

УДК 597.5+591.9

**Р.О. НОВІЦЬКИЙ**, д. б. н., проф., зав. кафедри,  
Дніпровський державний аграрно-економічний університет,  
вул. С. Єфремова, 25, Дніпро, 49600, Україна  
novitskyroman@gmail.com  
ORCID 0000-0001-9373-5759

**Л.Г. МАНІЛО**, к. б. н., ст. наук. співроб.,  
Національний науково-природничий музей НАН України,  
вул. Б. Хмельницького, 15, Київ, 01601, Україна  
leonid.manilo@gmail.com  
ORCID 0000-0002-7143-9470

**В.М. ПЄСКОВ**, к. б. н., в. о. зав. відділом зоології,  
Національний науково-природничий музей НАН України,  
вул. Б. Хмельницького, 15, Київ, 01601, Україна  
vladimir.peskov53@gmail.com  
ORCID 0000-0002-2389-6546

**В.Я. ГАССО**, к. б. н., доцент, пров. наук. співроб.,  
Дніпровський національний університет імені Олеся Гончара,  
просп. Гагаріна, 72, Дніпро, 49050, Україна  
viktor.gasso@gmail.com  
ORCID 0000-0002-6094-9408

## ПОШИРЕННЯ ТА ЕКОМОРФОЛОГІЧНІ ЗМІНИ У БИЧКА-РАТАНА *PONTICOLA RATAN* (NORDMANN, 1840) В ДНІПРОВСЬКИХ ВОДОСХОВИЩАХ (УКРАЇНА)

---

Бичок-ратан *Ponticola ratan* (Nordmann, 1840) зазвичай мешкає в солоних і солонуватих водах Чорного, Азовського та Каспійського морів. Нами представлені останні дані щодо місця знахідок бичка-ратана у прісних водах України. Знахідки статевозрілих особин бичка-ратана в Дніпровському та Канівському водосховищах свідчать про його активне просування вверх по Дніпру. Вперше досліджено морфологічні характеристики бичка-ратана, що мешкає в умовах прісноводних екосистем. Між бичками прісноводних та морських місць проживання були виявлені певні відмінності морфологічних показників, які можуть відображати адаптаційні зміни до нового прісноводного середовища. Дніпровські особини бичка-ратана, порівняно з морськими, характеризуються певними морфологічними змінами, які можуть розглядатися як адаптація до особливостей проживання в прісних водах — більш каламутної (непрозорої) води та іншого спектра кормів. Неоднократні знахідки статевозрілих бичків в Дніпровських водосховищах підтверджують, що цей вид слід вва-

---

Ци т у в а н и я: Новіцький Р.О., Маніло Л.Г., Песков В.М., Гассо В.Я. Поширення та екоморфологічні зміни у бичка-ратана *Ponticola ratan* (Nordmann, 1840) в дніпровських водосховищах (Україна). *Гідробіол. журн.* 2022. Т. 58. № 6. С. 73—90.

жати як евригалинним, так і амфідромним. У той же час, незначна чисельність *R. ratan* у р. Дніпро дозволяє розглядати його статус у прісних водах України не як інвазійний, а як чужорідний вид.

**Ключові слова:** прісноводні екосистеми, чужорідні риби, евригалинність, морфологія, морфометричні показники, адаптація

Побудова греблі Дніпровської гідроелектростанції на р. Дніпро поблизу м. Запоріжжя в 1931 р. призвела до швидких змін тієї частини річки, що перетворилася на зарегульоване водосховище — перше велике штучне водосховище в Європі. Після Другої світової війни гіантське будівництво кількох дамб на початку 1960-х років перетворило р. Дніпро у каскад водосховищ [6]. Згодом р. Дніпро почала успішно заселятися новими чужорідними видами. Останніми роками фауногенез у дніпровських водосховищах значно посилився, з'являються нові види безхребетних і риб, як саморозселенці, так і чужорідні, які успішно проходять етапи адаптації і натуралізації у великих штучних водоймах [3, 12, 38]. На початку 2010-х років у басейні Дніпра з'явилися та розселилися 36 видів риб, причому натуралізувалися з них понад 60 % [10]. Ключовими фактами у розповсюджені ponto-каспійських видів у басейні Дніпра стали: а) «лімнізація» річки через її перетворення на каскад водосховищ; б) штучна акліматизація нових видів як кормових об'єктів для місцевих промислових видів риб [10]. Понто-каспійські види домінують серед прибульців, які характеризуються чітким напрямком просування — від нижньої до верхньої течії річки. Водоймою-донором чужорідних видів для створеного каскаду дніпровських водосховищ стало Чорне море. Київське водосховище, в свою чергу, стало водоймою-донором понто-каспійської фауни для р. Прип'яті і Верхнього Дніпра. Таку ж саму роль водоймища-донора чужорідних видів виконало Кам'янське водосховище для басейну р. Сіверський Донець, де міжбасейнове «постачання» видів відбулося завдяки гідротехнічному каналу Дніпро — Донбас. Деякі з видів-вселенців не тільки успішно натуралізувалися, але й здійснюють самостійне просування по басейнах річок — ротань-головешка *Percottus glenii* Dybowski, 1877; чебачок амурський *Pseudorasbora parva* Temmincket Schlegel, 1846; кніповичівка кавказька *Knipowitschia caucasica* (Berg, 1916) [38].

У 1990-х роках у Дніпровському водосховищі було зареєстровано лише шість видів бичків, а у 2010-х їхня кількість вже збільшилася до 11 [13]. Така тенденція може демонструвати здатність бичків до подальшої експансії у європейських прісних водах [31, 36]. При потраплянні в нові екологічні умови у таких риб відбуваються мікроеволюційні процеси, що призводить до адаптивних морфологічних змін [20]. Серед понто-каспійських видів риб бички продемонстрували високу інвазійну здатність.

Найбільш інвазійно небезпечними видами бичків в Європі вважаються бичок-кругляк *Neogobius melanostomus* (Pallas 1814), бичок-головань *Ponticola kessleri* (Günther 1861), бичок-бабка *Neogobius fluviatilis* (Pallas 1814) та бичок-гонець *Babka gymnotrachelus* (Kessler 1857). Вони продов-

жують просування на захід від Понто-Каспійської області до Балтійського моря через річки Дніпро, Буг та Вісла, а також до Північного моря через річки Дунай та Рейн [27]. На відміну від них, набагато менше відомо про наявність бичка-ратана *Ponticola ratan* (Nordmann, 1840) (Gobiiformes, Gobiidae) у прісних водах, і донедавна такі відомості були обмежені небагатьма знахідками: у р. Південний Буг [1], Каховському [11] та Дніпрородзержинському водосховищах [21, 32]. Морфологічні відмінності бичка-ратана з прісноводних популяцій раніше детально не досліджувались.

Ареал *P. ratan* охоплює басейни Чорного, Азовського (північні і східні частини) та Каспійського морів (підвід *P. r. goebeli*) [4, 8, 9, 17]. Зазвичай бичок-ратан мешкає на кам'янистих та вкритих гравієм прибережних ділянках Чорноморського узбережжя Туреччини [14, 16, 30], Ірану [22, 29], Грузії [28, 35], Болгарії [39, 40], Румунії [17], Азербайджану [33] та Росії [2].

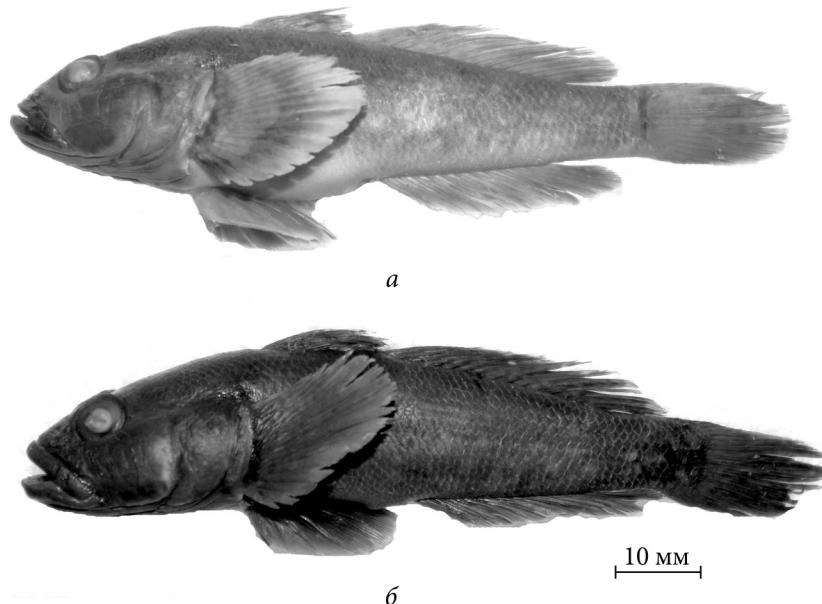
Метою роботи є узагальнення і аналіз останніх матеріалів з розповсюдження *P. ratan* у прісних водах України (р. Дніпро, Дніпровське та Канівське водосховища), а також вивчення адаптивних змін його морфологічних ознак в умовах прісноводних екосистем.

### Матеріал і методика дослідження<sup>1</sup>

Досліджували екземпляри бичка-ратана з іхтіологічної колекції Національного науково-природничого музею НАН України (нижче вказані інвентарні номери, під якими вони зберігаються). *Rічка Дніпро*: № 9353, 6 екз., Україна, Дніпропетровська обл., Петриківський р-н, окол. с. Шульгівка, р. Дніпро, Кам'янське (Дніпродзержинське) вдсх., вихід каналу Дніпро — Донбас, глиб. до 2 м, 2011—2012, О.В. Діденко (рис. 1); № 10239, 2 екз., Україна, Дніпропетровська обл., окол. м. Дніпро, Дніпровське вдсх. (верхня ділянка, глиб. 6 м, кам'яна гряда), 16.06.2015, Д.Л. Бондарев; № 10241, 2 екз., Україна, Дніпропетровська область, окол. с. Сухачівка, 1 км нижче Таромського кар'єру, природний заповідник Дніпровсько-Орільський, верхня частина Дніпровського вдсх., глиб. 1,5 м, 29.04.2016, Д.Л. Бондарев; № 10387, 1 екз., Україна, Київська обл., Кагарлицький р-н, с. Балико-Щучинка, Канівське вдсх., кам'яні берегоукріплення, 11.05.2019, О.В. Діденко.

Для порівняння використали наступні матеріали. Північно-західна частина Чорного моря: № 2467, 3 екз., Україна, Одесська обл., Овідіопольський р-н, окол. с. Санжійка, Чорне море, 14.08.1969, В.І. Пінчук; № 5202, 4 екз., Україна, Миколаївська обл., Очаківський р-н, окол. с. Лупарево, Бузький лим., Чорне море, 25.10.1984, В.І. Пінчук; № 5339, 1 екз., Україна, Одесська обл., Овідіопольський р-н, окол. с. Санжійка, Чорне море, 14.08.1965; № 8733, 1 екз., Україна, Одесська обл., Білгород-Дністровський р-н, Дністровська банка, Чорне море, 1—12.10.1961, В.І. Пінчук. Азовське

<sup>1</sup> Автори висловлюють велику подяку колекторам риб — канд. біол. наук О.В. Діденку (Інститут рибного господарства НАН України) та д-ру філософії, співробітнику природного заповідника Дніпровсько-Орільський Д.Л. Бондареву за передачу власних матеріалів до іхтіологічної колекції ННПМ НАН України.



**Рис. 1.** Бичок-ратан з Кам'янського водосховища: а — самець, SL 77 мм; б — самка, SL 80 мм (№ 9353). Фото Л.Г. Маніло

море: № 6238, 3 екз., Україна, Запорізька обл., Приазовський р-н, окол. с. Степанівка (р-н заказника «Степанівська коса»), Молочний лиман, глиб. 0,5 м, 16.06.1998, І.С. Мітяй, В.А. Демченко, А.Г. Антоновський, Н.А. Скідан; № 6482, 1 екз., Україна, Запорізька обл., Якимівський р-н, окол. смт. Кирилівка, Молочний лиман, 21.09.2001, А.І. Смірнов; № 7619, 1 екз. Україна, АР Крим, Ленінський р-н, Керченський півострів, Азовське море, 15.06.2009, А.І. Милованов.

Усі вимірювання проводили за допомогою електронного штангенциркуля з точністю 0,1 мм відповідно до загальної процедури дослідження зовнішньої морфології бичків [27] з деякими змінами (табл. 1).

Щоб позбутися зайвого дублювання інформації, з аналізу видаляли ознаки зі значущою кореляцією ( $r \geq 0,70$ ):  $aD1/SL - aD2/SL$  (0,73),  $ap/SL - c/SL$  (0,73),  $pD/SL - lpc SL$  (0,69),  $c/SL - wc/c$  (0,79),  $hc/c - wlab/c$  (0,67).

Усі вивчені зразки об'єднані у три географічні групи, які умовно названі популяціями для позначення груп особин з різних місць проживання: річка Дніпро, Чорне море та Азовське море. Щоб уникнути впливу розмірної мінливості, з морських популяцій для обрахунків відібрали бичків подібного розміру. Зважаючи на невелику кількість особин, виловлених у р. Дніпро, ми не мали можливості врахувати можливий вплив статевого диморфізму на відмінності між морськими та річковою вибірками (тут і надалі під вибіркою розуміється група особин з одного географічного регіону). Тому статистичний аналіз проводили без врахування статі.

**Таблиця 1**  
**Морфологічні ознаки бичка-ратана, що досліджувалися**

№	Позначення ознак	Опис ознак
Пластичні ознаки		
1	<i>SL</i>	стандартна довжина тіла
2	<i>H</i>	висота тіла перед першим спинним плавцем
3	<i>h</i>	висота хвостового стебла
4	<i>aD<sub>1</sub></i>	відстань від початку верхньої губи до початку основи першого спинного плавця
5	<i>aD<sub>2</sub></i>	відстань від початку верхньої губи до початку основи другого спинного плавця
6	<i>aP</i>	антепекторальна відстань (від початку верхньої губи до початку грудного плавця)
7	<i>aV</i>	антевентральна відстань (від початку верхньої губи до основи черевного присоска)
8	<i>aA</i>	антеанальна відстань (від початку верхньої губи до початку основи анального плавця)
9	<i>pD</i>	постдорсальна відстань (від кінця основи другого спинного плавця до початку основи середніх променів хвостового плавця)
10	<i>lD<sub>1</sub></i>	довжина основи першого спинного плавця
11	<i>hD<sub>1</sub></i>	висота першого спинного плавця
12	<i>lD<sub>2</sub></i>	довжина основи другого спинного плавця
13	<i>hD<sub>2</sub></i>	висота другого спинного плавця
14	<i>lA</i>	довжина основи анального плавця
15	<i>hA</i>	висота анального плавця
16	<i>lP</i>	довжина грудного плавця
17	<i>lpс</i>	довжина хвостового стебла (від вертикального кінця основи анального плавця до початку основи середніх променів хвостового плавця)
18	<i>lV</i>	довжина черевного присоска
19	<i>V-an</i>	довжина черева від початку основи черевного присоска до ануса
20	<i>C</i>	довжина голови від початку верхньої губи до вертикального кута зябрової кришки
21	<i>wC</i>	ширина голови (по спинній стороні між началами зябрових щілин)
22	<i>hC</i>	висота голови через центр ока

Продовження табл. 1

№	Позначення ознак	Опис ознак
23	<i>r</i>	довжина рила від початку верхньої губи до переднього краю ока
24	<i>lmx</i>	довжина гілки верхньої щелепи
25	<i>wlab</i>	ширина верхньої губи
26	<i>lmd</i>	довжина гілки нижньої щелепи
27	<i>o</i>	горизонтальний діаметр орбіти ока
28	<i>po</i>	заокова відстань (від заднього краю орбіти до верхнього кута зябрової кришки)
29	<i>io</i>	міжокова відстань
Меристичні ознаки		
30	<i>D<sub>1</sub></i>	кількість колючих променів у першому спинному плавці
31	<i>D<sub>2</sub></i>	кількість променів у другому спинному плавці
32	<i>A</i>	кількість променів у анальному плавці
33	<i>P</i>	кількість променів у грудному плавці
34	<i>Squ</i>	кількість поперечних рядів лусок (від верхнього кута зябрової кришки до початку основи середніх променів хвостово-го плавця)
35	<i>Gr</i>	кількість зябрових тичинок на першій зябровій дузі

Для подальшого порівняльного аналізу абсолютне значення виміру морфологічної ознаки переводили у безрозмірне. Для цього середнє значення кожної ознаки сукупної «морської» вибірки використовували як «стандарт», а безрозмірні значення обчислювали як його частку:

$$k = \frac{X_i}{X_{st}}, \quad (1)$$

де:  $k$  — безрозмірне значення морфологічної ознаки як частка морського «стандарту»;  $X_i$  — абсолютне значення морфологічної ознаки;  $X_{st}$  — середнє «стандартне» значення ознаки, розраховане для сукупної «морської» вибірки.

Це дозволяє прибрати розмірність кожної ознаки і порівнювати (співвідносити) зовсім різні ознаки між собою за величиною їхнього відхилення від вихідного морського «стандарту», тобто перейти від аналізу лінійних розмірів риб до дослідження мінливості пропорцій їхнього тіла.

Алометричну мінливість морфометричних ознак оцінювали шляхом співставлення безрозмірних значень пластичних ознак, виражених як частина «стандарту», — їхнього середнього значення, розрахованого для сукупної вибірки. Крім того, при статистичному аналізі враховували значення ознак окремих особин та середнє значення кожної вибірки. Лінійні параметри риб, які не змінюють форму тіла під час росту, вважаються такими, що відповідають нормальному розподілу [15]. Значущість відмінностей між вибірками бичків за середніми значеннями ознак оцінювали з використанням *t*-критерію Стьюдента. При порівнянні риб за пропорціями тіла використовували непараметричний критерій знаків (*Z*), який дозволяє працювати з малими вибірками і робити статистично обґрунтовані висновки для послідовних відмінностей між параметрами спостережень [41]. Диференціацію бичків вивчали за допомогою дискримінантного аналізу відносних значень (морфометричних індексів) 19-ти пластичних ознак. Канонічний дискримінантний аналіз [41] проведений для 19-ти морфометричних показників: *aD2/SL*, *aV/SL*, *aA/SL*, *lD1/SL*, *hD1/SL*, *lD2/SL*, *hD2/SL*, *lA/SL*, *hA/SL*, *lP/SL*, *lV/SL*, *V-an/SL*, *r/c*, *lmx/c*, *wlab/lmx*, *lmd/c*, *o/c*, *po/c* та *io/c*.

При цьому як міру узагальнених відмінностей за комплексом ознак використовували квадратичну дистанцію Махalanобіса (SqMD) [19]. Крім абсолютнох значень ознак, розраховували їхні відносні значення (індекси) як відношення ознак до стандартної довжині тіла (*SL*) або до довжини голови (*C*). З метою запобігання впливу розмірно-вікової мінливості і зайвого дублювання інформації, з аналізу прибрали ознаки, рівень кореляції яких між собою та *SL* був вище середнього ( $r \geq 0,70$ ). Враховуючи незначний об'єм вибірок ( $n = 5—11$ ), для кожної ознаки розраховували показник точності визначення вибіркової середньої відносно генерального параметра [34]:

$$Cs = \frac{SE}{M} \times 100, \quad (2)$$

де:  $Cs$  — показник точності визначення вибіркової середньої відносно генерального параметра (%);  $SE$  — похибка середнього значення;  $M$  — середнє значення.

За величиною показника точності  $Cs$  оцінюють ступінь відхилення вибіркової характеристики від генерального параметра. Показник точності вважають прийнятним, якщо він не перевищує 5 %.

З урахуванням характеру дискримінації за пропорціями тіла (повна дискримінація без найменшого перекривання), відмінності вважали статистично значущими при  $p < 0,05$ .

Всі обчислення проводили з використанням статистичних пакетів Statistica 9.0 (StatSoft Inc., 2009, USA) та PAST 3.0 [26].

## Результати досліджень та їх обговорення

*Хронологія поширення бичка-ратана у прісних водах.* У ХХ ст. відомості про наявність *P. ratan* у прісних водах обмежувались двома знахідками: в р. Південний Буг (87 км вище м. Миколаїв біля с. Білоусівка) [1] і в південній частині Каховського водосховища поблизу м. Берислав — популяція карликових (дрібних за розмірами) особин [11].

Більшість повідомлень та баз даних і досі наполягають на тому, що розповсюдження бичка-ратана обмежене солоними та солонуватими водами [23, 25]. Однак повідомляється також про випадок його потрапляння у прісні води [24].

Вперше для середньої течії р. Дніпро *P. ratan* був знайдений у Кам'-янському (Дніпродзержинському) водосховищі біля виходу каналу Дніпро — Донбас у 2011 та 2012 рр. [21, 32].

У червні 2015 р. та квітні 2016 р. бичок-ратан був спійманий у верхній частині Дніпровського водосховища. У травні 2019 р. *P. ratan* реєструється на середній частині Канівського водосховища (рис. 2).

*Пластичні ознаки.* Особини ( $n = 25$ ) з трьох місць мешкання, що досліджувались, суттєво перекриваються за величиною SL. Стандартна довжина тіла (SL) *P. ratan* коливається від 59 до 87 мм. Бички з Чорного моря значуще більші, ніж з Дніпра ( $t = 3,0; p < 0,01$ ) (табл. 2). Для пластичних ознак показник точності їхнього визначення ( $C_s$ ) варіє від 2,14 до 4,38 %, що не перевищує заданих 5 %.

Кореляція морфометричних індексів зі стандартною довжиною тіла (SL) свідчить про те, що відносна висота тіла перед першим спинним плавцем ( $r = 0,41$ ), висота хвостового стебла (0,47), довжина основи першого спинного плавця (0,56), довжина рила (0,42), довжина гілки нижньої щелепи (0,47) зростають, в той час як відносна довжина ока зменшується (-0,55) по мірі збільшення загальних розмірів риб. Усі вищезазначені ознаки були видалені з дискримінантного аналізу.

За результатами дискримінантного аналізу (табл. 3), найбільша відмінність за пропорціями тіла спостерігається між бичками азовської та дніпровської популяції ( $SqMD = 1279,29$ ), найменша — між особинами з чорноморської та дніпровської популяції ( $SqMD = 289,04$ ).

Максимально ці відмінності характеризує перша канонічна змінна (Кор. 1), частка якої від загальної дисперсії становить 94,6 % (табл. 4). Згідно навантаження морфометричних ознак на першу канонічну змінну та характеру розташування особин *P. ratan* з досліджених місць мешкання у морфологічному просторі, який створює перша канонічна змінна (рис. 3), особини бичка-ратана з Азовського моря мають максимальні значення  $lP/SL$ ,  $hD_2/SL$ ,  $lmx/c$ ,  $hD_1/SL$ ,  $hA/SL$  і меншою мірою — деяких інших ознак, а особини з р. Дніпро мають максимальні значення  $o/c$ ,  $io/c$ ,  $V-an/SL$ ,  $aA/SL$ .

Чорноморська популяція займає середнє положення між азовською і дніпровською, але бички цієї популяції морфологічно дещо більше до особин дніпровської (див. табл. 4, рис. 3). Середнє значення другої ка-

Поширення та екоморфологічні зміни у бичка-ратана



**Рис. 2.** Карта знахідок *P. ratan* на акваторіях дніпровських водосховищ: 1 — Кам'янське водосховище; 2 — Дніпровське водосховище; 3 — Канівське водосховище

нонічної змінної в азовській популяції дорівнює 3,37, у чорноморській — 4,22, у дніпровській — 1,92. За другою канонічною змінною (5,4 % від загальної дисперсії) максимально відрізняються між собою особини бичка-ратана з азовської та чорноморської популяцій. При цьому особини з

Таблиця 2  
Характеристика пластичних ознак *P. ratan* Азово-Чорноморського басейну в межах України ( $n = 25$ )

№	Ознаки	$M$ , мм	$SE$	Min—max	$Cs$ , %
1	<i>SL</i>	72,55	1,702	59,0—87,0	2,35
2	<i>H</i>	16,67	0,425	13,1—20,8	2,55
3	<i>h</i>	8,06	0,230	5,8—10,1	2,85
4	<i>aD<sub>1</sub></i>	24,95	0,581	20,2—29,5	2,33
5	<i>aD<sub>2</sub></i>	36,70	0,870	30,2—43,5	2,37
6	<i>aP</i>	24,32	0,595	19,6—29,0	2,44
7	<i>aV</i>	22,39	0,644	17,5—29,5	2,87
8	<i>aA</i>	41,42	0,975	33,6—50,4	2,35
9	<i>pD</i>	9,03	0,271	6,3—11,0	3,00
10	<i>lD<sub>1</sub></i>	11,97	0,338	9,6—14,9	2,82
11	<i>hD<sub>1</sub></i>	10,33	0,307	7,1—13,2	2,97
12	<i>lD<sub>2</sub></i>	26,66	0,617	21,9—32,5	2,31
13	<i>hD<sub>2</sub></i>	12,01	0,434	7,7—16,3	3,61
14	<i>lA</i>	19,97	0,533	15,4—24,4	2,67
15	<i>hA</i>	9,64	0,277	7,6—12,5	2,88
16	<i>lP</i>	19,51	0,576	14,4—26,0	2,95
17	<i>lpc</i>	11,07	0,313	8,4—13,7	2,82
18	<i>lV</i>	17,59	0,436	13,3—21,3	2,48
19	<i>V-an</i>	16,59	0,474	12,9—20,9	2,86
20	<i>c</i>	23,55	0,576	19,3—29,0	2,44
21	<i>wc</i>	11,82	0,337	8,5—14,7	2,85
22	<i>hc</i>	11,76	0,353	8,8—15,4	3,01
23	<i>r</i>	6,25	0,195	4,7—8,2	3,12
24	<i>lmx</i>	9,35	0,323	7,0—12,4	3,45
25	<i>wlab</i>	1,67	0,073	0,9—2,3	4,38
26	<i>lmd</i>	10,59	0,267	8,6—12,9	2,52
27	<i>o</i>	5,72	0,122	4,5—6,7	2,14
28	<i>po</i>	11,69	0,302	9,4—14,3	2,58
29	<i>io</i>	2,48	0,108	1,7—4,0	4,35

П р и м і т к а. Опис ознак наведено в розділі «Матеріал і методика дослідження»;  $M$  — середнє значення;  $SE$  — похибка середнього значення; Min—max — мінімальне та максимальне значення ознаки;  $Cs$  — показник точності визначення вибіркової середньої відносно генерального параметра.

*Поширення та екоморфологічні зміни у бичка-ратана*

---

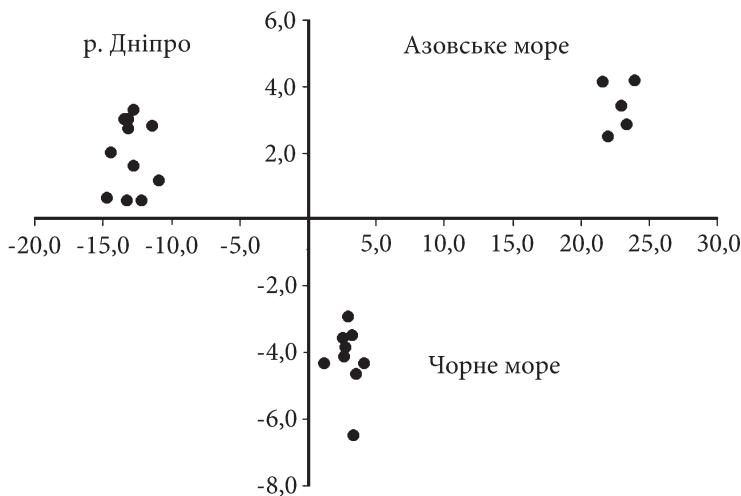
**Таблиця 3**  
**Узагальнені відмінності (квадратична дистанція Махalanобіса) за пропорціями  
 тіла між бичками *P. ratan* з трьох місць мешкання**

Місця мешкання	Азовське море	Чорне море	р. Дніпро
Азовське море	0,00	453,15	1279,29
Чорне море	453,15	0,00	289,04
р. Дніпро	1279,29	289,04	0,00

**Таблиця 4**  
**Коефіцієнти навантажень морфометричних індексів *P. ratan* на першу та другу  
 канонічні змінні (Кор. 1, Кор. 2)**

№	Показники	Кор. 1	Кор. 2
1	$aD_2/SL$	5,52	-15,84
2	$aV/SL$	-4,12	123,79
3	$aA/SL$	-21,14	-2,34
4	$lD_1/SL$	25,52	-63,68
5	$hD_1/SL$	29,18	-24,69
6	$lD_2/SL$	18,04	68,18
7	$hD_2/SL$	69,09	105,81
8	$lA/SL$	-12,60	-164,57
9	$hA/SL$	28,14	124,60
10	$lP/SL$	71,92	107,96
11	$lV/SL$	8,12	27,65
12	$V-an/SL$	-29,64	-161,84
13	$r/c$	5,44	96,24
14	$lmx/c$	38,59	164,10
15	$wlab/c$	7,14	-71,20
16	$lmd/c$	17,51	-122,87
17	$o/c$	-62,53	-133,77
18	$po/c$	7,64	-8,14
19	$io/c$	-54,36	58,86
	Частка загальної дисперсії, %	94,6	5,4

азовської популяції характеризуються максимальними значеннями  $lmx/c$ ,  $hA/SL$ ,  $aV/SL$ ,  $lV/SL$ ,  $hD2/SL$ , з чорноморської — максимальними значеннями  $lA/SL$ ,  $V-an/SL$ ,  $o/c$ ,  $lmd/c$ ,  $wlab/c$  (табл. 4).



**Рис. 3.** Морфологічна диференціація за пропорціями тіла особин бичка-ратана азовської, чорноморської та дніпровської популяцій у просторі значень перших двох канонічних змінних

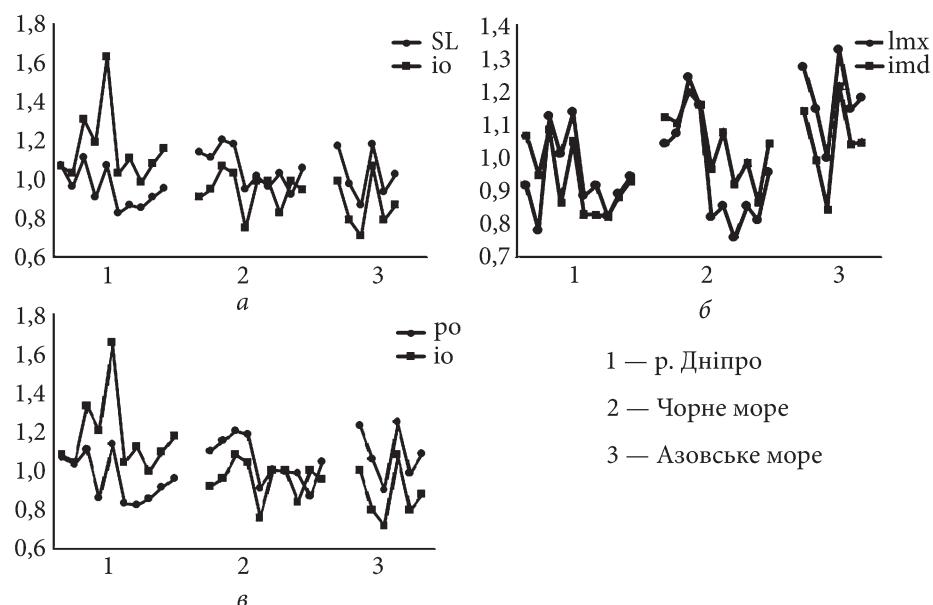
Співставлення безрозмірних значень стандартної довжини тіла ( $SL$ ) та міжковової відстані ( $io$ ) *P. ratan* з трьох місць мешкання показало, що дніпровські особини бичка-ратана порівняно з чорноморськими і азовськими особинами менші за довжиною тіла (рис. 4, а), що повністю підтверджує наведені вище результати дискримінантного аналізу. Крім того, у дніпровських особин міжковова відстань ( $io$ ) відносно більша, ніж стандартна довжина тіла ( $Z = 0; p < 0,05$ ).

В обох морських популяціях, навпаки, стандартна довжина тіла відносно більша, ніж міжковова відстань, причому, якщо чорноморських і азовських особин розглядати разом у складі «морської» вибірки ( $n = 16$ ), то співвідношення між стандартною довжиною тіла і міжкововою відстанню ( $SL > io$ ) можна вважати статистично доведеним ( $Z = 1; p < 0,05$ ).

У чорноморській популяції довжина гілки верхньої щелепи ( $lmx$ ) відносно більша порівняно з довжиною гілки нижньої щелепи ( $lmd$ ) ( $Z = 1, p < 0,05$ ). У дніпровській і азовській популяціях співвідношення цих ознак мають протилежний характер, але в обох випадках це статистично не доведено (рис. 4, б).

У дніпровських особин бичка-ратана міжковова відстань ( $io$ ) значуще більша порівняно із заоковою ( $po$ ) ( $Z = 0, p < 0,05$ ), у той час як у морських бичків (чорноморська і азовська вибірки), навпаки,  $po > io$  ( $Z = 1, p < 0,05$ ) (рис. 4, в).

Важливо підкреслити, що результати порівняльного аналізу мінливості пропорцій тіла бичка-ратана в дніпровській, чорноморській та азовській популяціях, отримані з використанням дискримінантного ана-



**Рис. 4.** Співставлення безрозмірних значень пластичних ознак бичка-ратана, виражених як частка «стандарту»: а — стандартна довжина тіла (SL) та міжокова відстань (io); б — довжина гілки верхньої щелепи (lmx) та довжина гілки нижньої щелепи (imd); в — заокова (po) та міжокова (io) відстань

лізу і непараметричного критерія знаків, практично повністю співпадають.

**Меристичні ознаки.** Кількість колючих променів у першому спинному плавці ( $D_1$ ) практично однаакова у бичка-ратана в усіх трьох досліджених місцях проживання. Відсутні також значущі відмінності між особинами цих трьох популяцій за кількістю променів анального (A) і грудного (P) плавців. Для меристичних ознак показник точності визначення вібркової середньої ( $C_s$ ) варіє від 0,57 до 2,77 %, що значно менше граничного рівня 5 %.

Значущі відмінності спостерігаються за кількістю променів у другому спинному плавці ( $D_2$ ), кількістю поперечних рядів лусок ( $Squ$ ) та кількістю зябрових тичинок на першій зябровій дузі ( $Gr$ ).

Середня кількість променів у  $D_2$  більше у бичків азовської популяції порівняно з чорноморською ( $t_{st} = 5,73; p < 0,001$ ) та дніпровською ( $t_{st} = 6,44; p < 0,001$ ). Відмінність між бичками дніпровської та чорноморської популяцій за цією ознакою статистично відсутня ( $t_{st} = 1,65; p > 0,05$ ). Середня кількість поперечних рядів лусок збільшується в ряду азовська (48,2) — чорноморська (51,0) — дніпровська (52,1) популяції. При цьому значуще відрізняються між собою особини азовської і дніпровської популяцій ( $t_{st} = 6,59; p < 0,001$ ), азовської і чорноморської ( $t_{st} = 5,92; p < 0,001$ ). Але відсутні відмінність між особинами чорноморської і дніпровської популяцій

( $t_{st} = 2,02; p>0,05$ ). Середня кількість зябрових тичинок на першій зябровій дузі (*Gr*) значуще більша у особин чорноморської популяції (11,75), ніж у дніпровської (9,73) та азовської (9,60) популяцій (табл. 5). У той же час, відмінність між дніпровськими та азовськими бичками відсутня ( $t_{st} = 0,35; p>0,05$ ).

Чотири інвазійні види бичків, згадані у статті [27], різною мірою демонструють певні відмінності у зовнішній морфології. *N. melanostomus*, наприклад, демонструє найменш спеціалізовані морфологічні особливості, які можуть сприяти його інвазійному успіху. щодо бичка-ратана, підсумовуючи результати дослідження диференціації його морфологічної мінливості в Азово-Чорноморському басейні в межах України, можна зазначити, що знайдені відмінності лінійних розмірів і пропорцій тіла у бичків дніпровської популяції можуть бути екоморфологічною адаптацією виду до існування в умовах прісноводних екосистем.

Визначена морфологічна диференціація бичка-ратана між прісноводними та морськими популяціями відображає його достатню екологічну пластичність, що підтверджується його проникненням і поширенням у прісних водах дніпровських водосховищ.

Виявлені відмінності між прісноводними і морськими особинами бичка-ратана за алометричним співвідношенням стандартної довжини тіла (*SL*) та міжокової відстані (*io*) можна розглядати як адаптацію до більш каламутної (непрозорої) води Дніпра. Таким же чином, розташування очей у дніпровських бичків — значуще більша міжокова відстань (*io*), ніж заокова (*po*), — також може розглядатися як адаптація до нових умов прісноводної річки.

Диференціація бичків за співвідношенням довжини гілки верхньої (*lmx*) і нижньої (*lmd*) щелеп є результатом пристосування до зміни тро-

Таблиця 5  
Порівняльний аналіз середніх значень меристичних ознак *P. ratan*  
з трьох місць мешкання

Ознаки	р. Дніпро		Чорне море		Азовське море		<i>t</i> -критерій Стьюдента		
	<i>M</i>	<i>SE</i>	<i>M</i>	<i>SE</i>	<i>M</i>	<i>SE</i>	рД—Чм	рД—Ам	Чм—Ам
<i>D</i> <sub>1</sub>	5,91	0,09	6,00	0,00	6,00	0,00	1,00	1,00	0,00
<i>D</i> <sub>2</sub>	16,36	0,20	16,78	0,15	18,20	0,20	1,65	***6,44	***5,73
<i>A</i>	13,64	0,15	13,67	0,37	13,80	0,20	0,08	0,65	0,32
<i>P</i>	18,45	0,16	18,78	0,22	18,40	0,24	1,19	0,19	1,14
<i>Squ</i>	52,09	0,46	51,00	0,29	48,20	0,37	2,02	***6,59	***5,92
<i>Gr</i>	9,73	0,27	11,75	0,17	9,60	0,24	***6,33	0,35	***7,26

Примітка. Опис ознак наведено в розділі «Матеріал і методика дослідження»; *M* — середнє значення; *SE* — похибка середнього значення; рД — р. Дніпро; Чм — Чорне море; Ам — Азовське море; \*\*\**p*<0,001.

фіки у зв'язку з поширенням бичка-ратана в прісноводних екосистемах Дніпра і дніпровських водосховищ.

Дослідження з біології бичка-ратана, його розмноження і живлення для прісних вод не проводились. На нашу думку, бичок-ратан в басейні Дніпра може виступати як конкурент місцевих видів за трофічні ресурси, але не витісняючи аборигенів через свою, наразі, низьку чисельність. З іншого боку, бичок-ратан стає можливою жертвою для місцевих хижаків, наприклад для водяного вужа [5, 7].

Виходячи з особливостей біології *P. ratan* (придонне мешкання та низька міграційна активність), бичок-ратан міг бути поширений по річці з баластовими водами суден.

Повторні знахідки статевозрілих *P. ratan* у прісних водах підтверджують віднесення бичка-ратана не до мезогалинних, а до евригалинних видів [32], а також дозволяють вважати цей вид амфідромним. Розповсюдження бичка-ратана підтверджує ідею про активне просування понто-каспійських видів вверх за течією Дніпра [38]. Отримані нові дані щодо подальшого розповсюдження *P. ratan* в дніпровських водосховищах свідчать, що цей процес може тривати. У разі подальшого збільшення чисельності бичка-ратана у прісноводних екосистемах необхідне детальне вивчення особливостей його раціону та морфометричних параметрів [37].

## Висновки

Знахідки статевозрілих особин бичка-ратана в Дніпровському та Канівському водосховищах свідчать про його активне просування вверх по р. Дніпро.

Дніпровські особини бичка-ратана, порівняно з морськими, характеризуються певними морфологічними змінами, які можуть розглядатись як адаптація до особливостей проживання у прісних водах — більш каламутної (непрозорої) води та іншого спектра кормів.

Неодноразові знахідки статевозрілих бичків у дніпровських водосховищах підтверджують, що цей вид слід вважати як евригалинним, так і амфідромним.

Низька чисельність *P. ratan* у Дніпрі дозволяє розглядати його статус у прісних водах України не як інвазійний, а як чужорідний вид.

На сьогоднішній день причини проникнення бичка-ратана у прісні води Дніпра, а також вектори його розповсюдження каскадом водосховищ залишаються невивченими, що потребує подальших досліджень.

## Список використаної літератури

1. Белінг Д.Е. Матеріали до іхтіофавни р. Півд. Буг. Зб. праць Дніпров. біол. станції. 1927. Ч. 2, С. 334—357.
2. Богуцкая Н.Г., Насека А.М. Каталог бесчелюстных и рыб пресных и солоноватых вод России с номенклатурными и таксономическими комментариями. Москва: Тов-во науч. изданий КМК, 2004. 389 с. DOI: 10.13140/2.1.2161.6326.

3. Булахов В.Л., Новіцький Р.О., Пахомов О.Є., Христов О.О. Біологічне різноманіття України. Дніпропетровська область. Круглороті (Cyclostomata). Риби (Pisces). Дніпропетровськ: Вид-во Дніпропетр. нац. ун-ту, 2008. 304 с.
4. Васильєва Е.Д. Рибы Черного моря. Определитель морских, солоноватоводных, эвригалинных и проходных видов с цветными иллюстрациями, собранными С.В. Богородским. Москва : Изд-во ВНИРО, 2007. 238 с.
5. Гассо В.Я. Характеристика популяцій звичайного вужа лісових біогеоценозів Присамар'я. *Вісн. Дніпропетр. ун-ту. Біологія, екологія*. 2011. Т. 2, вип. 19. С. 136—142. DOI: 10.15421/011138
6. Гребінь В.В., Хільчевський В.К., Сташук В.А. та ін. Водний фонд України: Штучні водойми — водосховища і ставки: Довідник. Київ : Інтерпрес, 2014. 164 с.
7. Ермоленко С.В., Гагут А.Н., Гассо В.Я. Изменчивость морфометрических признаков водяного ужа *Natrix tessellata* (Reptilia, Colubridae) Центрального и Южного Приднепровья. *Вісн. Дніпропетр. ун-ту. Біологія, екологія*. 2016. Т. 2, вип. 24. С. 526—530. DOI: 10.15421/011671
8. Маніло Л.Г. Рибы семейства Бычковые (Perciformes, Gobiidae) морских и солоноватых вод Украины. Киев : Наук. думка, 2014. 244 с.
9. Мовчан Ю.В. Риби України (визначник-довідник). Київ : Золоті ворота, 2011. 444 с.
10. Новіцький Р.О. Масштаби, спрямованість та наслідки інвазій чужорідних видів риб у дніпровські водосховища : автореф. дис. ... докт. біол. наук. Київ, 2019. 41 с.
11. Пинчук В.И., Смирнов А.И., Коваль Н.В. О современном распространении бычковых рыб (Gobiidae, Pisces) в бассейне Днепра. *Гидробиологические исследования пресных вод*. Київ : Наук. думка, 1985. С. 121—130.
12. Слынько Ю.В., Дгебуадзе Ю.Ю., Новицкий Р.А., Христов О.А. Инвазии чужеродных рыб в бассейнах крупнейших рек Понто-Каспийского бассейна: состав, векторы, инвазионные пути и темпы. *Рос. журнал биол. инвазий*. 2010. № 4. С. 74—89.
13. Хобот В.В., Новіцький Р.О., Бондарев Д.Л. Конкуренція представників родини Бичкові (Gobiidae) з іншими видами риб водойм Придніпров'я. *Вісн. Дніпропетр. ун-ту. Біологія, екологія*. 2014. Т. 2, вип. 22. С. 110—114. DOI: 10.15421/011416
14. Bilecenoglu M., Kaya M., Cihangir B., Çiçek, E. An updated checklist of the marine fishes of Turkey. *Turkish J. Zool.* 2014. Vol. 36, N 6. P. 901—929. DOI: 10.3906/zoo-1405-60
15. Carlander K.D. Handbook of freshwater fishery biology. Ames, Iowa : The Iowa State University Press, 1969. Vol. 1. 752 p.
16. Çiçek E., Birecikligil S.S., Fricke R. Freshwater fishes of Turkey: a revised and updated annotated checklist. *Biharean Biologist*. 2015. Vol. 9. N 2. P. 141—157.
17. Cocan D.I., Otel V., Latiu C., Miresan V. A new record of ratan goby — *Ponticola ratan* (Nordmann, 1840) (Pisces: Gobiidae) in the Black Sea, Romanian coastal waters. *Bulletin UASVM Animal Science and Biotechnologies*. 2016. Vol. 73, N 2. P. 245—247. DOI: 10.15835/buasvmcn-asb:12220
18. Copp G.H., Bianco P.G., Bogutskaya N. et al. To be, or not to be, a non-native freshwater fish? *J. Appl. Ichthyol.* 2005. Vol. 21. P. 242—262. DOI: 10.1111/j.1439-0426.2005.00690.x
19. Corder G.W., Foreman D.I. Nonparametric Statistics: A Step-by-Step Approach. Wiley. 2014. 288 p.
20. Corti M., Loy A., Cataudella S. Form changes in the sea bass, *Dicentrarchus labrax* (Moronidae: Teleostei), after acclimation to freshwater: an analysis using shape coordinates. *Environ. Biol. Fishes*. 1996. Vol. 47. P. 165—175. DOI: 10.1007/BF00005039
21. Didenko A. Gobiids of the Dniprozherzhynsk Reservoir (Dnieper River, Ukraine): distribution and habitat preferences. *Acta Ichthyologica et Piscatoria*. 2013. Vol. 43. P. 257—266. DOI: 10.3750/AIP2013.43.4.01

22. Esmaeili H.R., Mehraban H., Abbasi K. et al. Review and updated checklist of freshwater fishes of Iran: Taxonomy, distribution and conservation status. *Iranian J. Ichthyol.* 2017. Vol. 4. Suppl. 1. P. 1—114. DOI: 10.7508/iji.2017
23. Freyhof J. Diversity and distribution of freshwater gobies from the Mediterranean, the Black and Caspian Seas. *The Biology of Gobies*. Boca Raton : CRC Press, 2011. P. 279—288. DOI: 10.1201/b11397-19
24. Fricke R., Bilecenoglu M., Sari H.M. Annotated checklist of fish and lamprey species (Gnathostoma and Petromyzontomorpha) of Turkey, including a Red List of threatened and declining species. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie A (Biologie)*. 2007. Vol. 706. P. 1—173.
25. Froese R., Pauly D. FishBase. URL: <http://www.fishbase.org/summary/Ponticola-ratan.html>. (Last accessed: 11.05.2022).
26. Hammer Ø. PAST: PAleontological STatistics, Version 3.17. Reference manual. Oslo: Natural History Museum University of Oslo, 1999—2017. 258 p.
27. Jakubcinová K., Simonov P., Števove B. et al. What can morphology tell us about ecology of four invasive goby species? *J. Fish Biol.* 2017. Vol. 90, N 5. P. 1999—2019. DOI: 10.1111/jfb.13283
28. Japoshvili B. Fish species in the Georgian Black Sea part. *Research and Restoration of the Essential Filters of the Sea — REEFS*. Sofia: Bulgarian Biodiversity Foundation, 2015. P. 35—51.
29. Keivany Y., Nasri M., Abbasi K., Abdoli A. Atlas of Inland Water Fishes of Iran. Tehran : Iran Department of Environment, 2016. 218 p.
30. Keskin Ç. A review of fish fauna in the Turkish Black Sea. *J. of the Black Sea/Mediterranean Environ.* 2010. Vol. 16, N 2. P. 195—210.
31. Khrystenko D., Kotovska G., Novitskij R. Length-weight relationships and morphological variability of black-striped pipefish *Syngnathus abaster* Risso, 1827 in the Dnieper River basin. *Turkish J. Fisheries and Aquatic Sci.* 2015. Vol. 15, N (1—2). P. 1—10. DOI: 10.4194/1303-2712-v15\_3\_04
32. Manilo L.G., Didenko A.V. A record of the ratan goby, *Ponticola ratan* (Gobiidae, Perciformes), in the Dneprodzerzhinsk Reservoir (Dnieper River). *Vestn. Zoologii*. 2013. Vol. 47, N 4. P. 335—341. DOI: 10.2478/vzoo-2013-0035
33. Musayev M.A., Quliyev Z.M., Rehimov D.B. et al. Vertebrates. The Animal World of Azerbaijan. Vol. III. Baku : Elm, 2004. 316 p. (in Azeri)
34. Narayana P.S., Varalakshmi D., Pullaiah T., Sambasiva Rao K.R.S. Research methodology in zoology. Jodhpur (India) : Scientific Publ., 2018. 395 p.
35. Ninua N.S., Japoshvili B.O. Checklist of fishes of Georgia. *Proceed. of the Institute of Zoology (Tbilisi)*. 2008. Vol. 23. P. 163—176.
36. Novitskiy R., Manilo L., Gasso V., Hubanova N. Invasion of the common percaria *Percarina demidoffii* (Percidae, Perciformes) in the Dnieper River upstream. *Ecologica Montenegrina*. 2019. Vol. 24. P. 66—72. DOI: 10.37828/em.2019.24.11
37. Salhi S., Chaibi R., Badache H. et al. Seasonal variation in the diet and the morphometric parameters of the genus *Pseudophoxinus* sp. (Cyprinidae) in Eastern Algeria. *Bio-systems Diversity*. 2021. Vol. 29, N 4. P. 326—333. DOI: 10.15421/012141
38. Semenchenko V.P., Son M.O., Novitsky R.A. et al. Alien macroinvertebrates and fish in the Dnieper river basin. *Rus. J. Biol. Invasions*. 2015. Vol. 6, N 1. P. 51—64.
39. Vassilev M., Apostolou A., Velkov B. et al. Atlas of the Gobies (Gobiidae) in Bulgaria. Sofia : Institute of Biodiversity and Ecosystem Research, 2012. 112 p.
40. Vassilev M., Apostolou A., Velkov B. et al. Status of Gobiid ichthyofauna (Gobiidae) in Bulgaria: Taxonomical, conservative, ecological and social aspects. *Natura Montenegrina (Podgorica)*. 2011. Vol. 10, N 2. P. 115—124.
41. Zar J. H. Biostatistical Analysis. Upper Saddle River: Prentice-Hall/Pearson, 2010. Vol. XIII. 944 p.

Надійшла 31.05.22

R.O. Novitskyi, Dr. (Biol.), Professor, Department Head,  
Dnipro State Agrarian and Economic University,  
Serhiy Yefremov Str., 25, Dnipro, 49600, Ukraine  
e-mail: novitskyroman@gmail.com  
ORCID 0000-0001-9373-5759

L.G. Manilo, PhD (Biol.), Senior Researcher,  
National Museum of the Natural History of the NAS of Ukraine,  
B. Khmelnytskogo St., 15, Kyiv, 01601, Ukraine  
e-mail: leonid.manilo@gmail.com  
ORCID 0000-0002-7143-9470

V.M. Peskov, PhD (Biol.), acting Department Head,  
National Museum of the Natural History of the NAS of Ukraine,  
B. Khmelnytskogo St., 15, Kyiv, 01601, Ukraine  
e-mail: vladimir.peskov53@gmail.com  
ORCID 0000-0002-2389-6546

V.Ya. Gasso, PhD., Leading Researcher,  
Oles Honchar Dnipro National University,  
Gagarin Ave., 72, Dnipro, 49010, Ukraine  
e-mail: viktor.gasso@gmail.com  
ORCID 0000-0002-6094-9408

#### SPREADING AND ECOMORPHOLOGICAL CHANGES OF THE RATAN GOBY *PONTICOLA RATAN* (NORDMANN, 1840) (GOBIIFORMES: GOBIIDAE) IN THE Dnieper River Reservoirs, Ukraine

The ratan goby *Ponticola ratan* (Nordmann, 1840) is known as an inhabitant of marine and brackish waters of the Black Sea, Sea of Azov and the Caspian Sea. Sites of recent findings of the ratan goby in the freshwaters of Ukraine are presented. The reiterated records of pubescent individuals of the ratan goby in the Dniprovske and Kanivske Reservoirs indicate its active progression upstream of the Dnieper River. It allows us to confirm that this species can be considered both euryhaline and amphidromous. The morphological features of the ratan goby inhabiting freshwater reservoirs were studied for the first time. We found specific differences in morphological traits of the ratan goby between fish from freshwater and marine populations, which may reflect adaptive changes of Dnieper individuals to their new habitat characterized by more turbid freshwater and a different available diet. The low abundance of *P. ratan* in the Dnieper River allows us to consider its status in the fresh waters of Ukraine as not invasive but non-native.

**Key words:** freshwaters, non-native fish, euryhalinity, morphology, morphometric indices, adaptation.