhang, Z., Huo, B., Li, D., & Xie, C. (2019). Growth and feeding habits of invasive *Pseudorasbora parva* in the Chabalang Wetland (Lhasa, China) and its trophic impacts on native fish. *Journal of Oceanology and Limnology*, 37, 628–639. <https://doi.org/10.1007/s00343-019-8004-5>
68. Directive 2010/63/EU of the European Parliament and of the Council of 22 September 2010 on the protection of animals used for scientific purposes. Official Journal of the European Union, L 276, 20.10.2010, p. 33–79.
69. Domalaga, J., Czerniejewski, P., & Pilecka-Rapacz, M. (2016). Interpopulation variation in growth and life-history traits of the non-native juvenile pumpkinseed *Lepomis gibbosus* (L., 1758), in cooling water of a power plant in the lower stretch of the Oder River, Poland. *Rocznik Ochrona Środowiska*, 19, 96–121.
70. Douligeri, A. S., Ziou, A., Korakis, A., Kiriazis, N., Petsis, N., Katselis, G., & Moutopoulos, D. K. (2023). Notes on the summer life history traits of the non-native pumpkinseed (*Lepomis gibbosus*) (Linnaeus, 1758) in a high-altitude artificial lake. *Diversity*, 15, 910.
71. Ehrenfeld, J. G. (2010). Ecosystem Consequences of Biological Invasions. *Annual Review Ecology, Evolution, and Systematics*. 41:59-80. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102209-144650>
72. Erdoğan, Ç., Burak, S., Sevil, S., Soheil, E., & Hümeýra, B. (2022). Length-weight relationships and condition factors of eight exotic fish species from Türkiye. *Turkish*

Journal of Water Science & Management, 6, 260–274.
<https://doi.org/10.31807/tjwsm.1067360>

73. European Convention for the Protection of Vertebrate Animals used for Experimental and Other Scientific Purposes (ETS No. 123). Strasbourg, 18.III.1986.

74. European Union. (2014). Regulation (EU) No 1143/2014 of the European Parliament and of the Council of 22 October 2014 on the prevention and management of the introduction and spread of invasive alien species. *Official Journal of the European Union*, L317, 35–55.

75. European Union. (2016). Commission Implementing Regulation (EU) 2016/1141 of 13 July 2016 adopting a list of invasive alien species of Union concern pursuant to Regulation (EU) No 1143/2014. *Official Journal of the European Union*, L189, 4–8.

76. European Union. (2017). Commission Implementing Regulation (EU) 2017/1263 of 12 July 2017 updating the list of invasive alien species of Union concern established by Implementing Regulation (EU) 2016/1141 pursuant to Regulation (EU) No 1143/2014 of the European Parliament and of the Council. *Official Journal of the European Union*, L182, 37–39.

77. European Union. (2019). Commission Implementing Regulation (EU) 2019/1262 of 25 July 2019 amending Implementing Regulation (EU) 2016/1141 to update the list of invasive alien species of Union concern.. *Official Journal of the European Union*, L199, 1–4.

78. European Union. (2025). Commission Implementing Regulation (EU) 2025/1422 of 17 July 2025 amending Implementing Regulation (EU) 2016/1141 to update the list of invasive alien species of Union concern. *Official Journal of the European Union*, L2025/1422.

79. Fan, L. Q., Zhang, X. J., & Pan, G. (2015). Length–weight and length–length relationships for nine fish species from Lhasa River basin, Tibet, China. *Journal of Applied Ichthyology*, 31, 807–808. <https://doi.org/10.1111/jai.13419>

80. Fox, M. G. (1994). Growth, density and interspecific influences on pumpkinseed life histories. *Ecology*, 75, 1157–1171.
81. Fox, J., & Weisberg, S. (2019). *An R companion to applied regression* (3rd ed.). Sage. <https://socialsciences.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion/>
82. Froese, R. (2006). Cube law, condition factor and weight-length relationship: History, meta-analysis and recommendations. *Journal of Applied Ichthyology*, 22, 241–253. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2006.00805.x>
83. Fulton, F. (1902). Rate of growth of sea fishes. *Scientific Investigations of the Fishery Division of Scotland Report*, 3, 326–446.
84. García-Berthou, E., & Moreno-Amich, R. (2000). Food of introduced pumpkinseed sunfish: Ontogenetic diet shift and seasonal variation. *Journal of Fish Biology*, 57, 29–40.
85. García-Berthou, E., Alcaraz, C., Rovira, Q. P., & Zamora, L. (2005). Introduction pathways and establishment rates of invasive aquatic species in Europe. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 62(2), 453–463.
86. Gozlan, R. E., Andreou, D., Asaeda, T., Beyer, K., Bouhadad, R., Burnard, D., Caiola, N., Cakic, P., Djikanovic, V., Esmaeili, H. R., Falka, I., Golicher, D., Harka, A., Jeney, G., Kováč, V., Musil, J., Nocita, A., Povz, M., Poulet, N., Virbickas, T., Wolter, C., Tarkan, A. S., Tricarico, E., Trichkova, T., Verreycken, H., Witkowski, A., Zhang, C. G., Zweimueller, I., & Britton, J. R. (2010). Pan-continental invasion of *Pseudorasbora parva*: Towards a better understanding of freshwater fish invasions. *Fish and Fisheries*, 11, 315–340. <https://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2010.00361>
87. Grabowska, J., Grabowski, M., Pietraszewski, D., & Gmur, J. (2009). Non-selective predator–versatile diet of Amur sleeper (*Perccottus glenii*) in the Vistula River, Poland. *Journal of Applied Ichthyology*, 25, 451–459. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2009.01240.x>
88. Grabowska, J., Pietraszewski, D., Przybylski, M., Tarkan, A. S., Marszał, L., & Lampart-Kałużniacka, M. (2011). Life-history traits of Amur sleeper *Perccottus glenii* in

the invaded Vistula River. *Hydrobiologia*, 661(1), 197–210.
<https://doi.org/10.1007/s10750-010-0524-0>

89. Grabowska, J., & Przybylski, M. (2015). Life-history traits of non-native freshwater fish invaders differentiate them from natives in the central European bioregion. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 25(1), 165–178. <https://doi.org/10.1007/s11160-014-9375-5>

90. Guti, G., Andrikovics, S., & Bíró, P. (1991). Food of pike (*Esox lucius*), mud minnow (*Umbra krameri*), crucian carp (*Carassius carassius*), catfish (*Ictalurus nebulosus*), pumpkinseed (*Lepomis gibbosus*) at Ócsa bog, Hungary. *Fischökologie*, 4, 45–66.

91. Gutiérrez-Estrada, L. C., Pulido-Calvo, I., & Fernández-Delgado, C. (2000). Age-structure, growth and reproduction of the introduced pumpkinseed (*Lepomis gibbosus*, L. 1758) in a tributary of the Guadalquivir River (southern Spain). *Limnetica*, 19, 21–29.

92. Halilović, S. H., Adrović, A., & Dekić, R. (2021). Morphometric characteristics and length-weight relationship of pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*) from three reservoirs of north-eastern Bosnia and Herzegovina. *Acta Scientifica Balcanica*, 2(1), 35–46.

93. Hammer, Ø., Harper, D. A. T., & Ryan, P. D. (2001). PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4(1), 9. <https://www.nhm.uio.no/english/research/resources/past/>

94. Holtan, P. (1998). Pumpkinseed (*Lepomis gibbosus*). Wisconsin Department of Natural Resources, Bureau of Fisheries Management.

95. Honcharov, H., & Drohvalenko, M. (2024). First record of Amur sleeper *Perccottus glenii* in the Siverskyi Donets River basin. *BioInvasions Records*, 13(1), 225–232. <https://doi.org/10.3391/bir.2024.13.1.20>

96. Huang, P. Y., Jia, M. Y., Chai, L. H., Yu, H. X., Yu, X. D., & Wu, Z. F. (2013). Length–weight relationships for eleven fish species from the Amur River tributary, China. *Journal of Applied Ichthyology*, 30, 216–217. <https://doi.org/10.1111/jai.12338>

97. IPBES. (2019). *Global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services*. <https://doi.org/10.5281/zenodo.3831674>

98. Jakubčinová, K., Haruštiaková, D., Števo, B., Švolíková, K., Makovinská, J., & Kováč, V. (2018). Distribution patterns and potential for further spread of three invasive fish species (*Neogobius melanostomus*, *Lepomis gibbosus* and *Pseudorasbora parva*) in Slovakia. *Aquatic Invasions*, 13, 513–524. <https://doi.org/10.3391/ai.2018.13.4.09>
99. Justus, J. A., & Fox, M. G. (1994). The cost of early maturation on growth, body condition and somatic lipid content in a lake pumpkinseed (*Lepomis gibbosus*) population. *Ecology of Freshwater Fish*, 3, 9–17.
100. Kant, R., Gupta, K., & Langer, S. (2016). Fecundity in fish *Puntius sophore* and relationship of fecundity with fish length, fish weight and ovary weight from Jammu water bodies J and K (India). *International Journal of Fisheries and Aquaculture Sciences*, 6, 99–110.
101. Kapusta, A., Bogacka-Kapusta, E., & Czarnecki, B. (2014). The significance of the invasive species *Pseudorasbora parva* (Temminck & Schlegel, 1846) in European waters. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, 414, 07. <https://doi.org/10.1051/kmae/2014003>
102. Karabanov, D. P., Kohudova, Y. V., & Kutsokon, Y. K. (2010). Expansion of stone moroco *Pseudorasbora parva* (Cypriniformes, Cyprinidae) to waters of Eurasia. *Vestnik Zoologii*, 44, 115–124.
103. Karachle, P. K., & Stergiou, K. I. (2012). Morphometrics and allometry in fishes. In C. Wahl (Ed.), *Morphometrics* (pp. 65–86). InTech. <https://doi.org/10.5772/2138>
104. Khutornoi, S., Son, M., & Kvach, Y. (2023). First record of two fish species (Actinopterygii) in the Sukhyi Lyman, northwestern Black Sea, Ukraine. *Acta Ichthyologica et Piscatoria*, 53, 157–162.
105. Kirankaya, Ş. G., Ekmekçi, F. G., Yalçın Özdilek, Ş., Yoğurtçuoğlu, B., & Gençoğlu, B. (2014). Condition, length-weight and length-length relationships for five fish species from Hirfanlı reservoir, Turkey. *Journal of Fisheries Sciences*, 8, 208–213. <https://doi.org/10.3153/jfscom.201426>
106. Kirczuk, L., Dziewulska, K., Czerniejewski, P., Brysiewicz, A., Rechulicz, J., & Ligieza, J. (2024). Annual reproductive cycle of Amur sleeper *Perccottus glenii*, Dybowski, 1877 (Teleostei: Gobiiformes: Odontobutidae) an invasive fish inhabiting

Central Europe. *The European Zoological Journal*, 91(1), 105–121.
<https://doi.org/10.1080/24750263.2023.2301438>

107. Klaar, M., Copp, G. H., & Horsfield, R. (2004). Autumnal habitat use of non-native pumpkinseed *Lepomis gibbosus* associations with native fish species in small English streams. *Folia Zoologica*, 53, 189–202.

108. Kolomytsev, G. A., & Kutsokon, Y. K. (2012). Assessing of climate change impact on distribution of stone moroco (*Pseudorasbora parva*) in Eastern Europe by 2050. *Scientific Bulletin of the NULES of Ukraine: Biology, Biotechnology, Ecology*, 178, 9–15.

109. Konečná, M., Janáč, M., Roche, K., & Jurajda, P. (2015). Variation in life-history traits between a newly established and long-established population of non-native pumpkinseed *Lepomis gibbosus*. *Acta Ichthyologica et Piscatoria*, 45(4), 385–392.

110. Koščo, J., Manko, P., Miklisová, D., & Košuthová, L. (2008). Feeding ecology of invasive *Perccottus glenii* in Slovakia. *Czech Journal of Animal Science*, 53(11), 479–486.

111. Kottelat, M., & Freyhof, J. (2007). *Handbook of European freshwater fishes*. Kottelat & Freyhof.

112. Kozłowski, J. (1996). Optimal allocation of resources explains interspecific life-history patterns in animals with indeterminate growth. *Proceedings of the Royal Society B*, 263(1370), 559–566. <https://doi.org/10.1098/rspb.1996.0084>

113. Kutsokon, Y., Tsyba, A., & Kvach, Y. (2014). Occurrence of the Amur sleeper *Perccottus glenii* in the Southern Bug River basin, Ukraine. *BioInvasions Records*, 3(1), 45–48. <http://dx.doi.org/10.3391/bir.2014.3.1.08>

114. Kutsokon, I. (2017). The Amur sleeper (*Perccottus glenii*) in Ukraine: New data on distribution. *Journal of Applied Ichthyology*, 33(5), 1–8. <https://doi.org/10.1111/jai.13454>

115. Kutsokon, I., Tkachenko, M., Bondarenko, O., Pupins, M., Snigirova, A., Berezovska, V., Čeirāns, A., & Kvach, Y. (2021). The role of invasive Amur sleeper *Perccottus glenii* in the Ilgas Nature Reserve ecosystem. *BioInvasions Records*, 10, 396–410. <https://doi.org/10.3391/bir.2021.10.2.18>

116. Kutsokon, Y., Roman, A., Kvach, Y., & Shcherbatiuk, M. (2021). Fish communities in three rivers of the South Podolia, Black Sea basin, Ukraine. *Acta Zoologica Bulgarica*, 73, 385–391. <https://www.acta-zoologica-bulgarica.eu/2021/002468.pdf>
117. Kvach, Y. (2012). First record of the Amur sleeper *Perccottus glenii* in the Ukrainian part of the Danube Delta. *BioInvasions Records*, 1(1), 25–28. <http://dx.doi.org/10.3391/bir.2012.1.1.05>
118. Kvach Y., Drobinia O., Kutsokon Y., & Hoch I. (2013). The parasites of the invasive Amur sleeper *Perccottus glenii* (Fam. Odontobutidae), with the first report of *Nippotaenia mogurndae* in Ukraine. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, 409, Article 05. <https://doi.org/10.1051/kmae/2013048>
119. Kvach, Y., Tkachenko, M. Yu., Bartáková, V., Kutsokon, Y., Janáč, M., Demchenko, V., & Ondračková, M. (2022). Parasite communities and genetic structure of non-native pumpkinseed, *Lepomis gibbosus*, in different Black Sea drainages of Ukraine. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, 424(1). <https://doi.org/10.1051/kmae/2022000>
120. Lammens, E. H. R. R., Van de Bund, W. J., & Meijer, M. L. (2013). The invasive fish species *Pseudorasbora parva* in European waters: Ecology, impacts and management. *Aquatic Invasions*, 8(3), 303–314. <https://doi.org/10.3391/ai.2013.8.3.09>
121. Lenth, R., & Piaskowski, J. (2026). *emmeans: Estimated marginal means, aka least-squares means* (R package version 2.0.3). <https://CRAN.R-project.org/package=emmeans>
122. Lin, F., Zhang, J., Fan, L. Q., Li, S. Q., & Zhou, Q. H. (2017). Length–weight relationship of 12 fish species from the Lhasa River and surrounding area in Tibet, China. *Journal of Applied Ichthyology*, 33, 1047–1050. <https://doi.org/10.1111/jai.13419>
123. Liu, M. H., Wang, R. M., Meng, Z. J., & Yu, H. X. (2012). Length–weight relationships of five fish species from the streams of Maoer-shan National Park, Heilongjiang, China. *Journal of Applied Ichthyology*, 29(1), 281–282.
124. Mann, R. H. K. (1991). Growth and production. In I. J. Winfield & J. S. Nelson (Eds.), *Cyprinid fishes: Systematics, biology and exploitation* (pp. 446–481). Chapman & Hall.

125. Marenkov, O. (2018). Laboratory manual on general and special ichthyology. *World News of Natural Sciences*, 18(1), 1–51.
126. Marenkov, O., & Nesterenko, O. (2018). Estimation of physiological and biological indices and consequences of biological invasion of the pumpkinseed *Lepomis gibbosus* (Linnaeus, 1758) in the Zaporizke Reservoir, Ukraine. *World Scientific News*, 95, 21–51.
127. Markovych, M. P., & Kutsokon, Y. K. (2012). Alien fish species in the lakes of Uzhhorod city (Transcarpathia, Ukraine). *Folia Oecologica*, 8, 65–74.
128. Masson, G., Cucherousset, J., & Blanchet, S. (2016). Thermal effects on life-history traits of an invasive fish species. *Journal of Thermal Biology*, 60, 45–52. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2016.03.004>
129. McDowall, R.M. (2006). Crying wolf, crying foul, or crying shame: alien salmonids and a biodiversity crisis in the southern cool-temperate galaxioid fishes? *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 16, 233–422. <https://doi.org/10.1007/s11160-006-9017-7>
130. Meyerson, L.A., Mooney, H.A. (2007). Invasive Alien Species in an Era of Globalization. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 5(4): 199–208. [https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2007\)5\[199:IASIAE\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2007)5[199:IASIAE]2.0.CO;2)
131. Nesterenko, O. S., Marenkov, O. M., & Pylypenko, Ye. S. (2021). Nutrition physiology of juvenile individuals of pumpkinseed *Lepomis gibbosus* (Linnaeus, 1758) from the Samara Bay (Ukraine). *International Letters of Natural Sciences*, 83, 15–21.
132. Nocita, A., La Sala, G., Busatto, T., Santini, G., & Balzani, P. (2023). Population structure and dietary plasticity of four invasive populations of the topmouth gudgeon *Pseudorasbora parva*. *International Review of Hydrobiology*, 107, 167–178. <https://doi.org/10.1002/iroh.202302142>
133. Nyeste, K., Kati, S., Nagy, S. A., & Antal, L. (2017). Growth features of the Amur sleeper *Perccottus glenii* in Hungary. *Acta Ichthyologica et Piscatoria*, 47(1), 33–40. <https://doi.org/10.3750/AIEP/01977>
134. Ogle, D. H., Doll, J. C., Wheeler, A. P., & Dinno, A. (2023). *FSA: Simple fisheries stock assessment methods* (R package version 0.9.5). <https://CRAN.R-project.org/package=FSA>

135. Onikura, N., & Nakajima, J. (2012). Age, growth and habitat use of the topmouth gudgeon, *Pseudorasbora parva* in irrigation ditches on northwestern Kyushu Island, Japan. *Journal of Applied Ichthyology*, 29, 186–192. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2012.02041.x>
136. Osenberg, C. W., Werner, E. E., Mittelbach, G. G., & Hall, D. J. (1988). Growth patterns in bluegill (*Lepomis macrochirus*) and pumpkinseed (*Lepomis gibbosus*) sunfish: Environmental variation and the importance of ontogenetic niche shifts. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 45, 17–26.
137. Panfili, J., Pontual, H., Troadec, H., & Wright, P. J. (2002). *Manual of fish sclerochronology*. Ifremer–IRD coedition.
138. Pena, E. A., & Slate, E. H. (2019). *gvlma: Global validation of linear models assumptions* (R package version 1.0.0.3). <https://CRAN.R-project.org/package=gvlma>
139. Pinder, A. C., Gozlan, R. E., & Britton, J. R. (2005). Dispersal of the invasive topmouth gudgeon *Pseudorasbora parva* in the UK: A vector for an emergent infectious disease. *Fisheries Management and Ecology*, 12, 411–414. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2400.2005.00466.x>
140. Polce, C., Cardoso, A. C., Deriu, I., et al. (2023). Invasive alien species of policy concerns show widespread patterns of invasion and potential pressure across European ecosystems. *Scientific Reports*, 13, 8124. <https://doi.org/10.1038/s41598-023-32993-8>
141. Pollux, B. J. A., & Pollux, P. M. J. (2004). Vis- en vogelsterfte door blauwalgen in de Romeinenweerd. *Natuurhistorisch Maandblad*, 93, 207–209.
142. Pupina, A., Pupins, M., Nekrasova, O., Tytar, V., Kozynenko, I., & Marushchak, O. (2018). Species distribution modelling of *Bombina bombina* and invasive *Perccottus glenii* under climate change. *Environmental Research, Engineering and Management*, 74, 79–86. <https://doi.org/10.5755/j01.erem.74.4.21093>
143. Pyke, G.H. (2008). Plague minnow or mosquitofish? A review of the biology and impacts of introduced *Gambusia* species. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39, 171–191. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173451>

144. QGIS Development Team. (2024). *QGIS Geographic Information System* (Version 3.34.14-Prizren) [Computer software]. Open Source Geospatial Foundation. <https://qgis.org/>
145. Rakauskas, V., Virbickas, T., Stakėnas, S., & Steponėnas, A. (2019). The use of native piscivorous fishes for the eradication of the invasive Amur sleeper *Perccottus glenii*. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, 420, 21. <https://doi.org/10.1051/kmae/2019013>
146. Rau, M. A., Plavan, G., Strungaru, S. A., Nicoara, M., Rodriguez-Lozano, P., Miha-Pintilie, A., Ureche, D., & Klimaszyk, P. (2017). Impact of Amur sleeper on riverine ecosystems. *Oceanological and Hydrobiological Studies*, 46, 96–107. <https://doi.org/10.1515/ohs-2017-0010>
147. Rhymer, J. M., Simberloff, D. (1996). EXTINCTION BY HYBRIDIZATION AND INTROGRESSION. *Annual Review Ecology, Evolution, and Systematics*. 27:83-109. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.27.1.83>
148. Rechulicz, J., Płaska, W., & Nawrot, D. (2015). Occurrence and habitat preferences of Amur sleeper in oxbow lakes. *Aquatic Ecology*, 49, 389–399. <https://doi.org/10.1007/s10452-015-9532-5>
149. Rechulicz, J. (2019). Changes in a fish community in a small river related to the appearance of the invasive topmouth gudgeon *Pseudorasbora parva* (Temminck & Schlegel, 1846). *Water*, 11, 1857. <https://doi.org/10.3390/w11091857>
150. Reshetnikov, A. N. (2003). The introduced fish *Perccottus glenii* depresses populations of aquatic animals. *Hydrobiologia*, 510(1), 83–90. <https://doi.org/10.1023/B:HYDR.0000008634.92659.b4>
151. Reshetnikov, A. N. (2013). Spatio-temporal expansion of *Perccottus glenii* in Europe. *Aquatic Invasions*, 8(2), 193–206. <https://doi.org/10.3391/ai.2013.8.2.07>
152. Ricker, W. E. (1975). *Computation and interpretation of biological statistics of fish populations*. Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada.
153. Rosecchi, E., Crivelli, A. J., & Catsadorakis, G. (1993). The establishment and impact of *Pseudorasbora parva*, an exotic fish species introduced into Lake Mikri Prespa

(north-western Greece). *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 3, 223–231. <https://doi.org/10.1002/aqc.3270030306>

154. Rosecchi, E., Thomas, F., & Crivelli, A. (2001). Can life-history traits predict the fate of introduced species? A case study on two cyprinid fish in southern France. *Freshwater Biology*, 46, 845–853. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2001.00715.x>

155. Rosenzweig, M.L. (2001). The four questions: what does the introduction of exotic species do to diversity? *Evolutionary Ecology Research*, 3, 361–367.

156. Roy, H.E., Tricarico, E., Hassall, R. et al. (2023). The role of invasive alien species in the emergence and spread of zoonoses. *Biol Invasions*, 25, 1249–1264. <https://doi.org/10.1007/s10530-022-02978-1>

157. RStudio Team. (2024). *RStudio: Integrated Development Environment for R* [Computer software]. Posit Software, PBC. <https://posit.co/download/rstudio-desktop>

158. Scott, W. B., & Crossman, E. J. (1973). *Freshwater fishes of Canada*. Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada, 184, 966 p.

159. Skorić, S., Mićković, B., Nikolić, D., Hegediš, A., & Cvijanović, G. (2017). Weight–length relationship of *Perccottus glenii* in Serbia. *Acta Zoologica Bulgarica*, 9, 155–159.

160. Špelić, I., & Piria, M. (2023). Occurrence of topmouth gudgeon, *Pseudorasbora parva*, in relation to environmental factors in lowland streams and canals. *Journal of Vertebrate Biology*, 72, 23049. <https://doi.org/10.25225/jvb.23049>

161. Stavrescu-Bedivan, M. M., Aioanei, F. T., & Scăețeanu, G. V. (2017). Length–weight relationships and condition factor of 11 fish species from the Timiș River, Western Romania. *Poljoprivreda i Šumarstvo*, 63, 281–285. <https://doi.org/10.17707/AgricultForest.63.4.27>

162. Strayer, D. L. (2010). Alien species in fresh waters: ecological effects, interactions with other stressors, and prospects for the future. *Freshwater Biology*, 55(1), 152–174. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02380.x>

163. Stein, H., & Herl, O. (1986). *Pseudorasbora parva* – eine neue Art der mitteleuropäischen Fischfauna. *Zeitschrift für Binnenfischerei*, 36, 1–2.

164. Sunardi, Asaeda, T., & Manatunge, J. (2005). Foraging of a small planktivore (*Pseudorasbora parva*: Cyprinidae) and its behavioral flexibility in an artificial stream. *Hydrobiologia*, 549, 155–166. <https://doi.org/10.1007/s10750-005-5442-1>
165. Sunardi, Asaeda, T., & Manatunge, C. J. (2007). Physiological responses of topmouth gudgeon, *Pseudorasbora parva*, to predator cues and variation of current velocity. *Aquatic Ecology*, 41, 111–118. <https://doi.org/10.1007/s10750-005-5442-1>
166. Tesch, F. W. (1971). Age and growth. In W. E. Ricker (Ed.), *Methods for assessment of fish production in freshwaters* (pp. 99–130). Blackwell Scientific Publications.
167. Tesfahun, A., Alebachew, S., & Kebtieneh, N. (2023). Length–weight relationships and reproductive biology of commercially important fishes from Ribb Reservoir, Ethiopia. *Fisheries and Aquatic Sciences*, 26(5), 318–335.
168. ToupTek. (2021). *ToupView 4.11* [Computer software]. ToupTek Photonics. <https://www.touptekphotonics.com/download/>
169. Trožić-Borovac, S., Sofradžija, A., Hadžiselimović, R., Škrijelj, R., Guzina, N., Korijenić, E., & Hamzić, A. (2003). Pojava sunčanice (*Lepomis gibbosus* Linnaeus, 1758) u hidroakumulaciji Jablanica kao rezultat slučajne introdukcije. *Radovi Poljoprivrednog fakulteta Univerziteta u Sarajevu*, 48(53), 13–18.
170. Tymoshenko, N. V. (2022). Invasive fish species in the rivers of the Western Buh basin within Ukraine. *Rybohospodarska nauka Ukrainy*, 1(59), 25–44.
171. Uzunova, E., Velkov, B., Studenkov, S., Georgieva, M., Nikolova, M., Pehlivanov, L., & Parvanov, D. (2008). Growth, age and size structure of the introduced pumpkinseed (*Lepomis gibbosus* L.) population from small ponds along the Vit River (Bulgaria). *Bulgarian Journal of Agricultural Science*, 14(2), 227–234.
172. van Kleef, H., van der Velde, G., Leuven, R. S. E. W., et al. (2008). Pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*) invasions facilitated by introductions and nature management strongly reduce macroinvertebrate abundance in isolated water bodies. *Biological Invasions*, 10, 1481–1490. <https://doi.org/10.1007/s10530-008-9220-7>

173. Villeneuve, F., Copp, G. H., Fox, M. G., & Stakenas, S. (2005). Interpopulation variation in growth and life-history traits of the introduced sunfish, pumpkinseed *Lepomis gibbosus* in southern England. *Journal of Applied Ichthyology*, 21, 275–281.
174. Wałowski, J., & Wolnicki, J. (2010). Occurrence and biology of the Amur sleeper *Perccottus glenii*. *Komunikaty Rybackie*, 1(114), 6–11.
175. Wickham, H. (2016). *ggplot2: Elegant graphics for data analysis*. Springer-Verlag.
176. Witkowski, A. (2011). *Pseudorasbora parva* (Temminck & Schlegel, 1846) in Europe: distribution, biology, and impact. In J. Freyhof & M. Kottelat (Eds.), *Handbook of European freshwater fishes*. Kessel Publishing.
177. Xie, S., Cui, Y., Zhang, T., & Li, Z. (2000). Seasonal patterns in feeding ecology of three small fishes in Biandantang Lake, China. *Journal of Fish Biology*, 57, 867–880. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2000.tb02198.x>
178. Yıldırım, U. G., & Çetinkaya, O. (2024). A study on the bioecological characteristics of the exotic pumpkinseed (*Lepomis gibbosus*) population in Gökpınar Dam Lake (Western Anatolia, Türkiye). *Acta Aquatica Turcica*, 20(1), 001–013. <https://doi.org/10.22392/actaquatr.1258282>
179. Yuryshynets, V., Ondračková, M., Kvach, Y., & Masson, G. (2019). Trichodinid ectoparasites (Ciliophora: Peritrichia) of non-native pumpkinseed (*Lepomis gibbosus*) in Europe. *Acta Protozoologica*, 58, 69–79.
180. Záhorská, E., & Kováč, V. (2009). Reproductive parameters of invasive topmouth gudgeon *Pseudorasbora parva* (Temminck and Schlegel, 1846) from Slovakia. *Journal of Applied Ichthyology*, 25, 466–469. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2009.01190.x>
181. Záhorská, E., Kováč, V., & Katina, S. (2010). Age and growth in a newly-established invasive population of topmouth gudgeon. *Open Life Sciences*, 5, 256–261. <https://doi.org/10.2478/s11535-010-0002-8>