

РИБОГОСПОДАРСЬКА ГІДРОБІОЛОГІЯ ТА ІХТІОЛОГІЯ

УДК: 597.2.5(282.247.320197.4)

С.В. МЕЖЖЕРІН, д. б. н., зав. відділом,
Інститут зоології ім. І.І. Шмальгаузена НАН України,
вул. Богдана Хмельницького, 15, Київ, 01030, Україна
e-mail: smezhzherin@gmail.com
ORCID 0000-0003-2905-5235

А.О. ЦИБА, к. б. н., наук. співроб.,
Інститут зоології ім. І.І. Шмальгаузена НАН України,
вул. Богдана Хмельницького, 15, Київ, 01030, Україна
e-mail: tsyba1974@gmail.com
ORCID 0000-0001-5838-0948

С.В. КОКОДІЙ, к. б. н., науковий співроб.,
Інститут зоології ім. І.І. Шмальгаузена НАН України,
вул. Богдана Хмельницького, 15, Київ, 02000, Україна
e-mail: kokodiy.sergey@gmail.com
ORCID 0000-0002-0651-6935

Д.С. ЛУЦЕНКО, аспірантка,
Інститут гідробіології НАН України,
просп. Героїв Сталінграда, 12, Київ, 04210, Україна
e-mail: daryaelizabeth@gmail.com
ORCID 0000-0001-8215-2080

РИБИ ВОДОТОКІВ ЛІСОСТЕПОВОЇ ЗОНИ БАСЕЙНУ ДНІПРА: БАГАТОРІЧНІ ЗМІНИ ВИДОВОГО СКЛАДУ ТА ЧИСЕЛЬНОСТІ

*Проаналізовано динаміку видового складу і відносної чисельності 63 видів круглоротих і риб верхньої частини Середнього Дніпра і 12 його приток. Порівняння охоплює період від стану нативного іхтіоценозу 1931—1972 рр. до кризового періоду 2001—2021 рр. За цей час зникло сім аборигенних видів і з'явилося 18 інвазійних. За останні 50 років частка інвазійних видів у річках середньому зросла з 10,1 до 30,2 %, а їх частка в уловах — з 2,1 до 25,3 %. Зростання середньої на річку кількості видів склало 7,9, зменшення — 7,3, а стала компонента — 19,8. Відбувся і перерозподіл видового різноманіття, яке збільшилось у межах однієї річки, але зменшилося між угрупованнями за рахунок універсалізації видового складу, яка за індексом Жаккара склала 4,9 %. Масштаб змін означає, що деформація іхтіофауни верхньої частини Середнього Дніпра перевершує середньоєвропейський рівень. При цьому на тлі загальної тенденції заміщення автохтонів алохтонами зникають насамперед реофільні бентосодні види, що пізно дозрівають і мають довгі нерестові шляхи. До критичної групи відносяться вісім промислових видів, чотири з яких (*Acipenser gueldenstaedtii*, *A. stellatus*, *Huso huso*, *Rutilus frisii*) у регіоні зникли, а чисельність популяцій ще чому-*

Ц и т у в а н н я: Межжерін С.В., Циба А.О., Кокодій С.В., Луценко Д.С. Риби водотоків Лісостепоної зони басейну Дніпра: багаторічні зміни видового складу та чисельності. *Гідробіол. журн.* 2022. Т. 58. № 2. С. 57—84.

рьох (*Acipenser ruthenus*, *Chondrostoma nasus*, *Leuciscus idus*, *Vimba vimba*) скоротилася у десятки і сотні раз. Ці види потребують особливої охорони, а *V. vimba* — внесена до Червоної книги України.

Ключові слова: риби, Середній Дніпро, видовий склад, чисельність, біологічні інвазії, Червона книга України.

Зміни європейського прісноводного іхтіоценозу, що відбулися у ХХ ст., носять чітко виражений характер, а тому можна визначити певні закономірності динаміки фауни і чисельності популяцій у сучасний період. Це скорочення кількості акваторій з багатим видовим складом, насиченість іхтіофауни інвазійними видами, що відіграють все більшу роль в екосистемах, критичне зниження частки видів з довгими нерестовими міграціями, вимирання рідкісних видів, що супроводжується універсалізацією фауни [31—34, 37]. Зрозуміло, що тією чи іншою мірою ці тенденції притаманні і рибному населенню річкової системи Дніпра, для якої характерна деформація історично сформованого видового складу [5, 14, 16, 17], що супроводжується появою низки чужорідних видів [7, 30, 35, 36]. У результаті, до початку ХХІ ст. відбулися зміни не лише структури іхтіофауни і чисельності популяцій, але й скорочення запасів більшої частини цінних промислових риб [12]. Спусковим механізмом цих процесів стало велике гідробудівництво 1950—1970-х рр.: зарегулювання русла Дніпра та його приток, спрямлення малих річок, осушення верхових боліт [22]. Це швидко призвело до зміни історично сформованих річкових екосистем і з часом стало причиною формування регресивних сукцесій, що активно продовжуються і зараз. Не є винятком і басейн верхньої частини Середнього Дніпра, у межах якого розташовані три водосховища, а всі притоки, крім основного русла Десни, тією чи іншою мірою зарегульовані.

Водночас, проблемі негативних змін середньодніпровського іхтіоценозу присвячено не так вже й багато наукових робіт. Здебільшого сучасні іхтіологічні дослідження стосуються або окремих приток [8—11, 14, 23, 28], або це анотовані списки видів [15, 16], при аналізі яких змінам фауни приділено недостатньо уваги, тоді як узагальнюючі роботи, які мають на меті визначити тенденції зміни угруповань риб Середнього Дніпра у контексті динаміки європейської фауни, відсутні. Відтак, це дослідження охоплює верхню частину басейну Середнього Дніпра, що включає річкову систему у межах Лісостепу від Ірпеня і Десни на півночі до Сули і Тямина на півдні. Воно поєднує суто фауністичний підхід з аналізом відносної чисельності видів, що дозволило більш точно виявити закономірності зміни середньодніпровського іхтіоценозу, порівнявши їх із загальноєвропейськими тенденціями.

Матеріал і методика досліджень

Аналіз видового складу і чисельності популяцій риб нативного іхтіоценозу за період з 1920-х до початку 1970-х років проведено на основі літературних даних [2, 3, 15, 16, 25] щодо їх видового складу у руслі Се-

реднього Дніпра (від Кременчуцького до нижньої частини Київського водосховища) та української частини р. Десни. Також використано літературні дані про видовий склад та відносну чисельність риб у річках Остер, Ірпінь, Стугна, Трубіж, Супій, Рось, Вільшанка, Сула, Удай та Тясмин до утворення Канівського водосховища (1971—1972 рр.) за результатами лову мальковою волокушею [19, 21].

Сучасний стан рибного населення верхньої частини Середнього Дніпра оцінювали на основі оригінальних даних і за матеріалами публікацій щодо рибного населення зазначених вище річок у період кризового стану (2001—2021 рр.). Сучасний список видів риб русла верхньої частини Середнього Дніпра складено за матеріалами [16, 17, 25] з доповненням даних по *Lepomis gibbosus* [1, 27]. Оцінка видового складу риб Десни у межах України базується на низці джерел [15, 24, 26], розширених оригінальними відомостями по *Eudontomyzon mariae* та *Vimba vimba*. Інформація щодо видового складу та співвідношення видів риб по решті річок була взята з наступних джерел: р. Рось [8, 9] з доповненням *Petroleisciscus borysthenticus*, р. Сула [6, 29], р. Удай [18], Трубіж і Супій [11], Стугна [28], Ірпінь [10], Остер [14]. Дані з видового складу та кількісному співвідношенню видів риб у р. Сейм були отримані за результатами ловів іхтіологічним сачком, здійснених восени 2021 р. Усього було піймано 1954 екз. з 11 створів, що охоплюють нижню та середню течію річки. Аналогічно було оцінено кількісне співвідношення видів риб у р. Ірпінь, де у 2017—2019 рр. на п'яти створах у нижній та середній течії було піймано 1453 екз.

З'ясування особливостей видового складу проведено за канонами порівняльного аналізу, що передбачає досягнення максимальної сумісності минулих і сучасних даних, і не мало на меті надання повних видових списків.

Видове різноманіття іхтіоценозів оцінено за наступними індексами: індекс різноманіття Шеннона:

$$I = -\sum p_i \log_2 p_i,$$

де p_i — частка особин i -го виду;

індекс домінування Сімпсона:

$$D = 1 - \sum p_i^2,$$

показник вирівняності за Пієлу:

$$H' = \frac{I}{\ln S},$$

де I — індекс Шеннона, S — кількість видів в угрупованні.

Ступінь відмінності іхтіофаун річок за видовим складом визначали за коефіцієнтом Жаккара:

$$K = \frac{c}{a+b-c},$$

де a — кількість видів у першій річці, b — кількість видів у другій річці, c — кількість видів, спільних для обох річок.

Результати досліджень

Зміни видового складу. У річковій системі верхньої частини Середнього Дніпра з 1930 по 2020 р. зареєстровано один вид Cyclostomata та 69 видів Actinopterygii, що належать до 12 рядів та 17 родин. Через недостатню вивченість і відсутність у фондах зоологічних музеїв зборів, що дозволяють реконструювати поширення у 1930—1972 рр. *Romanogobio albipinnatus*, *Phoxinus phoxinus* і *Cottus gobio*, ці види не розглядали. Триплоїдна гіногенетична форма карася *Carassius gibelio* також не включена в аналіз, як і *Hypophthalmichthys molitrix*, *H. nobilis* та *Stenopharyngodon idella*, оскільки три останніх самовідтворюваних популяцій у басейні Дніпра не утворюють.

Відтак динаміку іхтіоценозу аналізували за 63 видами круглоротих і променеперих риб (табл. 1). З них у руслі Дніпра за весь період досліджень виявлено 62, у Десні 57, у середніх річках Росі та Сулі — 38, у малих річках притоках першого порядку (Ірпені, Стугні, Трубежі, Супої, Вільшанці, Тясміні) виявлено від 25 до 35, у середньому 31,7 виду, а у притоках другого порядку (Сеймі, Острі, Удаї) — 21—26, у середньому 23,3 виду (табл. 2). У цілому спостерігається чітка тенденція скорочення кількості видів у річці із зменшенням її розмірів.

Динамічна складова видового складу виявилася досить високою. Починаючи з 1930-х років, у верхній частині басейну Середнього Дніпра зникло сім видів і надійно закріпилися 18, що становить відповідно 11,1 і 28,6 % загальної кількості. Таким чином, незмінна частина іхтіоценозу складає 60,3 %. У середньому по річках стала компонента становить 55,5 %, на зниклі види припадає 22 % і на ті, що з'явилися — 22,5 %, в абсолютних величинах це становить відповідно 19,8, 7,9 і 7,3 виду. В окремих річках є певні відмінності (рис. 1).

У 1930—1972-х рр. по басейну загалом виявлено 53 види, а після 2001 р. — 56 (див. табл. 2). На тлі незначного збільшення кількості, відбулися істотні зміни видового складу. З кінця 1930-х рр. перестали зустрічатися *Acipenser gueldenstaedtii*, *A. stellatus*, *Huso huso*, *Salmo trutta*, *Alosa immaculata*, *Anguilla anguilla* і *Rutilus frisii*. Згодом це було компенсовано низкою інвазійних видів. Наприкінці 1960-х років у басейні з'явилися *Carassius auratus*, *Clupeonella cultriventris*, *Neogobius melanostomus*, *Pungitius pungitius*. У 1970—1980-х рр. широко поширились *Syngnatus abaster*, *Gasterosteus aculeatus*, *Neogobius fluviatilis*, які епізодично відзначались і раніше. У 2001—2021 рр. у басейні почали траплятися *Lepomis gibbosus*, *Ponticola kessleri*, *Mesogobius batrachocephalus*, *Benthophilus nudus*, *Benthophiloides brauneri*, *Knipowitschia longicaudata* і *K. caucasica*, масово почали реєструвати *Percottus glenii*, *Pseudorasbora parva*, *Babka gymnotrachelus*.

Таблиця 1

Екологічні і біологічні характеристики круглоротих і променеперих риб верхньої частини басейну Середнього Дніпра, що були проаналізовані у роботі

Види	Характеристики					
	1	2	3	4	5	6
Мінога українська <i>Eudontomyzon mariae</i>	А	О	ЗП	Д	?	Р
Осетер руський <i>Acipenser gueldenstaedtii</i>	А	Д	ЗП	Д	Б	Р
Севрюга <i>Acipenser stellatus</i>	А	Д	ЗП	Д	Б	Р
Стерлядь <i>Acipenser ruthenus</i>	А	С	ЗП	Д	Б	Р
Білуга <i>Huso huso</i>	А	Д	ЗП	Д	Б	Р
Оселедець чорноморський <i>Alosa immaculata</i>	А	Д	А	С	П	Р
Тюлька <i>Clupeonella cultriventris</i>	І	О	ПК	К	П	Л
Кумжа (лосось чорноморський) <i>Salmo trutta</i>	А	Д	ЗП	С	П	Р
Щука <i>Esox lucius</i>	А	О	ГА	С	Х	Л
Лящ <i>Abramis brama</i>	А	С	ЗП	Д	Б	Л
Плоскирка <i>Blicca bjoerkna</i>	А	О	ЗП	Д	Б	Р
Синець <i>Ballerus ballerus</i>	А	О	ЗП	С	П	Р
Білоочка <i>Ballerus sapa</i>	А	О	ЗП	Д	Б	Р
Рибець <i>Vimba vimba</i>	А	С	ЗП	Д	Б	Р
Білизна <i>Aspius aspius</i>	А	О	ЗП	Д	Х	Р
Плітка <i>Rutilus rutilus</i>	А	С	ЗП	Д	Б	Л
Вирезуб <i>Rutilus frisii</i>	А	С	ЗП	Д	Б	Р
Краснопірка <i>Scardinius erythrophthalmus</i>	А	О	ЗП	Д	П	Л
Ялець звичайний <i>Leuciscus leuciscus</i>	А	О	ЗП	К	П	Р
В'язь <i>Leuciscus idus</i>	А	С	ЗП	Д	Б	Р
Головень <i>Squalius cephalus</i>	А	О	ЗП	С	П	Л
Бобирець <i>Petroleuciscus borysthenticus</i>	А	О	ЗП	К	В	Л
Гольян озерний <i>Rhynchocypris percniurus</i>	А	О	ЗП	К	В	Л
Підуст звичайний <i>Chondrostoma nasus</i>	А	С	ЗП	Д	Б	Р
Марена дніпровська <i>Barbus borysthenticus</i>	А	О	ЗП	Д	Б	Р
Верховодка <i>Alburnus alburnus</i>	А	О	ЗП	К	П	Л
Вівсянка <i>Leucaspius delineatus</i>	А	О	ЗП	К	В	Л
Бистрянкa звичайна <i>Alburnoides bipunctatus</i>	А	О	ЗП	К	П	Р
Чехоня <i>Pelecus cultratus</i>	А	С	ЗП	С	П	Р
Гірчак далекосхідний <i>Rhodeus sericeus*</i>	А	О	СП	К	Р	Л

Продовження табл. 1

Види	Характеристики					
	1	2	3	4	5	6
Карась звичайний <i>Carassius carassius</i>	А	О	ЗП	Д	В	Л
Карась китайський <i>Carassius auratus</i>	І	О	СП	С	П	Л
Сазан <i>Cyprinus carpio</i>	А	О	СП	Д	Б	Л
Лин <i>Tinca tinca</i>	А	О	ЗП	С	Б	Л
Пічкур звичайний <i>Gobio gobio</i>	А	О	ЗП	К	Б	Р
Чебачок амурський <i>Pseudorasbora parva</i>	І	О	СП	К	В	Л
Щипівка звичайна <i>Cobitis taenia</i>	А	О	ЗП	К	Б	Л
Щипівка золотиста <i>Sabanejewia aurata</i>	А	О	ЗП	К	Б	Р
В'юн звичайний <i>Misgurnus fossilis</i>	А	О	ЗП	С	Б	Л
Слиж європейський <i>Nemachilus barbatulus</i>	А	О	ЗП	К	Б	Л
Окунь річковий <i>Perca fluviatilis</i>	А	О	ЗП	С	Х	Л
Судак річковий <i>Stizostedion lucioperca</i>	А	О	ЗП	Д	Х	Л
Йорж звичайний <i>Gymnocephalus cernuus</i>	А	О	ЗП	С	Б	Л
Йорж Балоня <i>Gymnocephalus baloni</i>	А	О	ЗП	С	Б	Л
Йорж-носар <i>Gymnocephalus acerinus</i>	А	О	ЗП	Д	Б	Р
Сонячний окунь <i>Lepomis gibbosus</i>	І	О	НА	К	В	Л
Бичок-пісочник <i>Neogobius fluviatilis</i>	І	О	ПК	К	В	Л
Бичок-кругляк <i>Neogobius melanostomus</i>	І	О	ПК	К	В	Л
Бичок-цуцик <i>Proterorhinus marmoratus</i>	І	О	ПК	К	В	Л
Бичок-гонець <i>Babka gymnotrachelus</i>	І	О	ПК	К	В	Л
Бичок-головач <i>Ponticola kessleri</i>	І	О	ПК	К	В	Л
Бичок-жаба <i>Mesogobius batrachocephalus</i>	І	О	ПК	С	В	Л
Пуголовка гола <i>Benthophilus nudus</i>	І	О	ПК	К	В	Л
Пуголовочка Браунера <i>Benthophiloides brauneri</i>	І	О	ПК	К	В	Л
Кніповичія довгохвоста <i>Knipowitschia longicaudata</i>	І	О	ПК	К	В	Л
Кніповичія кавказька <i>Knipowitschia caucasica</i>	І	О	ПК	К	В	Л
Ротань <i>Percottus glenii</i>	І	О	СП	К	В	Л
Минь <i>Lota lota</i>	А	О	ГА	С	Х	Р
Вугор річковий <i>Anguilla anguilla</i>	А	Д	А	Д	Б	Л
Сом звичайний <i>Silurus glanis</i>	А	О	ЗП	Д	Х	Л
Колючка багатоголкова <i>Pungitius pungitius*</i>	І	О	ГА	К	В	Л

Продовження табл. 1

Види	Характеристики					
	1	2	3	4	5	6
Колючка триголкова <i>Gasterosteus aculeatus</i>	I	O	ГА	К	В	Л
Іглиця пухлощока <i>Syngnathus abaster</i>	I	O	ПК	К	В	Л

Примітка. 1: А — аборигенний, І — інвазійний (алохтони останніх 100 років); 2: Д — далекомігруючий (діадромний), С — середньомігруючий; О — осілий; 3: ПК — понто-каспійський, А — атлантичний, ЗП — західнопалеарктичний, СП — східнопалеарктичний, ГА — голарктичний, НА — неарктичний; 4: Д — довгоциклічний (дозріває у 4—5 і більше років), С — середньоциклічний (у 2—4 роки), К — короткоциклічний (в 1—2 роки); 5: Х — хижий, Б — бентосоїдний, П — планктоноїдний, В — всеїдний, Р — рослиноїдний; 6: Р — реофільний, Л — лімнофільний; * — у роботі вид розглядається у широкому сенсі, а не на рівні вікарних форм.

Середня кількість видів на річку за аналізований період змінилася мало. У середині ХХ ст. вона дорівнювала 26,9. У руслі Дніпра мешкало 49 видів, у Десні — 44, Росі — 30, Сулі — 29. В Ірпені, Стугні, Трубежі, Супої, Вільшанці і Тясміні у середньому виявлено по 24 види, у притоках другого порядку Сеймі, Острі і Удаї — по 18. У перші два десятиріччя ХХІ ст. середня кількість видів у річкових системах становила 27,4, при цьому у руслі Дніпра вона знизилась до 47, у Десні і Росі зросла відповідно до 52 і 33, а у Сулі не змінилась. У малих річках — притоках першого і другого порядків середнє значення також практично не змінилось і становило відповідно по 23,8 і 17,7 виду.

За останні 50 років кожен аборигенний вид у середньому зменшив свою присутність в одній — двох річках ($M = 1,51$; $SE = 0,34$; $p < 0,001$), а кожен інвазійний розширив зону проживання більш ніж на чотири річки ($M = 4,1$; $SE = 0,96$; $p < 0,001$). *C. carassius* перестав зустрічатися у девяти із 11 річок, *L. idus* у восьми із 13, *L. leuciscus* у семи із 12, *G. acerinus* у пяти із 11, *Ch. nasus* у чотирьох з шести річок. Не змінили або ненабагато збільшили присутність 18 із 45 аборигенних видів (рис. 2). За цей період найбільше розселилися *P. parva* (по всіх річках), *B. gymnotrachelus* знайдений у десяти, *P. glenii* у девяти, *G. aculeatus* і *P. pungitius* відповідно у восьми і семи річках.

Зміни іхтіофауни зумовлені зарегулюванням річок, а отже чітко пов'язані з біологічними особливостями видів (табл. 3). У річковій системі Середнього Дніпра перестали зустрічатися далекі мігранти. Види, які мігрують на середні відстані, стали зустрічатися значно рідше, а *R. frisii* взагалі зник. Натомість масово з'явилися осілі інвазійні види, що походять з понто-каспійського, східно-азійського та північно-американського регіонів. Їхня частка у сучасному списку риб зросла до 30,1 % порівняно з 10,2 % на початок 1970-х рр. Види, схильні до далеких та середньопотражних нерестових міграцій — це переважно довгоциклічні авто-

Таблиця 2
 Зміни видового складу іхтіофауни у річках верхньої частини басейну Середнього Дніпра з середини XX ст.
 по перші десятиріччя XXI ст.

Види риби	Дніпро	Десна	Остер	Ірпін	Стугна	Трубіж	Супій	Рось	Вільшанка	Сула	Удай	Тясмин
<i>E. mariae</i>	1 0	1 1		1 0					1 0			
<i>A. gueldenstaedtii</i>	1 0	1 0										
<i>A. stellatus</i>	1 0	1 0										
<i>A. ruthenus</i>	1 0	1 1										
<i>H. huso</i>	1 0	1 0										
<i>A. immaculata</i>	1 0											
<i>C. cultriventris</i>	1 1	0 1			1 1	1 0	1 0		1 0	1 0		
<i>S. trutta</i>	1 0											
<i>E. lucius</i>	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1
<i>A. brama</i>	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 0	1 1	1 0	1 1		1 0

Продовження табл. 2

Види риб	Дніпро	Десна	Остер	Ірпінь	Стугна	Трубіж	Супій	Рось	Вільшанка	Сула	Удай	Гясмин
<i>B. bjoerkna</i>	1 1	1 1	1 0	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	0 1	1 1
<i>B. ballerus</i>	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 0	1 1	1 1	1 1
<i>B. sapa</i>	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1
<i>V. vimba</i>	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 0	1 1	1 1	1 1	1 1
<i>R. rutilus</i>	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1
<i>R. frisii</i>	1 0	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1
<i>L. leuciscus</i>	1 0	1 1	1 0	1 1	1 0	1 0	1 0	1 1	1 0	1 1	1 0	1 0
<i>L. idus</i>	1 1	1 1	1 0	1 0	1 0	1 0	1 0	1 1	1 0	1 1	1 1	1 0
<i>S. cephalus</i>	1 1	1 1	1 1	1 1	0 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 0	1 0
<i>P. borysthenticus</i>	1 0	1 1	1 1	1 0	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 0	1 0
<i>Ch. nasus</i>	1 1	1 1	1 0	1 1	1 1	1 1	1 0	1 1	1 0	1 1	1 0	1 0

Продовження табл. 2

Види риб	Дніпро	Десна	Остер	Ірпінь	Ступна	Трубіж	Супій	Рось	Вільшанка	Сула	Удай	Гясмин
<i>S. erythrophthalmus</i>	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1
<i>A. alburnus</i>	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1
<i>P. cultratus</i>	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	0 1	1 1	1 1	1 1	1 1
<i>A. bipunctatus</i>	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	0 1	1 1	1 1	1 1	1 0	1 0	1 0
<i>A. aspius</i>	1 1	1 1	1 1	1 1	1 0	1 0	1 1	1 1	1 0	0 1	0 1	0 1
<i>L. delineatus</i>	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 0	1 1	1 1
<i>T. tinca</i>	1 1	1 1	1 1	0 1	0 1	0 1	1 0	1 1	1 0	1 1	1 0	1 0
<i>G. gobio</i>	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 0	1 0	1 0	1 1
<i>B. borysthenticus</i>	1 0	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 0	1 0	1 0	1 1
<i>R. percipurus</i>	1 0	1 1	1 1	1 1	0 1	1 1	1 0	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1
<i>R. sericeus</i>	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1

Продовження табл. 2

Види риб	Дніпро	Десна	Остер	Ірпінь	Ступна	Трубіж	Супій	Рось	Вільшанка	Сула	Удай	Гясмин
<i>C. carassius</i>	1 0	1 1	1 0	1 0	1 0		1 0	1 0		1 1	1 0	1 0
<i>C. auratus</i>	0 1	0 1	1 1	0 1	0 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	0 1	1 1
<i>P. parva</i>	0 1	0 1	0 1	0 1	0 1	0 1	0 1	0 1	0 1	0 1	0 1	0 1
<i>C. carpio</i>	1 1	1 1	1 1	1 1	0 1	1 0		1 1	1 0	1 1		
<i>N. barbatulus</i>	1 1	1 1	0 1		1 1	1 1	1 0	1 1	0 1	1 0	1 1	1 1
<i>C. taenia</i>	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1
<i>S. aurata</i>	1 0	1 1	1 1	1 1	1 1	1 0				1 1	1 0	
<i>M. fossilis</i>	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 0		1 1	1 0	0 1
<i>S. glanis</i>	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1		0 1		0 1		
<i>L. lota</i>	1 1	1 1	1 1	0 1					1 0			
<i>A. anguilla</i>	1 0	1 0										

Продовження табл. 2

Види риб	Продовження табл. 2											
	Дніпро	Десна	Остер	Ірпінь	Ступна	Трубіж	Супій	Рось	Вільшанка	Сула	Удай	Гясмин
<i>S. lucioregca</i>	1 1	1 1		0 1	0 1			0 1	1 0	1 1	1 1	1 1
<i>P. fluviatilis</i>	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1
<i>G. cernuus</i>	1 1	1 1		1 1	1 1	1 0	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1
<i>G. baloni</i>	1 1	1 1				1 0	1 0					0
<i>G. acerinus</i>	1 1	1 1						1 1				
<i>L. gibbosus</i>	0 1			0 1								
<i>P. pungitius</i>	0 1	0 1		0 1	0 1	0 1	1 1	1 1	1 1	1 0	0 1	1 0
<i>G. aculeatus</i>	0 1	0 1		0 1	0 1			0 1	0 1	0 1	0 1	0 1
<i>S. abaster</i>	1 1	0 1			0 1				0 1	0 1		0 1
<i>P. glenii</i>	0 1	0 1	0 1	0 1	0 1	0 1	0 1		0 1			
<i>P. kessleri</i>	0 1	0 1						0 1	0 1	0 1		

Продовження табл. 2

Види риб	Дніпро	Десна	Остер	Ірпінь	Слугна	Трубіж	Супій	Рось	Вільшанка	Сула	Удай	Тясмин
<i>N. melanostomus</i>	0 1	0 1		1 1	1 1	1 1	1 1	1 0		1 1		1 1
<i>N. fluviatilis</i>	1 1	1 1	1 0	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1		1 1
<i>B. gymnotrachelus</i>	0 1	0 1		0 1	0 1	0 1	0 1	0 1	0 1	0 1		0 1
<i>P. marmoratus</i>	1 1	0 1	0 1	0 1	0 1	1 1	1 1	1 1	1 1	0 1		0 1
<i>M. batrachosephalus</i>	0 1	1 0		1 1	1 1	1 1	1 1	0 1		0 1		0 1
<i>B. nidius</i>	0 1	1 1		1 1	1 1	1 1						
<i>B. braueri</i>		0 1										
<i>K. longicaudata</i>	0 1	1 1										
<i>K. caucasica</i>	0 1											

Примітка. 1 — вид присутній, 0 — вид не знайдено; над рискою — у 1930—1970-х рр., під рискою — 2000—2021 рр.

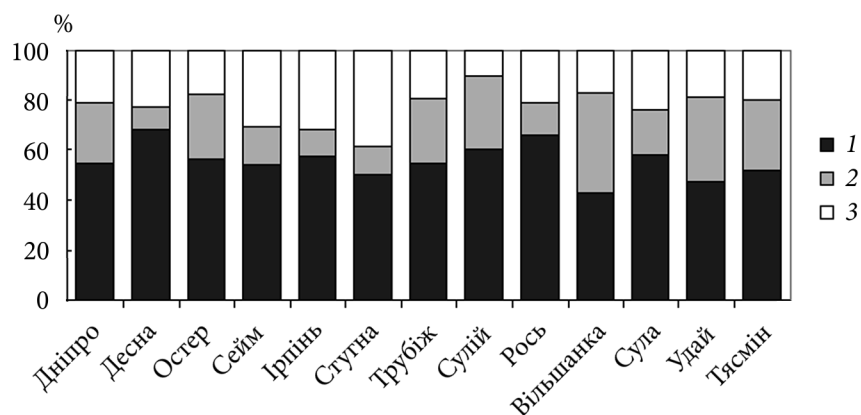


Рис. 1. Частки сталих (1), зниклих (2) видів і тих, що з'явилися (3) у річках верхньої частини Середнього Дніпра після 1970-х рр.

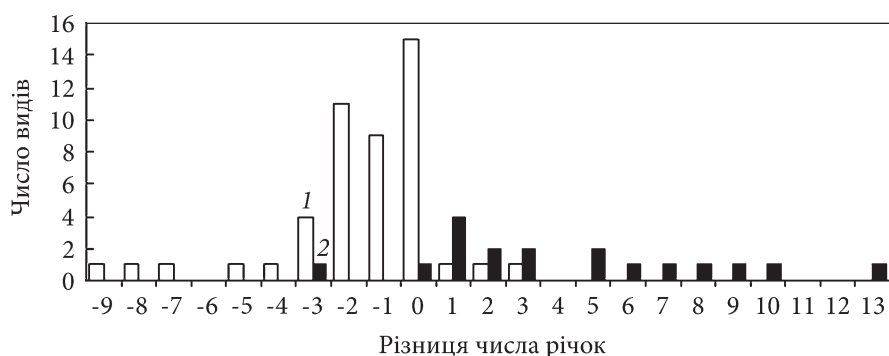


Рис. 2. Зміна кількості річок, у яких було виявлений певний аборигенний (1) або інвазивний (2) вид за 50-річний період

хтонні західнопалеарктичні види, яким властивий бентосоїдний спосіб живлення та реофіліяльність. Наразі вони поступаються алохтонним (східнопалеарктичним, голарктичним і понто-каспійським) короткоциклічним видам, для яких характерна всеїдність і розмноження в умовах відсутності течії.

Відмінності видового складу іхтіоценозів річкових систем у нативний та кризовий періоди оцінені за допомогою індексу Жаккара (рис. 3). Виявлено три основні кластери. Перший об'єднує великі річки басейну Середнього Дніпра і Десни, у кожній з яких зустрічається не менше двох третин загального списку видів дослідженого регіону. Другий кластер поєднує малі річки з видовим складом середини ХХ ст., а третій відображає іхтіофауну малих річок у ХХІ ст.

Значення індексу Жаккара, отримані при попарному порівнянні видового складу річок у середини ХХ ст., на початку ХХІ ст., а також між цими періодами, наведені на рис. 4. За середніми значеннями всі три типи

вірогідно відрізняються. Найбільше середнє значення індексу Жаккара відмічене при порівнянні між періодами ($M = 0,475$; $SE = 0,008$; $N = 169$), найменше — при порівнянні початку ХХІ ст. ($M = 0,536$; $SE = 0,013$; $N = 78$), проміжне відображає відмінності видового складу річок середини

Таблиця 3

Динаміка видового складу риб у річковій системі верхньої частини Середнього Дніпра залежно від їх біологічних та екологічних характеристик з середини ХХ по початок ХХІ ст.

Характеристики	Кількість видів		Середня представленість видів у річках (%) та її стандартна похибка	
	ХХ ст.	ХХІ ст.	ХХ ст.	ХХІ ст.
Аборигенні	45	38	89,8±1,9	69,7±1,6 *
Інвазійні (у цілому)	6	18	10,2±0,2	30,1±1,6 *
східноазійські	1	3	2,2±0,6	11,1±1,1 *
солонуватоводні	6	14	8,0±1,4	18,8±1,9 *
американські	0	1	—	0,4±0,3
Далекі мігранти	6	—	1,6±1,1	—
Середні мігранти	8	7	15,4±1,0	9,7±0,8 *
Осілі	38	49	82,9±2,0	90,3±0,8 *
Західнопалеарктичні	39	34	79,1±1,7	59,4±1,5 *
Східнопалеарктичні	3	5	8,1±0,8	16,8±1,1*
Голарктичні	3	4	5,5±1,2	9,9±0,7 *
Понтокаспійські	5	12	6,8±1,1	13,7±1,7 *
Неарктичні	—	1	—	0,2±0,1
Атлантичні	2	—	0,5±0,3	—
Довгоциклічні	22	17	35,1±2,2	23,9±1,7 *
Середньоциклічні	13	12	26,5±1,1	24,0±1,1
Короткоциклічні	18	27	38,4±1,7	52,1±1,6 *
Хижі	6	6	11,9±4,4	12,9±2,9
Бентосоїдні	24	19	47,9±4,2	31,8±3,7 *
Планктоноїдні	12	10	22,9±2,5	20,8±3,7
Всеїдні	8	19	12,3±2,8	30,2±5,8 *
Рослиноїдні	1	1	4,1±1,2	4,2±1,5
Реофільні	23	17	47,3±2,1	34,0±1,5 *
Лімнофільні	29	39	52,7±2,1	65,8±1,5 *

П р и м і т к а. * Відмінності вірогідні на рівні $p < 0,001$.

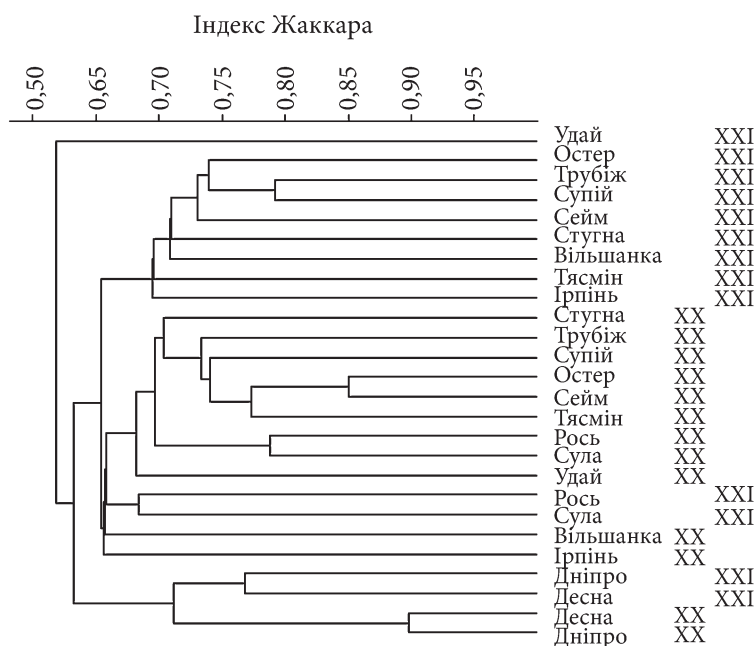


Рис. 3. Фенограма, що відображає ступінь відмінності видового складу річок у XX та XXI ст., розрахована за коефіцієнтом Жаккара. Кластеризація за алгоритмом UPGMA

XX ст. ($M = 0,585$; $SE = 0,015$; $N = 78$). Це означає, що змінився не лише видовий склад риб і рибоподібних верхньої частини Середнього Дніпра у межах кожної річки, а й характер розподілу видів по річках. За цей період видовий склад річок став більш одноманітним, причому універсальнізацію можна оцінювати на рівні щонайменше 4,9 % від загальної кількості видів.

Зміни відносної чисельності. Істотні зміни відбулися і у відносній чисельності риб у межах кожної річкової системи (табл. 4). Кількість інвазійних видів в уловах зросла на порядок і зараз у малих і середніх річках на них припадає близько 25 % (табл. 5). Відповідно, різко зменшилась частка автохтонних західнопалеарктичних реофільних видів, особливо тих, що характеризуються бентосоїдним способом живлення. На противагу їм зросла частка всеїдних алохтонних видів, особливо східнопалеарктичного походження. Останні зараз становлять трохи менше 50 % загальної кількості пійманих риб. Ще одна тенденція пов'язана зі зменшенням частки риб із вираженими нерестовими міграціями, натомість зростає частка особин осілих видів.

Зміна середньої частки аборигенних видів виявилася невірогідною ($M = 0,81$, $SE = 0,54$, $p > 0,05$), тоді як інвазійних — вірогідною з високим рівнем значущості ($M = 2,22$; $SE = 0,73$; $p < 0,01$, рис. 5). Це пов'язано з тим, що серед аборигенів є не лише масові види, що суттєво постраждали у ми-

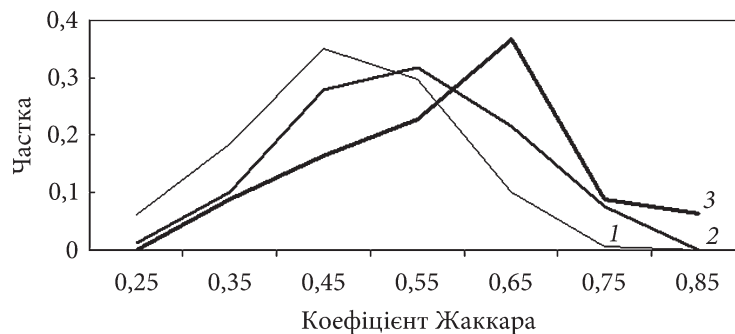


Рис. 4. Розподіл значень індексу Жаккара при попарних порівняннях видового складу рибного населення річок верхньої частини Середнього Дніпра: 1 — між XX і XXI ст.; 2 — на початку XXI ст.; 3 — у середині XX ст.

нулому (насамперед *G. gobio*, *L. delineatus*, *R. rutilus*, *A. brama* та *B. bjoerkna*), але й види, представленість яких в уловах зросла, тобто *A. alburnus*, *R. sericeus*, *C. taenia* і *P. fluviatilis*. У той же час зросла і питома вага в уловах всіх інвазійних видів (за винятком *C. cultriventris*). Особливий інтерес викликає ситуація зі *C. taenia*, відносна чисельність якої зросла у 3,5 разу. Є всі підстави вважати, що це сталося за рахунок інвазії криптичної поліплоїдної форми з басейну Дунаю.

Динаміка різноманіття. За період з початку 1970-х рр. і по теперішній час різноманітність видових угруповань у межах річок суттєво змінилась. Це проявилось у вірогідному збільшенні значення індексу різноманіття Шеннона та показника вирівняності за Пієлу (табл. 6). Оскільки середня кількість видів в уловах у різні періоди однакова, то очевидно, що збільшення різноманіття пов'язане з більшою вирівняністю розподілу видів за частотою, збільшенням вкладу у минулому нечисленних видів і зниженням частки видів, що домінували за чисельністю.

Обговорення результатів

З середини XX ст. і до перших десятиліть XXI ст. у рибному населенні верхньої частини басейну Середнього Дніпра відбулися суттєві зміни видового складу та відносної чисельності. При цьому стандартні екологічні наслідки створення великих рівнинних водосховищ [5]: уповільнення течії, дефіцит кисню, евтрофікація та забруднення води, обмеження міграцій, знищення заплави та заболочування з одного боку стали згубними чинниками для багатьох аборигенних риб, з іншого виявилися нейтральними і навіть сприятливими для низки чужорідних, частина з яких була завезена людиною, а частина вселилася природним шляхом. У регіоні мешкає 18 з 50 адвентивних риб Європи, що утворюють самовідтворювані популяції [33], їх частка у списку Середнього Дніпра становить 30 %, а частка у загальній кількості особин — близько 25 %. Це перевищує середній показник європейської іхтіофауни, де звичайною є насиченість ве-

Таблиця 4
Частка (%) окремих видів в уловах у річках верхньої частини басейну Середнього Дніпра у 1971—1972 і 2000—2021 рр.

Види	Річки										
	Ірпінь	Остер	Сейм	Стугна	Трубіж	Супій	Рось	Вільшанка	Сула	Удай	Тясмин
<i>C. cultriventris</i>				2,0 1,0	0,2 0	0,1 0		0,4 -	0,2 -		
<i>E. lucius</i>	0,03 0,5	0,1 1,2	0,2 1,2	1,1 0,4	0,03 2,7	0,2 0,1	0,1 0,1	0,2 -	0,4 -	0,7 1,4	0,2 -
<i>A. brama</i>	0,2 0	2,6 7,0	1,8 0	18,6 0,1	0,6 0,2	2,7 0	0,5 0,1	17,5 -	2,1 -		1,7 0
<i>B. bjoerkna</i>	1,1 0,1	0,8 0	0,2 4,7	0,6 0,2	1,1 2,8	2 0,1	1,6 0,1	29,3 -	9,6 -	0 2,4	4,0 -
<i>B. ballerus</i>			0 3,1	0,2 0,04				0,1 -	0,2 -		
<i>V. vimba</i>							0,02	0,03			
<i>R. rutilus</i>	14,1 5,6	6,1 7,3	8,3 1,9	21,6 2,0	2,1 0,7	41,6 4,5	- 3,6	12,7 -	7,8 -	1,6 7,3	1,8 -
<i>L. leuciscus</i>		0,7	23,4	0,1	1,4	4,5	2,8	1,8	0,2	0,02	
<i>L. idus</i>		0	1,6	0	0	0	0,2	-	-	0	
		2	4,7	3,8	0,5	2,3	0,2	0,5	7,7	9,2	0,1
		0	0	0	0	0	0,1	-	-	12,0	-
<i>S. cephalus</i>	2,1 0,1	31,6 0,1	0,6 3,3	0 0,04	0,7 0,5	0,1 5,4	3,8 0,5	0,03 -	0,3 -	0,1 0	3,7 -

Продовження табл. 4

Види	Річки										
	Ірпінь	Остер	Сейм	Стугна	Трубіж	Супій	Рось	Вільшанка	Сула	Удай	Тясмин
<i>P. borysthenticus</i>							0,1 0				
<i>Ch. nasus</i>		0,3 0	5,0 0			0,5 0		0,03 -			
<i>S. erythrophthalmus</i>	1,6 6,7	0,1 6,8	0,1 6,5	4,4 2,8	4,5 0,8	3,1 2,0	1,8 1,6	21,0 -	2,7 -	0,7 5,4	7,0 -
<i>A. alburnus</i>	8,1 14,3	1,6 9,7	1,0 6,8	3,1 0,2	3,5 17,7	2,4 1,7	8,7 13,9	6,5 -	3,3 -	0,4 8,4	3,3 -
<i>P. cultratus</i>							0 0,03				
<i>A. bipunctatus</i>	24,2 1,4		0 0,2				0,01 0				
<i>A. aspius</i>			0,1 0,1	1,0 -	0,1 -		0,04 0,04	0,1 -			
<i>L. delineatus</i>	11,6 10,0	23,5 2,5	6,3 0	31,1 18,1	19,1 3,8	4,3 8,4	11,5 3,1	1,5 -	13,2 -	27,3 3,0	7,3 -
<i>T. tinca</i>		0,8 1,5	0,5 0,3	0 0,04	0 0,1	0,1 0	0,7 0,04	0,1 -	0,2 -	0,1 0	1,2 -
<i>G. gobio</i>	2,1 0,1	13,7 2,0	44,3 3,0	2,6 0,2	31,6 2,4	11,6 0	0,9 4,8	1,3 -	7,5 -	24,4 0	9,4 -

Продовження табл. 4

Види	Річки											
	Ірпінь	Остер	Сейм	Стугна	Трубіж	Супій	Рось	Вільшанка	Сула	Удай	Тясмин	
<i>R. perspurus</i>						0,04						
<i>R. sericeus</i>	32,6	15,3	2,0	0	27,2	8,5	58,3	1,2	36,1	34,6	56,9	
<i>C. carassius</i>	31,0	20,3	6,18	4,8	23,0	34,0	40,0	-	-	54,0	-	
<i>C. auratus</i>	0,1	0,1	0,1	0,1		0,1	0,5		2,3	0,1	1,2	
<i>P. parva</i>	0	0	0	0	0,3	0,2	0,3	0,2	0,1	0	-	
<i>C. carpio</i>	1,1	2,4	1,4	16,3	2,3	5,7	8,3	-	-	0,2	0,1	
<i>N. barbatulus</i>	0	0		0	0	0	0			0	-	
<i>C. taenia</i>	4,4	1,5		17,6	2,1	10,7	5,2	0,3	0,3	0	0,2	
<i>M. fossilis</i>	0,03			0	0,1		0,4	0,3	0,3	0,3	0,2	
<i>S. glanis</i>	0			2,2	0		0,6	-	-	0,2	-	
		0		0,6	0,2	0,1	0,1		1,2	0,3	0,2	
		0,1		0,1	1,4	0	0,03		1,9	0,3	1,3	
	0,8	0,4	0,1	1,0	2,2	1,0	0,5	0,8	0,3	4,0	-	
	4,6	7,0	2,3	0,9	6,5	5,3	0,8	-	0,2	0,02	0,1	
				0,2	1,1	0,1	0,01		0,2	0	-	
				0,2	1,5	0,7	0		-	0	-	
							0					0,1

Продовження табл. 4

Види	Річки										
	Ірпінь	Остер	Сейм	Стугна	Трубіж	Супій	Рось	Вільшанка	Сула	Удай	Тясмин
<i>L. lota</i>								0,1 —			
<i>S. lucioperca</i>				0 0,2			0 0,5	0,03 —	0,1 0		
<i>P. fluviatilis</i>	0,8 0,1	0,1 4,3	0,8 0,7	7,0 7,4	0,9 0,5	5,3 0,4	0,4 13,1	1,7 —	0,2 0	0,1 0,9	0,4 —
<i>G. cernuus</i>				0 6,6	0,2 0	1,3 1,1	0,04 1,2	0,2 —	1,3 0		
<i>G. acerinus</i>							0,01 0,01				
<i>P. glenii</i>	0 1,0	0 26,2	0 0,1	0 5,6	0 9,7	0 2,3					
<i>P. kessleri</i>	0 1,1						0 0,1				
<i>N. melanostomus</i>							0,01 0		0,01 0		
<i>N. fluviatilis</i>	0,5 0	0,8 0	0 0,2	0,8 0,2	3,1 5,3	5,5 4,3	0,6 1,3	1,9 —	0,8 0		0,2 —
<i>B. gymnotrachelus</i>	0 13,4	0 0,2	0 0,3	0 0,1	0 1,2	0 2,0	0 0,04				

Продовження табл. 4

Види	Річки										
	Ірпінь	Остер	Сейм	Ступна	Трубіж	Супій	Рось	Вільшанка	Сула	Удай	Тясмин
<i>P. marmoratus</i>				0 2,3	0,4 2,9	0,1 10,3	0,8 0,1	0,5 —			
<i>P. pungitius</i>	0 4,7	0 0,7		0 0,1	0 12,1	2,6 2,6	0 0,03		0,01 —		
<i>G. aculeatus</i>				0 8,1			0 0,8				
<i>S. abaster</i>				0 1,0							

Примітка. Над рискою — частка в уловах у 1971—1972 рр., під рискою — частка в уловах у 2000—2021 рр. «—» дані відсутні.

ликих водних систем інвазійними видами до 20 % [34]. Встановлена тенденція росту кількості інвазійних видів відображає загальну закономірність зниження чисельності популяцій та зменшення кількості автохтонних видів західнопалеарктичного походження на тлі зростання кількості алохтонних. Головним чином це східнопалеарктичні та понтокаспійські види, меншою мірою — голарктичні та неарктичні.

На цьому фауно-генетичному тлі насамперед постраждали види з вираженими міграціями. Це діадромні риби, що зникли у регіоні ще у 1930-х рр., і низка напівпрохідних видів, що згодом різко скоротили чисельність популяцій і навіть присутність у річках середньодніпровського басейну. Встановлена закономірність відповідає загальносвітовій тенденції зміни прісноводної іхтіофауни, особливо європейської, адже на цей час чисельність популяцій прохідних видів у Європі становить лише 7 % від початку ХХ ст. [32]. У басейні Середнього Дніпра депресивними виявилися великі за розмірами довгоциклічні види, для яких характерний бентосоїдний спосіб живлення і реофільні умови. Альтернативу їм складають благополучні всеїдні короткоциклічні осілі види, для розмноження яких не потрібна стрімка течія.

Динаміка видового складу та чисельності популяцій супроводжується змінами показників видового різноманіття та пов'язана зі збільшенням вирів-

няності у розподілах видів за зустрічальністю. У межах угруповань це призводить до збільшення різноманітності, а між угрупованнями, навпаки, до зменшення. Це означає, що в іхтіоценозах Середнього Дніпра відбувається перерозподіл біологічного різноманіття: збільшення альфа-різноманіття компенсується зменшенням бета-різноманіття.

Зміни угруповань прісноводних та прохідних риб у європейському масштабі за останні 200 років характеризуються наступними цифровими показниками [37]: середній чистий приріст склав 5,7 видів на водозбір, схожість європейської фауни збільшилася на 3,1 %. а середні зміни досягли 20 % загального видового складу. Показники динаміки іхтіофауни у верхній частині басейну Середнього Дніпра перевищують середньоєвро-

Таблиця 5

Середня представленість видів риб за періодами у річках верхньої частини Середнього Дніпра залежно від біологічних та екологічних характеристик

Характеристики видів	Чисельність (%)	
	Середина ХХ ст.	Початок ХХІ ст.
Аборигенні	97,8±0,75	74,7±6,91**
Інвазійні	2,1±0,74	25,3±6,73**
східноазійські	0,2±0,06	15,6±5,21**
солонуватоводні	1,9±0,73	9,6±3,61
Мігранти середні	18,8±4,71	6,5±2,5*
Осілі	81,1±4,7	93,5±2,4*
Західнопалеарктичні	72,6±6,25	39,8±2,37***
Східнопалеарктичні	25,1±6,43	49,6±3,47**
Голарктичні	0,5±0,25	4,7±1,84*
Понто-каспійські	1,7±0,54	5,9±2,58
Довгоциклічні	65±6,6	75,5±3,6
Середньоциклічні	5,1±2,6	8,8±2,7
Короткоциклічні	29,9±6,9	15,8±3,1
Хижі	2,0±0,84	4,45±1,73
Бентосоїдні	39,3±5,86	15,39±2,43**
Планктоноїдні	32,1±3,81	26,11±2,69
Всеїдні	1,7±0,92	20,5±5,55**
Рослиноїдні	24,8±6,41	33,6±7,11
Реофільні	27,1±5,93	5,2±2,1***
Лімнофільні	72,8±5,94	94,8±1,97***

* $p < 0,05$, ** $p < 0,01$, *** $p < 0,001$.

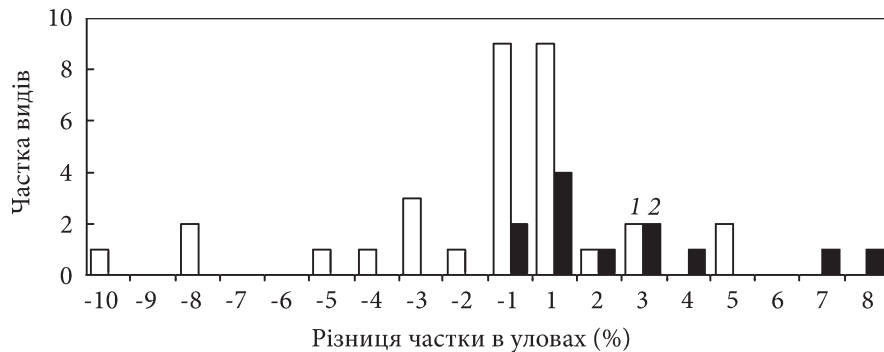


Рис. 5. Зміни середньої частки аборигенних (1) та інвазивних (2) видів в уловах за 50-річний період

пейські показники. Лише за останні 50—90 років чистий приріст кількості видів склав у середньому 7,9 видів на річку, подібність їхтїофауни регіону з урахуванням зникнення діадромних видів збільшилася на 4,9 %, а динамічна частина видового складу у річках у середньому дорівнювала 44,5 %. До цього слід додати, що частка інвазійних видів на Середньому Дніпрі явно вища, ніж у європейських водозборах.

Рибне населення Дніпра у масштабі Європи оцінюється як багате у видовому відношенні, причому з низьким рівнем загрози його втрати, хоч і на тлі вимирання окремих видів [31]. Подібна ситуація склалася у більшості рівнинних водозборів Центральної та Західної Європи. Натомість, показники змін видового складу риб басейну Середнього Дніпра та відповідно чисельності популяцій аборигенних видів, особливо у малих річках, перевершують середньоєвропейські показники. Це дає підстави вважати, що ризики втрат видів та загроза деформації видового складу у басейні Середнього Дніпра повинні розглядатися як середні і навіть високі, і це цілком природно — адже такого ступеня зарегулювання немає у жодному великому водозборі Європи.

Таблиця 6

Показники видового різноманіття рибного населення у системі верхньої частини Середнього Дніпра

Індекси	XX ст.		XXI ст.	
	<i>M</i>	<i>SE</i>	<i>M</i>	<i>SE</i>
<i>S</i>	0,775	0,017	0,813	0,025
<i>I</i>	0,802	0,03	0,913	0,039*
<i>H'</i>	0,262	0,008	0,302	0,016*

Примітка. *M* — середні значення, *SE* — стандартні похибки. * відмінності середніх вірогідні на рівні $p < 0,05$.

Проведене дослідження дозволяє виокремити групу видів, які в екологічних умовах Середнього Дніпра знаходяться у зоні найбільшого ризику. Вона включає автохтонні західнопалеарктичні види з довгими нерестовими шляхами і бентосоїдним живленням, які вперше дозрівають не раніше чотирьох років і розвиток ікри яких відбувається на швидкій течії у воді, насиченій киснем. Це як регіонально вимерлі види: *A. gaealdaenstaedtii*, *A. stellatus*, *H. huso* і *R. frisii*, так і види, що катастрофічно скоротили свою чисельність і різко обмежили поширення у басейні Дніпра (*A. ruthenus*, *V. vimba*, *C. nasus*, *L. idus*), ресурси яких у кращому разі становитимуть одиниці відсотка. Види цієї групи, за винятком *V. vimba*, чисельність популяцій якого у Дніпра зараз складає частки відсотка від рівня 1930— 50-х рр. [4, 13], включені до Червоної книги України. Слід врахувати, що окрім надмірного промислового вилову, причинами їх занепаду є насамперед об'єктивні екологічні обставини. Це означає, що з урахуванням реальності подальших трансформацій середньодніпровських екосистем стратегічні перспективи цих видів без заходів спеціальної охорони відсутні.

Всі реофільні види у верхній частині Середнього Дніпра тією чи іншою мірою знаходяться у депресивному стані. Однак, осілі короткоциклічні і особливо планктоноідні види цієї екологічної групи навіть у сучасних умовах здатні утворювати досить стійкі вузькоколяльні популяції на ділянках, де ще збереглася швидка течія. Одним з найвразливіших промисловим видом-реофілом цієї підгрупи є *P. cultratus*, який ще може зберегтися у відносно великій кількості за рахунок природного нересту у Десні та Верхньому Дніпрі, але лише за умови заходів спеціальної охорони, що передбачають заборону промислу.

Висновки

За останні 50 років у річковій системі верхньої частини Середнього Дніпра зникло сім аборигенних видів і з'явилося 18 інвазійних. Збільшення середньої кількості видів на річку складає 7,9, зменшення — 7,3, стала компонента — 19,8.

У середньому по річках частка інвазійних видів за цей період зросла з 10,1 до 30,2 %, а їх відсоток в уловах збільшився з 2,1 до 25,3 %.

Насамперед страждають автохтонні довгоциклічні бентосоїдні види з довгими нерестовими міграціями, стан популяцій яких є критичним.

Відбувся перерозподіл видового різноманіття, яке завдяки інвазіям збільшилося у межах річок, а за рахунок універсалізації фауни за індексом Жаккара зменшилося між річками на 4,9 %.

Показники динаміки видового складу риб басейну Середнього Дніпра та відповідно чисельності популяцій аборигенних видів перевершують середньоевропейські показники. Це дає підстави вважати, що ризики втрат видів та загроза деформації видового складу у басейні Середнього Дніпра мають розглядатися як середні і навіть високі.

Список використаної літератури

1. Афанасьев С.А., Гупало Е.А., Мантурова О.В. Расселение и особенности биологии солнечного окуня *Lepomis gibbosus* (Perciformes: Centrarchidae) в водоемах Киева. *Гидробиол. журн.* 2017. Т. 53, № 1. С. 16—27.
2. Белінг Д. Дніпро та його рибні багатства. Київ : ВУАН, 1935. 164 с.
3. Белінг Д. Матеріали до аналізу рибного населення р. Десни та водойм її долини. 1. Іхтіофауна р. Десни. *Зб. праць Зоол. музею.* 1936. № 16. С. 93—106.
4. Верлатый Д.Б., Межжерин С.В., Федоренко Л.В. Видовой состав и численность проходных и пресноводных рыб Нижнеднепровской эстуарной системы: динамика в XX ст. в сравнении с Нижним Дунаем. *Вестн. зоологии.* 2009. Т. 43, № 3. С. 231—244.
5. Водохранилища и их воздействие на окружающую среду / отв. ред. Г.В. Воропаев, А.Б. Авакян. Москва : Наука, 1986. 325 с.
6. Гупало О.О., Трилис В.В. Склад іхтіофауни пониззя р. Сули за сучасних умов гідрологічного режиму. Тези доп. V Всеукр. наук. конф. з міжнар. участю «Проблеми гідрології, гідрохімії, гідроекології», присвяченої 100-річчю від дня заснування Національної академії наук України (13—14 листоп. 2018 р., Київ). Київ, 2018. С. 161—162.
7. Жукинский В.Н., Харченко Т.А., Ляшенко А.В. Адвентивные виды и изменение ареалов аборигенных гидробионтов в поверхностных водных объектах Украины: сообщ. 2. Лучеперые рыбы. *Гидробиол. журн.* 2007. Т. 43, № 4. С. 3—24.
8. Куцоконь Ю.К. Дослідження рибного населення річки Рось. *Вісн. Київ. ун-ту ім. Тараса Шевченка. Біологія.* 2004. № 42—43. С. 34—36.
9. Куцоконь Ю.К., Циба А.О. Сучасний видовий склад рибного населення правих приток Середнього Дніпра: Росі та Стугни. *Сучасні проблеми теоретичної та практичної іхтіології.* Тези IV Міжнар. іхтіол. наук.-практ. конф. (7—11 вер. 2011 р., Одеса). Одеса : Фенікс, 2011. С. 146—149.
10. Куцоконь Ю.К., Циба А.О., Скворчинський А.О. Зміни видового складу іхтіофауни Ірпіня (басейн Дніпра) протягом останнього століття. *Наук. вісн. Чернівець. ун-ту. Біологія. (Біологічні системи).* 2012. Т. 4, вип. 4. С. 507—510.
11. Куцоконь Ю.К., Циба А.О., Подобайло А.В., Паньков А.В. Сучасний видовий склад рибного населення лівих приток Середнього Дніпра: Супій і Трубіж. *Biol. Systems.* 2016. Vol. 8, Is. 2. P. 228—232.
12. Межжерин С.В. Животные ресурсы Украины в свете стратегии устойчивого развития: аналитический справочник. Киев : Логос, 2008. 282 с.
13. Межжерин С.В., Верлатый Д.Б. Проходные и пресноводные рыбы Нижнеднепровской эстуарной системы в начале XXI ст. *Вестн. зоологии.* 2018. Отд. вып. 36. 90 с.
14. Межжерін С.В., Кокодій С.В., Луценко Д.С., Циба А.О. Видовий склад та відносна чисельність риб в р. Остер (басейн р. Десни): аналіз за 50 років. *Вісн. ОНУ. Біологія.* 2021. 26. Вип. 1 (48). С. 73—85.
15. Мовчан Ю.В. Сучасний склад іхтіофауни басейну Верхнього Дніпра (фауністичний огляд). *Зб. праць Зоол. музею.* 2012. № 43. С. 35—50.
16. Мовчан Ю.В., Романь А.М. Сучасний склад іхтіофауни басейну Середнього Дніпра (фауністичний огляд). *Там же.* 2014. № 45. С. 25—45.
17. Озінковська С.П., Котовська Г.О., Христенко Д.С., Полторацька В.І. Видовий склад молоді риб Кременчуцького водосховища. *Рибогосп. наука України.* 2009. № 4. С. 15—20.
18. Подобайло А.В. Рибне населення середньої течії р. Удай. *Сучасні проблеми теоретичної і практичної іхтіології.* Тези I Міжнар. іхтіол. наук.-практ. конф. (18—20 вер. 2008 р., Канів). Канів, 2008. С. 115—118.
19. Полтавчук М. А. О рыбном населении малых рек Лесостепи Среднего Приднепровья Украинской ССР. *Зб. праць Зоол. музею.* 1976. № 36. С. 43—53.

20. Полтавчук М. А. Рыбы (Pisces) малых рек Правобережного Полесья УССР. Сообщение III. Видовой состав рыбного населения правобережных притоков нижнего течения Припяти и Среднего Днепра. *Вестн. зоологии*. 1976. № 4. С. 72—77.
21. Полтавчук М.А., Щербуха А.Я. Ихтиофауна притоков Десны в рыбохозяйственном кадастре СССР. *Там же*. 1988. № 2. С. 24—29.
22. Романенко В.Д., Окслюк О.П., Жукинський В.Н. и др. Экологическая оценка воздействия гидротехнического строительства на водные объекты. Киев : Наук. думка, 1990. 256 с.
23. Романь А., Куцоконь Ю., Подобайло А. Ретроспективний аналіз сучасного стану іхтіофауни басейнів річок Вільшанка і Тясмін. *Біол. студії*. 2017. Т. 11, № 2. С. 125—136.
24. Ситник Ю.М., Шевченко П.Г., Новіцький Р.О. та ін. Видовий склад іхтіофаун верхньої частини Канівського водосховища та пригірлової частини р. Десни. *Вісн. Дніпропетр. ун-ту. Біологія. Екологія*. 2012. Т. 20, № 2. С. 80—88.
25. Смірнов А. І. Антропообумовлені зміни складу іхтіофауни Дніпра у районі Києва з середини ХІХ до кінця ХХ ст. *Вісн. Нац. наук.-природ. музею*. 2001. № 1. С. 142—146.
26. Ткаченко В.О., Ситник Ю.М., Соляник О.В. та ін. Сучасний стан іхтіофауни р. Десна в межах України. *Рибогосп. наука України*. 2008. № 3. С. 46—52.
27. Цыба А. А. Популяция солнечного окуня *Lepomis gibbosus* (Pisces, Centrarchidae) обнаружена в водоеме Киевской области. *Вестн. зоол.* 2011. Т. 45, № 5. С. 462.
28. Цыба А. О. Сучасна іхтіофауна р. Стугна як віддзеркалення стану рыбного населення малих річок басейну Середнього Дніпра : автореф. дис. ... канд. біол. наук. Київ, 2014. 23 с.
29. Щербак В.И., Семенюк Н.Е., Рудик-Леусская Н.Я. Акваландшафтное и биологическое разнообразие Национального природного парка «Нижнесульский», Украина. Киев : Фитосоциоцентр, 2014. 266 с.
30. Alexandrov B., Boltachev A., Kharchenko T., et al. Trends of aquatic alien species invasions in Ukraine. *Aquatic Invasions*. 2007. Vol. 2, Iss. 3. P. 215—242.
31. Costa M. J., Pedro G. D. Segurado P. B. Major threats to European freshwater fish species. *Sci. Tot. Environment*. 2021. 797: 149105.
32. Deinet S., Scott-Gatty K., Rotton H. et al. The Living Planet Index (LPI) for migratory freshwater fish. Technical Report. World Fish Migration Foundation, The Netherlands. 2020. https://worldfishmigrationfoundation.com/wp-content/uploads/2020/07/LPI_report_2020.pdf.
33. Lehtonen H. Alien freshwater fishes of Europe. *Invasive aquatic species of Europe. Distribution, Impacts and Management*. 2002. P. 153—161.
34. Peter F. Biodiversity of European freshwater fish — Threats and conservation priorities at the catchment scale. Diploma thesis Department of Geography, Basel. 2006. 69 p.
35. Romanenko V.D., Afanasyev S.A., Vasenko O.G. Review and status of fisheries and aquaculture in the Dnipro region in relation to biodiversity conservation. *Water Quality Res. J. Canada*. 2005. N 6. P. 42—53
36. Slynko Y.V., Dgebuadze Y.Y., Novitskiy R.A., Kchristov O.A. Invasions of alien fishes in the basins of the largest rivers of the Ponto-Caspian basin: composition, vectors, invasion routes, and rates. *Rus. J. Biol. Invasions*. 2010. Vol. 2, Iss. 1. P. 49—59.
37. Sommerwerk N., Wolter C., Freyhof J., Tockner K. Components and drivers of change in European freshwater fish faunas. *J. Biogeography*. 2017. Vol. 44, Iss. 8. P. 1781—1790.

Надійшла 11.01.2022

S.V. Mezhzherin, Dr. Sc., Department head,
Schmalhausen Institute of Zoology of National Academy of Sciences of Ukraine,
Bohdan Khmelnytsky str., 15, Kyiv, 02000, Ukraine,
e-mail: smezhzherin@gmail.com
ORCID 0000-0003-2905-5235

A.O. Tsyba, Ph. D., Researcher,
Schmalhausen Institute of Zoology of National Academy of Sciences of Ukraine,
Bohdan Khmelnytsky str., 15, Kyiv, 02000, Ukraine,
e-mail: tsyba1974@gmail.com
ORCID 0000-0001-5838-0948

S.V. Kokodiy, PhD, Researcher,
Schmalhausen Institute of Zoology of National Academy of Sciences of Ukraine,
Bohdan Khmelnytsky str., 15, Kyiv, 02000, Ukraine,
e-mail: kokodiy.sergey@gmail.com
ORCID 0000-0002-0651-6935

D.S. Lutsenko, graduate student,
Institute of Hydrobiology of National Academy of Sciences of Ukraine,
Geroiv Stalingrada prosp., 12, 04210, Kyiv, Ukraine
e-mail: daryaelizabeth@gmail.com
ORCID 0000-0001-8215-2080

FISHES OF THE RIVERS OF THE FOREST-STEPPE ZONE OF THE DNIEPER
BASIN: LONG-TERM CHANGES OF THE SPECIES COMPOSITION AND
ABUNDANCE

Changes of the species composition and relative abundance of 63 species of fishes and Cyclostomata of the upper section of the Middle Dnieper and its 12 tributaries have been analyzed. The analysis covered period from the native ichthyocenosis state (1931—1972) to the crisis period (2001—2021). Over the considered period 7 aboriginal species have extinguished, at the same time 18 invasive species have settled. Over the last 50 years portion of the invasive species in the rivers on average increased from 10,1 to 30,2 %, and their portion in the catches from 2,1 to 25,3 %. Average species number per river increased by 7.9, decreased by 7.3, whereas constant component amounted to 19.8. The species diversity was also redistributed, it increased within the same river, but decreased between the rivers owing to univversalization of the species composition (by 4.9% in terms of the Jackar coefficient). The large-scale changes means that deformation of ichthyofauna of the upper section of the Middle Dnieper exceed the average-European level. At this the general tendency consists in replacement of the autichthonous species by the allochthonous, whereas the rheophilous benthos-eating fishes long-mature fishes with the prolong migration paths are the first to extinct. The critical group comprises eight commercial species, four of them (*Acipenser gmelinae*, *A. stellatus*, *Huso huso*, *Rutilus frisii*) are extinguished in the region, and populations of four more (*Acipenser ruthenus*, *Chondrostoma nasus*, *Leuciscus idus*, *Vimba vimba*) reduced tens and hundreds times. These species need special protection, and *V. vimba* — inclusion to the Red Data Book of Ukraine.

Key words: fishes, Middle Dnieper, species composition, density, biological invasions, Red Data Book of Ukraine.