

Київський національний університет імені Тараса Шевченка
Міністерство освіти і науки України

Кваліфікаційна наукова
праця на правах рукопису

Зіньковського Артема Володимировича

УДК 597.2/5(1-923)

ДИСЕРТАЦІЯ

БАГАТОРІЧНА ТРАНСФОРМАЦІЯ ІХТІОФАУНИ ПРИБЕРЕЖНИХ ЗОН АРХІПЕЛАГУ АРГЕНТИНСЬКІ ОСТРОВИ (АНТАРКТИКА)

Спеціальність 101 – Екологія

Галузь знань 10 – Природничі науки

Подається на здобуття ступеня
доктора філософії у галузі природничих наук

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

_____ А.В. Зіньковський

Наукові керівники:

Подобайло Анатолій Віталійович, кандидат біологічних наук, доцент

Київ – 2024

АНОТАЦІЯ

Зіньковський А.В. Багаторічна трансформація іхтіофауни прибережних зон архіпелагу Аргентинські острови (Антарктика). – Кваліфікаційна наукова праця на правах рукопису.

Дисертація на здобуття наукового ступеня доктора філософії в галузі природничих наук за спеціальністю 101 – Екологія. – Київський національний університет імені Тараса Шевченка, Київ, 2024.

На даний момент екосистеми Антарктики, в тому числі і морські, найменше потерпають від антропогенного фактору в порівнянні з рештою екосистем планети Земля. На даний момент на території цього материка, а також - в оточуючих його водах Південного океану заборонено майже всі види людської діяльності, окрім наукової та промислу деяких видів, в тому числі риб. Починаючи з програми «Міжнародний географічний рік» (1956 – 1958) ведеться інтенсивне дослідження видового багатства Антарктики великою кількістю країн світу, в тому числі і Україною.

Єдиний тип господарської діяльності, який прямо впливає на екосистеми Південного океану – промислове риболовство. Хоча воно є відносно обмеженим, навіть такий вплив людини може бути критичним: через недбале використання ресурсів в ході промислових ловів в кінці ХХ ст. запас деяких видів риб вичерпався настільки, що ССАМЛР довелось вводити заборону на їх вилов. З цього моменту однією з ключових задач біологічних та екологічних досліджень стало спостерігати за відновленням популяцій цих видів.

Акваторія Аргентинських островів через вузькі проливи з швидкими течіями ніколи не була територією активного промислу. Також, група островів розташована в межах Південного океану, який, втім, в цьому регіоні сполучається з Атлантичним, тому тут можуть зустрічатись і антарктичні, і субантарктичні види. Актуальності досліджень іхтіоценозу цього регіону додає те, що він слабо вивчений в порівнянні з іншими територіями західного узбережжя Антарктичного півострова.

Метою роботи є визначити закономірності багаторічних змін структури іхтіоценозу прибережних зон островів архіпелагу Аргентинські острови; відслідкувати можливі тенденції подібних змін та встановити, як зміни екологічних характеристик популяцій одних видів риб впливають на інші види в межах цього району. Для досягнення мети були поставлені та виконані **завдання**: 1) дослідити зміни видового складу виловів з 2006 по 2020 роки, відслідкувати закономірності змін у іхтіоценозі; 2) проаналізувати багаторічні зміни у статевій та розмірно-віковій структурі популяції домінантного виду; дослідити багаторічні зміни раціону та стратегію живлення; 3) дослідити структури популяцій та раціон субдомінантних видів риб; 4) встановити взаємозв'язки між популяціями різних видів риб в іхтіоценозі прибережних вод Аргентинських островів.

Об'єктом дослідження є закономірності змін угруповань риб в складі екосистем Південного океану. **Предметом дослідження** даної роботи є іхтіоценоз прибережних вод Аргентинських островів.

В роботі розглянуто основні закономірності багаторічної зміни видового різноманіття іхтіоценозу прибережних вод Аргентинських островів. Виявлено основні відмінності угруповання риб даного локалітету від інших локалітетів західного узбережжя Антарктичного півострова. Встановлено закономірності багаторічних змін розмірно-вікової та статевої структур популяцій домінантного та субдомінантних видів риб. Визначено їх раціон та стратегію живлення, їх відміну у особин різного розміру, виловлених на різних глибинах протягом року. Крім цього, визначено час нересту для місцевих популяцій риб.

В ході дослідження встановлено, що видове різноманіття іхтіоценозу прибережних вод Аргентинських островів є сталим і критично не змінюється. Домінуючим видом є *N. coriiceps*, представники якого займали в середньому 75% вилову кожного року. Субдомінантними в різні роки були види *S. aceratus* (6%), *T. newnesi*, *T. bernacchii* та *N. rossii* (по 4-5% кожний). Чисельність представників *P. charcoti* (до 3%) поступово зростала і цей вид став постійно зустрічатись у виловах за останні 10 років дослідження. Особин решти 8 видів було дуже мало у виловах. Багаторічні зміни Н'-індекса (0,28 – 1,32), J'-індекса (0,32 – 0,95) та SR-

індекса (0,23 – 2,08) вказують на досить низьке видове різноманіття. Різноманітність угруповання риб цього регіону є типовим для західного узбережжя Антарктичного півострова, хоча і відносно бідним.

Кількість самців та самок в популяції *N. coriiceps* на узбережжі Аргентинських островів є неоднаковою (самців було в 1,26 разів більше), хоча це можна пояснити флуктуаційними змінами. Нерест відбувається з березня по травень. Суттєвих відмінностей у розмірах тіла між самками (18 – 46 см) та самцями (17 – 45 см) не було встановлено, рівень вгодованості однаковий. Раціон *N. coriiceps* є досить різноманітним в порівнянні з іншими видами місцевого угруповання, але порівняно бідний в порівнянні з іншими популяціями цього виду. Основу раціону складають: ракоподібні, серед яких домінують амфіподи (особливо взимку серед дрібніших особин) та криль (особливо влітку на більших глибинах); ізоподи, черевоногі молюски та водорості (ці компоненти зустрічаються рівномірно у всіх особин); риба (особливо у крупних особин).

У популяції *S. aceratus* самок більше за самців, самки (48 – 66 см) переважно були крупніші за самців (42 – 60 см). Нерест відбувається влітку. Раціон має низьку різноманітність, основу раціону складає риба, у малих кількостях зустрічаються ракоподібні та головоногі молюски. Самки *T. bernacchii* зустрічаються частіше за самців, і вони є дещо більш крупними (12 – 29 см самки і 14 – 21 см самці). Нерест відбувається протягом весни – початку літа. Раціон дуже різноманітний, основу його складають ракоподібні та риба, також зустрічаються черевоногі молюски, ікра риб, водорості, поліхети тощо. Співвідношення статей в популяції *N. rossii* є 1:1, розміри самців (16 – 38 см) та самок (20 – 33 см) суттєво не відрізняються. Нерест біля Аргентинських островів не зафіксований. Раціон дуже різноманітний, основу складають ракоподібні, риба та водорості, також зустрічаються черевоногі та поліхети. Кількість самців та самок в популяції *T. newnesi* однакова, розміри їх не відрізнялись (самки 17 – 24 см, самці 8-21 см). Нерест відбувається взимку. Раціон складається виключно з ракоподібних. Самок в популяції *P. charcoti* більше за самців, розміри однакові у обох статей (самки 34 – 54 см, самці 37 – 55 см). Нерест

відбувається з середини весни до середини осені. Раціон бідний, переважає риба, інколи зустрічаються ракоподібні та водорості.

Встановлено, що ця територія є місцем для нересту *C. aceratus*, популяції якого в підсекторі 48.1 постраждали від промислового лову. Також ця територія є важливою для нагулу молоді *N. rossii* перед міграцією в океан. Тобто акваторія Аргентинських островів є важливим місцем відновлення чисельності двох промислових видів.

В результаті проведеного дослідження:

Вперше було проведено багаторічний аналіз різноманіття іхтіоценозу з використанням відповідних індексів. В цьому дослідженні використано дані за останні роки дослідження іхтіофауни, результати обробки яких були опубліковані вперше і є актуальними. Вперше була комплексно проаналізована розмірно-вікова та статева структура місцевої популяції *N. coriiceps*, та її багаторічні зміни. Також вперше детально проаналізовано раціон та стратегію живлення місцевої популяції цього виду, з врахуванням відмінностей за розміром, сезоном, глибиною вилову, місцями вилову та багаторічні зміни.

Уточнено видове багатство іхтіоценозу, підтверджено наявність тут видів, які дуже рідко зустрічаються у виловах. Висунуте припущення майбутніх змін іхтіоценозу та їх причини.

Підтверджено важливість прибережних вод Аргентинських островів для відновлення популяцій *C. aceratus* та *N. rossii* як місце їх нересту та/або нагулу молоді.

Ключові слова. РИБА, ПОПУЛЯЦІЇ РИБИ, РІСТ РИБИ, ВІК РИБИ, МОНІТОРИНГ, ТЕМП РОСТУ, БІОРІЗНОМАНІТТЯ, ВИДОВЕ БАГАТСТВО, УКРАЇНСЬКА АНТАРКТИЧНА СТАНЦІЯ «АКАДЕМІК ВЕРНАДСЬКИЙ», АНТАРКТИДА, ІХТІОФАУНА, ВОДНІ ЕКОСИСТЕМИ, БІОЛОГІЧНІ ПОКАЗНИКИ, НАСЛІДКИ ПРОМИСЛОВОГО ЛОВУ, ШИРОКОЛОБА НОТОНЕННЯ.

SUMMARY

Zinkovskyi A.V. Long-term transformation of the Argentine Islands archipelago coastal zones' ichthyofauna (Antarctica)– Qualification scientific work on the rights of the manuscript.

Dissertation for the degree of Doctor of Philosophy in the field of Natural sciences in the specialty 101 Ecology. – Taras Shevchenko National University of Kyiv. Kyiv, 2024.

Today Antarctic ecosystems, including marine ones, suffer the least from the anthropogenic factor compared to the rest of the ecosystems of the Earth. Almost all types of human activity are prohibited of this continent territory, as well as in the surrounding waters of the Southern Ocean, except for scientific and commercial fishing of some species, including fish. Starting with the "International Geographical Year" program (1956-1958), a large number of states, including Ukraine, have been intensively researching the species richness of the Antarctic.

The only type of human activity that directly affects the ecosystems of the Southern Ocean is commercial fishing. Although it is relatively limited, even such human influence can be critical: due to the careless use of resources during fishing at the end of the 20th century. the stock of some species of fish was so depleted that CCAMLR had to impose a ban on their catch. From that moment on, one of the key tasks of biological and ecological research became monitoring the recovery of populations of these species.

Due to the narrow straits with fast currents, the water area of the Argentine Islands has never been an active fishing place. Also, the group of islands is located within the Southern Ocean, which, however, in this region connects with the Atlantic, so both antarctic and subantarctic species can be found here. The relevance of ichthyocenosis research in this region is enhanced by the fact that it is poorly studied in comparison with other territories of the western coast of the Antarctic Peninsula.

The purpose of the work is to determine the patterns of long-term changes in the structure of the ichthyocenosis of the coastal zones of the Argentine Islands archipelago; monitor possible trends of such changes and establish how changes in the ecological

characteristics of one fish species populations affect other species within the area. To achieve the goal, the following **tasks** were set and completed: 1) to investigate changes in the species composition of catches from 2006 to 2020, to monitor the patterns of changes in the ichthyocenosis; 2) to analyze long-term changes in the sex and size-age structure of the population of the dominant species; to investigate long-term changes in the diet and nutrition strategy; 3) investigate population structures and diet of subdominant fish species; 4) establish relationships between populations of different fish species in the ichthyocenosis of the coastal waters of the Argentine islands.

The object of the research is the patterns of changes in fish communities in the Southern Ocean ecosystems. **The subject** of research in this work is the ichthyocenosis of the Argentine islands coastal waters.

The work examines the main regularities of long-term changes in the species diversity of the ichthyocenosis of the Argentinian Islands coastal water. The main differences of the fish grouping of this locality from other localities of the western coast of the Antarctic Peninsula were revealed. The patterns of long-term changes in the size-age and sex structure of populations of dominant and subdominant fish species have been established. Their diet and feeding strategy were determined, as well as their difference in individuals of different sizes caught at different depths during the year. In addition, spawning times for local fish populations have been determined.

In the course of the study, it was established that the species diversity of the ichthyocenosis of the coastal waters of the Argentine islands is stable and does not change critically. The dominant species is *N. coriiceps*, which accounted for an average of 75% of the catch each year. The species *C. aceratus* (6%), *T. newnesi*, *T. bernacchii* and *N. rossii* (4-5% each) were subdominant in different years. The number of *P. charcoti* individuals (up to 3%) gradually increased and this species began to be found constantly in catches over the last 10 years of the study. There were very few individuals of the remaining 8 species in catches. Long-term changes in the H'-index (0.28 - 1.32), J'-index (0.32 - 0.95) and SR-index (0.23 - 2.08) indicate a rather low species diversity. The diversity of the fish community of this region is typical for the west coast of the Antarctic Peninsula, although relatively poor.

The number of males and females in the population of *N. coriiceps* on the coast of the Argentine Islands is not the same (there were 1.26 times more males), although this can be explained by fluctuating changes. Spawning takes place from March to May. There were no significant differences in body size between females (18-46 cm) and males (17-45 cm), the level of fatness was the same. The diet of *N. coriiceps* is quite diverse compared to other species of the local group, but relatively poor compared to other populations of this species. The basis of the diet consists of: crustaceans, among which amphipods dominate (especially in winter among smaller individuals) and krill (especially in summer at greater depths); isopods, gastropods and algae (these components occur equally in all individuals); fish (especially in large individuals).

In the *C. aceratus* population, there are more females than males, females (48-66 cm) were mostly larger than males (42-60 cm). Spawning takes place in summer. The diet has a low variety, the basis of the diet is fish, crustaceans and cephalopods are found in small quantities. Females of *T. bernacchii* are more common than males, and they are slightly larger (12-29 cm females and 14-21 cm males). Spawning takes place during spring and early summer. The diet is very diverse, its basis consists of crustaceans and fish, there are also gastropods, fish roe, algae, polychaetes, etc. The sex ratio in the *N. rossii* population is 1:1, the sizes of males (16-38 cm) and females (20-33 cm) do not differ significantly. Spawning near the Argentinian Islands has not been recorded. The diet is very diverse, the basis is crustaceans, fish and algae, there are also gastropods and polychaetes. The number of males and females in the population of *T. newnesi* is the same, their sizes did not differ (females 17-24 cm, males 8-21 cm). Spawning takes place in winter. The diet consists exclusively of crustaceans. Females in the population of *P. charcoti* are larger than males, the sizes are the same in both sexes (females 34-54 cm, males 37-55 cm). Spawning occurs from mid-spring to mid-autumn. The diet is poor, fish predominates, crustaceans and algae are sometimes found.

This area has been identified as a spawning ground for *C. aceratus*, whose populations in Subsector 48.1 have been affected by commercial fishing. Also, this area is important for feeding young *N. rossii* before migrating to the ocean. That is, the water

area of the Argentine Islands is an important place for restoring the population of two commercial species.

As a result of the research:

For the first time, a long-term analysis of the diversity of ichthyocenosis was carried out using relevant indices. This study uses data from recent years of ichthyofauna research, the results of which were published for the first time and are relevant. For the first time, the size-age and sex structure of the local population of *N. coriiceps* and its long-term changes were comprehensively analyzed. Also, for the first time, the diet and feeding strategy of the local population of this species was analyzed in detail, taking into account differences in size, season, fishing depth, fishing locations and multi-year changes.

The species richness of the ichthyocenosis has been clarified, and the presence of species that are very rarely found in catches **has been confirmed**. The assumption of future changes in ichthyocenosis and their causes is put forward.

The importance of the coastal waters of the Argentine islands for the recovery of *C. aceratus* and *N. rossii* populations as a place for their spawning and/or young feeding **has been confirmed**.

Keywords. FISH, FISH POPULATIONS, FISH GROWTH, FISH AGE, MONITORING, GROWTH RATE, BIODIVERSITY, SPECIES WEALTH, UKRAINIAN ANTARCTIC STATION "AKADEMIK VERNADSKY", ANTARCTIC, ICHTHIOFAUNA, AQUATIC ECOSYSTEMS, BIOLOGICAL INDICES, CONSEQUENCES OF INDUSTRIAL FISHING, BLACK ROCKCOD.

ПЕРЕЛІК ОПУБЛІКОВАНИХ ПРАЦЬ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

Наукові праці, в яких опубліковано основні наукові результати дисертації:

1. **Zinkovskyi, A.**, Dykyu, I., & Trokhymets, V. (2021). Allocation of the diet of the Argentine Islands' inshore ichthyofauna. *Biosystems Diversity*, 29(1), 67–72. <https://doi.org/10.15421/012109>. ISSN 2519-8513 (індексується в Scopus та Web of Science, **Q3**).

(Здобувачем виконано підбір методології формалізації та статистичної обробки даних; формалізацію даних; математичний аналіз та його інтерпретацію; підготовка рукопису та його редагування).

2. Trokhymets, V., Savytskiy, O., **Zinkovskyi, A.**, Gupalo, O., Dykyu, I., Lutsenko, D., Berezkina, A., & La Mesa, M. (2022). Species composition, distribution and relative abundance of the inshore fish community off the Argentine Islands, Bellingshausen Sea. *Polar Biology*, 45(5), 845–855. <https://doi.org/10.1007/s00300-022-03040-5>. ISSN 1432-2056 (індексується в Scopus та Web of Science, **Q1**).

(Здобувачем виконано підбір методології аналізу вихідних даних; проведено формалізацію даних та їх статистичну обробку; виконано інтерпретацію отриманих результатів; підготовлено рукописи та його редагування).

3. Trokhymets, V., **Zinkovskyi, A.**, Dykyu, I., & La Mesa, M. (2022). Feeding ecology of an inshore population of *Notothenia coriiceps* from the Argentine Islands, Bellingshausen Sea. *Polar Biology*, 45(11), 1623–1634. <https://doi.org/10.1007/s00300-022-03095-4>. ISSN 1432-2056 (індексується в Scopus та Web of Science, **Q1**).

(Здобувачем виконано підбір методології аналізу вихідних даних; проведено формалізацію даних та їх статистичну обробку, виконано інтерпретацію отриманих результатів; підготовлено рукописи та його редагування).

Наукові праці, які засвідчують апробацію матеріалів дисертації

1. **Зіньковський А.В.**, Дикий І.В., Трохимець В.М. (2021). Раціон *Notothenia coriiceps* у прибережних водах Аргентинських островів, Антарктика (збірник тез). XIV Міжнародна іхтіологічна науково-практична конференція «сучасні проблеми теоретичної і практичної іхтіології», Харків, Україна. 23 – 25 вересня 2021 року, сс. 70-73.

2. Трохимець В, Савицький О., **Зіньковський А.**, Гупало О., Дикий І., Луценко Д., Березкіна А., Ла Меса М. (2023). Видовий склад, розподіл і предствленість іхтіоценозу прибережних вод Аргентинських островів (збірник тез). XIX Міжнародна наукова конференція «Молодь і поступ біології», Львів, Україна, 26-28 квітня 2023 року, сс. 108-109.

3. **Зіньковський А.В.**, Дикий І.В., Трохимець В.М. (2023). Багаторічна динаміка популяцій видів-субдомінантів іхтеоценозу прибережних вод Аргентинських островів (море Беллінсгаузена, Антарктика) (збірник тез). V (XVI) Міжнародна конференція молодих учених „Наукові основи збереження біотичної різноманітності”, Львів, Україна. 18 жовтня 2023 року, сс. 68-70

ЗМІСТ

СПИСОК СКОРОЧЕНЬ.....	14
ВСТУП.....	15
РОЗДІЛ 1. ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ.....	20
1.1 Особливості іхтіофауни західного узбережжя Антарктичного півострова	20
1.2 Іхтіофауна в складі екосистеми прибережних вод Аргентинських островів.....	22
1.3 Наслідки промислу риби для іхтіофауни мілководь підрайону 48.1	26
РОЗДІЛ 2. ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНУ ДОСЛІДЖЕНЬ. МЕТОДИ ТА МАТЕРІАЛИ ДОСЛІДЖЕННЯ.....	26
2.1 Короткий фізико-географічний опис району досліджень та гідрологічна характеристика станцій відлову.....	29
2.2 Методи збору матеріалу та проведення біологічного аналізу.....	31
РОЗДІЛ 3. ТАКСОНОМІЧНИЙ СКЛАД ІХТІОФАУНИ ПРИБЕРЕЖНИХ ВОД АРГЕНТИНСЬКИХ ОСТРОВІВ.....	38
3.1 Зміни таксономічного складу виловів з 2006 по 2020 рр.....	38
3.2 Іхтіофауна прибережних вод Аргентинських островів як частина іхтіофауни західного узбережжя Антарктичного півострова.....	47
РОЗДІЛ 4. ЕКОЛОГІЧНА ХАРАКТЕРИСТИКА <i>NOTOTHENIA CORIICEPS</i> ЯК ДОМІНАНТНОГО ВИДУ.....	50
4.1 Структура популяції.....	50
4.2 Раціон.....	60
РОЗДІЛ 5. ЕКОЛОГІЧНА ХАРАКТЕРИСТИКА ІНШИХ ВИДІВ.....	87
5.1 <i>Chaenocephalus aceratus</i>	87
5.2 <i>Trematomus bernacchii</i>	91
5.3 <i>Notothenia rossii</i>	96
5.4 <i>Trematomus newnesi</i>	99

5.5 <i>Parachaenichthys charcoti</i>	101
5.6 Види, представники яких виловлені у малих кількостях.....	105
ВИСНОВКИ.....	111
СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ.....	113
ДОДАТКИ.....	130
ДОДАТОК А. СПИСОК ПУБЛІКАЦІЙ ЗДОБУВАЧА ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ ТА ВІДОМОСТІ ПРО АПРОБАЦІЮ РЕЗУЛЬТАТІВ ДИСЕРТАЦІЙНОЇ РОБОТИ.....	130

СПИСОК СКОРОЧЕНЬ

CCAMLR - Commission for the Conservation of Antarctic Marine Living Resources

J'-індекс – індекс Піелоу, видова рівність;

H'-індекс - індекс Шеннона-Вінера, видове різноманіття;

SR-індекс – індекс Маргалефа, міра видового багатства;

ГСІ – гонадосоматичний індекс;

НДС – науково-дослідна станція;

УАЕ – Українська антарктична експедиція;

ШКТ – шлунково-кишковий тракт.

ВСТУП

Актуальність дослідження

На даний момент дослідження біологічного різноманіття та особливостей функціонування екосистем Антарктики є одним із найважливіших напрямків світових біологічних досліджень. Вплив антропогенного чинника є найнижчим саме на Антарктику, що обумовлено як кліматичними умовами (низький рівень температури, висока швидкість вітру та льодовий режим Південного океану сильно перешкоджають нормальній господарській діяльності), так і міжнародними домовленостями (Антарктида – єдиний материк, де заборонено проводити будь-яку діяльність людини крім дослідницької). Єдиний тип господарської діяльності, який прямо впливає на екосистеми Південного океану – промислове риболовство, яке, однак, обмежено траловими виловами у відкритих ділянках океану [84, 99].

Таким чином, екосистеми Антарктики, в тому числі – Південного океану, є найбільш наближеними до первозданих, на які відбувається найменший вплив людини. Це дозволяє використовувати схеми функціонування та розвитку цих екосистем в якості еталона при порівнянні з іншими, більш залежними від антропогенного чинника. Відповідно, однією з частин великого комплексного біологічного дослідження в Антарктиці є і дослідження іхтіоценозу, в тому числі – багаторічні зміни характеристик популяцій окремих видів риб [20, 21, 67].

Дослідження саме іхтіоценозу є важливим, перш за все, через наявність активних промислових виловів у Південному океані. Постійний моніторинг необхідний для запобігання виснажування ресурсної бази океану та для відслідковування наслідків для місцевих екосистем [125]. Крім цього, антарктичні види риб є дуже вразливими до змін клімату, що також призводить до поступового зменшення чисельності їх популяцій [140].

Починаючи з програми «Міжнародний географічний рік» (1956 – 1958) ведеться інтенсивне дослідження видового багатства Антарктики [16, 141], Україна бере активну участь в дослідженні антарктичних екосистем, в тому числі й іхтіофауни Південного океану.

Участь України у міжнародному дослідженні Антарктики та активне висвітлення досягнень українських дослідників підвищує статус нашої країни серед інших країн. Отримані українськими зимівниками дані унікальні, бо серед Аргентинських островів наявна лише НДС «Академік Вернадський», що надає виключну можливість досліджень цього району [4, 5].

Об'єктом дослідження є закономірності змін угруповань риб в складі екосистем Південного океану.

Предметом дослідження даної роботи є іхтіоценоз прибережних вод Аргентинських островів.

Мета роботи - визначити закономірності багаторічних змін структури іхтіоценозу прибережних зон островів архіпелагу Аргентинські острови; відслідкувати можливі тенденції подібних змін та встановити, як зміни екологічних характеристик популяцій одних видів риб впливають на інші види в межах цього району. **Завдання** роботи:

1. Дослідити зміни видового складу виловів з 2006 по 2020 роки, відслідкувати закономірності змін у іхтіоценозі.
2. Проаналізувати багаторічні зміни у статевій та розмірно-віковій структурі популяції домінантного виду; дослідити багаторічні зміни раціону та стратегію живлення.
3. Дослідити структури популяцій та раціон субдомінантних видів риб.
4. Встановити ступінь перекриття трофічних ніш популяцій риб в іхтіоценозі прибережних вод Аргентинських островів.

Методи дослідження

Відбір матеріалу проводився протягом 13-ти Українських антарктичних експедицій з 2006 по 2020 рік. Вилони проводили на узбережжі Аргентинських островів, переважно в протоці Мік, на узбережжі біля НДС «Академік Вернадський» та островів Гротто та Скуа. Збір матеріалу проводили за допомогою гачкових знарядь лову. Лабораторний аналіз зразків проводили в лабораторії НДС «Академік Вернадський» одразу після вилову за стандартними методиками [1, 95]. Для визначення видової приналежності риб використовували відповідні

визначники [64, 67]. Аналіз результатів було проведено з використанням загальнозживаних методів статистичної обробки даних.

Наукова новизна

Аргентинські острови на даний момент не є зоною активного промислового рибальства, тому екосистеми в межах архіпелагу ще менше зазнають антропогенного впливу. Одночасно із цим, Аргентинські острови розташовані в межах Південного океану, в той час як Південні Шетландські острови – місце найбільш активного дослідження водних екосистем Антарктики (після моря Роса) – в Атлантичному, що створює дуже різні умови незважаючи на досить близьке місцезнаходження. Це перш за все стосується течій, які не сильно виражені у Південних Шетландських островах, тоді як в Аргентинських островах значна швидкість течій не дозволяє навіть утворитись заростям із бурих та зелених водоростей. Це робить Аргентинські острови досить унікальним місцем існування для риб та інших організмів [16, 30, 47, 113, 126].

Як було вказано вище, Україна має виключну можливість на дослідження цього регіону, що вона реалізовує у щорічних експедиціях. Відповідно, отриманні дані є унікальними для світової науки. Це, та інші дослідження, засновані на цих даних, здатні розширити наші уявлення про функціонування екосистем Південного океану. Але на даний момент дослідження угруповань риб цього регіону обмежуються одним роком і, переважно, одним видом [4, 16, 142], в той час як багаторічні комплексні дослідження є більш цінними, бо дозволяють зрозуміти тенденції змін іхтіоценозу та його складових [125].

Особистий внесок здобувача. Автором дисертації було проведено аналіз отриманих в ході Українських антарктичних експедицій даних про угруповання риб. Опрацювання літературних джерел, аналіз та узагальнення отриманих даних також проводились самостійно автором. Також автор безпосередньо брав участь у підготовці публікацій у співавторстві з науковим керівником, науковими співробітниками Інституту гідробіології НАН України, Національного антарктичного центру України, Львівського національного університету імені Івана Франка та Інституту полярних наук Національної наукової ради Італії.

Апробація результатів дисертації

Основні результати дослідження було представлено на наукових конференціях, матеріали яких опубліковані: XIV Міжнародна іхтіологічна науково-практична конференція «Сучасні проблеми теоретичної і практичної іхтіології» (Харків, 2021), XIX Міжнародна наукова конференція «Молодь і поступ біології» (Львів, 2023), V (XVI) Міжнародна конференція молодих учених «Наукові основи збереження біотичної різноманітності» (Львів, 2023).

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

Дисертаційна робота виконувалась в Київському національному університеті імені Тараса Шевченка в ННЦ «Інститут біології та медицини» на кафедрі екології та зоології.

Дослідження змін іхтіоценозу прибережних вод Аргентинських островів, що було метою роботи, є одним із основних завдань Державної програми проведення досліджень в Антарктиці [11-12].

Практичне значення отриманих результатів

Через відносно слабкий вплив антропогенного чинника, закономірності розвитку антарктичних екосистем (в тому числі і екосистем Південного океану) можна використовувати в якості еталонних для порівняння з іншими екосистемами планети. Особливо це стосується екосистем Арктики, в межах якої діяльність людини є більш суттєва, але сам регіон має схожі природні умови. Порівнюючи характер змін як у популяціях окремих видів так і в цілих екосистемах Арктики та Антарктики буде можливо встановлювати, які саме зміни могли стати наслідком втручання людини і наскільки сильно проявляється даний вплив [104].

Не менш важливим є значенням даного дослідження для розвитку промислового вилову в регіоні. Необхідним є дослідження впливу виловів на морські екосистеми для запобігання швидкому зниженню кількості промислових видів і, безпосередньо, через вилови людиною, і, опосередковано, через збільшення конкурентного тиску з боку інших, непромислових видів. Останнє досить розповсюджено серед роду *Notothenia*: популяції непромислового вид *N. coriiceps* помітно витісняє популяції промислових, наприклад, *N. rosii* [20-21, 72, 81, 126].

Додатково це дослідження дозволить знайти інші перспективні види для цілеспрямованого промислового вилову, що знизить тиск на вже виловлюванні види і дасть змогу їх популяціям відновитись. Наприклад, вже згаданий вище вид *N. coriiceps* є потенційно промисловим, особливо завдяки запропонованим методам промислового лову для прибережних зон [34].

Структура та обсяг дисертації.

Дисертаційна робота складається з анотації, вступу, п'яти розділів, висновків, списку використаних джерел. Загальний обсяг дисертації становить 131 машинописну сторінку, з яких основний текст викладено на 112 сторінках. Текст ілюстровано 31 рисунком і 19 таблицями. Список використаних літературних джерел нараховує 149 найменувань, з яких 128 англійською мовою.

РОЗДІЛ 1. ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ

1.1 Особливості іхтіофауни західного узбережжя Антарктичного півострова

Домінантною групою риб іхтіоценозу Південного океану є представники підряду *Notothenioidei* ряду *Perciformes* [53, 59, 67]. Особливо це властиво зонам континентального шельфу та верхнього схилу, де *Notothenioidei* домінують за кількістю видів (~50 %), так і за біомасою (90–95 %) [41, 59]. Представники цієї групи еволюціонували *in situ* на континентальному шельфі Антарктики, утворивши унікальну групу з непропорційною представленістю видів і високим ступенем ендемізму (близько 97 %) [52]. Ця група зайняла всі доступні середовища існування на континентальному шельфі та схилі, колонізуючи як бентосне, так і пелагічне середовище [41]. Підряд *Notothenioidei* включає близько 140 видів і 45 родів, більшість з яких поширені в водах Антарктики та Субантарктики [57, 59].

Внаслідок розширення льодовикового покриву в пізньому еоцені - на початку олігоцену значно скоротилась площа мілководдя, за винятком районів шельфу уздовж Дуги Скотіа та біля Антарктичного півострова [41]. Крім того, прибережне середовище постійно вкрите донним льодом і змінюється рухом айсбергів [27], що впливає на видовий склад і динаміку популяції місцевих угруповань риб [80, 130].

Серед усіх прибережних вод Південного океану, саме західне узбережжя Антарктичного півострова є найбільш вивченим. Причиною є висока продуктивність місцевих екосистем, а криль та риба є об'єктами активного промислу [70]. Морські екосистеми західного узбережжя Антарктичного півострова простягаються на близько 1500 км від моря Беллінсгаузена до північного краю півострова. Ця територія є одним з тих регіонів Антарктики, які найбільше постраждали від глобального потепління [50]. В кінці XX – на початку XXI ст. в цьому регіоні спостерігається значне збільшення температури води, що призводить до змін біоценозів місцевих екосистем [70]. Багато дослідників

вважають, що західне узбережжя Антарктичного півострова – це територія Землі з одним з найшвидших темпів зростання середньорічної температури [65]. Промисловий лов риби та криля також сильно вплинув на цей регіон, хоча і не так сильно, як на акваторію Субантарктики. Крім цього, місцеві трофічні мережі є більш стабільними, хоч і складаються з меншої кількості елементів, ніж більш північні регіони [129]. Також для західного узбережжя Антарктичного півострова характерні поширені для водних екосистем екологічні проблеми, такі як інтродукція баластними водами [51] та накопичення ртуті у організмах [103]. Вже є дослідження про вплив забруднення на фізіологію окремих видів риб, наприклад, на зміни функціонування ендокринної системи [63].

Цей регіон став об'єктом кількох міждисциплінарних досліджень, таких як Research on Antarctic Coastal Ecosystem Rates [74], Palmer Antarctic Long-Term Ecological Research [134] і програма Global Ocean Ecosystems Dynamics Південного океану [71]. Однією з ідей з приводу захисту цього регіону є впровадження міжнародних морських заповідних територій на більшій частині акваторії цього регіону [73].

Оскільки життєві цикли та динаміка популяції організмів у прибережній морській екосистемі Антарктики значною мірою залежать від річного циклу та міжрічних коливань морського льодового покриву, на які, у свою чергу, впливає поточне швидке регіональне потепління [135], було б доцільно мати довгострокові дані для оцінки та передбачення змін у популяціях в складі місцевих іхтіоценозів. За наявними даними відомо, що місцевим популяціям промислових видів риб загрожує значне скорочення чисельності, особливо в порівнянні з популяціями на східному узбережжі півострова, де промислові лови не були такими поширеними, а клімат змінюється повільніше [149]. Також скорочення чисельності популяцій риб відбувається через скорочення популяцій вдів, якими вони живляться. В першу чергу це стосується криля, який сам є об'єктом активного промислу [43] і чисельність якого також зменшується [139].

Угруповання риб прибережних вод Антарктичного півострова досліджували досить рідко - це, наприклад, дослідження іхтіофауни біля острова Джеймса Росса

на східній стороні [77] або острова Думер [112], а також біля узбережжя Данко [34, 36]. Найбільш поширеними рибами тут є представники родин Channichthyidae та Nototheniidae [65]. У цих місцях іхтіоценоз риб складався з видів як низько-, так і високо-антарктичного походження, переважно представників родів *Notothenia*, *Gobionotothen*, *Chaenocephalus* і *Trematomus*.

Одним з найбільш поширених видів на мілководді (до 550 м) в районі Антарктичного півострова є *Notothenia coriiceps* Richardson, 1844 [67]. Саме представники цього виду займають велику частину науково-дослідних виловів за кількістю та біомасою [25, 108]. Широке розповсюдження, велика чисельність та широкий трофічна ніша та придонний спосіб життя роблять цей вид стабільним компонентом бентосних угруповань Південного океану [26, 97]. Широкобачена нототенія є достатньо термопластичним видом, щоб пристосуватись до глобального потепління [120]. Також однією з причин може бути тримання особин в групах, що не є вираженим у інших представників підряду [91]. Стан популяції цього виду є настільки стабільним, що він зазнає мінімального впливу від змін клімату, хоча ці зміни сильно впливають на екосистеми Південного океану [68]. Крім цього, даний вид ніколи не був об'єктом промислу, про що більш детально буде вказано далі.

1.2 Іхтіофауна в складі екосистеми прибережних вод Аргентинських островів

Аргентинські острови, які є частиною архіпелага Вільгельма між 65°13'-65°16' пд.ш. та 64°10'-64°20' зах.д., є відносно малодослідженою частиною західного узбережжя Антарктичного півострова. Найближча територія з добре вивченим угрупованням риб та її раціоном - узбережжя Данко, що є частиною Антарктичного півострова [34-36]. Втім, відносно рівна лінія узбережжя та характер течій досить сильно відрізняються від умов Аргентинських островів.

Найбільш раннє опубліковане вивчення іхтіоценозу акваторії Аргентинських островів проводилось у 1975 році. В ході цього дослідження в

прибережних водах Аргентинських островів було виловлено 298 риб із 18 видів, з індексом різноманітності за Шенноном 0,84 [46].

Після цього вивчення місцевого іхтіоценозу довго не проводилось. Британська антарктична станція Фарадей, яка була розташована на Аргентинських островах, виконувала функцію геофізичної лабораторії. Тому біологічні дослідження там проводились епізодично, а іхтіологічні не проводились взагалі. У 1996 році ця станція переходить до України, стаючи єдиною на даний момент українською антарктичною станцією «Академік Вернадський». Перші іхтіологічні дослідження були проведені вже у 2002-2003 році під час VII Української антарктичної експедиції. З цього моменту вивчення угруповання риб прибережних вод Аргентинських островів є одним із основних завдань Державної програми проведення досліджень в Антарктиці [11-12].

Першим опублікованим вивченням іхтіоценозу в цьому регіоні з 1975 року стала робота Маніло, 2006 [95], виконана за результатами XI Української антарктичної експедиції 2004-2005 рр. У статті вказано, що «в прибережних водах Аргентинських островів на глибині до 50-60 м можливо зустріти 35 видів риб, які відносяться до 9 родин 3 рядів 2 класів» (таблиця 1.1). Дані про екологічні особливості автором були взяті з монографії «Fishes of the Southern Ocean» [67]. Протягом описуваного у праці періоду було виловлено 12 видів риб з 4 родин.

Більш інформативним є друге опубліковане дослідження за результатами семи Українських антарктичних експедицій з 2002 по 2009 рр. [96] За цей проміжок часу було достовірно визначено 16 видів риб з родин Nototheniidae (13 видів), Harpagiferidae, Channichthyidae та Bathydraconidae. Найчастіше у виловах зустрічався вид *N. coriiceps*, що, як було вказано вище, є характерним для виловів у прибережних зонах підрайону 48.1. Субдомінантними були види *T. bernacchii* та *N. rossii*, досить поширеними були *T. newnesi* та *Ch. aceratus*. При цьому за масою у виловах на другому місці був вид *Ch. aceratus* – його частка у виловах складала 14,0 – 16,1% (домінантом залишився *N. coriiceps*). Автори також зазначають, що у цьому регіоні поступово збільшується частка *N. rossii*, що може вказувати на відновлення запасу цього виду. Також збільшились середні розміри риб через зміну

структури живлення – у раціоні більшості видів зросла частка криля в наслідок потепління [96].

Таблиця 1.1

**Список видів риб, які можна зустріти в прибережних водах
Аргентинських островів [67, 96]**

Rajidae

Bathyraja eatonii (Günther, 1876)

B. maccaini Springer, 1971

Muraenolepididae

Muraenolepis microps (Lönnberg, 1905)*

Bovichthidae

Bovichthus elongatus (Hureau & Tomo, 1977)

Nototheniidae

Aethotaxis mitopteryx DeVitt, 1962*

Cryotheria peninsulae Daniels, 1981

Dissostichus mawsoni Norman, 1937

Gobionotothen gibberifrons (Lönnberg, 1908)

Lepidonotothen kempfi (Norman, 1937)

L. nudifrons (Lönnberg, 1905)

L. larseni (Lönnberg, 1905)

Notothenia coriiceps Richardson,

N. rossii Richardson, 1844

Pagothenia borchgrevinki (Boulenger, 1907)

P. brachysoma (Pappenheim, 1912)

Paranotothenia magellanica (Forster, 1801)*

Trematomus bernacchii Boulenger, 1902

T. eulepidotus Regan, 1914

T. hansonii Boulenger, 1902

T. loennbergii Regan, 1913

T. newnesi Boulenger, 1902

T. pennellii Regan, 1914

T. scotti (Boulenger, 1907)

Artedidraconidae

Artedidraco skottsbergii Lönnberg, 1905

Pogonophryne phyllopogon Andriashev, 1967*

Harpagiferidae

- Harpagifer antarcticus* Nybelin, 1947
Gymnodraco acuticeps Boulenger, 1902*
Parachaenichthys charcoti (Vaillant, 1906)
Prionodraco evansii Regan, 1914*

Channichthyidae

- Chaenocephalus aceratus* (Lönnberg, 1906)
Champscephalus gunnari Lönnberg, 1905
Neopagetopsis ionah Nybelin, 1947*
Pagetopsis macropterus (Boulenger, 1907)*
Pseudochaenichthys georgianus Norman, 1937*

Tripterygiidae

- Helcogrammoides antarcticus* (Tomo, 1981)*

*астериском позначені види, зустріч з якими в даному регіоні є малоімовірною, проте можливою.

Більш пізні дослідження вже включали більш детальні аналізи в рамках однієї експедиції – 2007-08 [16] та 2015-16 [4]. Було висунуто гіпотезу про існування в районі дослідження принаймні двох окремих популяцій *N. coriiceps* – у протоці Мік та на західному узбережжі острова Гротто. Гіпотеза була підкріплена наявністю статистично значущих відмінностей за 23 з 37 пластичних ознак. Відмінності пояснювались географічними особливостями локалітетів. Так, у протоці Мік наявна сильна течія, а дно майже не має схованок, через що особини, які були виловлені у протоці, мають потужніші та довші плавці. В цей час західне узбережжя о. Гротто виходить у відкриту ділянку океану, не має сильної течії, а на його дні є багато схованок [16]. Також активно досліджується гельмінтофауна місцевої популяції *N. coriiceps* [88-89].

Крім цього, були комплексні дослідження біорізноманіття та функціонування екосистем Аргентинських островів, що включали у себе іхтіологічну складову. У цих дослідженнях у загальних рисах вказувались тенденція до збільшення відносної кількості *N. rossii*, що вказує на відновлення запасу цього виду, за рахунок скорочення чисельності *T. bernacchii*. Також було досліджено особливості ліпідного обміну у представників видів *Ch. aceratus*

T. bernacchii та *N. coriiceps*, внаслідок чого встановлено значну відмінність останнього виду, що можна пояснити тим, що в нього набагато ширший ареал, який виходить за межі Антарктики [10]. Крім цього, було встановлено наявність забруднення важкими металами, в першу чергу – кадмієм: його вміст у рибі перевищував норму у 10-30 разів. Це, однак, пояснюється великою кількістю цього елемента у ґрунті та донних відкладах, що не є унікальним для Антарктичного півострова [131].

Екосистема Аргентинських островів має велике значення з екологічної точки зору, оскільки містить різноманітну фауну хребетних, включаючи риб і колонії птахів і ссавців, що розмножуються [10], захист яких нещодавно було запропоновано шляхом створення морської заповідної території [61, 73, 144]. Однак перед плануванням і впровадженням будь-яких правил збереження для цієї території з 2003 року була прийнята щорічна програма моніторингу, щоб отримати більше інформації про структуру та функції найпоширеніших видів [61].

1.3 Наслідки промислу риби для іхтіофауни мілководь підрайону 48.1

Промисловий лов риби є однією з небагатьох людських активностей, яка відбувається Південному океані. Очевидно, що прямий вилов риби значно впливає на іхтіоценоз того регіону, де промисел проводиться. Для полегшення регуляції подібної діяльності, Комісією з морських живих ресурсів Антарктики (CCAMLR) було розділено антарктичні та субантарктичні води на райони та підрайони. Аргентинські острови, як і значна частина західного узбережжя та північна частина східного узбережжя Антарктичного півострова, належать до підрайону 48.1 статистичної звітності CCAMLR.

Популяції представників родини *Notothenoidea* є дуже вразливими до масових виловів. Причиною є повільний ріст та низька плодючість, які властиві для риб, які існують в холодних умовах [98, 114]. Повільний темп відновлення чисельності промислових видів можна також пояснити такими явищами [98]:

- нелегальні вилови дорослих риб, які відбуваються досі;

- знищення личинок та молоді риб під час вилову криля внаслідок випадкового попадання їх до сіток;
- критично низька чисельність, що призводить до занадто низької народжуваності (депенсація);
- зміни клімату.

З 1988 по 1990 роки у підрайоні 48.1 відбувався активний промисловий вилов риби [25]. Протягом цього терміну було виловлено 48 246 т *Channichthyidae* та 3 871 т *Nototheniidae* у 1978-1979 і 10 583 *Channichthyidae* та 20 440 т *Nototheniidae* у 1980-1990 роках [39]. Всього до 1990 в цьому підрайоні було виловлено 87 118 т різних видів риб. Вилони у таких кількостях не є значними у порівнянні з іншими районами: наприклад, вилони у підрайонах 48.2 та 48.3 були на порядки більшими. Однак, саме для цього регіону ці вилони дуже сильно вплинули на іхтіоценоз. Під найбільшою загрозою опинився вид *N. rossii* – його сумарний запас у підрайонах 48.1, 48.2 та 48.3 на момент 1989 року складав менше 5% від запасу на початку масових виловів [87]. Тому з 1990 року в рамках CCAMLR були введені мораторії (в оригіналі - Conservation measures) на прямі промислові вилони риби у ряді підрайонів, в тому числі у підрайоні 48.1 (СМ 27/IX, СМ 41/X, СМ 58/XI, СМ 72/XII, СМ 72/XVI, СМ 72/XVII та СМ 32-02) [40]. Метою заборони вилову є відновлення популяцій риб у ряді підрайонів. Останній з цих мораторіїв (СМ 32-02) є діючим на момент написання цієї дисертаційної роботи, у ньому вказано про заборону промислового лову всіх видів риб у підрайонах 48.1 та 48.2. Мораторій СМ 32-02 буде діяти, поки у конкретному районі для конкретного виду риб не підтвердиться достатнє відновлення популяції (запасу), що встановлюватиметься Комісією CCAMLR [40]. Для цього необхідною є регулярна зйомка запасу, тому лов у наукових цілях є дозволеним.

Заборона прямого вилову дозволила значно підвищити запас *N. rossii*, хоча казати про повне його відновлення поки не можна [24, 72].

Найбільш поширеним демерсальним видом риб цього регіону є *N. coriiceps*, причиною чого є ряд факторів, який було вказано вище. Одним з цих факторів є те, що вид *N. coriiceps* ніколи не був об'єктом промислу, лише відносно невеликим

приловом минулих комерційних виловів [24, 83]. Одночасно з цим, масова промислова експлуатація призвела до значного зменшення кількості низькоантарктичних видів зі схожою екологічною нішею чорної тріски, таких як *N. rossii* та *G. gibberifrons*. Поступове зменшення чисельності цих видів знизило їх спроможність до харчової конкуренції з видами зі схожою екологічною нішею, такими як *N. coriiceps*, чії популяції активно зростають, особливо в прибережних водах біля Південних Шетландських островів. Тому є припущення, що цей вид витісняє промислові види *Nototheniidae* and *Channichthyidae*, сильно уповільнюючи відновлення їх чисельності [62, 98].

Вид *N. coriiceps* є потенційно промисловим. Активні вилови цього виду могли б понизити його тиск на інші, промислові види, що, в свою чергу, може прискорити відновлення їх чисельності [84]. Однак, поки ця ідея не розглядається як перспективна.

Постійний моніторинг за чисельністю популяцій видів риб дозволяє зафіксувати зміни у прибережній частині запасу відповідних видів [35].

РОЗДІЛ 2.

ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНУ ДОСЛІДЖЕНЬ. МЕТОДИ ТА МАТЕРІАЛИ ДОСЛІДЖЕННЯ

2.1 Короткий фізико-географічний опис району досліджень та гідрологічна характеристика станцій відлову

Аргентинські острови є групою з 40 островів загальною площею 23,5 км². Вони розташовані у тихоокеанському секторі Антарктики у західній частині Антарктичного півострова між 65°13'–65°16' S та 64°10'–64°20' W. Група островів розташована на 142 км північніше від полярного кола. Група островів розміщена біля Землі Греймана і відокремлена від неї протокою Пенола. Група включає в себе кілька невеликих, низьких і значною мірою покритих снігом островів (Ірізар, Уругвай, Галіндез, Вінтер, Скуа, Корнер, Грот, Барчанс і Фордж), займаючи площу приблизно 5 км². Острови розділені протоками та глибокими фіордами, які характеризуються прибережними мілководдями (< 50 м) із кам'янистим дном і відносно слабкими течіями, що течуть із різних напрямків, головним чином під впливом приливної активності [18, 96].

Береги островів переважно скелясті і круті, без абразивних платформ та пляжів. Берегова лінія сильно порізана. Протоки між островами вузькі і характеризуються мінливим рельєфом, в тому числі – великою кількістю банок та невеликих островів. Глибина цих протоків у середньому 10 – 15 м. Велика площа мілководдя обумовлює велику біомасу бентоса, [96].

Течії у цьому регіоні переважно приливні (добового або півдобового періоду) та неперіодичні залишкові. Середня швидкість обох типів течії складає 0,04 м/с і зазвичай не перевищує 0,17- 0,18 м/с [32]. Для поверхневого шару вод типовими є дрейфові течії, а для придонного – компенсаційні. Були відмічені згінно-нагінні явища. Однією з головних причин виникнення мінливості гідрофізичних параметрів середовища протягом від кількох днів до кількох тижнів є приливи та відливи. Півдобова приливна хвиля розповсюджується с півночі – північно-заходу

на південь – південно-схід, а добова – с заходу – північно-заходу на схід – південно-схід. Мінливість найбільш активна у жовтні-листопаді [18, 96].

Острови розташовані у місці, де змішуються відносно теплі південноамериканські і холодні антарктичні води. Материк, що розташований близько до островів, затискає течії у вузьку трубу проток Лемейр та Пенола, збільшуючи і без того високу динамічну активність в регіоні [2]. Це обумовлює високу біологічну продуктивність оточуючих вод, і, як наслідок, - бурхливий розвиток життя. Крім того, район Аргентинських островів є межею репродуктивного ареалу багатьох субантарктичних і антарктичних видів, що обумовлює змішаний характер угруповання риб регіону [96].

Середньорічна температура повітря (як і середня температура кожного місяця) біля поверхні в районі станції «Академік Вернадський» в останні десятиріччя стабільно зростає за рахунок збільшення мінімальної температури. Особливо це виражено у травні-липні, коли температура збільшується майже на 1°C на десятиріччя. Однак, протягом 2001-2010 років темпи збільшення температури стали повільнішими, тому не є виключенням, що у майбутньому температура стане стабільною або навіть почне зменшуватись [143]. На це також вказує наявність порівняно холодних літніх сезонів кожні 20 років – такі були зафіксовані у 1959, 1977 та 2000 роках [101]. Схожа динаміка характерна і для температури верхніх шарів води. Підвищення температури води є сприятливими умовами для більшості бентосних організмів.

Під час Антарктичного літа поверхневі води у протоці Пенола, яка відділяє острови від материка, є досить холодними і опрісненими ($-0,8 - 1,8^{\circ}\text{C}$ та 31,4‰ відповідно). В цей ж час між островами вода є теплішою і солонішою ($0,9-1,7^{\circ}\text{C}$ та 32,6 – 33,0‰ відповідно). Це пояснюється таненням льодовика на материку протягом літа і попадання великих об'ємів холодної прісної води у протоку. Це властиво більшості прибережних акваторій Південного океану [48]. Є різниця і у розташуванні термоклину: у більш глибоких водах навколо островів він розташований на глибині 20–30 м, тоді як на центральному мілководді між островами – на глибині 30–40 м. Протягом всього льодоставу вертикальної

структурованості за температурою і солоністю у водах між островами немає. У протоці Пенола трислойна вертикальна структура так чи інакше зберігається протягом всього року [113].

Загалом регіон Антарктичного півострова є досить чутливим до загальнопланетарних змін клімату. Наприклад, на кількох станціях, в тому числі і «Академік Вернадський», були зафіксовані значні температурні аномалії під час Ель-Ніньйо [143].

З 1996 року українська станція «Академік Вернадський» працює на Маріна-поінт на острові Галіндез.

2.2 Методи збору матеріалу та проведення біологічного аналізу

Відбір матеріалу проводили під час 13-ти Українських антарктичних експедицій (далі УАЕ) з 2006 по 2020 рік (таблиця 2.1). Результати біологічного аналізу наявні для виловів, які були проведені під час 10-ти УАЕ [3, 5-9, 13-15].

Вилови проводились у прибережних водах всього архіпелагу – від острова Блек до острова Ірізар. Однак переважна більшість успішних виловів була проведена вздовж протоки Мік (Meek, S 65°14'38" W 64°15'18") між островами Галіндез та Корнер, та вздовж протоки Стелла (Stella, S 65°14'49" W 64°15'17") між островами Галіндез та Вінтер. Особливо успішними були вилови на узбережжі поряд з НДС «Академік Вернадський» - Маріна-поінт (Marina, S 65°14'42" W 64°15'25"). Саме тут проводили відлов лов риби за несприятливих умов, якщо вихід на човнах був неможливий. Крім цього багато виловів проводилось в районах західного узбережжя острова Грото (Grotto, S 65°14'19" W 64°15'34") та протоки Корнік (Cornice, S 65°15'05" W 64°15'14"), що біля східного узбережжя острову Скуа. Менше було проведено виловів біля Барханів (Barchans, S 65°14'33" W 64°17'15") та біля острову Уругвай (Uruguay, S 65°14'13" W 64°13'4"), однак виловлених особин було достатньо для аналізу. В інших регіонах – біля островів Блек, Леопард, Вінтер, Три Поросяти та Ірізар – вилови проводили поодинокі та

переважно невдало, тому вилови в цих локалітетах в даному дослідженні не представлені.



Рис. 2.1. Місця основних станцій вилову риби в районі островів Аргентинського архіпелагу (позначені зіркою) [16]

Через екологічні обмеження (льодовий покрив, крижини, сильний вітер) зразки риби відбирали майже виключно за допомогою гачкових знарядь типу «донна вудка». Лов проводили переважно з човна або через лунки в паковому льоду (взимку), а в разі поганих погодних умов безпосередньо з берега. У випадках, коли риба довго не проковтувала наживку, проводили траління за допомогою вудки. Як наживку використовували свіже м'ясо, молюсків і рибу. Час лову риби становив близько 3-4 годин на добу. Це прийнято за один вилов (одне зусилля) для розрахування середньої кількості риби на одиницю зусилля.

Неодноразово були спроби провести відлов за допомогою пасток типу «ятір» та ставових сіток, як це проводять в інших дослідженнях. Однак таким чином за

14 років досліджень вдалось відловити лише 29 та 20 особин. Дані методи лову не є ефективними в умовах швидкої течії навколо островів, навіть в відносно тихих водах бухти біля Маріна-поінт – їх відносило водою та рвало гострим донним камінням знизу і льодоходом зверху [5, 8, 15]. Також одну особину трематомагонця було знайдено цілою в ШКТ білокровної щуки. Її також включили в аналіз.

Таблиця 2.1

Список Українських Антарктичних експедицій, роки їх проведення та імена біологів-зимівників, які проводили збір матеріалу

УАЕ	Роки	ПІБ зимівників
11	2006 –2007	Дикий Ігор Васильович
12	2007 –2008	Трохимець Владлен Миколайович
13	2008–2009	Александров Володимир Володимирович
14	2009–2010	Чекалов Валерій Павлович Дикий Ігор Васильович
15	2010–2011	Пилипенко Дмитро Володимирович
16*	2011–2012	Салганський Олександр Олексійович
17*	2012–2013	Смаголь Віталій Миколайович
18	2013–2014	Весельський Микола Францович Пилипенко Дмитро Володимирович
19*	2014-2015	Салганський Олександр Олексійович Джулай Артем Олександрович
20	2015-2016	Весельський Микола Францович Хоєцький Павло Богданович
21	2016-2017	Савицький Олександр Леонідович Луценко Дмитро Григорович
23	2018-2019	Весельський Микола Францович Хоєцький Павло Богданович
24	2019 - 2020	Дикий Ігор Васильович Трохимець Владлен Миколайович (сезон лютий-квітень)

Примітки: * - експедиції, від яких залишились виключно загальні дані про чисельність вилову і відсутні дані про аналіз.

Відлов проводили на глибинах від 1 до 50 м, хоча більше 90% особин виловлено у діапазоні 10-30 м, де раціон та розміри риб майже не відрізняється [26]. Кількість виловлених екземплярів залежала переважно від інтенсивності клювання

риби, а час загального вилову – від погодних умов. Тому кількість виловлених особин була дуже нерівномірною. Для підсумовування риболовного зусилля було розраховано загальний об'єм вилову за місяць, кількість виловів за місяць і середня кількість виловлених риб на одиницю зусилля.

Для визначення виду риб використовували колективну монографію «Fishes of the Southern Ocean» [67] та визначник ФАО «Southern ocean (fishing areas 48, 58, 88) (CCAMLR Convention Area)» [64].

Аналіз відібраних зразків проводили в лабораторних умовах на базі НДС «Академік Вернадський». Дослідження риб після визначення продовжувались проведенням повного біологічного аналізу риб, методика якого не змінювалась [1, 95]. Після доставлення зразків в лабораторні умови станції, вимірювали загальну та стандартну довжини тіла за допомогою вимірювальної стрічки із точністю до 1 мм. Здійснивши виміри, рибу зважували, отримуючи загальну масу тіла у грамах із точністю до 1 г.

Далі ножицями розрізали черево починаючи з анального отвору. Статеві залози видаляли з черевної порожнини і зважували на цифрових вагах з точністю до 0,1 г. Далі з риби вирізали шлунково-кишковий тракт, після чого його окремо препарували та проводили ідентифікацію компонентів живлення з підрахунком особин, якщо це було можливо.

Після вичищення черевної порожнини проводили зважування риби без нутрощів з точністю до 1 г. Всі ці данні в подальшому використовували для обрахунку біологічних показників.

В ході промірювання у риб відбирали луску (від 4 до 10 для кожного екземпляру) для визначення віку. Луску відбирали збоку тіла риби між передньою частиною основи спинного плавця над бічною лінією [1]. Луску, відібрану з кожного екземпляра, вкладали до окремого конверту, пронумерованого двічі (простим олівцем та ручкою) та відправляли на аналіз до Києва. Для риб з голою шкірою (*C. aceratus*) вік не визначали.

Подальша статистична обробка матеріалу здійснювалась в Києві на базі кафедри екології та зоології ННЦ «Інститут біології та медицини». Також тут

проводилось визначення віку. Привезену луску відмочували у воді протягом 10-15 хвилин, після чого з поверхні луски знімали залишки епітелію. Для кожної проби було зроблено постійний препарат (з 4-6 лусок). Вік визначали за так званими річними кільцями – групи широкого розрідженого та вузького щільного склерита [1].

Для об'єктивного визначення нерестової стадії розвитку гонад використовувався гонадосоматичний індекс, який розраховувався за встановленою загальноживаною в іхтіологічних дослідженнях формулою [1, 95]

$$ГСІ = \frac{m_g * 100}{bw} \quad (2.1)$$

де ГСІ – гонадосоматичний індекс, m_g – маса гонад, bw – маса тіла риби без нутрощів.

Для опису темпів росту тіла та вгодованості риби було розраховано співвідношення довжина-вага для кожної статі із застосуванням експоненціальної моделі у формі

$$TW = aL^b \quad (2.2)$$

де TW — загальна вага, L — загальна довжина, a і b — константи. Ізометричне відхилення росту (тобто, $b \neq 3$) оцінювали за допомогою t-тесту, застосованого до рівняння $t = (b - 3) SE^{-1}$, де SE є стандартною помилкою b [31]. Попарне порівняння за допомогою t-тесту проводилось для порівняння темпів росту та вгодованості між особинами різної статі в різні роки вилову [136]. При багаторазовому попарному порівнянні при вираховуванні p для нівелювання похибки використовувалась поправка Бенджаміні-Хокберга [28].

Індекси для оцінки видової різноманітності та різноманітності раціону вираховувались за формулами:

1. H' -індекс (індекс Шеннона-Вінера) – міра різноманітності [133]

$$H' = - \sum_{i=1}^n p_i \ln (p_i) \quad (2.3)$$

де p_i – частка виду i в улові, n – загальна кількість видів.

2. J' -індекс (індекс Піелу) – міра рівномірності [124]

$$J' = \frac{H'}{\ln (n)} \quad (2.4)$$

де H' – індекс Шеннона-Вінера, n – загальна кількість видів.

3. SR-індекс (індекс Маргалефа) – міра видового багатства [98]

$$SR = \frac{n-1}{\ln (N)} \quad (2.5)$$

де N – загальна чисельність особин, n – загальна кількість видів.

Було проведено серію статистичних тестів, щоб визначити демографічні характеристики відібраних груп населення. Структуру відібраної популяції було проаналізовано за розподілом частоти зустріваності особин певної довжини, розрахованої для кожної статі та років вибірки. Кожне парне порівняння проводили із застосуванням тесту двох зразків Колмогорова-Смирнова. Відхилення від очікуваного співвідношення статей 1:1 перевіряли за допомогою тесту відповідності χ^2 .

Для дослідження раціону були розраховані показники загальної частки компонента ($N\%$) та частота зустріваності компонента ($O\%$) [76]. При розрахунку цих показників не враховувались особини з порожнім ШКТ. Інтенсивність живлення розраховували як частка особин з порожнім ШКТ від загальної кількості аналізованих особин. Модифікований метод Костелло було застосовано до всього набору даних про компоненти живлення, щоб оцінити стратегію живлення та індивідуальний внесок у кожного з компонентів у ширину трофічної ніші [17, 42].

Середня специфічна частка компонента живлення (P%) розрахована як загальна частка відносно усіх компонентів з урахуванням лише тих особин, які містять досліджуваний компонент.

Щоб оцінити вплив біотичних параметрів (розмір риби) і параметрів навколишнього середовища (сезон, глибина та локалітет) на склад раціону, було проведено багатофакторний аналіз з використанням усього набору даних про здобич [100]. Щоб зменшити індивідуальну мінливість, середню чисельність компонента живлення розраховували шляхом об'єднання риби в класів розміру за загальною довжиною з кроком в 1 см, з подальшим об'єднанням в 3 групи - мала (< 30 см), середня (≥ 30 і < 40 см) і велика риба (≥ 40 см). Подібним чином вплив періоду відбору проб і глибини лову оцінювали шляхом об'єднання риби для кожного місяця відбору проб (з січня по грудень) і для восьми довільно вибраних шарів глибини (0–5 м, 6–10 м, 15–20 м, 20 м –25 м, 25–30 м, 30–35 м, 40–45 м, 45–50 м) відповідно. Таким чином, утворено групи мала (≤ 15 м), середня (≥ 15 і ≤ 30 м) і велика (> 30 м) глибини відбору та сезони літо, осінь, зима та весна.

Неметричне багатовимірне шкалювання (MDS) було застосовано до попарної матриці подібності коефіцієнтів Брея-Кертиса, отриманої з числового набору даних компонентів живлення, створюючи двовимірний графік віддаленості певних груп за своєю відмінністю в раціоні. Аналіз відмінностей проводився за допомогою процедури SIMPER, щоб оцінити відносний внесок кожного компонента в розподіл категорій риби. Для груп по розміру, глибини та сезону вилову був проведений односторонній статистичний аналіз ANOSIM, щоб статистично підтвердити відмінності між групами за різноманітністю [100].

Для визначення ступеня перекриття трофічних ніш використовувався індекс Піанка [123], за допомогою якого порівнювались частоти зустрічаності компонентів живлення видів риб.

Для проведення розрахунків даних використовувались мова R 3.6.3 з інтерфейсом RStudio 1.2.5033.

РОЗДІЛ 3

ТАКСОНОМІЧНИЙ СКЛАД ІХТІОФАУНИ ПРИБЕРЕЖНИХ ВОД АРГЕНТИНСЬКИХ ОСТРОВІВ

3.1 Зміни таксономічного складу виловів з 2006 по 2020 рр.

Всього в період з 2006 по 2020 роки було виловлено 2573 особин, які належать до 14 видів (таблиця 3.1). Найбільш чисельною за кількістю видів була родина Nototheniidae (11 видів), за якою йдуть Bathydraconidae, Channichthyidae та Harpagiferidae кожна з одним видом. З 16 видів риб, які були достовірно зафіксовані в даному регіоні, під час цього дослідження не були виловлені *Pagothenia brachysoma* (Rappenheim, 1912) та *Trematomus pennellii* Regan 1914. Однак, представник останнього виду був знайдений в шлунку особини *C. aceratus*, яка була виловлена у травні 2019 року. Інші види, які раніше зустрічалися в широкому широтному градієнті біля західного узбережжя Антарктичного півострова [46, 49], такі як *T. scotti* (Boulenger, 1907) і *Pagetopsis macropterus* (Boulenger, 1907), виловлюються або лише у відкритій частині океану, або зовсім відсутні у водах поблизу Аргентинських островів.

Найчастіше у виловах зустрічались представники *N. coriiceps* (в середньому близько 75% вилову), субдомінантами були *C. aceratus* (6%), *T. newnesi*, *T. bernacchii* та *N. rossii* (по 4-5% кожний). Досить регулярно у виловах зустрічались представники виду *P. charcoti* (до 3%). Ці види далі в роботі будуть вказуватись як основні види риб, бо вони складають основу (більше 90%, часто більше 95%) вилову (таблиця 3.2).

Решта видів з'являлись у виловах лише в деяких роках дослідження у відносно невеликій кількості. Виключенням став 2016 рік, протягом якого було проведено найбільше виловів (таблиця 3.3) і було виловлено найбільшу кількість особин загалом. Відповідно, і видове різноманіття є дещо вищим.

Видова різноманітність змінювалась у досить вузьких межах (рис. 3.1), в порівнянні з іншими дослідженнями [91,148]. Показник H'-індекса не перетинав

значення 1,5, що свідчить про досить низьке різноманіття, оскільки 76% улову в середньому складає один вид.

Таблиця 3.1.

Чисельність представників видів риб у річних виловах (кількість особин)

Таксон	Рік															
	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	2019	2020	Всього
Nototheniidae																
<i>Cryothenia peninsulae</i> Daniels 1981	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	12	1	-	-	-	13
<i>Gobionotothen gibberifrons</i> (Lönnberg 1905)	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1	-	-	-	-	2
<i>Lepidonotothen kempfi</i> (Norman 1937)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5	-	-	-	-	5
<i>Lepidonotothen larseni</i> (Lönnberg 1905)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	-	-	-	-	4
<i>Lepidonotothen nudifrons</i> (Lönnberg 1905)	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	9	-	2	-	-	12
<i>Notothenia coriiceps</i> Richardson 1844	140	371	98	75	72	2	11	23	78	89	358	129	300	199	34	1979
<i>Notothenia rossii</i> Richardson 1844	-	60	3	-	3	-	1	6	-	1	17	1	-	12	3	107
<i>Pagothenia borchgrevinki</i> (Boulenger 1902)	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	2
<i>Trematomus bernacchii</i> Boulenger 1902	11	4	5	1	-	1	-	-	-	15	24	19	34	7	1	122
<i>Trematomus hansonii</i> Boulenger 1902	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	1
<i>Trematomus newnesi</i> Boulenger 1902	-	22	-	1	7	2	-	2	-	3	22	32	4	5	-	100
Bathypagrus																
<i>Parachaenichthys charcoti</i> (Vaillant 1906)	-	7	3	-	-	-	-	6	7	5	13	2	10	6	-	59
Channichthyidae																
<i>Chaenocephalus aceratus</i> (Lönnberg 1906)	11	20	16	4	5	3	3	2	-	11	51	23	2	8	1	160
Harpagiferidae																
<i>Harpagifer antarcticus</i> Nybelin 1947	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	4	-	7
Всього	164	485	125	81	87	8	15	41	85	124	520	207	352	241	39	2573

Однак, якщо не враховувати 2014 рік, коли був малий двовидовий улов, показники різноманітності H' та багатства SR різко збільшувались 2016 року, після

чого почали так само різко спадати. Показник рівномірності J' , навпаки, поступово зростав до 2011 року, після чого став поступово зменшуватись. Це свідчить про те, що чисельність представників інших видів поступово збільшується у виловах, однак домінантний вид досі є чітко вираженим.

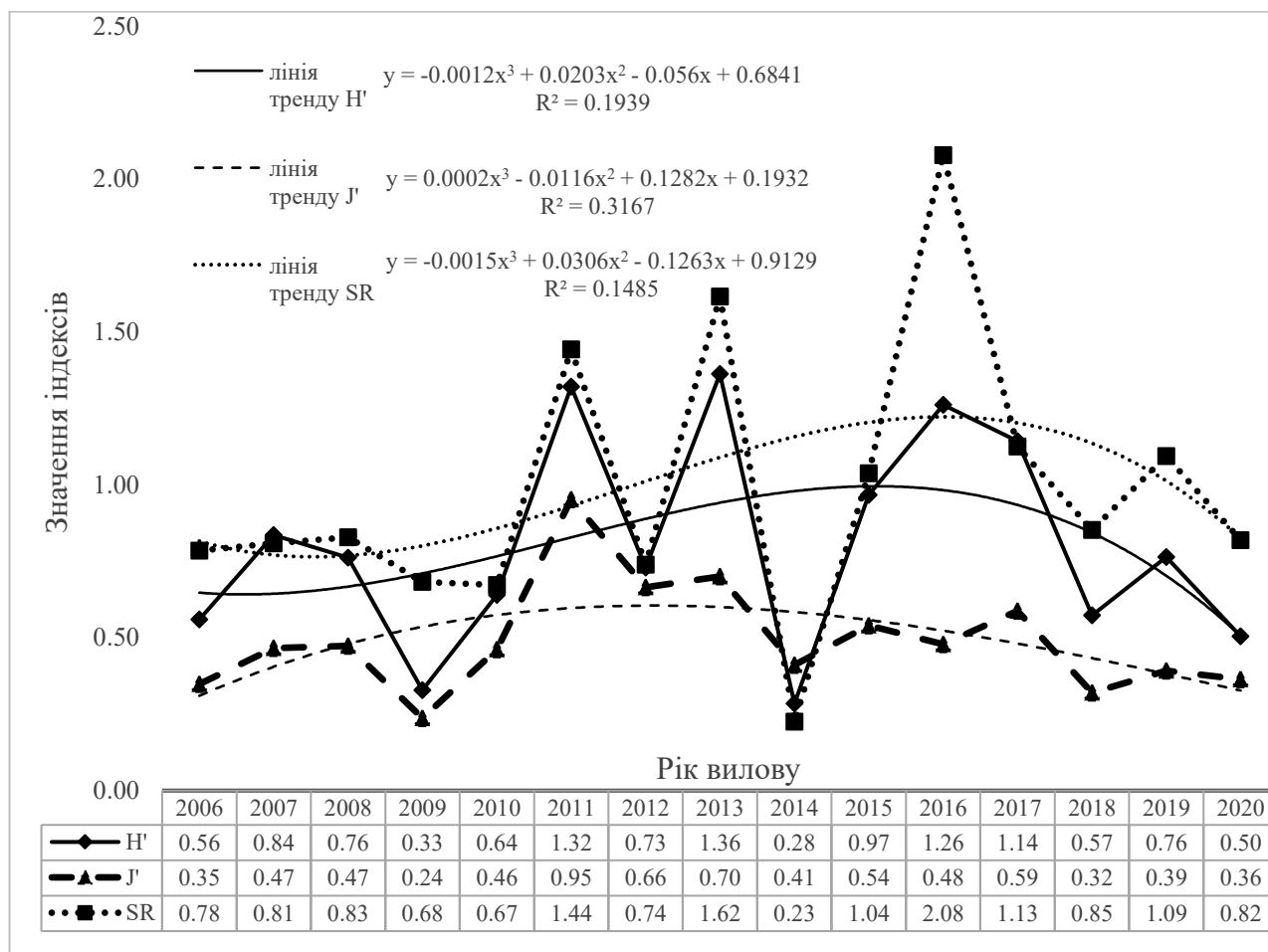


Рис. 3.1 Річний показники індексів видової різноманітності іхтіоценозу прибережних вод Аргентинських островів. H' -індекс (видове різноманіття); J' -індекс (видова рівність); SR -індекс (видове багатство).

Усі види, виловлені в прибережних водах біля Аргентинських островів, ведуть донний (бентосний) або придонний (демерсальний) спосіб життя, та мають загально антарктичне (*C. peninsulae*, *N. coriiceps*, *P. borchgrevinki*, *P. brachysoma*, *T. bernacchii*, *T. brachysoma*, *T. hansonii*, *T. newnesi*, *T. pennellii*) або субантарктичне

(*G. gibberifrons*, *L. larseni*, *L. nudifrons*, *N. rossii*, *P. charcoti*, *C. aceratus*, *H. antarcticus*) географічне поширення [56].

Більшість з цих видів є еврибатними, зустрічаються на різних глибинах – від мілководдя до 350-900 м. Однак, *P. borchgrevinki* та *P. brachysoma* можна виловити на глибині не менше 70 і 90 м відповідно, тоді як *H. antarcticus* живе на мілководді на глибині до 5 м [54]. Отже, прибережні води Аргентинських островів є однією з небагатьох територій, де ці види можна виловити на настільки малій глибині (до 50 м). Крім того, ця територія є південною межею ареалів уздовж західного узбережжя Антарктичного півострова деяких субантарктичних видів, таких як *N. rossii*, *P. charcoti* (хоча зразки іноді брали біля острова Петра I, [102], *C. aceratus* і *H. antarcticus*. [54].

Таблиця 3.2

Відносна кількість представників основних видів риб у річних виловах (%)

Вид	Рік															Всього
	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	2019	2020	
<i>N. coriiceps</i>	85.37	76.49	78.40	92.59	82.76	25.00	73.33	56.10	91.76	71.77	68.85	62.32	85.23	82.57	87.18	76.91
<i>C. aceratus</i>	6.71	4.12	12.80	4.94	5.75	37.50	20.00	4.88	-	8.87	9.81	11.11	0.57	3.32	2.56	6.22
<i>T. bernacchii</i>	6.71	0.82	4.00	1.23	-	12.50	-	-	-	12.10	4.62	9.18	9.66	2.90	2.56	4.74
<i>N. rossii</i>	-	12.37	2.40	-	3.45	-	6.67	14.63	-	0.81	3.27	0.48	-	4.98	7.69	4.16
<i>T. newnesi</i>	-	4.54	-	1.23	8.05	25.00	-	4.88	-	2.42	4.23	15.46	1.14	2.07	-	3.89
<i>P. charcoti</i>	-	1.44	2.40	-	-	-	-	14.63	8.24	4.03	2.50	0.97	2.84	2.49	-	2.29
Інші	1.22	0.21	-	-	-	-	-	4.88	-	-	6.73	0.48	0.57	1.66	-	1.79

Загалом, таксономічний склад уловів схожий з 2004-2005 [95] по 2020 роки. Найчисельніші види (*L. nudifrons*, *N. coriiceps*, *N. rossii*, *T. bernacchii*, *T. newnesi* та *C. aceratus*) за виловом виявлялися щороку за дуже рідкісними винятками. Частка *H. antarcticus* і *P. charcoti* була незначною, але вони зустрічались у виловах щороку. Інші види були другорядними; вони зустрічались не кожного року і лише в невеликій кількості (*C. peninsulae*, *G. gibberifrons*, *L. squamifrons*, *L. larseni*, *P. borchgrevinki*, *P. brachysoma*, *T. hansonii* і *T. pennellii*).

N. coriiceps становить основну частину кожного річного вилову в цьому даній місцевості з самого початку щорічного дослідження іхтіоценозу цього регіону. Однак частка цього виду змінювалась досить сильно – мінімум 51% від улову в 2004-2005 рр [95] і максимум 92% від улову в 2009 р. Його кількісні зміни були досить плавними – частка цього виду у вилові зросла з 2004 до 2009, після чого поступово зменшилася до 62% у 2017, потім знову збільшуючись.

Хоча домінантний вид не змінювався, субдомінантні види та їх частка в загальних уловах регулярно змінювалися. *S. aceratus* є другим за чисельністю видом в улові загалом, але ця закономірність повторювалась не кожного року. Тільки в 2006 році *S. aceratus* був другим за часткою вилову видом одночасно із *T. bernacchii*, частка кожного з яких складала по 6,7% від улову. Однак, загалом, чисельність цього виду зросла річному вилові значно зросла з 1% у [95] до 11% у 2017, після чого знову впала. Цей вид був одним з промислових видів риб, які виловлювалися у великих об'ємах в підрайоні 48.1 у 1978-1990 рр. [25], тому поступове збільшення його частки у виловах може свідчити про збільшення чисельності популяції. З іншого боку, падіння чисельності *S. aceratus* після 2017 року є досить суттєвим і може бути закономірним, а не випадковим.

T. bernacchii є лише четвертим видом по розповсюдженості у виловах з 2016 року, однак він був другим з 2004 по 2006 рік і його відносна чисельність складала 21,0–38,0% річного вилову. У 2006 році частка *T. bernacchii* впала до 6,4% і з тих пір його кількість не сильно змінилася. Цей вид не поширений на глибині 0-40 м, він мешкає переважно на глибині близько 200 м [67]. Щось призвело до того, що в 2004 рр. місцева популяція цього виду сильно потіснила популяції інших видів риб, в тому числі і домінанта. Ймовірно, причиною була нестача живлення [96]. Однак, протягом наступних двох років його кількість зменшилася, і на даний момент, збільшення не зафіксовано.

N. rossii є переважно третім-четвертим видом за часткою вилову у цьому дослідженні, але в 2007 р. він займав 12,0% улову і був другим за чисельністю. Чисельність цього виду зросла лише в один період досліджень, тому неможна говорити про постійне значне збільшення його чисельності порівняно з іншими

видами на прибережних Аргентинських островах. Цей вид більш характерний для більш теплих субантарктичних регіонів, особливо у прибережних водах Шетландських островів [24]. Таке різке однорічне збільшення пов'язане, імовірно, з міграцією в південніші регіони Антарктики. Можливо, це явище вказує на те, що 2006 та/або 2007 роки відзначалися особливими кліматичними умовами, особливо високою температурою води, оскільки це характерно для великих особин екологічно близького виду – *N. coriiceps* [126].

Частка *T. newnesi* змінювалася випадковим чином у не дуже широкому діапазоні від 0,8% до 7,0%, тому ми вважаємо ці коливання нормальною міжрічною варіацією. Те ж саме стосується *H. antarcticus* і *P. charcoti*, які, в той же час, були виявлені в менших кількостях. Інші види зустрічаються в значно меншій кількості, ніж перераховані вище, тому неможливо дослідити закономірності зміни чисельності їх популяцій. Ці види не характерні для прибережних вод, вони мешкають в зоні шельфу на великій глибині.

З 2013 року у виловах став стабільно траплятися *P. charcoti*, частка якого почала складати від 1 до 3% від виловів. Таким чином, чисельність цього виду з часом зросла, а його представники стали стабільно зустрічатись у виловах в останні 10 років.

Річна тенденція відносної чисельності виявила певне збільшення вилову *N. rossii* та *C. aceratus*, починаючи з 2007-2008 рр. [96] і на даний момент [4]. Загальне підвищення середньої температури води, яке спостерігалось в останні роки вздовж західного узбережжя Антарктичного півострову, могло потенційно спричинити переміщення цих типово субантарктичних видів до більш південних районів Антарктичного півострова. Таким чином, слід підкреслити важливість постійного моніторингу видового складу та відносної чисельності рибних спільнот у фауністичних прикордонних районах, таких як Аргентинські острови, щоб мати можливість заздалегідь оцінити поточні зміни широти чи глибини поширення.

Найбільше видове багатство виловів було представлено у 2016-2017 роках, тому за ними найкраще відмітити сезонні особливості. Сезонна динаміка виловів 2016–2017 рр. характеризувалася двома піками – у травні та січні (табл. 3.3). Так,

лише у травні виловлено риб п'яти видів: *L. squamifrons*, *L. larseni*, *P. borchgrevinki*, *T. hansonii* та *H. antarcticus*. Максимальна кількість екземплярів деяких видів також була відловлена саме в травні (*C. peninsulae* – 76,0% річного вилову, *N. rossii* – 69,0%, *L. nudifrons* – 67,0%, *N. coriiceps* – 45,0%). За січневий пік було виловлено максимальну кількість деяких інших видів – *T. newnesi* (60,0% річного вилову), *T. bernacchii* (44,0%), *C. aceratus* (32,0%).

Збільшення різноманіття в ці два місяці пояснюється великим об'ємом виловів відносно інших місяців – 131 особина в січні 2017 і 266 в травні 2016. Основною причиною збільшення об'єму виловів в січні 2017 пояснюється великою кількістю самих виловів: через благодійні обставини саме цього місяця було проведено 24 вилови, що є рекордною кількістю за весь період дослідження. Середня ж кількість риби на вилов при цьому не відрізнялась від середнього значення. Другою, менш імовірною причиною може бути активізацію живлення риб після антарктичної зими та перед періодом розмноження.

Причини травневого піку багатства у виловах пояснити складніше. Кількість виловів не була високою – всього 7, – тоді як середня кількість вилвлених екземплярів на вилов досягла рекордного значення у 38 особин. Якщо ж враховувати інші роки, то найбільшими на вилов є як раз квітень та травень, інколи червень (таблиця 3.3). Це пізня осінь – початок зими в південній півкулі, тому умови для відбору матеріалу не є оптимальними (на відміну від січня). Тому, швидше за все, це було зумовлено інтенсивним живленням риб перед антарктичною зимою. Активність риби різко збільшується, і, в тому числі, вони починають активно клювати на наживку при відлові.

Види, спіймані лише в травні 2016 (головним чином *Lepidonotothen* spp. і *H. antarcticus*), зустрічаються переважно на більших глибинах, ніж прибережні води узбережжя Антарктиди та прилеглих островів [91, 105].

Таким чином, ми можемо пояснити збільшення видового різноманіття уловів у той час годуванням перед зимою прибережної фауни, наприклад криля та риби. Подібним чином можна пояснити збільшення кількості в уловах *T. newnesi*, *T. bernacchii* та *C. aceratus* в січні.

Таблиця 3.3

Загальна чисельність місячного улову та улов на одиницю зусилля (середня кількість риби за один вилов) при відборі матеріалу з 2006 по 2020 рік.

Рік	2006			2007			2008			2009			2010			2013		
	Вилів	Загальна	Середня	Вилів	Загальна	Середня	Вилів	Загальна	Середня	Вилів	Загальна	Середня	Вилів	Загальна	Середня	Вилів	Загальна	Середня
Місяць	за	кількість	кількість	за	кількість	кількість	за	кількість	кількість	за	кількість	кількість	за	кількість	кількість	за	кількість	кількість
	місяць	риби	риби за	місяць	риби	риби за	місяць	риби	риби за	місяць	риби	риби за	місяць	риби	риби за	місяць	риби	риби за
	(шт.)	(шт.)	вилов	(шт.)	(шт.)	вилов	(шт.)	(шт.)	вилов	(шт.)	(шт.)	вилов	(шт.)	(шт.)	вилов	(шт.)	(шт.)	вилов
1	-	-	-	1	5	5.0	9	11	1.2	-	-	-	1	2	2.0	-	-	-
2	2	42	21.0	1	4	4.0	1	3	3.0	-	-	-	1	10	10.0	-	-	-
3	2	21	10.5	7	36	5.1	3	12	4.0	-	-	-	3	13	4.3	-	-	-
4	1	7	7.0	10	177	17.7	2	13	6.5	5	24	4.8	8	15	1.9	4	7	1.8
5	-	-	-	9	64	7.1	1	1	1.0	3	7	2.3	3	8	2.7	3	10	3.3
6	2	7	3.5	5	63	12.6	4	10	2.5	4	20	5.0	2	5	2.5	1	5	5.0
7	2	6	3.0	6	56	9.3	4	14	3.5	3	8	2.7	3	8	2.7	-	-	-
8	6	33	5.5	2	10	5.0	8	13	1.6	1	1	1.0	2	7	3.5	-	-	-
9	3	8	2.7	1	8	8.0	6	14	2.3	1	1	1.0	2	2	1.0	2	10	5.0
10	3	15	5.0	8	40	5.0	7	17	2.4	4	15	3.8	2	2	1.0	1	4	4.0
11	3	12	4.0	2	17	8.5	3	11	3.7	1	2	2.0	6	12	2.0	3	5	1.7
12	2	13	6.5	6	5	0.8	4	6	1.5	1	3	3.0	2	3	1.5	-	-	-
Всього	26	164	6.3	58	485	8.4	52	125	2.4	23	81	3.5	35	87	2.5	14	41	2.9

Таблиця 3.2 (продовження).

Рік	2015			2016			2017			2018			2019			2020		
	Вилівів	Загальна	Середня	Вилівів	Загальна	Середня	Вилівів	Загальна	Середня	Вилівів	Загальна	Середня	Вилівів	Загальна	Середня	Вилівів	Загальна	Середня
Місяць	за	кількість	кількість	за	кількість	кількість	за	кількість	кількість	за	кількість	кількість	за	кількість	кількість	за	кількість	кількість
	місяць	риби	риби за	місяць	риби	риби за	місяць	риби	риби за	місяць	риби	риби за	місяць	риби	риби за	місяць	риби	риби за
	(шт.)	(шт.)	вилів	(шт.)	(шт.)	вилів	(шт.)	(шт.)	вилів	(шт.)	(шт.)	вилів	(шт.)	(шт.)	вилів	(шт.)	(шт.)	вилів
1	-	19	-	1	4	4.0	24	131	5.5	-	-	-	5	6	1.2	1	5	5.0
2	-	9	-	1	5	5.0	6	28	4.7	-	-	-	1	9	9.0	3	3	1.0
3	-	5	-	-	-	-	8	48	6.0	-	-	-	-	-	-	3	4	1.3
4	2	4	2.0	9	45	5.0	-	-	-	5	40	8.0	1	2	2.0	2	27	13.5
5	8	23	2.9	7	266	38.0	-	-	-	8	38	4.8	3	9	3.0	-	-	-
6	3	12	4.0	3	27	9.0	-	-	-	5	36	7.2	1	2	2.0	-	-	-
7	3	12	4.0	2	32	16.0	-	-	-	3	12	4.0	5	43	8.6	-	-	-
8	3	16	5.3	8	37	4.6	-	-	-	2	35	17.5	3	115	38.3	-	-	-
9	1	3	3.0	3	10	3.3	-	-	-	8	122	15.3	2	38	19.0	-	-	-
10	1	1	1.0	8	23	2.9	-	-	-	5	27	5.4	2	9	4.5	-	-	-
11	2	6	3.0	18	38	2.1	-	-	-	4	36	9.0	1	3	3.0	-	-	-
12	5	14	2.8	10	33	3.3	-	-	-	4	6	1.5	1	5	5.0	-	-	-
Всього	28	124	3.3	70	520	7.4	38	207	5.4	44	352	8.0	25	241	9.6	9	39	4.3

На відміну від попередньої групи, ці види зустрічаються в узбережжі постійно, однак активізуються через живлення після зимівлі. Підвищення активності збільшує ймовірність їх підхопити. Можливо, ці види не мігрують протягом зими, на відміну від *N. rossii*. [105, 126]. Це пояснює, чому ці три види стали активними відразу після зимівлі, на відміну від інших. З іншого боку, підвищена активність деяких видів може бути пов'язана з нерестом.

3.2 Іхтіофауна прибережних вод Аргентинських островів як частина іхтіофауни західного узбережжя Антарктичного півострова

Видовий склад риби, виловленої в прибережних водах Аргентинських островів, подібний до досліджень інших локацій, які знаходяться відносно поблизу, таких як узбережжя Данко [34-36], бухта Поттер, острови Кінг-Джордж (Південні Шетландські острови) [24, 122] та Джеймс Росс [80].

Не зважаючи на те, що в загальних рисах видове багатство в перерахованих регіонах подібне до даної місцевості, зустрічальність деяких видів істотно відрізняється. Так *N. rossii* є більш численним у прибережних водах бухти Поттер, *T. newnesi* та *G. gibberifrons* більш численними на узбережжі Данко [105].

Вилови в прибережних водах острова Джеймс Росс найбільше відрізняється від виловів прибережних вод Аргентинських островів серед перерахованих вище місцевостей. Біля острова Джеймс Росс домінуючими видами є *T. bernacchii* і *T. hansonii*, частка *G. gibberifrons* є набагато більшою, тоді як *N. coriiceps* зустрічається набагато рідше, а *C. aceratus* взагалі не було зафіксовано [80].

Крім того, види *C. peninsulae*, *L. squamifrons*, *L. larseni* та *P. brachysoma* не були в переліку видів, які б знаходили в перерахованих місцевостях. *H. antarcticus* також не був виловлений у цих районах, хоча це численний вид для західного узбережжя Антарктичного півострова [21], і його виловлюють щороку, хоч в невеликих кількостях у прибережних водах Аргентинських островів.

Слід зазначити, що мова йде саме про результати промислу для досліджень безпосередньо риби з 2000 року. Це може не відобразити всю іхтіофауну регіону.

Наприклад, *L. larseni*, *H. antarcticus* і *P. borchgrevinki* є частинами раціону антарктичного баклана з узбережжя Данко [35-37] та острова Нельсон, Південні Шетландські острови [22-23, 38], що вказує на присутність цих видів риб у цих регіонах. Види *L. squamifrons*, *L. larseni*, *L. nudifrons*, *P. brachysoma*, *H. antarcticus* і *T. hansonii* входять до списку видів риб узбережжя острова Елефант (Південні Шетландські острови), тому що вони були знайдені під час промислових виловів тралом у 1981-1998 роках. При чому *L. larseni* був одним із найпоширеніших (3,0–10,0%) видів донних риб в тих виловах [85].

У загальному плані список видів риб у прибережних районах Аргентинських островів дещо відрізняється від прибережних вод найближчих локалітетів дослідження і є типовим для західного Антарктичного півострова [21]. Особливо це стосується домінуючих видів, таких як *N. coriiceps*, *C. aceratus*, *T. bernacchii*, *T. newnesi* і *N. rossii*. Кількісні відмінності можна пояснити багаторічною флуктуацією чисельності особин різних видів у виловах (це добре видно в нашому дослідженні) та різними методами збору матеріалу (про що буде вказано далі).

Різниця у видовому багатстві збільшується при порівнянні з більш віддаленими локалітетами. Наприклад, серед вилову риби, зібраної за допомогою гачкового знаряддя в протоці Мак-Мердо (море Росса) в 2006-2007 рр., не були представлені представники *Notothenia* spp. та *Chaenocephalus* spp., але основну частину вилову становили *Trematomus* spp., *Electrona* spp. і *Pleuragramma antarcticum* [94]. Представники родини Mucrophiidae, до яких відносять і рід *Electrona*, та *P. antarcticum* ніколи не фіксувались у виловах в прибережних водах Аргентинських островів (див. таблиці 1.1 та 3.1).

Видовий склад іхтіоценозу прибережних вод острова Джеймса Росса (східне узбережжя Антарктичного півострова), в свою чергу, вже більше нагадував видовий склад місцевого угруповання риб. Хоча були і суттєві відмінності у відносній чисельності представників різних видів. Так, домінантним родом був не *Notothenia*, а *Trematomus*, особливо *T. bernacchii* та *T. hansonii* (останній вкрай рідко зустрічається в акваторії Аргентинських островів), а також *G. gibberifrons* [80].

Загальна кількість риби, яка була виловлена за рік, залежить безпосередньо від кількості виловів, бо середня річна ефективність лову (середня кількість особин, яку вловили за один вилов) суттєво не відрізнялась в різні роки (таблиця 3.3). Якщо оцінювати помісячну ефективність лову, то, хоч і в більшості випадків вона сягає до 10 особин за лов, інколи вона досить висока і може сягати близько 20 (лютий 2006, квітень 2007, серпень 2018 і вересень 2019) та, навіть, майже 40 особин за лов (травень 2016 і серпень 2019). Такі відмінності у чисельності осіб на одиницю зусилля пояснюються тим, що основним методом лову був гачковий, ефективність лову яким сильно залежить від погодних умов.

Тут необхідно наголосити, що гачковий метод лову був обраний як єдиний прийнятний в цьому регіоні, тому що використання сіток та пасток в умовах сильної течії та льодоходу не є можливим, що неодноразово згадувалось біологами-зимівниками УАЕ. Втім, видовий склад прибережного іхтіоценозу Аргентинських островів дуже схожий на той, що був у виловах в інших сусідніх районах уздовж західного узбережжя Антарктичного півострова, таких як узбережжя Данко [34] та архіпелаг Палмер [44-45], які були проведені з використанням інших знарядь лову (переважно сіток).

Цей локалітет не є єдиним місцем, де подібний лов є найбільш оптимальним методом відбору зразків. Так само гачковим методом відбирали рибу в протоці Мак-Мердо [94]. Причини використання такого методу в тому дослідженні були такими самими, як і в цьому – через гідрологічні (сильні течії) та геологічні (великий розсип каміння) використання сіток і пасток були сильно затрудненим, якщо не неможливим.

РОЗДІЛ 4

ЕКОЛОГІЧНА ХАРАКТЕРИСТИКА *NOTOTHENIA CORIICEPS* ЯК ДОМІНАНТНОГО ВИДУ

Вид *N. coriiceps*, або широколоба нототенія, є найчисленнішим та найпоширенішим видом риб у прибережних водах Аргентинських островів, виловити який можна переважно на глибині від 1 до 50 м. Серед представників Nototheniidae цей вид є домінуючим видом риб у мілководдях уздовж західної частини Антарктичного півострова та пов'язаних з ним островів [49, 122]. За словами Деніелса [46], цей вид демонструє різноманітні стратегії живлення, які часто змінюються в залежності від сезону.

Загалом, дорослі особини живуть на мілководді (до 550 м) прибережних зон [26]. Вони малорухливі та рідко мігрують [35, 115]. Переважну більшість часу особини лежать на дні, камінні, ховаються у заростях водоростей та природних норах. Часто їх можна зустріти в місцях мешкання лімпет [19].

Широколоба нототенія є переважно придонним хижаком, полює із засідки, переслідуючи бентосні рухомі організми [115], хоча іноді вона харчується у товщі води пелагічної здобиччю, такою як евфаузіїди, амфіподи та риба [145-146]. Навесні та влітку макроводорості є домінуючим компонентом живлення [46].

4.1 Структура популяції

4.1.1 Статева структура

Співвідношення кількості самців до кількості самок суттєво відрізнялося від 1:1, самців було більше, ніж самок як загалом ($\chi^2 = 14,09$, $p = 0,0002$), так і в 5 з 11 років виловів (таблиця 4.1). Тільки в 2013 та 2016 роках кількість самок достовірно переважало, а в 2006, 2008, 2010 та 2020 співвідношення наближалось до 1:1. Це, втім, пояснюється скоріше випадковою флуктуацією. Загалом же співвідношення самців до самок було переважно 1,25 до 1, тобто різниця, хоч і статистично значуща, не була дуже великою.

На відміну від результатів цього дослідження, попередні дослідження показують, що популяція *N. coriiceps* на узбережжі Аргентинських островів має однакове співвідношення самок і самців [96] або переважання самців [4, 142]. Інші дослідження вказують на рівне співвідношення [34; 26] або незначне переважання самок [80, 126, 146]. Виходячи з цього, ми вважаємо, що популяції *N. coriiceps* мають рівне співвідношення статей із широким діапазоном можливих коливань.

Таблиця 4.1

Результати порівняння за χ^2 -кварт співвідношення кількості самців та самок з гіпотетичним співвідношенням 1:1

Рік	Кількість самців	Кількість самок	Співвідношення $\text{♂}:\text{♀}$	χ^2	p
2006	72	67	1.07:1	0.18	0.6715
2007	111	77	1.44:1	6.15	0.0131
2008	47	50	1:1.06	0.09	0.7607
2009	47	28	1.68:1	4.81	0.0282
2010	28	43	1:1.54	3.17	0.0750
2013	6	15	1:2.50	3.86	0.0495
2015	37	17	2.18:1	7.41	0.0065
2016	47	83	1:1.77	9.97	0.0016
2018	43	19	2.26:1	9.29	0.0023
2019	136	53	2.57:1	36.45	0.0001
2020	5	3	1.67:1	0.50	0.4795
Загалом	580	459	1.26:1	14.09	0.0002

У самок *N. coriiceps* нерестовий стан розвитку гонад відповідає показнику гонадосоматичного індексу більше 5%, у самців – 3%, хоча, частіше за все, цей показник під час нересту більше 10% (зафіксовано самку зі значенням близько 40%). Одразу після нересту цей показник різко зменшується. Загалом, такий критерій властивий і для інших антарктичних риб. З іншого боку, на те, що особини

знаходяться в нересті, вказує сам факт різкого збільшення особин з відносно високим показником ГСІ [132].

І серед самок, і самців, виловлених протягом всього терміну дослідження, особини з нерестовим станом розвитку гонад були зафіксовані у березні-травні, тоді як у червні показники гонадосоматичного індексу різко зменшувались (рис. 4.1). Тобто, є всі підстави вважати, що нерест широколобої нототенії біля Аргентинських островів переважно починається в березні і закінчується у червні. Це досить ранній нерест для цього виду – інші дослідження вказують, що у широколобої нототенії нерест відбувається не раніше травня [132].

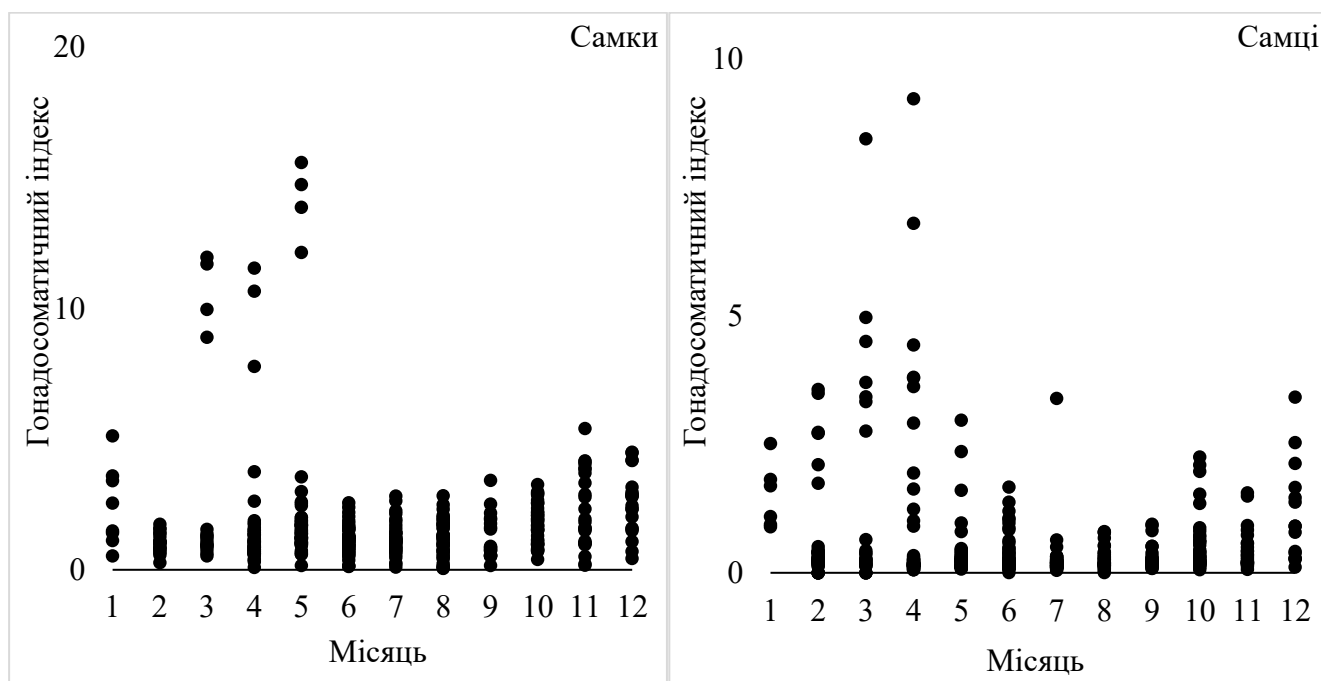


Рис. 4.1. Розподіл значень гонадосоматичного індексу *N. coriiceps* за місяцем вилову (цифрою позначено порядковий номер місяця)

Автори монографії «Fishes of the Southern Ocean» [67] зазначають, що статева зрілість у особин *N. coriiceps* настає у 7-8 років, що, втім, було пізніше неодноразово спростовано [132]. Це дослідження не стало виключенням: самки з ГСІ більше 10 мали переважно вік 6 років, але були і 4-5 річні. Серед самців також були дві 5-річні особини з ГСІ більше 5, що для самців є нерестовою стадією розвитку гонад. Тому можна вважати, що статеве дозрівання у широколобої

нототенії в прибережних водах Аргентинських островів наступає у 5-6, інколи 4 роки.

4.1.2 Розмірно-вікова структура

Розподіл за частотою зустріваності особин з певною загальною довжиною у більшості випадків суттєво не відрізнявся ні між статями протягом кожного року вибірки, ні між роками вибірки в межах однієї статі (рис. 4.2 та 4.3, таблиці 4.2 та 4.3). Більшість особин мали загальну довжину тіла від 27 до 34 см, як самці, так і самки.

Винятком став вилов 2019 року, де дрібних самців було більше в порівнянні як з самками цього року (таблиця 4.2), так і з самцями у виловах інших років (таблиця 4.3). На даний момент важко сказати, чи є це різке збільшення кількості дрібних самців у вилові частиною певної закономірності (ще у 2016 році розподіл був такий самий, як у попередніх роках вилову), чи це є певною випадковістю.

Таблиця 4.2

Результати порівняння розподілу частот довжини за статтю за допомогою тесту Колмогорова–Смирнова за роком вилову *N. coriiceps*

Рік	D	p	Рік	D	p
2006 ♀♂	0.100	0.8805	2010 ♀♂	0.239	0.3739
2007 ♀♂	0.161	0.1913	2016 ♀♂	0.250	0.0572
2008 ♀♂	0.098	0.9734	2019 ♀♂	0.338	0.0003
2009 ♀♂	0.160	0.7629			

Для цього виду статевий диморфізм за розміром не характерний [85-86], хоча деякі дослідники вказують, що темпи росту можуть відрізнятись [92-93]. Дане дослідження тільки підтверджує факт відсутності диморфізму за середніми розмірами тіла, оскільки суттєвої різниці у розмірах між самками і самцями не зафіксовано.

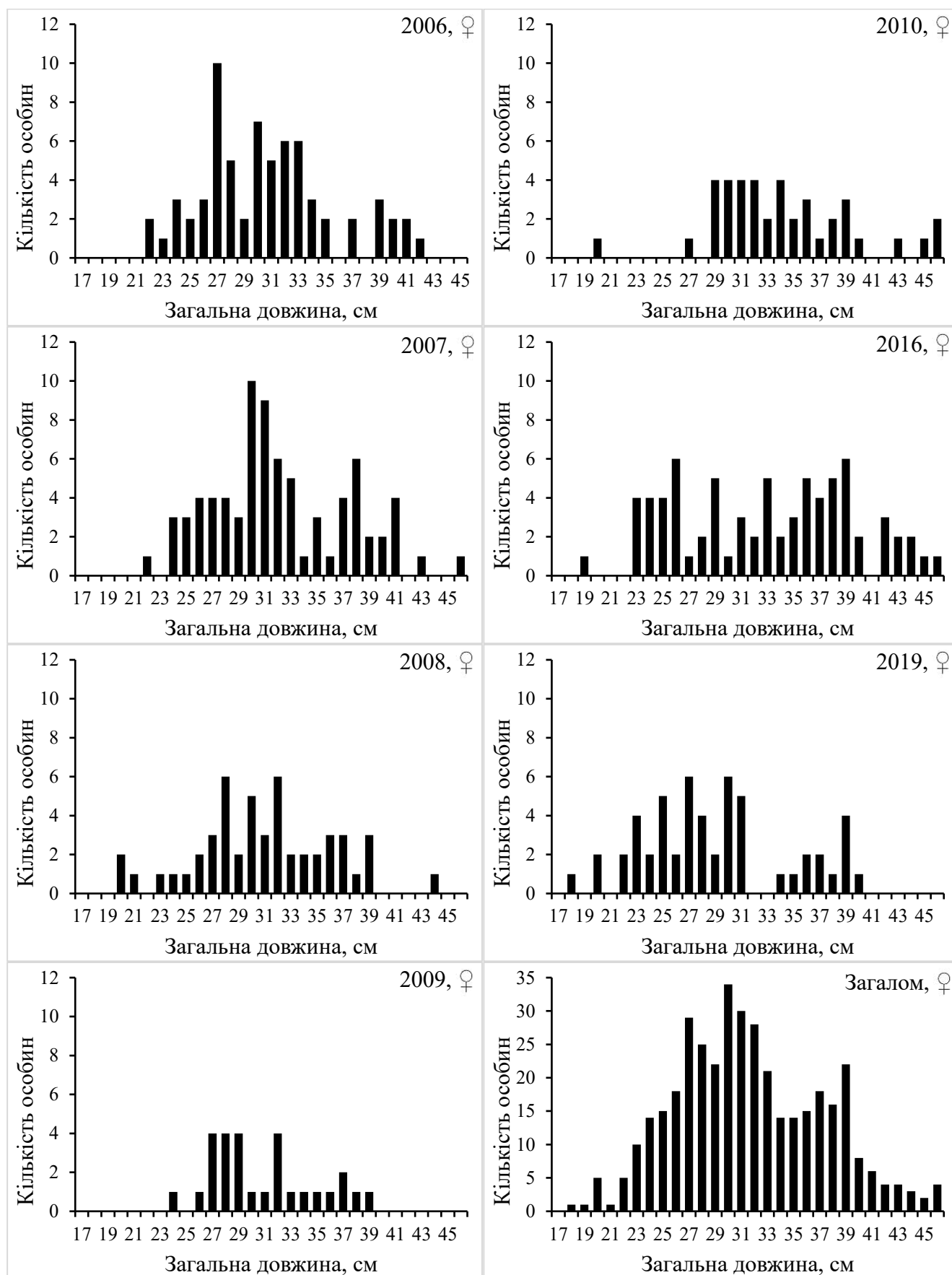


Рис.4.2 Розподіл загальної довжини самок *N. coriiceps*, виловлених на побережжі Аргентинських островів з 2006 по 2019 рр.

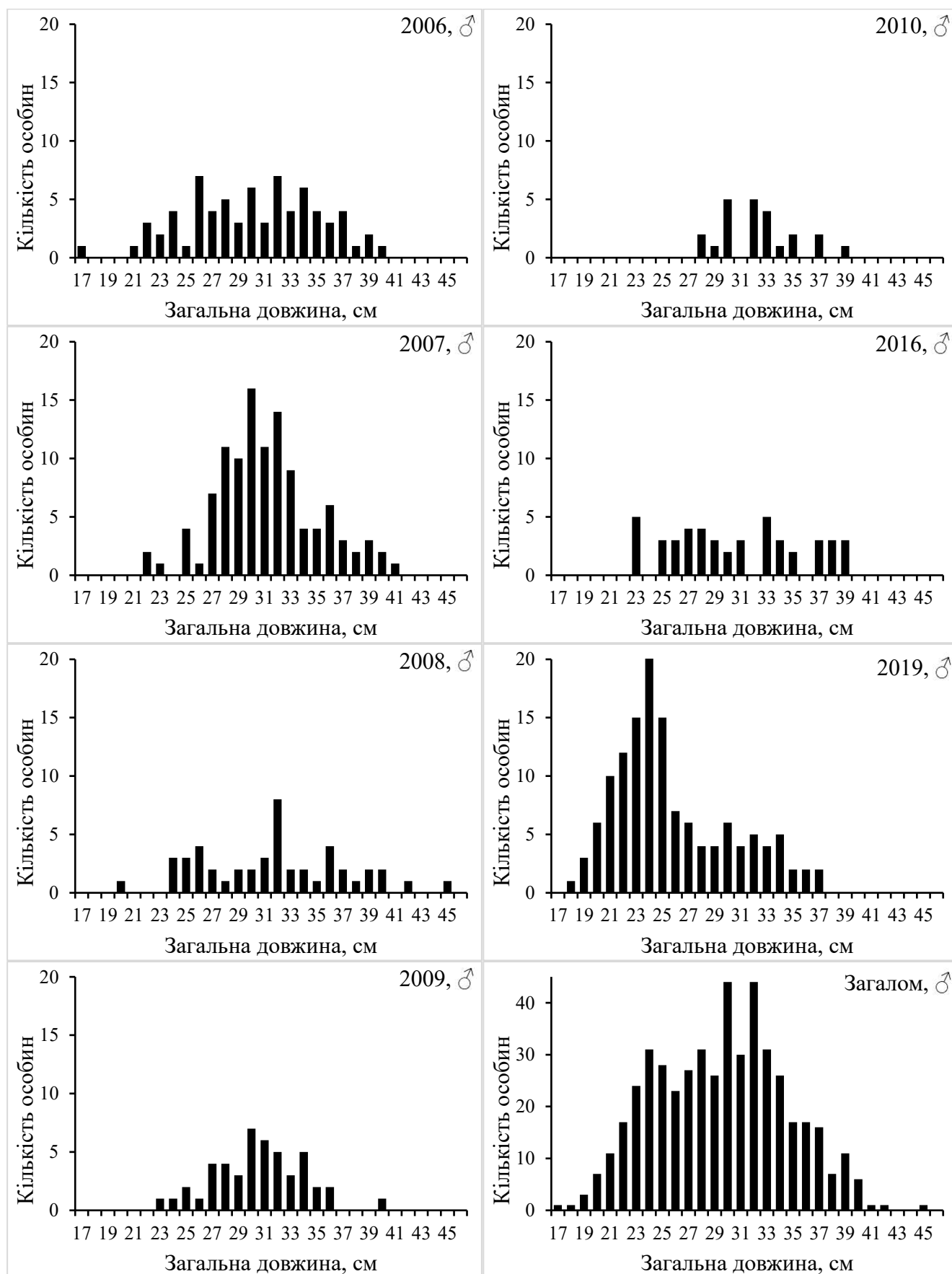


Рис.4.3 Розподіл загальної довжини самців *N. coriiceps*, виловлених на побережжі Аргентинських островів з 2006 по 2019 рр.

Крім цього, фіксувались відмінності при попарному порівнянні між деякими роками (таблиця 4.3). Особливо це стосується розмірів самців у 2019 році, які були суттєво меншими за розміри самців у інші роки. При чому у самок така закономірність відслідковується слабо – при порівнянні суттєва різниця є тільки з кількома роками. Це відображається у різниці між самками і самцями в 2019 році. Втім, на даний момент неможливо пояснити такі відмінності ніяк окрім випадковості. Жодних підстав вважати, що в період з 2016 по 2019 роки розміри у самців зменшились через якісь зовнішні чинники, немає.

Відповідно, на даний момент, через нестачу інформації, це можна вважати за випадкові розбіжності. Тому особливих змін у розмірах з 2006 по 2016 роки дослідження зафіксовано не було.

Вікова структура вилову, імовірно, не повністю відповідає віковій структурі популяції. Особин віком 2 і 3 роки було досить мало – менше 1% і 8% відповідно. Найбільше було особин 4 (39%) та 5 (36%) років – вони займали більшу частину вилову. Особини з віком 6 років вже зустрічались рідше (14%), а особини 7 (2%) та 8 (менше 1%) – значно рідше.

Мала кількість особин віком 2-3 роки пов'язана з методом лову. Дрібніші особини менше потрапляють на гачок стандартного розміру. Крім цього, наживка (м'ясо або риба) більше відповідають раціону доросліших особин, про що детально буде вказано далі у роботі. Особини 1 року у вилові взагалі не з'являються у виловах через занадто дрібні розміри. Немає жодних підстав вважати, що мала кількість особин віком до 3 років вказує на зниження темпів розмноження, бо, як було вказано в попередніх розділах, чисельність широколобої нототенії є постійною.

Якщо не враховувати особин віком 2-3 роки, то вікова структура має вигляд звичайної «трикутної» піраміди з широкою основою. Найбільше у виловах особин 4 роки, поступово чисельність зменшується і найменша вона для особин 8 років, яких було вилучено менше 1% за всі роки вилову. Можна вважати, що подібна закономірність репрезентує вікову структуру популяції *N. coriiceps* прибережних вод Аргентинських островів.

Таблиця 4.3

Результати порівняння розподілу частот довжини за роком вилову за допомогою тесту Колмогорова–Смирнова за статтю *N. coriiceps*

Самки		2006	2007	2008	2009	2010	2016
2007	D	0.159					
	p	0.4042					
2008	D	0.127	0.114				
	p	0.8157	0.8275				
2009	D	0.171	0.214	0.156			
	p	0.7160	0.3969	0.8157			
2010	D	0.338	0.235	0.290	0.350		
	p	0.0274	0.1747	0.1361	0.1238		
2016	D	0.302	0.178	0.232	0.291	0.247	
	p	0.0192	0.2747	0.1461	0.1361	0.1461	
2019	D	0.183	0.317	0.262	0.310	0.478	0.357
	p	0.3868	0.0192	0.1361	0.1361	0.0012	0.0078
Самці		2006	2007	2008	2009	2010	2016
2007	D	0.231					
	p	0.0499					
2008	D	0.152	0.162				
	p	0.6130	0.4924				
2009	D	0.171	0.123	0.234			
	p	0.4989	0.7362	0.2666			
2010	D	0.345	0.220	0.277	0.290		
	p	0.0729	0.4746	0.3039	0.2666		
2016	D	0.104	0.247	0.160	0.174	0.391	
	p	0.9193	0.0790	0.6531	0.5923	0.0499	
2019	D	0.458	0.604	0.533	0.572	0.720	0.465
	p	0.0001	0.0001	0.0001	0.0001	0.0001	0.0001

Суттєвої різниці у представленості особин різної статі серед вікових категорій не було. Так, серед 2 та 3 річних особин самців і самок була абсолютно однакова кількість. Для самців був набагато більш вираженим вік 4 (44%) та 5 (38%) років. Самців з віком 6 років було набагато менше – всього 9%, 7 років – 1% і 8-річних самців не було взагалі. Для самок характерним є більша кількість старших особин: 4 (35%) і 5 (32%) річних було всеодно більше, але і 6 річні самки займали значну частку вилову – 20%. Крім цього, було більше 7-річних особин (3%) і 8-річні особини займали 1% від самок.

Розмірно-вікові співвідношення так само розраховувались і порівнювались між представниками різних статей у різні роки вилову. Ріст тіла був послідовно ізометричним і позитивним алометричним у самців і самок, про що свідчать додатні значення алометричних індексів a та b (таблиця 4.4).

Таблиця 4.4

Відношення довжини до ваги у особин *N. coriiceps* різної статі

Рік	Стать	Кількість особин	a	b	R^2	t	p
2006	♀	67	0.0052	3.28	0.97	3.65	0.0005
	♂	72	0.0096	3.09	0.97	1.54	0.1283
2007	♀	77	0.0043	3.30	0.97	4.50	0.0001
	♂	111	0.0074	3.13	0.94	1.67	0.0968
2008	♀	50	0.0339	2.76	0.91	1.89	0.0640
	♂	47	0.0433	2.68	0.93	2.93	0.0051
2009	♀	28	0.0065	3.22	0.94	1.42	0.1675
	♂	47	0.0089	3.14	0.91	0.95	0.3466
2010	♀	40	0.0639	2.58	0.80	2.05	0.0474
	♂	23	0.0087	3.15	0.89	0.63	0.5377
2016	♀	74	0.0580	2.65	0.75	1.94	0.0562
	♂	46	0.3178	2.16	0.52	2.71	0.0095
2019	♀	53	0.0064	3.25	0.98	3.88	0.0003
	♂	136	0.0090	3.14	0.95	2.27	0.0249

Темпи зростання тіла риб суттєво не відрізнялись між самцями і самками у всіх виловах (таблиці 4.5 та 4.6). У більшості років виловлення значення алометричного показника b складало більше 3, і між роками у більшості випадків суттєвої різниці не було. Однак, в 2008 та 2016 роках цей показник був менше 3, що виражалось у статистично значущій відмінності від інших років (таблиця 4.6).

Таблиця 4.5

Результати порівняння алометричного індексу (b) за статтю за допомогою t -тесту за роком вилову *N. coriiceps*

Рік	t	p	Рік	t	p
2006 ♀♂	1.92	0.0574	2010 ♀♂	1.80	0.0766
2007 ♀♂	1.59	0.1145	2016 ♀♂	1.38	0.1712
2008 ♀♂	0.48	0.6295	2019 ♀♂	1.28	0.2004
2009 ♀♂	0.40	0.6936			

Значення алометричного індексу $b > 3$ вказують на позитивну алометрію, тобто, вага зростає швидше за довжину. Це, переважно, вказує на нормальний розвиток риби. Високі ж значення b також свідчать про більш округлу форму тіла, а саме більша вага на одиницю довжини [58, 79]. Отже, отримані результати свідчать про те, що темпи росту у широколобої нототенії в прибережних водах Аргентинських островів є нормальними. Тільки в 2008 і 2016 індекс b був нижчий за 3, що може бути простою випадковістю. В цілому, цей показник є тотожним подібним показникам в інших місцях дослідження, наприклад, острові Елефант [85], острів Короля Джорджа [58, 121] острів Лівінгстон [137], та інші [82].

Зі збільшенням віку поступово збільшувався і розмір особин, що характерно для риб, у яких ізометричний ріст. Для особин різного віку характерний розмах загальної довжини: 2 роки - 18.3-23.2 см, 3 роки - 18.0-34.4 см, 4 роки - 23.0-41.0 см, 5 років - 23.5-40.2 см, 6 років - 33.6-47.0 см, 7 років - 39.0-46.7 см, 8 років - 46.0-51.1 см. Розмах показано для особин обох статей, бо вже було встановлено, що їх довжина суттєво не відрізняється.

Таблиця 4.6

Результати порівняння алометричного індексу (b) за роком вилову за допомогою t-тесту за статтю *N. coriiceps*

Самки		2006	2007	2008	2009	2010	2016
2007	t	0.14					
	p	0.8866					
2008	t	3.52	3.75				
	p	0.0050	0.0050				
2009	t	0.34	0.44	2.29			
	p	0.8642	0.8642	0.0430			
2010	t	3.19	3.31	0.76	2.49		
	p	0.0055	0.0052	0.7302	0.0323		
2016	t	3.23	3.37	0.49	2.39	0.28	
	p	0.0055	0.0050	0.8642	0.0354	0.8642	
2019	t	0.30	0.49	3.45	0.17	3.11	3.14
	p	0.8642	0.8642	0.0050	0.8866	0.0058	0.0055
Самці		2006	2007	2008	2009	2010	2016
2007	t	0.39					
	p	0.9972					
2008	t	3.31	3.36				
	p	0.0086	0.0086				
2009	t	0.28	0.03	2.53			
	p	0.9972	0.9972	0.0332			
2010	t	0.24	0.08	1.77	0.05		
	p	0.9972	0.9972	0.1699	0.9972		
2016	t	2.95	3.04	1.58	2.86	2.52	
	p	0.0133	0.0117	0.2248	0.0159	0.0332	
2019	t	0.51	0.04	3.67	0.01	0.06	3.09
	p	0.9972	0.9972	0.0068	0.9972	0.9972	0.0117

4.2 Раціон

4.2.1 Склад раціону

В цьому дослідженні раціон визначали за вмістом шлунку. З 1086 проаналізованих особин у 334 (близько 31%) особин шлунок був порожній. В таблиці 4.7 вміст травних систем особин було розподілено по таксонах так, щоб, по-перше, визначити приналежність до певного загального рівня, по друге, щоб вони не перетинались між собою, що необхідно для розрахунку показників

загальної частки N% та середньої специфічної частки P%. Таких таксонів було встановлено 18.

Таблиця 4.7

Рацион широколобої нототенії прибережних вод Аргентинських островів

Компонент живлення	Загальна частка, N (%)	Частота зустріваності, O (%)	Середня специфічна частка, P (%)
Ракоподібні			
Decapoda	0.09	0.67	26.32
Amphipoda	42.22	48.54	61.68
Isopoda	9.44	19.15	32.76
Euphausiacea	15.99	27.66	39.49
Водорості	9.63	49.87	19.72
Риба	5.48	32.7	20.94
Ікра риб	5.34	3.32	78.33
Молюски			
Gastropoda	9.47	21.28	32.07
Cephalopoda	0.11	0.53	30.00
Bivalvia	0.23	0.8	15.85
Кільчасті черви			
Polychaeta	1.48	7.05	15.17
Clitellata	0.05	0.4	2.75
Інші компоненти			
Echinodermata	0.11	0.8	10.34
Nemertea	0.14	1.06	12.31
Porifera	0.02	0.13	33.33
Actiniaria	0.05	0.27	17.65
Priapulida	0.05	0.13	17.65
Tunicata	0.07	0.53	33.33

Як і очікувалось, наповнення травного тракту було досить різноманітним. Основу раціону складають ракоподібні, молюски, водорості та риба. Також часто зустрічаються кільчасті черви та ікра риб. Нарешті, у малих кількостях шлунків зустрічались залишки голкошкірих, губок, пріапулід, немертин, актиній та

покривників. Часто встановити більш точне систематичне положення компонента живлення було досить важко, тому що вони часто були у сильно перетравленому вигляді.

Основу раціону у широколобої нототенії складали ракоподібні – їх рештки знаходили у майже 75% риб. Це були представники з трьох рядів класу Malacostraca: Amphipoda, Isopoda та Euphausiacea. Крім них також зустрічались рештки представників ряду Decapoda (а саме кревети невстановлених видів), але їх було дуже мало.

Найбільш поширеним компонентом живлення як серед ракоподібних, так і серед всіх компонентів раціону, були представники ряду Amphipoda. Вони зустрічались у майже половині проаналізованих шлунків, займаючи, в середньому, більше половини їх вмісту. Це спричинено, головним чином, розповсюдженістю різноногих ракоподібних – вони найчастіше зустрічаються серед ракоподібних у водах західного узбережжя Антарктичного півострова [65]. Серед всіх решток достовірно вдалось встановити залишки представників *Paraceradocus gibber* Andres, 1984 у майже 10% риб. Крім цього, у 6 риб були визначені рештки представників родини Cyamidae.

Другими за поширеністю, після амфіпод, були представники ряду Euphausiacea, серед яких було визначено лише один вид - *Euphausia superba* Dana, 1850. Криль є дуже важливою складовою ланкою живлення всіх екосистеми Південного океану [104], тому не є унікальним такого вмісту криля в раціоні *N. coriiceps* в цьому регіоні дослідження.

Представників рівноногих ракоподібних було не так багато, як представників еуфаузід та амфіпод. Проте було краще встановлено їх видовий склад. У 13% риб були знайдені представники виду *Glyptonotus antarcticus* Eights, 1852. Тобто, до цього виду належала переважна більшість представників ряду Isopoda, які були знайдені у шлунках широколобої нототенії. У майже 2% риб були знайдені рештки *Serolis paradoxa* (Fabricius, 1775), поодинокі зустрічались залишки представників роду *Natatolana* Bruce, 1981 та *Aega* Leach, 1815.

У майже половини особин в шлунку були знайдені рештки водоростей – також один з основних компонентів живлення широколобої нототенії. На даний момент встановлено, що водорості є саме повноцінним компонентом живлення, а не просто потрапляють в шлунково-кишковий тракт разом із здобиччю тваринного походження під час полювання на епіфауну. Водорості активно споживаються особинами цього виду і є повноцінною частиною його раціону [23, 38, 78].

Встановити систематичне положення водоростей, які знаходили в шлунках *N. coriiceps* в цьому регіоні, було важко. Це вдалось лише біологу-зимівнику ХІІІ УАЕ Александрову В.В., що було опубліковано в збірнику тез Міжнародної антарктичної конференції у м. Київ, 2019 [147]. Отже, у 2008-2009 роках у шлунках широколобої нототенії серед водоростей зустрічались представники Bryophyta (*Desmarestia*) та Rodophyta (*Mazzaella*, *Leptosomia* та *Kallymenia*), набагато рідше зустрічались представники Chlorophyta. Представники *Desmarestia* є досить поширеною складовою раціону широколобої нототенії [77].

Наступним по важливості компонентом живлення була риба. Частіше за все це були її залишки – кістки та/або луска – за якими було важко встановити систематичне положення. Однак, з тих, кого вдалось визначити, частіше за все зустрічались представники *Trematomus* spp. (у 6%) або *Lepidonotothen* spp. (у 1%). Серед представників першого роду вдалось визначити 12 особин *T. newnesi* і 1 особину *T. bernacchii*; серед другого – 8 особин *L. nudifrons* та 1 особина *L. larseni*. Однак, можливо, така велика частка *Trematomus* spp в раціоні могло стати наслідком особливостей анатомічної будови особин цього виду, за якими їх легше діагностувати [67]. Крім них, було визначено одного представника *C. aceratus*, 3 особини *Nototenina* spp. (з них у одній риби визначено рештки *N. rossii*), та 5 *H. antarcticus*. Випадки канібалізму в цьому дослідженні не були встановлені.

Крім цього, досить важливим компонентом живлення є ікра риб – вона займала відносно великий об'єм шлунку у тих особин, у яких вона була знайдена.

Останнім важливим компонентом були молюски, серед яких домінували представники Gastropoda. У 12% риб червононогі молюски були представниками групи Limpet – морських блюдець. 41 особина серед блюдець була визначена як

представки виду *Nacella concinna* (Strebel, 1908), який є дуже поширеним видом в складі бентосу побережжя Аргентинських островів [29]. Крім лімпет, були також знайдені залишки двостулкових та головоногих моллюсків у малій кількості. Серед останніх було визначено, що три особини належали до кальмарів, і три – до восьминогів.

Часто в шлунках *N. coriiceps* зустрічались залишки кільчастих червів. Частіше за все, це були невизначенні поліхети, однак, в поодиноких випадках, зустрічались олігохети та п'явки. Важко стверджувати, що поліхети є важливим компонентом живлення. Проте, в порівнянні з іншими компонентами, які ще не були перераховані вище, їхня кількість була досить суттєвою.

Всі інші компоненти зустрічались у несуттєвій кількості. Серед покривників знаходили залишки сальп та асцидій, серед голкошкірих – морських зірок та морських їжаків. Більш детальне систематичне положення інших компонентів, перерахованих у таблиці, встановити не було можливо.

4.2.2 Стратегія живлення

Для того, щоб більш наочно виділити стратегію живлення широколобої нототенії, було використано двовимірну модифіковану діаграму Костелло (рисунок 4.4). Отже, в загальних рисах, популяція *N. coriiceps* в районі архіпелагу Аргентинські острови не спеціалізуються на якомусь компоненті живлення. Однак, при цьому, не можна стверджувати, що всі компоненти є однаково важливими. Значна кількість компонентів живлення зустрічались не часто, лише певна обмежена група складає основу раціону.

Очевидно, найбільш важливим компонентом живлення широколобої нототенії в цьому регіоні є амфіподи. Вони зустрічаються у значній кількості риб, при цьому, займають достатньо великий об'єм кожного окремого шлунка. Однак, необхідно зауважити, що по осі «Важливість компонента», амфіподи несуттєво перетинають показник 50% середньої специфічної частки і не перетинає 50% в частоті зустріваності. Тому, хоча різноногі ракоподібні і є найбільш поширеним компонентом живлення, вони не є виключною основою раціону.

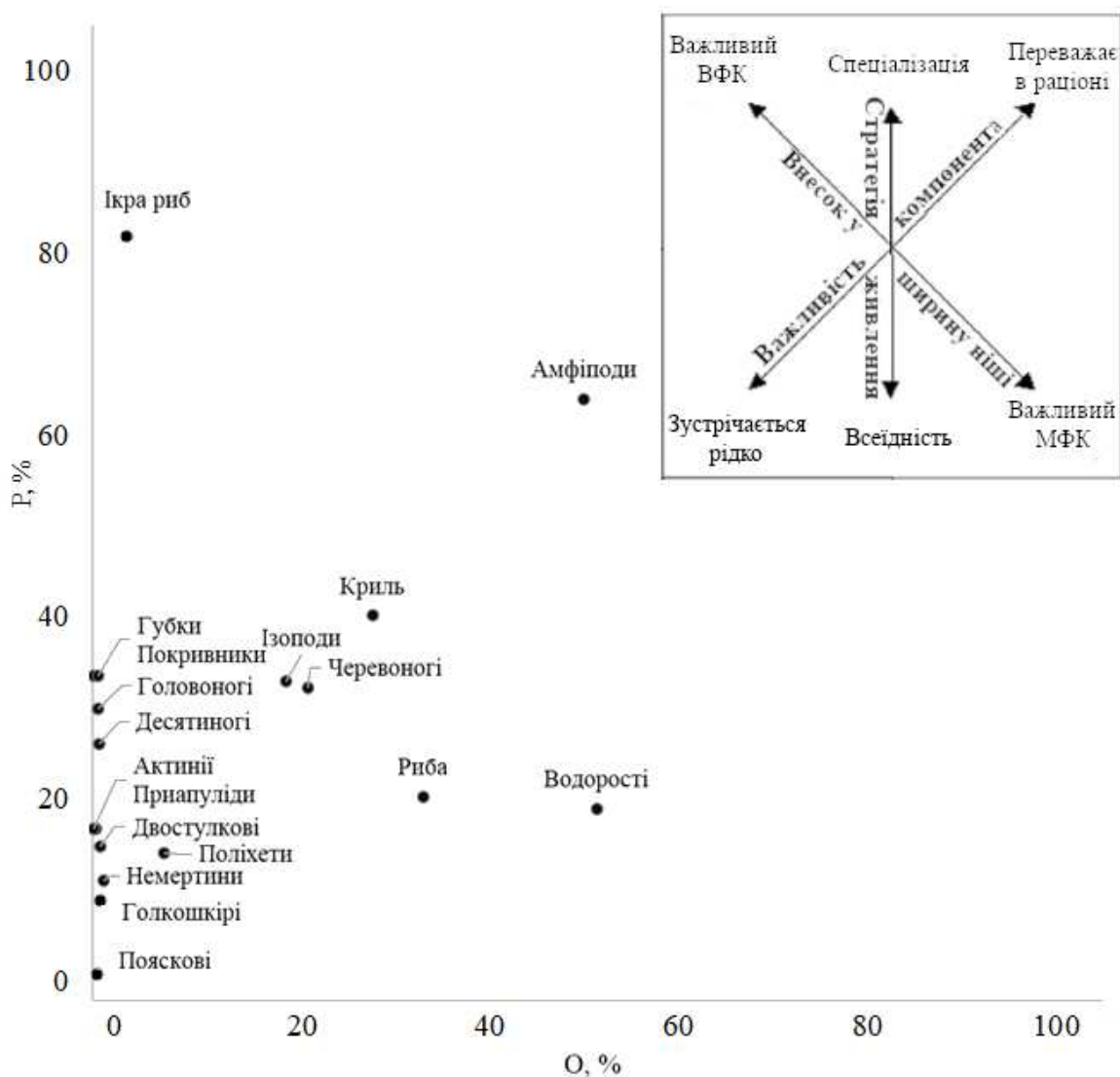


Рис. 4.4. Модифікований графік Костелло, застосований до компонентів живлення особин *N. coriiceps* з популяції прибережних вод Аргентинських островів. На схемі в правому верхньому куті показані основні осі та їх значення. О – частота зустрітваності компонента живлення, Р – середня специфічна частка компонента живлення, ВФК – внутрішньофенотиповий компонент, МФК – міжфенотиповий компонент.

Хоча криль в Південному океані є одним з найбільш поширених і енергетично цінних компонентів живлення у раціоні великої кількості хребетних, в тому числі і риб [26], для прибережного демерсального виду риб більш важливим компонентом є саме різноногі ракоподібні.

Втім, частка криля та ізопод у раціоні також є значною. З такою ж частотою в раціоні зустрічаються і молюски, переважно лімпети. Звідси можна зробити висновок, що основою раціону є переважно ракоподібні, особливо амфіподи, та морські блюдечка. Саме ці компоненти найбільше просунуті вздовж осі «Важливість компонента».

Найближчими до перерахованих компонентів, які складають основу раціону, є риба та водорості. Водорості – це компонент, який зустрічається в більшій частині риб, хоча і не займають значну частину об'єму ШКТ.

Ікра риб, хоч і зустрічається у відносно невеликій кількості особин, заповнює майже весь об'єм їх травної системи. Ікра є важливим компонентом живлення саме в тому плані, що особини намагаються наповнити нею свою травну систему максимально. Це є опосередкованим доказом того, що широколоба нототенія здатна розорювати кладки інших (можливо і свого) видів риб

Інші ж компоненти зустрічались у малій кількості і суттєво не впливали на раціон. Однак їх присутність все ж підкреслювало еврифагіність цього виду.

4.2.3 Біотичні та екологічні параметри, що впливають на раціон

До цього вже вказувалось, що раціон *N. coriiceps* може змінюватись в залежності від певних умов – розміру, глибини, пори року тощо. Тому, використовуючи багатовимірне шкалювання (MDS) за результатами аналізу SIMPER, було досліджено відмінності між раціоном певних груп. Основну частку раціону (від 85%) і, відповідно, відмінностей між різними групами складали лише 7 компонентів: амфіподи, ізоподи, криль, водорості, риба, черевоногі молюски та ікра риб. Тому детальний аналіз проводився тільки з їх врахуванням.

Для порівняння складу раціону за розміром (25 груп з кроком у 1 см) було чітко визначено три різні розмірні групи, які склалися з малої (< 30 см L), середньої (≥ 30 і < 40 см L) і великої риби (≥ 40 см L). Ці групи приблизно відповідають нестатевозрілим особинам, статевозрілим особинам та особинам з великим розміром, які відносно рідко зустрічаються.

Багатство складу раціону досить відрізнялось за розмірними групами: у малої та великої риби було знайдено меншу кількість компонентів, тоді як у представників із середніми розмірами їх було значно більше (таблиця 4.8). Однак, не зважаючи на це, різноманітність була досить схожою. Тобто відмінність у багатстві раціону свідчить лише про випадкові знахідки мінорних компонентів живлення. Вони зустрічались серед особин середнього розміру виключно тому, що таких особин було більше (дивитись розділ 4.1), і, відповідно, шанс зустріти їх був вищий.

Таблиця 4.8

Показники різноманіття раціону широколобої нототенії з Аргентинських островів в залежності від розмірів (загальна довжина)

Розмір риби (загальна довжина)	Кількість компонентів живлення	H'-індекс Шеннона-Вінера	J'-індекс Піелу
Малий (< 30 см)	11	1.24	0.52
Середній (≥ 30 і < 40 см)	18	1.89	0.65
Великий (≥ 40 см)	13	1.93	0.75

Відмінності в раціоні, пов'язані з розміром, показані на двовимірному графіку MDS (рис. 4.5). Виходячи з результатів ANOSIM ($R = 0.5150$, $p = 0.001$), групи розміру чітко відрізнялися. Про це вказує і чіткий поділ на кластери серед 25 розмірних груп. Значення стресу ординації було відносно низьким (0,08), що вказує на хороше представлення схожості дієти в групах у двовимірній шкалі.

Використавши частоту зустріваності кожного з важливих компонентів для кожної з груп (рисунок 4.6), видно, за якими саме компонентами є суттєві відмінності. Так, амфіподи, які є найважливішим компонентом живлення для широколобої нототенії взагалі, найчастіше зустрічались саме серед особин малого розміру.

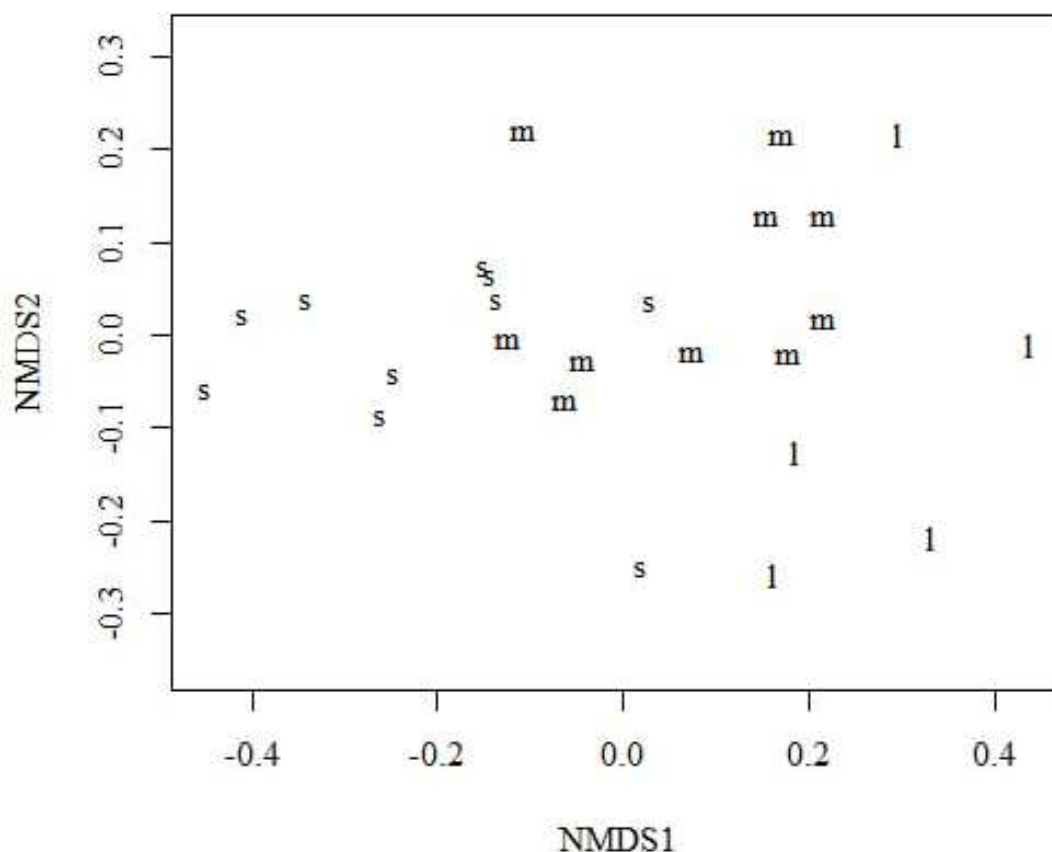


Рис. 4.5 Багатовимірне шкалювання (MDS, stress: 0.0887) виконане для середньої чисельної компонентів живлення для кожної розмірної групи *N. coriiceps*. 25 розмірних груп розділені на три розмірні класи, довільно визначені як малі (s), середні (m) і великі (l).

Зі збільшеннями розміру риби, частота зустріваності амфіпод зменшується. Замість амфіпод у крупних особин частіше зустрічаються водорості, риба та червоногі молюски. У особин середнього розміру частка амфіпод зменшилась за рахунок збільшення частки криля та ізопод.

Отже, тут ми можемо бачити чітку тенденцію: зі збільшенням розміру, представники широколобої нототенії з ракоподібних переходять переважно на рибу та водорості. Це пояснюється необхідністю докладання менших зусиль для отримання більшої кількості здобичі за раз, бо ракоподібні занадто дрібні, щоб ефективно покривати енергетичні потреби великих особин.

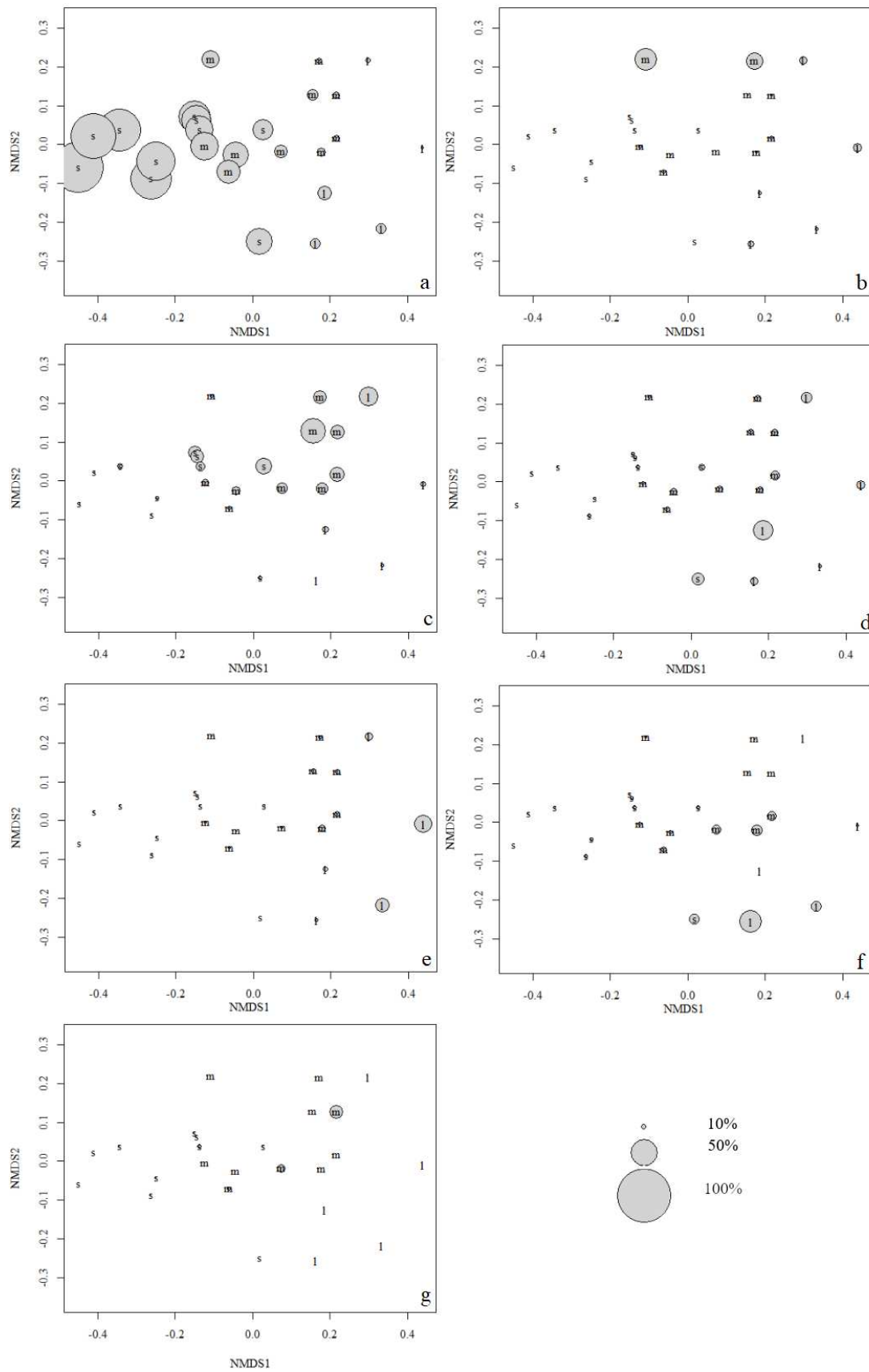


Рис. 4.6 Багатовимірне шкалювання (MDS) і аналіз SIMPER, виконані для середньої чисельної компонентів живлення здобичі для кожної розмірної групи *N. coriiceps*. 25 розмірних груп розділені на три розмірні класи, довільно визначені

як малі (s), середні (m) і великі (l). Кругами позначено частоту зустрівонасті компонента (%) у кожної з груп: амфіподи (a), ізоподи (b), еуфазиди (c), водорості (d), риба (e), червоногі молюски (f), ікра риб(g).

Найбільш імовірним є те, що полювання на ракоподібних, особливо амфіпод, не задовольняє енергетичним потребам крупних особин, тому вони починають живитись рибою, яку важко зловити дрібним особинам, та водоростями, які важко перетравлювати. Крім цього, як буде видно далі, схожа тенденція є зі збільшенням глибини, на якій особин виловили. Молоді особини знаходяться переважно у верхніх шарах води, де ракоподібних більше. Тоді як крупні особини можуть опускатись глибше, де ракоподібні зустрічаються рідше, зате частіше зустрічаються молюски, риба та водорості.

Також зі збільшенням розмірів зростає частка червоногих молюсків, переважно морських блюдець – судячи зі всього, дуже дрібним особинам важко проковтувати мушлі. Ікра риб зустрічалась серед особин переважно середнього розміру, хоч і не була суттєвою.

Що стосується глибини відбору проб, було визначено три основні групи, включаючи малу (≤ 15 м), середню (≥ 15 і ≤ 30 м) і велику (> 30 м) глибини відбору проб. Хоча багатство раціону було більшим на середніх глибинах вилову, різноманіття раціону було однаковим (таблиця 4.9)..

Результати тесту ANOSIM вказують на те, що раціон відрізнявся суттєво з деяким перекриттям ($R = 0.4239$, $p = 0.005$). Це ж саме підтверджує і результат багатовимірного шкалювання з низьким показником стресу, де чітко виділяються три кластери за глибиною лову (рис. 4.7).

Водорості були однаково представлені в усіх групах, з дещо вищою незначною чисельністю на середніх глибинах (рис. 4.8.). Червоногі молюски були в основному представлені на малих і середніх глибинах, хоча суттєвої різниці не спостерігалось. Ікра риб була в раціоні переважно на середніх глибинах.

Найбільші відмінності були у складі ракоподібних та риби. Вміст решток амфіпод сильно зменшувався з глибиною вилова. Ізоподи взагалі були майже

виключно у особин, які були виловлені на глибині до 5 м. Евфаузіїди споживалися переважно в мілководдях на глибині 0-5 м та на великій глибині. Чисельність риби, протилежно до амфіпод, збільшувалась зі зростання глибини відбору зразків.

Таблиця 4.9

Показники різноманіття раціону широколобої нототені з Аргентинських островів на різних глибинах вилову

Глибина вилову	Кількість компонентів живлення	H'-індекс Шеннона-Вінера	J'-індекс Піелу
Мала (≤ 15 м)	12	1.42	0.57
Середня (>15 і 30 м)	18	1.82	0.62
Велика (> 30 м)	9	1.55	0.70

Отже, при аналізі раціону широколобої нототенії в залежності від глибини вилову, встановлено, що вміст водоростей, молюсків та ікри риби є сталим. Кількість амфіпод в ШКТ риби поступово зменшується з глибиною, тоді як кількість риби – навпаки. Ізоподи зустрічаються тільки на мілководді, криль – на мілководді і в глибоких водах.

Тобто можна спостерігати поступову заміну з споживання ракоподібних на споживання риби зі збільшенням глибини. В першу чергу це пояснюється тим, що самі ракоподібні здебільшого мешкають на мілководді, тому і здобути їх там набагато легше. В свою чергу, на більших глибинах ракоподібних менше, тому їх необхідно замінити в тому числі і рибою.

Решта ж компонентів живлення зустрічається рівномірно, бо самі організми – водорості і молюски – живуть на всіх досліджених глибинах.

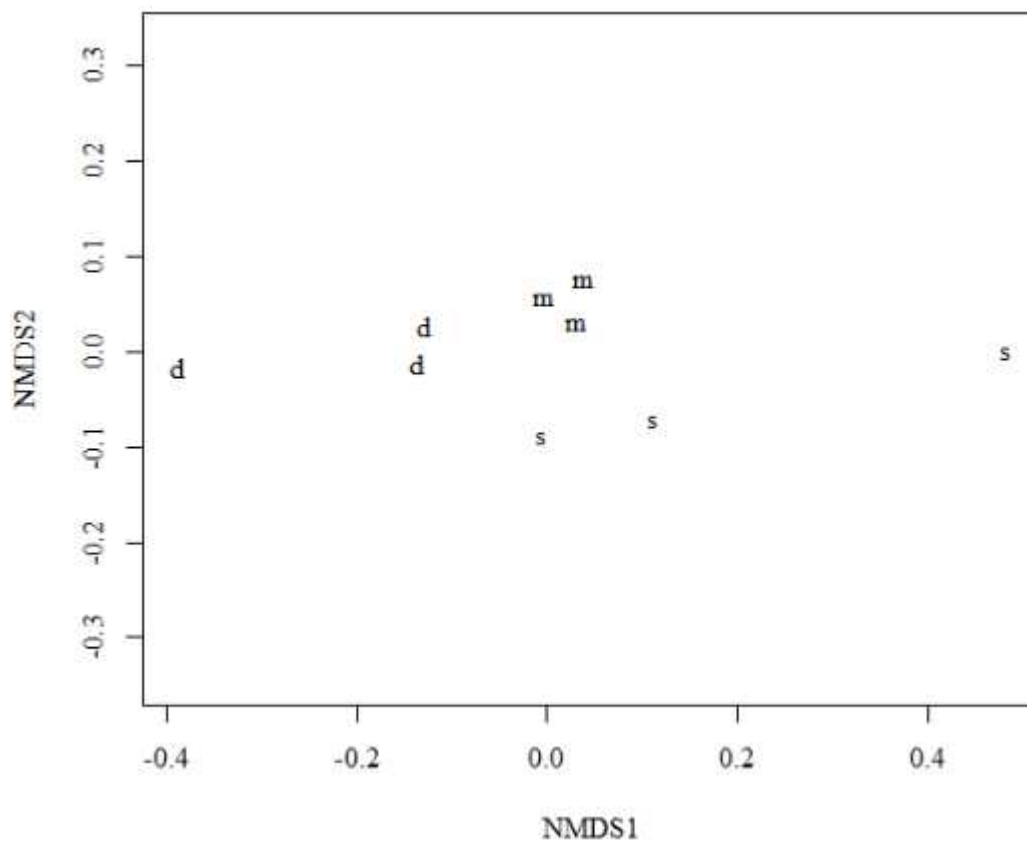


Рис. 4.7. Багатовимірне шкалювання (MDS, stress: 0.0213) виконане для середньої чисельної компонентів живлення для кожної групи за глибиною вилову *N. coriiceps*. 9 груп за глибиною вилову розділені на три класи, довільно визначені як мала (s), середня (m) і велика (d) глибини.

Для зменшення імовірних розбіжностей, аналіз було проведено по 12 місяцях, які були об'єднанні у 4 відповідних сезони. Між сезонами можна встановити несуттєві, але помітні відмінності у багатстві та різноманітті (таблиця 4.10). Як і очікувалось, весною та влітку різноманіття раціону було дещо вищим, ніж восени та взимку

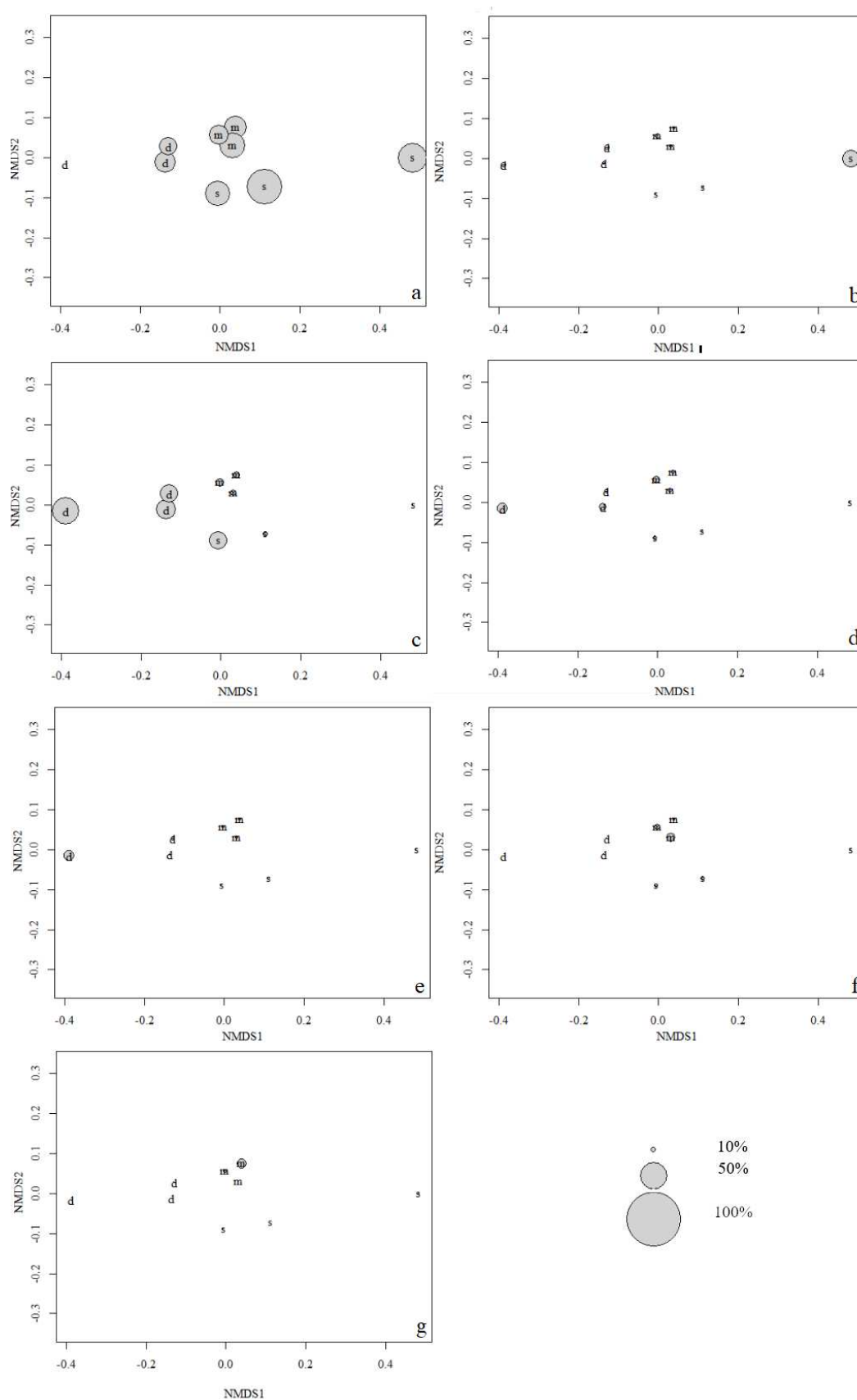


Рис. 4.8 Багатовимірне шкалювання (MDS) і аналіз SIMPER, виконане для середньої чисельної компонентів живлення для кожної групи за глибиною вилову *N. coriiceps*. 9 груп за глибиною вилову розділені на три класи, довільно визначені

як мала (s), середня (m) і велика (d) глибини. Кругами позначено частоту зустрівонасті компонента (%) у кожної з груп: амфіподи (a), ізоподи (b), еуфазиди (c), водорості (d), риба (e), червононогі моллюски (f), ікра риб(g).

. З іншого боку, багатство раціону влітку було найменшим, тоді як весною – найбільшим. Такі закономірності можна пояснити просто: зі збільшенням температури як одного з основних чинників, який впливає на біологічне різноманіття, збільшується і різноманіття раціону.

Відмінності у раціоні між сезонами були суттєвими. Тест ANOSIM, проведений за сезоном вилову, ($R = 0.3426$, $p = 0.024$) показує наявність розбіжностей у живленні між сезонами. Результат багатовимірного шкалювання демонструє відносно слабкий поділ на кластери серед літа, весни та осені (рис. 4.9).

Таблиця 4.10

Показники різноманіття раціону широколобої нототенії з Аргентинських островів в різні сезони вилову

Сезон вилову	Кількість компонентів живлення	H'-індекс Шеннона-Вінера	J'-індекс Піелу
Літо	10	1.70	0.74
Осінь	14	1.63	0.62
Зима	15	1.51	0.56
Весна	16	1.96	0.71

Натомість зима виділяється в окремий кластер, при чому зима найбільш наближена до осені. Звідси можна зробити висновок, що раціон досить сильно залежить від погодних умов, особливо, температури. Втім, це розповсюджується тільки на саму холодну частину року.

В однакових кількостях в раціоні в усіх сезонах зустрічались водорості та риба (рис. 4.10.). Червоногі молюски також відносно рівномірно зустрічались в ШКТ *N. coriiceps*, хоча в кінці літа – на початку осені їх було дещо більше.

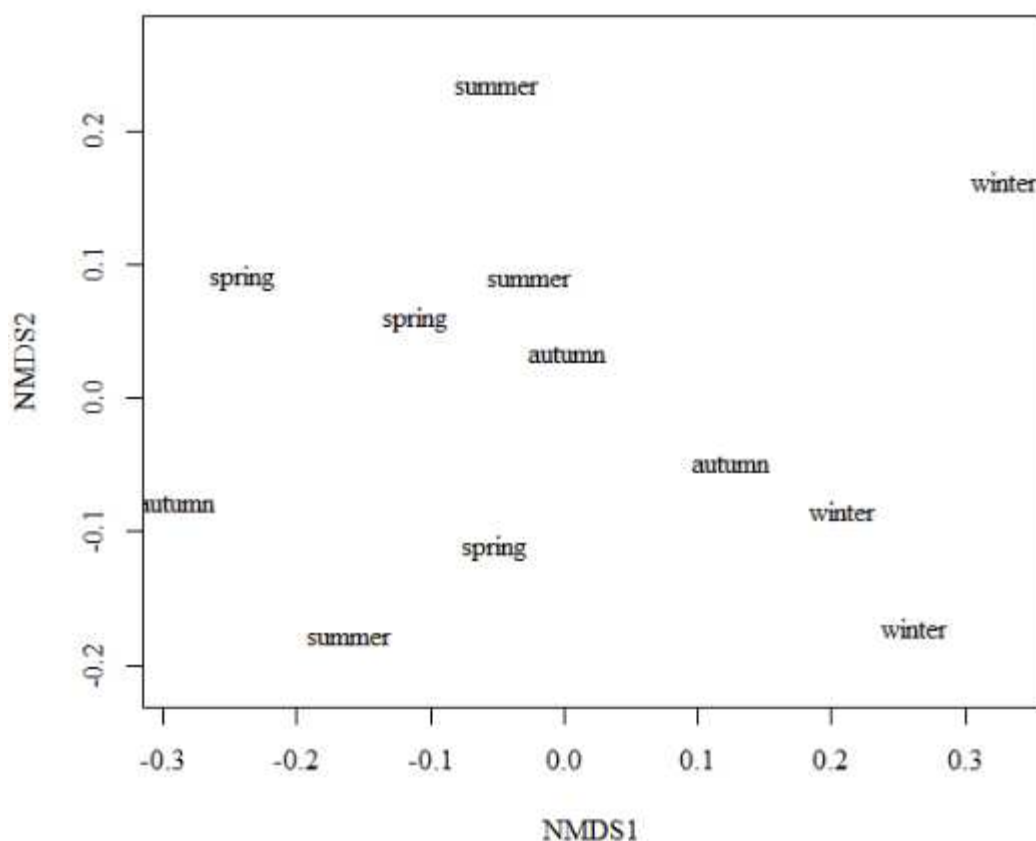


Рис. 4.9. Багатовимірне шкалювання (MDS, stress: 0.1083) виконане для середньої чисельної компонентів живлення для кожної групи *N. coriiceps* за сезоном вилову. 12 груп за місяцем вилову розділені на чотири сезони: весна (spring), літо (summer), осінь (autumn), зима (winter).

Найбільші відмінності були в складі ракоподібних. Амфіподи переважали в раціоні в кінці осені – зимою, тоді як весною-літом їх було суттєво менше. Криль, навпаки, переважав весною-влітку, що пов'язано з різким зростанням його чисельності в теплу пору року [66]. А період закінчення зими і початку весни характеризувався збільшенням рівноногих ракоподібних в раціоні.

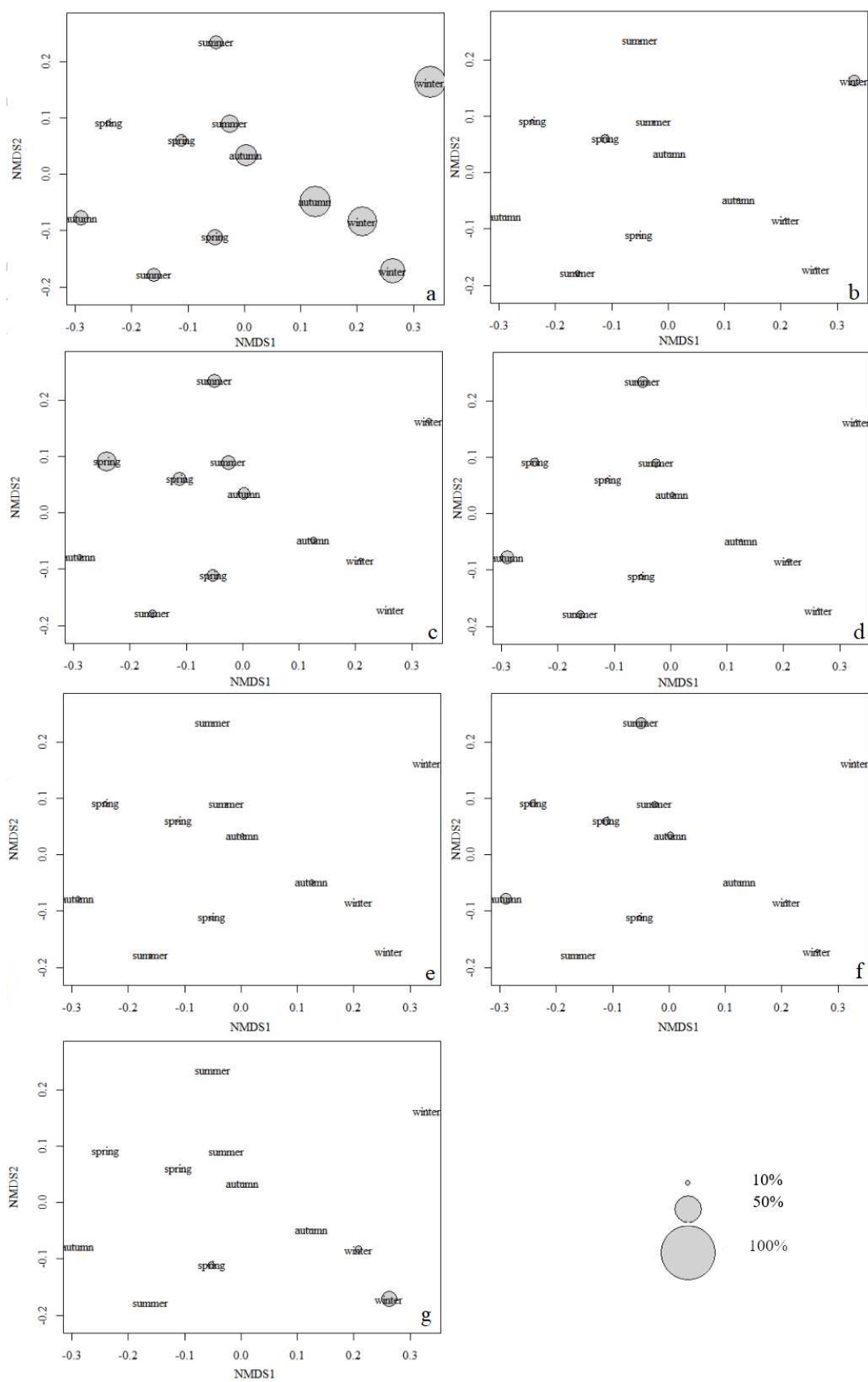


Рис. 4.10. Багатовимірне шкалювання (MDS) і аналіз SIMPER, виконані для середньої чисельної компонентів живлення для кожної групи *N. coriiceps* за сезоном вилову. 12 груп за місяцем вилову розділені на чотири сезони: весна

(spring), літо (summer), осінь (autumn), зима (winter). Кругами позначено частоту зустрівованості компонента (%) у кожної з груп: амфіподи (a), ізоподи (b), еуфазіди (c), водорості (d), риба (e), черевоногі моллюски (f), ікра риб(g).

Отже, в холодні пори року основою раціону серед ракоподібних є амфіподи, в теплі – криль. Всі інші компоненти живлення, як висновок, не залежать від погодних умов і зустрічаються рівномірно.

Ікра в ШКТ широколобої нототенії була знайдена переважна взимку. В цей час з субдомінантних видів риб нереститься тільки *T. newnesi* (дивитись підрозділ 5.4.1), тому, високоімовірно, що ікра, яка була знайдена в травній системі широколобої нототенії, належала саме трематому-гінцю. Однак, прямого підтвердження цьому немає. Схоже явище вже було зафіксовано на узбережжі Данко, де широколоба нототенія у великій кількості споживала ікру *T. bernacchii* [119]. Ікра була відкладена в грудні, а зафіксована в ШКТ широколобої нототенії в січні та березні.

В різних місцях вилову різноманіття раціону відрізнялось суттєво (таблиця 4.11). Найбільше різноманіття було в місцях, де найбільше проводили виловів – протока Мік, узбережжя біля НДС «Академік Вернадський», протока Стелла та узбережжя острова Гротто.

При чому, різноманіття в цих чотирьох локалітетах було досить схожим, хоча багатство раціону могло відрізнятись суттєво. Особливо, якщо порівнювати Маріна-поінт (узбережжя біля НДС «Академік Вернадський»), де у риб знайдено лише 8 компонентів, та протоку Мік, де знайдено 18 компонентів.

Хоча показник різноманіття був схожим, саме ж різноманіття досить різним між локалітетами (рис. 4.11). Так, найбільше від інших місць вилову відрізнялась група риб, виловлена біля острова Гротто. Крім цього, досить своєрідними були раціони у риб біля Барханів, Уругвая та Корнік. На противагу цьому, раціони в районах проток Мік та Стелла були ідентичними. На них відносно схожими були раціони риб, виловлених біля Маріна-поінт.

Таблиця 4.11

Показники різноманіття раціону широколобої нототенії з Аргентинських островів в різних місцях вилову

Місце вилову	Кількість компонентів живлення	H'-індекс Шеннона-Вінера	J'-індекс Піелу
Barchans	6	1.10	0.61
Cornice	5	0.80	0.50
Grotto	10	1.76	0.76
Marina	8	1.49	0.72
Meek	18	1.75	0.59
Stella	12	1.32	0.53
Uruguay	5	1.13	0.70

Основний внесок у великі відмінності в раціоні широколобої нототенії між локалітетами внесли амфіподи, криль, лімпети та ікра (рис. 4.12). Найчастіше амфіподи зустрічались в раціоні риб, виловлених біля проток Корнік, Мік і Стелла. А криль, навпаки, в тихих водах біля Барханів, Уругваю та Маріна-поїнт. Лімпети частіше зустрічались в місцях, ближчих до відкритого океану – острова Гротто та протоки Корнік. Ікра ж була знайдена майже виключно у риб, виловлених біля острова Гротто. Це вказує на те, що біля цього острова, на його західному узбережжі нерестяться деякі види риб. Як було вказано вище, імовірно за все, це місце нересту *T. newnesi*.

Інші компоненти живлення зустрічались в однаковій кількості в усіх точках вилову. Відносно більше водоростей було знайдено у риб з Маріна-поїнт, однак ця різниця була несуттєвою.

Судячи зі всього, різниця у раціоні зумовлена не тільки географічною віддаленістю (хоча Бархани є досить віддаленими від інших місць лову), а гідрологічними умовами. Бо найбільш схожим раціон був саме в двох протоках – Мік та Стелла. Вже на узбережжі біля Маріна-поїнт, яка розташована дуже близько

до місць вилову в протоці Мік, раціон досить сильно відрізнявся. Протока Корнік знаходиться поряд з широкою протокою, яка відділяє Аргентинські острови від материка. Вона за своїми гідрологічними властивостями сильно відрізняється від вузьких неглибоких Мік та Стелла.

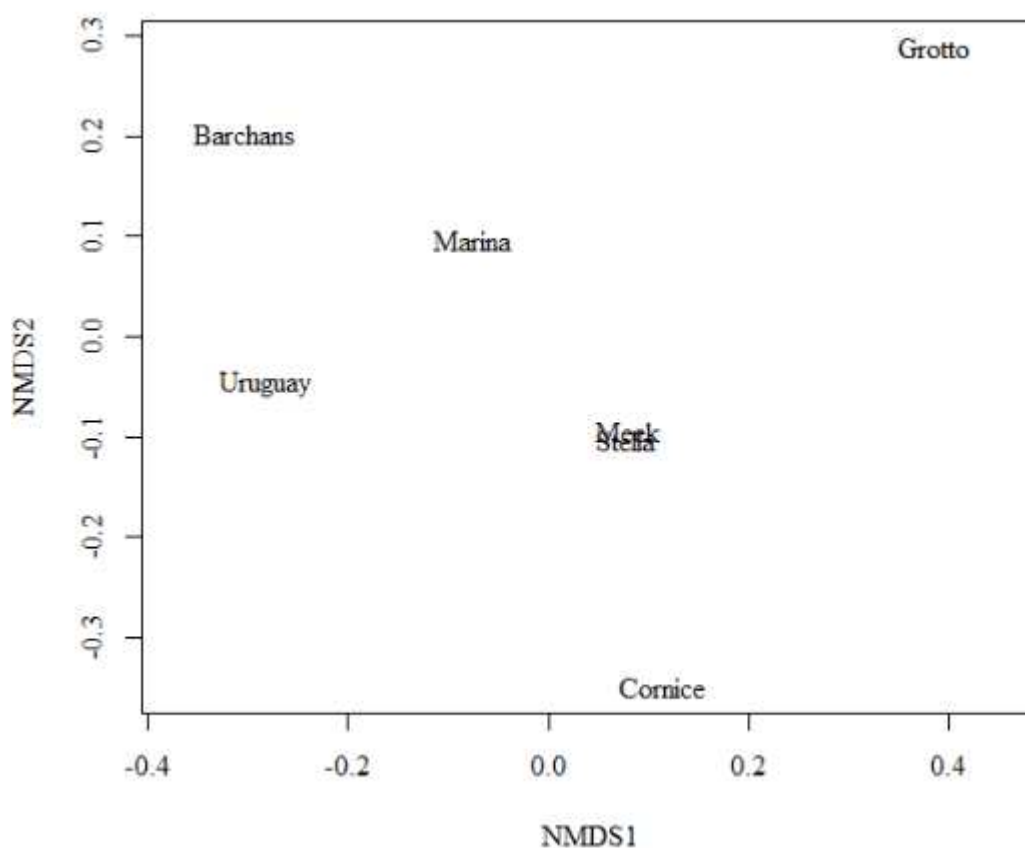


Рис. 4.11. Багатовимірне шкалювання (MDS, stress: 0.0004), виконане для середньої чисельної компонентів живлення для кожної групи *N. coriiceps* за локацією вилову.

Якщо порівнювати між собою узбережжя островів, то тут тільки Бархани відрізняються суттєво, бо ця маленька група островів розташована рівновіддалено від інших місць вилову.

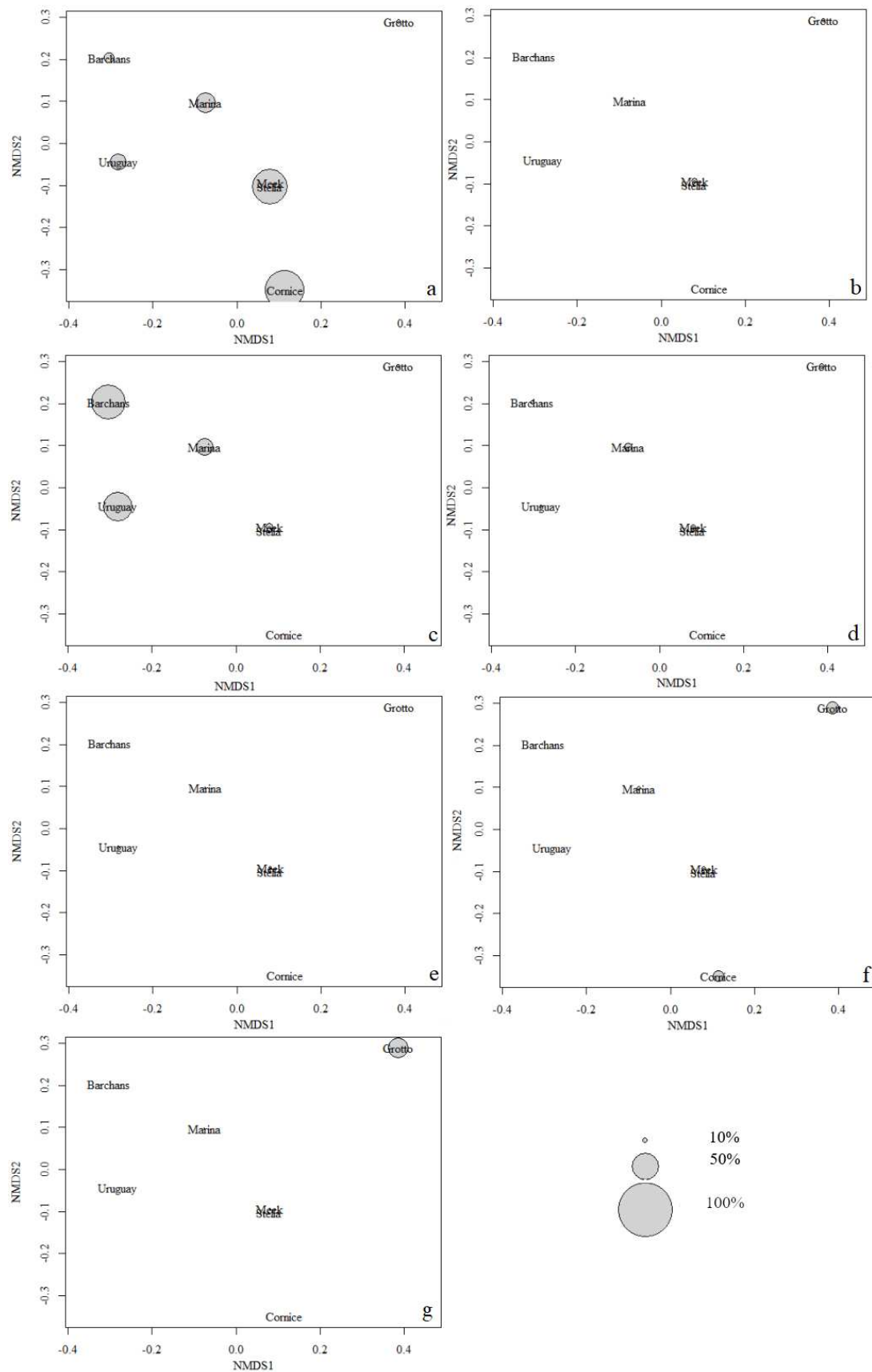


Рис.4.12. Багатовимірне шкалювання (MDS) і аналіз SIMPER, виконані для середньої чисельної компонентів живлення здобичі для кожної групи *N. coriiceps* за локацією вилову. Кругами позначено частоту зустрітності компонента (%) у

кожної з груп: амфіподи (a), ізоподи (b), еуфазиди (c), водорості (d), риба (e), червононогі молюски (f), ікра риб(g).

Раціон риб поблизу Маріна-поїнт та Уругвай найбільш схожий, однак Уругвай є досить віддаленим від Маріна-поїнт, в порівнянні з Гротто. Це пояснюється тим, що Маріна-поїнт та точка вилову біля Уругваю – це бухти невеликого розміру з відносно спокійною водою. А західне узбережжя Гротто направлено до відкритого океану. Тому раціон у риб в цій місцевості досить специфічний. Власне, через це висунуто гіпотезу, що там існує окрема популяція *N. coriiceps*, яка, втім, поки не підтвердилась остаточно [16].

Кількість компонентів раціону постійно змінювалась з роками вилову, однак різноманіття залишалось сталим (таблиця 4.12). Це вказує на те, що основні компоненти живлення кожного року були одні й ті самі в схожому співвідношенні.

Таблиця 4.12

Показники різноманіття раціону широколобої нототенії з Аргентинських островів в різні роки вилову

Рік вилову	Кількість компонентів живлення	H'-індекс Шеннона-Вінера	J'-індекс Піелу
2006	9	1.59	0.72
2007	9	1.75	0.80
2008	12	1.51	0.61
2009	11	1.80	0.75
2010	10	1.46	0.63
2013	5	1.29	0.80
2015	11	1.38	0.58
2016	15	1.44	0.53
2018	10	1.70	0.74
2019	7	1.62	0.83
2020	6	1.65	0.92

Використання багатовимірного шкалювання не показує очевидних закономірностей зміни раціону з роками, бо не утворюється виокремлених кластерів (рис. 4.13.). 2019 сильно відмежований від попередніх років (2016 - 2018), так само як 2015 і 2013. Всі інші згруповані досить тісно. Це, імовірно, вказує на відсутність закономірних змін раціону, а подібні відмінності є випадковими.

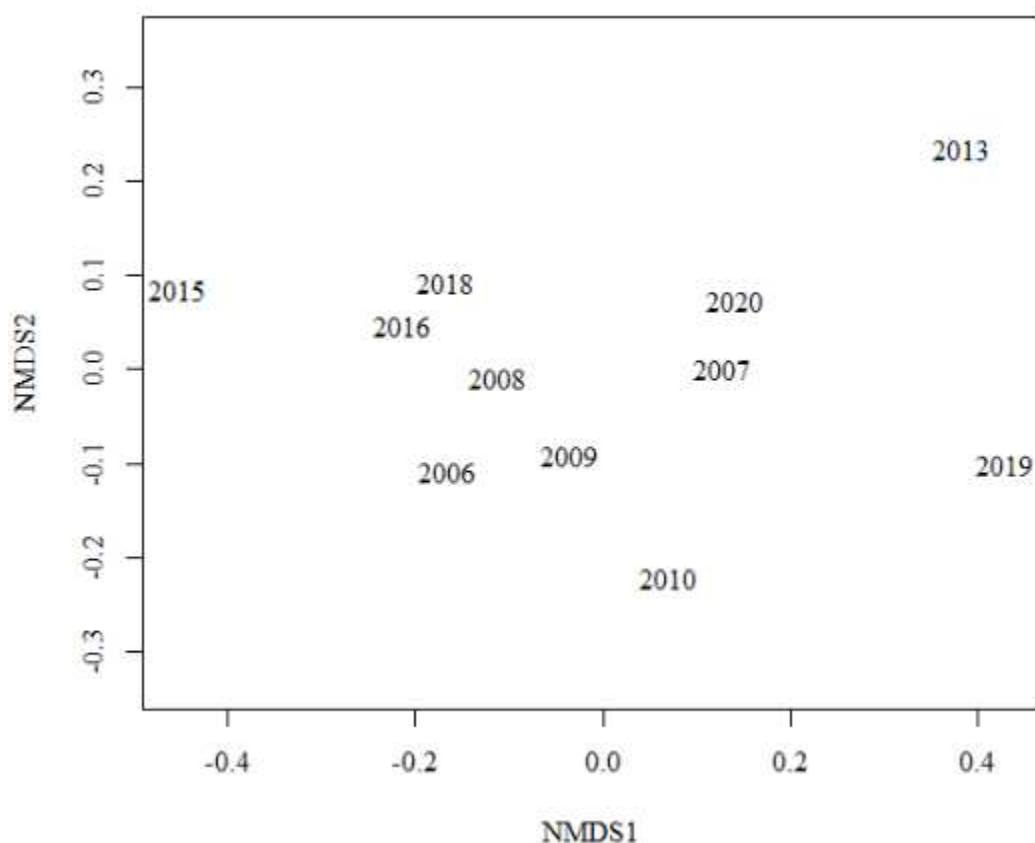


Рис. 4.13. Багатовимірне шкалювання (MDS, stress: 0.0603), виконане для середньої чисельної компонентів живлення для кожної групи *N. coriiceps* за роком вилову.

Також важко виокремити певні закономірності у наявності певних компонентів (рис. 4.14). Так, кількість амфіпод була великою в 2015-2020 (але дуже малою в 2019) та 2008, особливо порівнюючи з іншими роками. У випадку з іншими компонентами, то їх кількість була однаковою за виключенням одного-двох років.

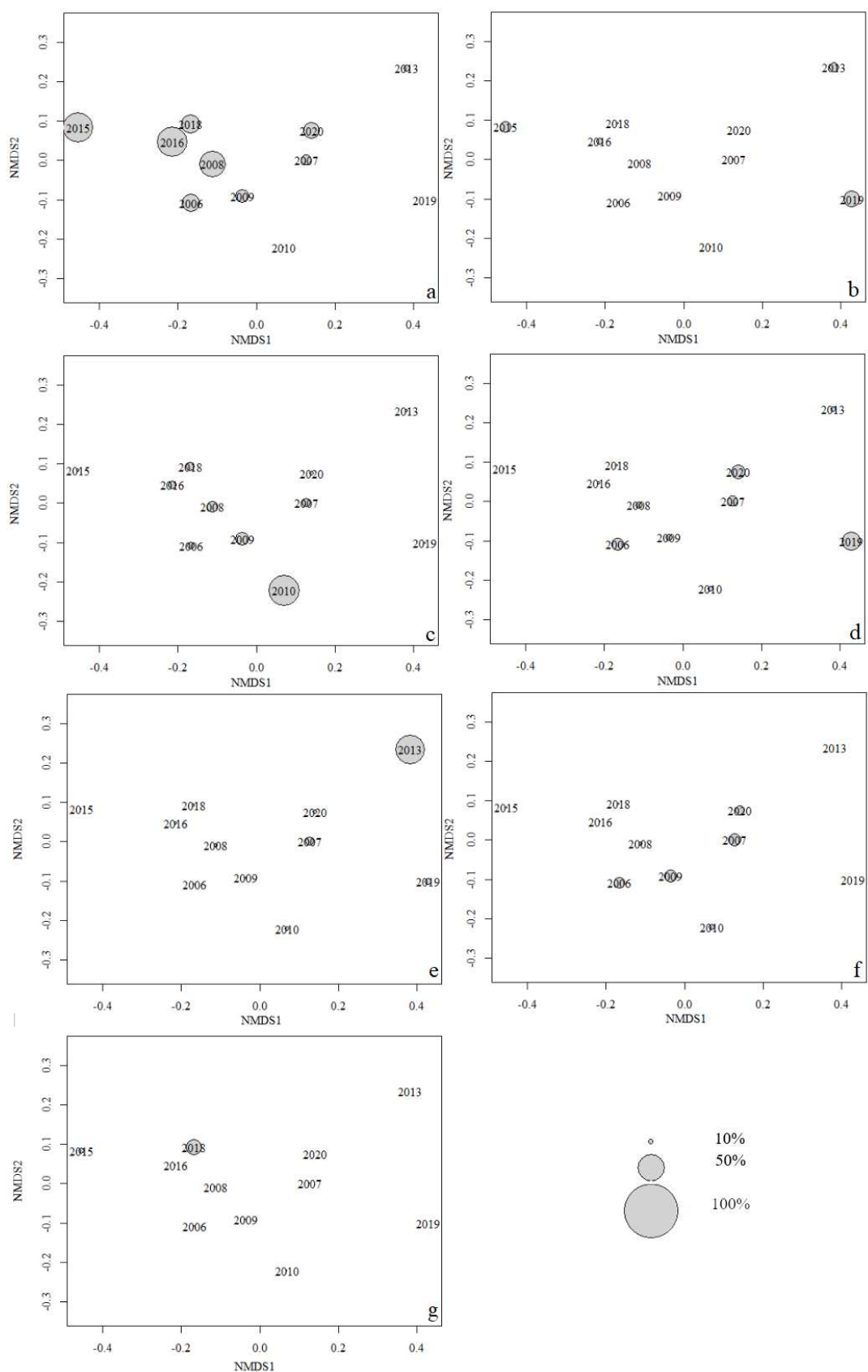


Рис. 4.14. Багатовимірне шкалювання (MDS) і аналіз SIMPER, виконані для середньої чисельної компонентів живлення здобичі для кожної групи *N. coriiceps* за роком вилову. Кругами позначено частоту зустрітності компонента (%) у

кожної з груп: амфіподи (a), ізоподи (b), еуфазиди (c), водорості (d), риба (e), червононогі молюски (f), ікра риб(g).

Наприклад, кількість криля була однаковою в усі роки, і тільки в 2010 кількість була дуже високою. Оскільки досліджень чисельності популяції *E. superba* за ці роки в даній місцевості немає, не можна стверджувати, чи це пов'язано з вибуховим збільшенням чисельності криля, чи це випадковість. Тому, попередньо можна зробити висновок, що раціон *N. coriiceps* з 2006 по 2020 не змінювався чи змінювався несуттєво.

Широколоба нототенія *N. coriiceps* є всеїдним видом риб, раціон якого залежить переважно від складу біоценозу, особливо його донних та придонних організмів. На одних територіях основою раціону є ракоподібні, в інших – молюски, а десь в раціоні домінують сальпи. Результати цього дослідження ще раз підтверджують, що *N. coriiceps* є всеїдним видом. В основному цей вид харчується бентосом, таким як ракоподібні, водорості, молюски, поліхети, але іноді до раціону додається риба (найчастіше молодь). Раціон місцевої популяції широколобої нототенії за співвідношенням компонентів є схожим до інших місць дослідження (особливо на узбережжі Данко), однак він був бідний за різноманітністю порівняно з іншими місцями на заході Антарктичного півострова [22-23, 26, 78, 126, 146].

Підводячи підсумки, можна сформулювати характерні риси місцевої популяції широколобої нототенії. Популяція *N. coriiceps* в прибережних водах біля Аргентинських островів складалася переважно з молодих особин і меншої кількості статевозрілих особин відносно невеликого розміру (до 8 років). Відсутність великих особин можна пояснити їхньою міграцією в море для нересту, як спостерігали деякі автори біля Південних Шетландських островів [58]. Однак, певна кількість особин нереститься в даній місцевості.

Темпи росту тіла самок було трохи вищим, ніж у самців, що узгоджується з попередніми результатами дослідження сусідньої популяції риб біля узбережжя Данко [34]. З іншого боку, алометричний показник суттєво не відрізнявся між

статтями, що свідчить про однакову вгодованість та, що є причиною цього, однаковий раціон.

Інтенсивність живлення, розрахована для всієї вибірки широколобої нототенії, була відносно низькою (26,5% з пустим ШКТ) порівняно з іншими популяціями, відібраними в інших місцях, де цей показник коливалася від 3% [106] до 14% [34]. Слід зазначити, що, на відміну від порівнюваних досліджень, вилов риби проводився майже виключно за допомогою гачка та волосіні - методології відбору зразків, яка, за своєю суттю, відбирала голодних особин, часто з порожнім шлунком.

Склад раціону популяції широколобої нототенії біля Аргентинських островів дуже схожий на той, про який повідомляють у прибережних водах з інших локалітетів уздовж західної частини Антарктичного півострова [36-37, 111, 146] та біля острова Кінг-Джордж [26, 60, 93, 106, 126]. Як спостерігалось в інших локалітетах, цей вид можна однозначно визначити як еврифага з ознаками пластичності пошуку їжі. Водорості все ще залишаються одним із найпоширеніших компонентів живлення, оскільки макроводорості є загальним спільним для особин різного віку харчовим ресурсом, який в однакові кількості доступний протягом року. У цьому випадку, однак, спостерігалася тенденція до збільшення споживання водоростей із збільшенням розміру риби, що узгоджується з онтогенетичним збільшенням довжини кишечника у цього виду, про яке повідомляли автори одного з попередніх досліджень [107].

Не зважаючи на схожість раціону, він є порівнянно бідним з іншими локалітетами та відрізняється видовим складом. Наприклад, відмінності наявні серед видового представлення рядів Euphausiacea та Amphipoda, які взагалі є основним компонентом раціону широколобої нототенії [21, 26, 36-37, 67, 81, 126]. В цій популяції ці дві групи ракоподібних складали переважну більшість раціону, бо вони серед всіх безхребетних Південного океану є найбільш енергетичновмісними [26]. В деяких районах водорості є одним з найважливіших компонентів живлення. Наприклад, в районі Potter Cove частка червоних водоростей може сягати 90%. Також дуже часто в кишковоки зустрічаються і зелені

водорості, однак майже не зустрічується бурі [21, 26, 37]. Раціон в деяких районах може змінюватись в залежності від віку та розміру. Так, в районі Transvaal Cove дрібні особини жилились переважно водоростями та амфіподами (особливо - *Jassa falcata*), але зі збільшенням розміру в раціоні стають переважати лімпети *Nacella* spp. [52]. Раціон мальків невідомий, однак він, можливо, представлений малими ракоподібними [67].

Біля Аргентинських островів внутрішньовидова трофічна конкуренція пом'якшена онтогенетичним зсувом харчових переваг, коли дрібна риба споживає в основному бокоплавів і криль, а великі екземпляри більше споживають рибу. У окремих особин цього виду раціон наповнення шлунку відрізнялось суттєво, що сприяло зменшенню харчового перекриття та створювало загальний режим живлення на рівні популяції. Склад раціону суттєво не відрізнявся протягом усього періоду відбору, що свідчить про постійну наявність локальної здобичі протягом року. Навпаки, склад їжі змінювався залежно від глибини відбору проб, ймовірно, відображаючи різний просторовий розподіл наявності здобичі. Таким чином, відмінності в харчуванні зумовлені двома основними факторами: один внутрішній, через індивідуальні харчові вподобання, а інший пов'язаний з різними мікросередовищами, які характеризують прибережні води Аргентинських островів, відповідно до зменшення діапазону проживання та мобільності, особливо восени та взимку [33].

Подібно до того, як видове різноманіття прибережних вод Аргентинських островів загалом подібне до інших місць уздовж узбережжя Аргентинського півострова, особливості місцевої популяції домінантного виду *N. coriiceps* подібні до інших популяцій. Однак є деякі невеликі відмінності. Головною причиною цих відмінностей є, ймовірно, гідрологічні особливості самого узбережжя Аргентинських островів, яке представлено відносно дрібними бухтами і великою кількістю проток між островами з сильними течіями.

РОЗДІЛ 5

ЕКОЛОГІЧНА ХАРАКТЕРИСТИКА ІНШИХ ВИДІВ

5.1 *Chaenocephalus aceratus*

C. aceratus (тривіальна назва – білокровна щука, льодяна щука) був єдиним представником Channichthyidae і, в більшості випадків, другим за чисельністю видом риб, зібраним біля Аргентинських островів. Є одним з видів, які постраждали від промислового лову в підсекторі 48.1.

5.1.1 Структура популяції

Уся вибірка складалася з 94 самок і 29 самців (таблиця 5.1) з розміром 48,0-66,0 см і 42,0-66,0 см загальної довжини відповідно (рис. 5.1). Це відповідає віку 6-11 років [128].

Таблиця 5.1

Відношення довжини до ваги у особин субдомінантних видів різної статі

Вид	Стать	Кількість особин	a	b	R ²	t	p
<i>C. aceratus</i>	♀	94	0.0777	2.42	0.38	1.80	0.0747
	♂	29	0.0430	2.55	0.85	2.20	0.0355
<i>T. bernacchii</i>	♀	48	0.0764	2.46	0.56	1.66	0.1026
	♂	19	0.0171	2.92	0.46	0.10	0.9181
<i>N. rossii</i>	♀	36	0.0034	3.37	0.82	1.35	0.1854
	♂	52	0.0107	3.03	0.91	0.19	0.8527
<i>T. newnesi</i>	♀	22	0.0715	2.39	0.72	1.85	0.0773
	♂	17	0.0021	3.55	0.98	4.63	0.0002
<i>P. charcoti</i>	♀	37	0.0001	4.18	0.62	2.12	0.0411
	♂	13	0.0936	2.31	0.74	1.70	0.1134

Розподіл частоти довжини сильно відрізнявся між статями ($D = 0,51$, $p = 0,0001$), самки були суттєво крупніші за самців. Співвідношення статей значно відхилялося від 1:1 ($\chi^2 = 34,35$, $p = 0,0001$) в сторону самок – їх було виловлено в три рази більше. Ці закономірності є властивими для цього виду [127].

Алометричний показник росту був однаковий у представників обох статей і був досить низький ($b < 3$), що вказує на низьку вгодованість. Як буде вказано далі, це може бути пояснено дуже низькою інтенсивністю живлення. Також це може бути пояснено тим, що Аргентинські острови є південною межею ареалу цього виду, бо в акваторії острова Святого Джорджа, який розташований ближче до центру ареалу льодокровної щуки, b більше за 3 у всіх групах [127-128].

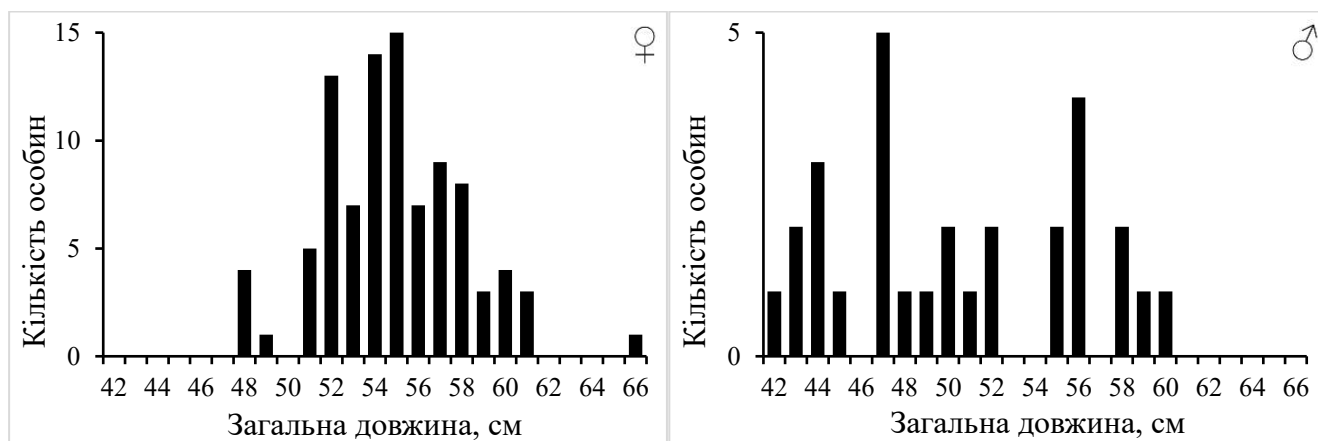


Рис. 5.1. Розподіл загальної довжини *C. aceratus*, виловлених на побережжі Аргентинських островів.

Самки з високим значенням гонадосоматичного індексу, що вказує на нерестову стадію розвитку гонад, були виловлені в грудні-лютому (рис. 5.2.). Чисельність самок з високим показником ГСІ поступово збільшувалась у жовтні-листопаді та зменшилась в квітні (в березні була виловлена та проаналізована тільки одна особина). Все це вказує на те, що білокровна щука в цій місцевості нереститься влітку. Це відповідає діапазону, встановленому в останніх дослідженнях – з грудня по червень [117].

Серед самців була виловлена тільки одна особина з відносно великим значенням ГСІ в листопаді. Це, однак, не може бути підставою вважати, що нерест може відбуватись влітку – визначити ГСІ, який властивий самцям цього виду в нерест, поки не вдалось і такі дослідження потребують виключно гістологічного аналізу. Цілком імовірно, що зміни у гонадах самців білокровної щуки настільки незначні, що відслідкувати нерест за ГСІ у самців неможливо (на відміну від самок) [117].

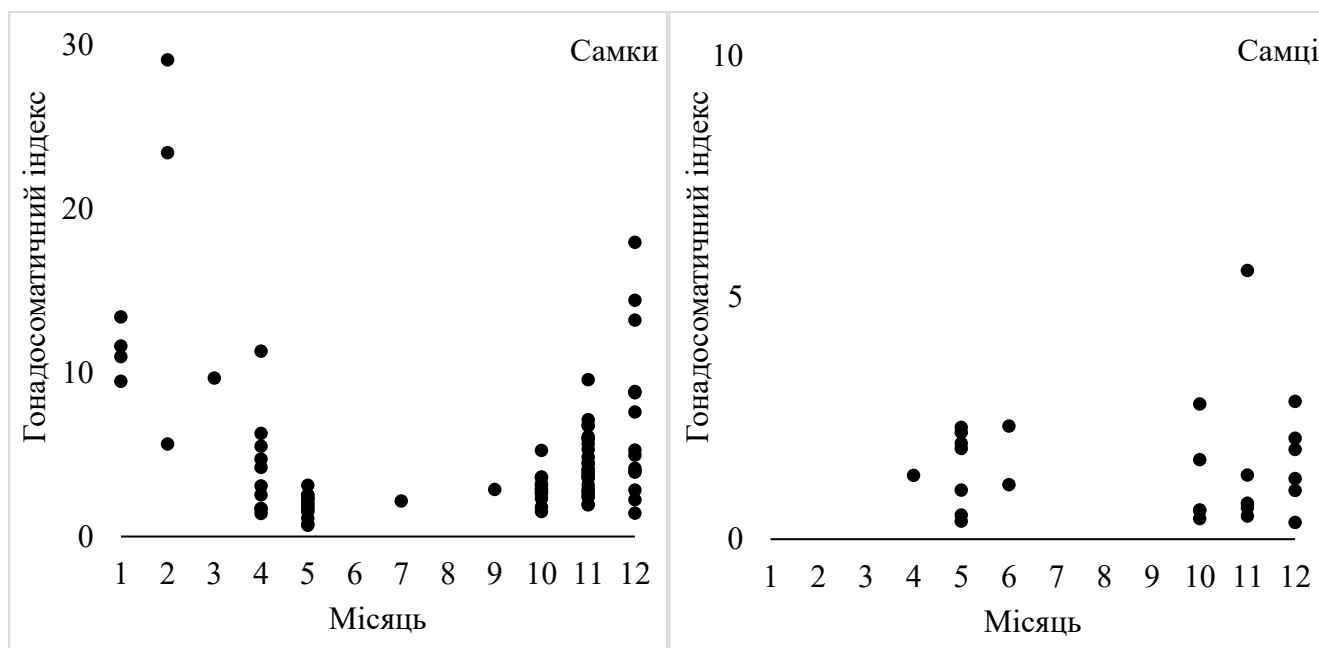


Рис. 5.2. Розподіл значень гонадосоматичного індексу *C. aceratus* за місяцем вилову (цифрою позначено порядковий номер місяця).

У попередньому дослідженні, проведеному в Південних Шетлендських островах та Південних Оркнейських островах, було виявлено, що статева зрілість льодокрової щуки настає, коли риба досягає загальної довжини 40-50 см [128]. На відміну від *Notothenia* spp., більшість з яких була нестатевозрілою, всі виловлені в акваторії Аргентинських островів екземпляри *C. aceratus* були дорослими. Враховуючи велику кількість самок з високим ГСІ, можна припустити, що даний локалітет є місцем активного нересту льодокрової щуки, куди цей вид, імовірно, мігрує для нересту цілеспрямовано.

5.1.2 Раціон

Характерною рисою білокровної щуки в цьому регіоні є низький показник наповненості травної системи – пустий шлунково-кишковий тракт був у 62% пійманих риб. Склад раціону було досить бідним – було встановлено лише 5 компонентів, а різноманіття складало всього $H'=0,95$ та $J'=0,59$, що є досить низькими показниками (особливо порівнюючи з широколобою нототенією, яка, втім, займає дуже віддалену екологічну нішу).

C. aceratus є рибоїдним видом – основу раціону складає риба (рисунок 5.3.). Залишки риби зустрічались у більшій частини досліджених особин, і у них риба займала майже весь об'єм шлунку.

Серед решток риби вдалось визначити 2 особин *T. newnesi*, 2 *T. pennellii*, 4 невизначених *Trematomus* spp, 1 *N. coriiceps*, 1 *C. peninsulae* та 1 *Harpagifer* sp. Видове багатство риби, яка є раціоном *C. aceratus*, є досить великим, порівнюючи з іншими рибоїдними видами. Скоріше за все, це пов'язано з розмірами білокровної щуки – вона може житись більшим різноманіттям риби, а проковтнута здобич залишається більш цілою, через що її легше ідентифікувати.

Інші компоненти живлення зустрічались набагато рідше. Другим розповсюдженим компонентом живлення були ракоподібні - їх залишки знайдені у 16% риб, у яких вони займали значний вміст шлунку. Серед ракоподібних самим поширеним були представники Euphausiacea. Серед них було визначено 20 особин *E. superba*. У однієї особини білокровної щуки було знайдено 11 ізопод, 10 з яких були визначені як *S. paradoxa*. Поодинокі зустрічались представники амфіпод. Крім ракоподібних, у однієї особини були знайдені рештки восьминога.

Тобто, у цього виду виражається чітка спеціалізація на рибі та, в меншій мірі, ракоподібних. Останні, як зазначено в літературі, зустрічаються переважно в раціоні у молоді [127]. Однак, через малу кількість виловлених молодих особин, підтвердити цю закономірність для місцевої популяції на даний момент неможливо.

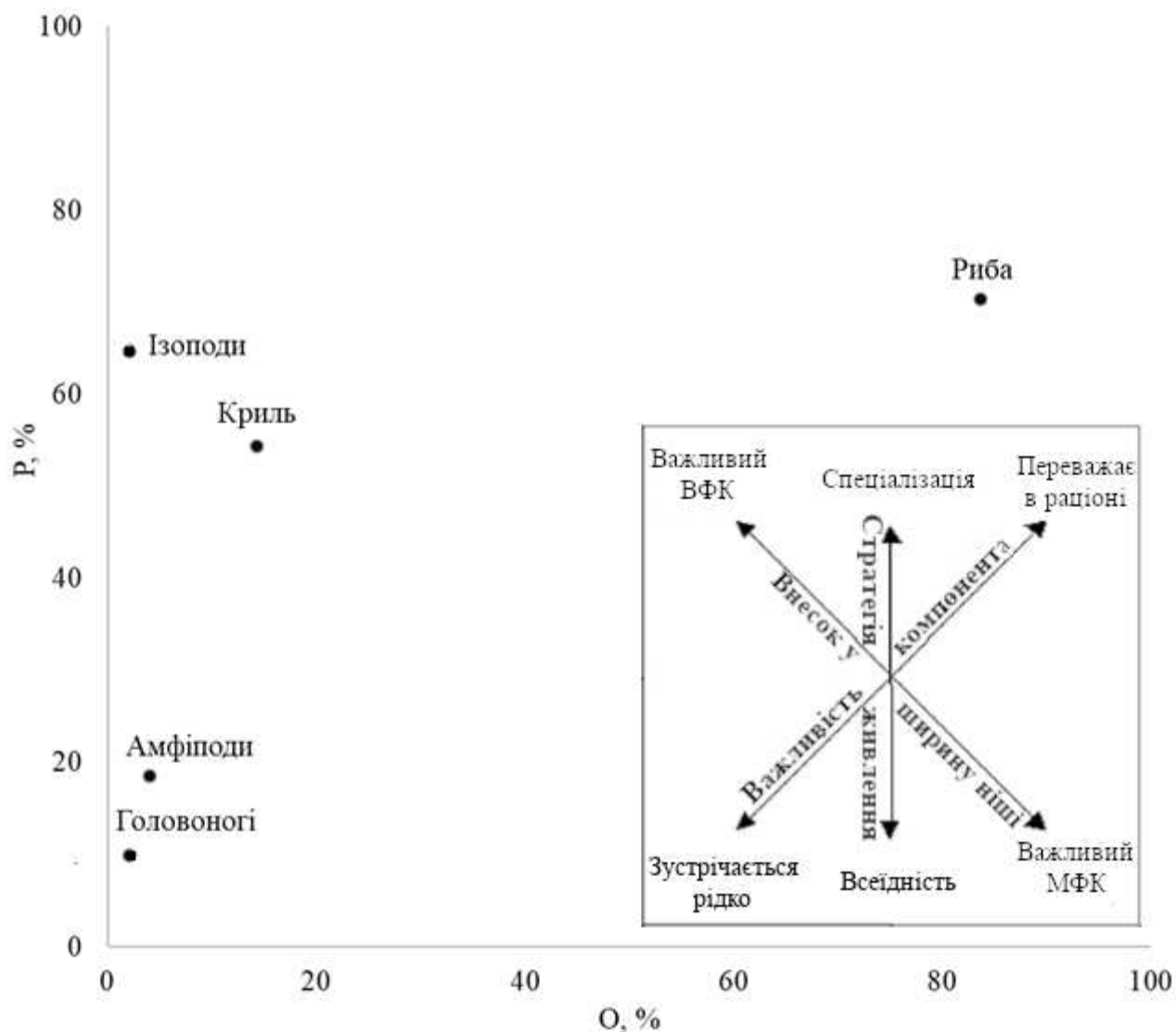


Рис. 5.3. Модифікований графік Костелло, застосований до компонентів живлення особин *C. aceratus* з популяції прибережних вод Аргентинських островів. На схемі в правому верхньому куті показані основні осі та їх значення. О – частота зустрічаності компонента живлення, Р – середня специфічна частка компонента живлення, ВФК – внутрішньофенотиповий компонент, МФК – міжфенотиповий компонент

5.2 *Trematomus bernacchii*

Трематом-пістряк був виловлений у широкому діапазоні глибин протягом усіх років відбору проб, переважно вздовж проток Мік і Стелла. Починаючи з 2006-2007 рр., відносна чисельність значно знизилася в наступні два роки відбору проб,

знову підвищившись у 2016-2017 рр. В деяких локалітетах зі схожими гідрологічними особливостями цей вид є домінантним [80, 90].

Вид не несе безпосередньої практичної користі, однак, як видно з аналізу ШКТ *Notothenia* spp, *P. charcoti* та *C. aceratus*, є важливим компонентом живлення для інших видів риб.

5.2.1 Структура популяції

Проаналізована вибірка складалася з 48 самок і 19 самців з діапазоном розмірів 12,0-29,5 см і 14,5-21,0 см загальної довжини, а також трьох нестатевозрілих молодих особин. Розподіл частоти довжини був різним між статями ($D = 0,54$, $p = 0,0007$), самки були значно більшими за самців (рис. 5.4.).

Співвідношення статей є відмінним від 1:1 ($\chi^2 = 12,55$, $p = 0,0004$), самок було більше. Це є властивим для цього виду [80]. Співвідношення довжина-вага не відрізнялися між статями ($t = 0,55$, $p = 0,5827$), для популяції властивий звичайний алометричний ріст тіла (таблиця 5.1).

У дорослих самок значення гонадосоматичного індексу почало збільшуватись у серпні, доходючи до значень, які майже відповідають нерестовим (рис. 5.5.). Після чого спостерігається його значне збільшення до нерестових значень у листопаді (у вересні та жовтні було виловлено замало особин, щоб враховувати ці місяці).

Отже нерест *T. bernacchii* в прибережних водах Аргентинських островів відбувається весною і продовжується до початку літа (грудень). Це повністю співпадає з дослідженням на узбережжі Данко [119], хоча більш старі дослідження вказують на те, що найбільш активна стадія нересту цього виду відбувається в листопаді [111]. Найбільш імовірно це пов'язано з локальними особливостями популяції, тому що для видів *Notothenioidei* є притаманними великі сезони розмноження, часто до 6 місяців, якщо враховувати весь ареал кожного з видів [117]. Серед самців особин з нерестовою стадією розвитку гонад зафіксовано не було.

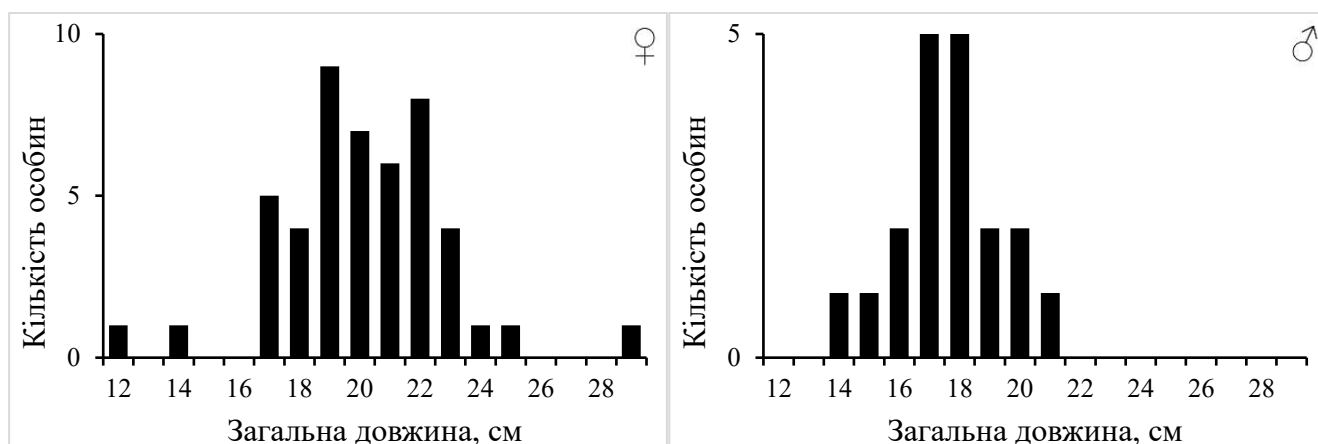


Рис. 5.4. Розподіл загальної довжини *T. bernacchii*, виловлених на побережжі Аргентинських островів.

Вік було визначено тільки для 22 особин – 10 самок і 12 самців. Лише дві особини мали вік 3 роки, більшість – 16 особин – мала вік 4 роки, і 4 особини були 5-річними. Серед самок, для яких встановлено вік, не було особин з ГСІ більше 10, тому встановити вік, при якому настає статева зрілість у трематома-пістряка в цій місцевості, не вдалось. Розміри з віком теж збільшувались дуже поступово: у 3-річних загальна довжина складала 16,0-20,3 см, у 4-річних – 14,5-23,0 см, у 5-річних 18,0-22,3 см.

5.2.1 Раціон

З 74 досліджених особин пістряка, шлунок наповнений був у 50 особин (68%). Незважаючи на таку малу вибірку, різноманіття раціону було досить високим: зафіксовано 11 компонентів живлення, а різноманітність сягала $H' = 1,49$ та $J' = 0,62$ відповідно.

Важливих міжфенотипових компонентів не було (рис. 5.6.). Особини *T. bernacchii* є досить дрібними в порівнянні з *N. coriiceps*, і в їх шлунково-кишковий тракт не може одночасно бути так багато залишків різноманітних таксонів. Тому високе різноманіття раціону проявляється за рахунок високої середньої специфічної частки деяких компонентів – амфіпод, риби, криля, черевоногих

молюсків. Саме ці компоненти є самими важливими в раціоні *T. bernacchii* в прибережних водах Аргентинських островів.

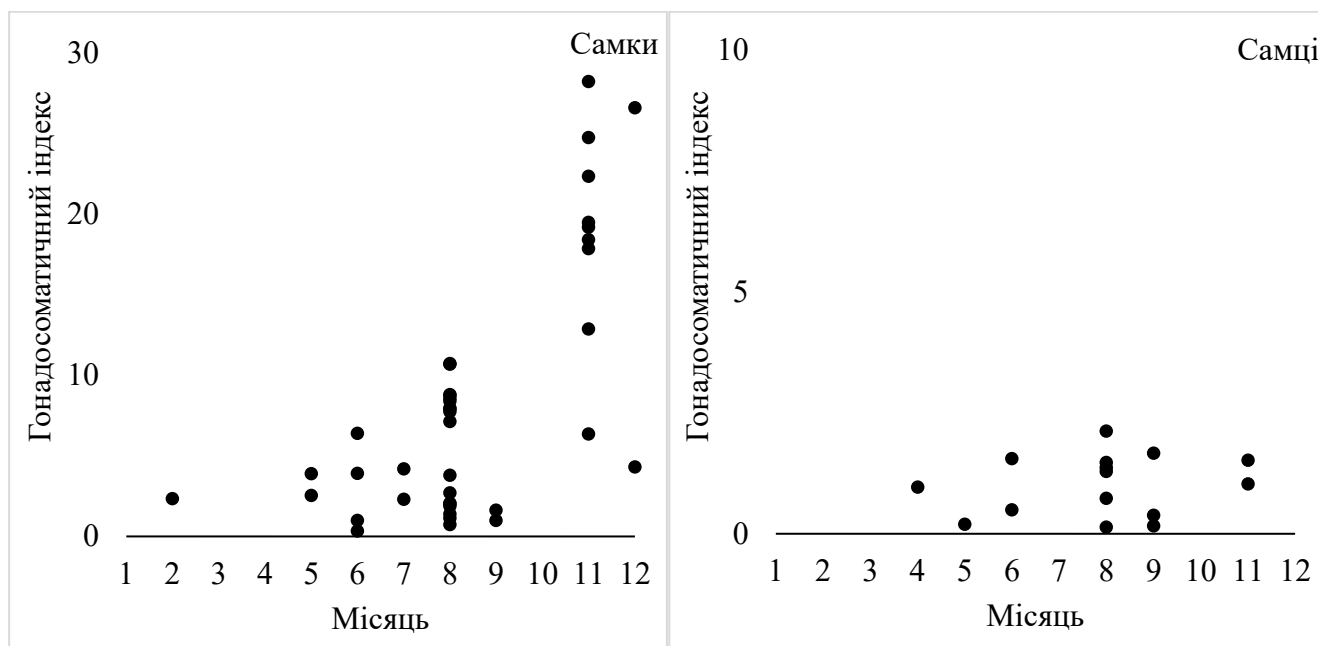


Рис. 5.5. Розподіл значень гонадосоматичного індексу *T. bernacchii* за місяцем вилову (цифрою позначено порядковий номер місяця)

Найбільша частота зустріваності серед усіх компонентів живлення у трематома-пістряка є амфіподи – їх знайшли у близько 40% особин. Було визначено 6 особин *P. gibber* і одну особину-представника *Syamideae*. З іншого боку, риба зустрічалась лише у 10% особин, проте їх рештки займали майже весь об'єм шлунку. У двох особинах визначені залишки *Trematomus* sp. Після риб та амфіпод за поширеністю еуфазіди, що, як вже було неодноразово вказано до цього, є характерним для екосистем Південного океану. Нарешті, відносно високу специфічну частку мали червоногі, плоскі черви та ікра риб, які, однак, зустрічались серед риб вкрай рідко. Двоє молюсків належали до групи *Limpet*. Інші компоненти, включаючи водорості та ізоподи, зустрічались у дуже малих кількостях і не є поширеними.

Загалом, раціон пістряка в цьому регіоні схожий на такий в інших локалітетах. Особливо це пов'язано з ракоподібними як основою раціону. Однак у

популяції *T. bernacchii* акваторії Аргентинських островів є і свої особливості – наприклад, тут основою раціону є амфіподи, а не ізоподи, як було зазначено в інших дослідженнях [80, 110].

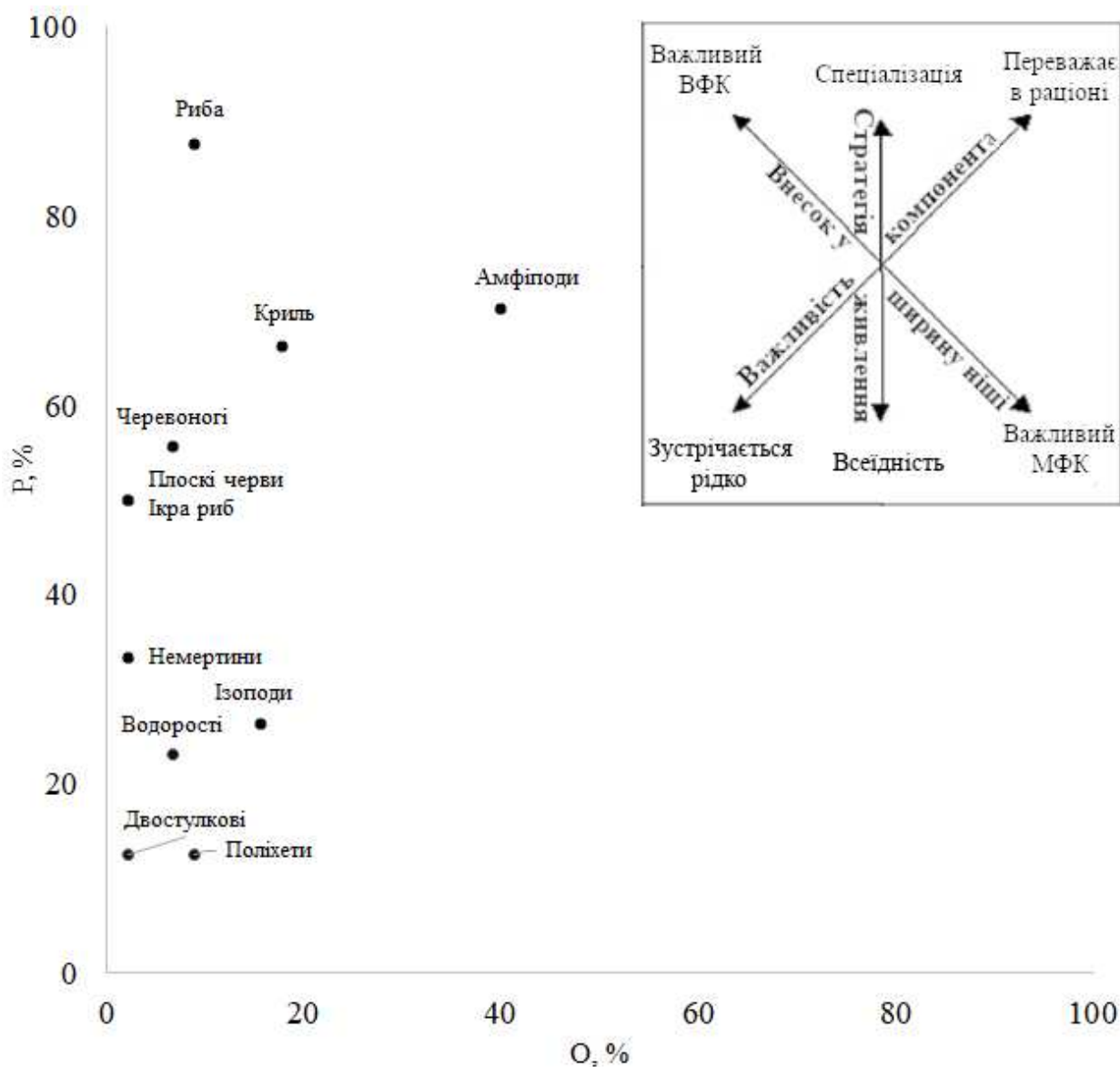


Рис. 5.6. Модифікований графік Костелло, застосований до компонентів живлення особин *T. bernacchii* з популяції прибережних вод Аргентинських островів. На схемі в правому верхньому куті показані основні осі та їх значення. O – частота зустрітваності компонента живлення, P – середня специфічна частка компонента живлення, ВФК – внутрішньофенотиповий компонент, МФК – міжфенотиповий компонент

В морі Росса основою раціону трематома-пістряка є, окрім амфіпод, поліхети та молюски, які в раціоні місцевої популяції зустрічаються набагато рідше [90]. Це, імовірно, пов'язано з кормовою базою, бо у широколобої нототенії в акваторії Аргентинських островів амфіподи теж складають основу раціону.

5.3 *Notothenia rossii*

Один з видів, який постраждав від промислового лову. Найбільш імовірно, що, на відміну від інших наведених видів-субдомінантів, мармурова нототенія не представлена повноцінною популяцією біля Аргентинських островів. Тут знаходиться тільки геміпопуляція молоді, бо статевозрілих особин виловлено дуже мало.

5.3.1 Структура популяції

Загалом було зібрано 36 самок та 52 самців розміром 20,5-44,5 см та 16,7-38,8 см загальної довжини відповідно (рис. 5.7.), із співвідношенням статей 1:1 ($\chi^2 = 2,91$, $p = 0,0881$). Розподіл частоти довжини між самцями та самками не відрізнявся ($D = 0,28$, $p = 0,0961$), а також не відрізнявся алометричний ріст тіла (таблиця 5.1), характерний для представників обох статей ($t = 1,13$, $p = 0,2599$).

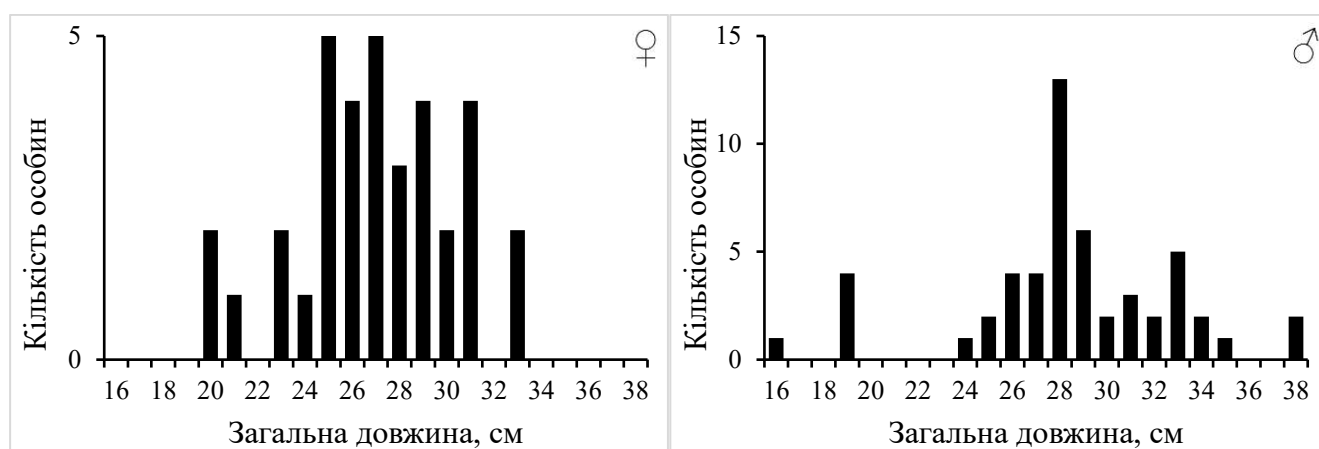


Рис. 5.7. Розподіл загальної довжини *N. rossii*, виловлених на побережжі Аргентинських островів.

В квітні було спіймано дві самки, у однієї з яких значення гонадосоматичного індексу наближалась до нерестового, а у іншої, – досяг його (рис. 5.8.). Дані вилови є винятковими – більшість особин обох статей мала дуже низьке значення ГСІ. Це вказує на те, що мармурова нототенія біля Аргентинських островів не нереститься, а в прибережних водах є тільки геміпопуляція молоді [126].

Це підтверджується фактом, що більшість виловлених особин обох статей мали вік 3-4 роки – 32% та 59% відповідно. Особин віком 5 років було лише 8%, старших особин виловлено не було. Самка з нерестовою стадією розвитку гонад була 5-річною і її виловили поблизу острова Уругвай. Загальна довжина з віком збільшувалась: 3-річні особини мали довжину 24,0-30,5 см, 4-річні – 23,5-38,8 см, 5-річні – 29,5-44,5 см.

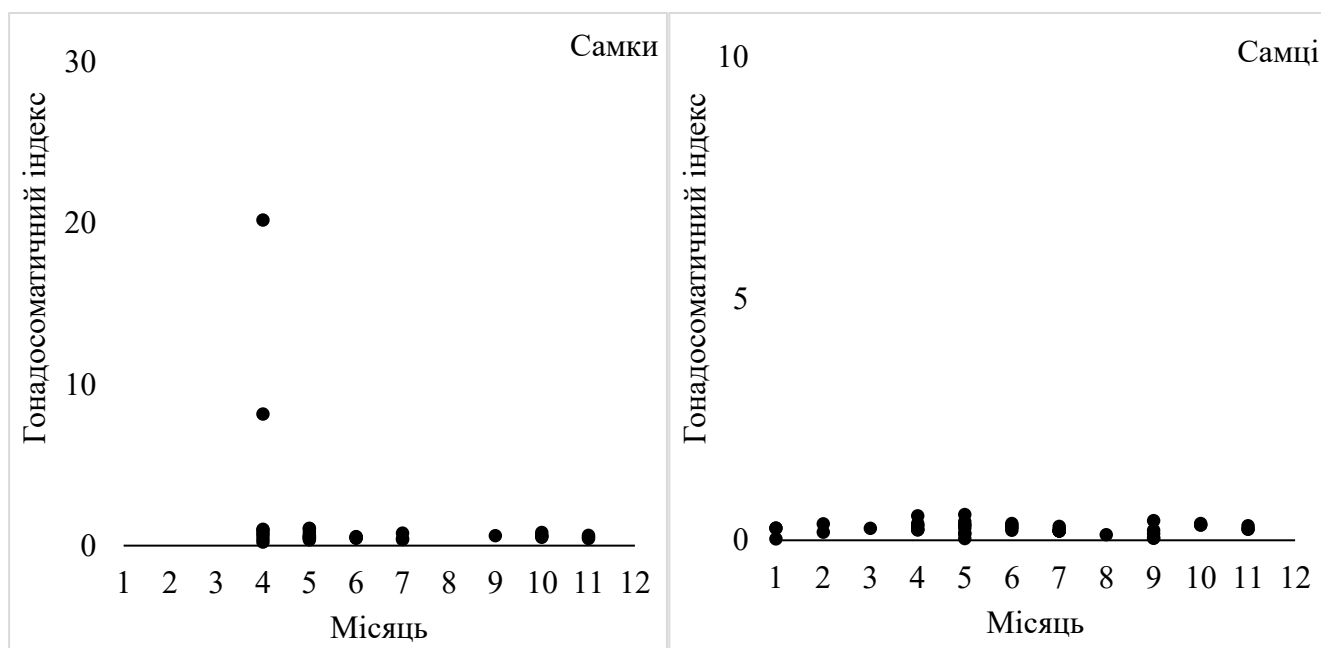


Рис. 5.8. Розподіл значень гонадосоматичного індексу *N. rossii* за місяцем вилову (цифрою позначено порядковий номер місяця)

5.3.2 Раціон

З 92 досліджених особин, шлунок був наповнений у 64 (70%). Раціон був достатньо різноманітним: кількість компонентів сягає 7, різноманітність $H' = 1,39$ та

$J' = 0,72$. Кожний з компонентів не дуже часто зустрічався між різними рибами, зате деякі з них займали значний об'єм шлунково-кишкового тракту (рис. 5.9.). Хоч це явище не є таким вираженим, як при аналізі раціону *T. bernacchii*, у мармурової нототенії це, імовірно, спричинено невеликою кількістю особин, які були досліджені

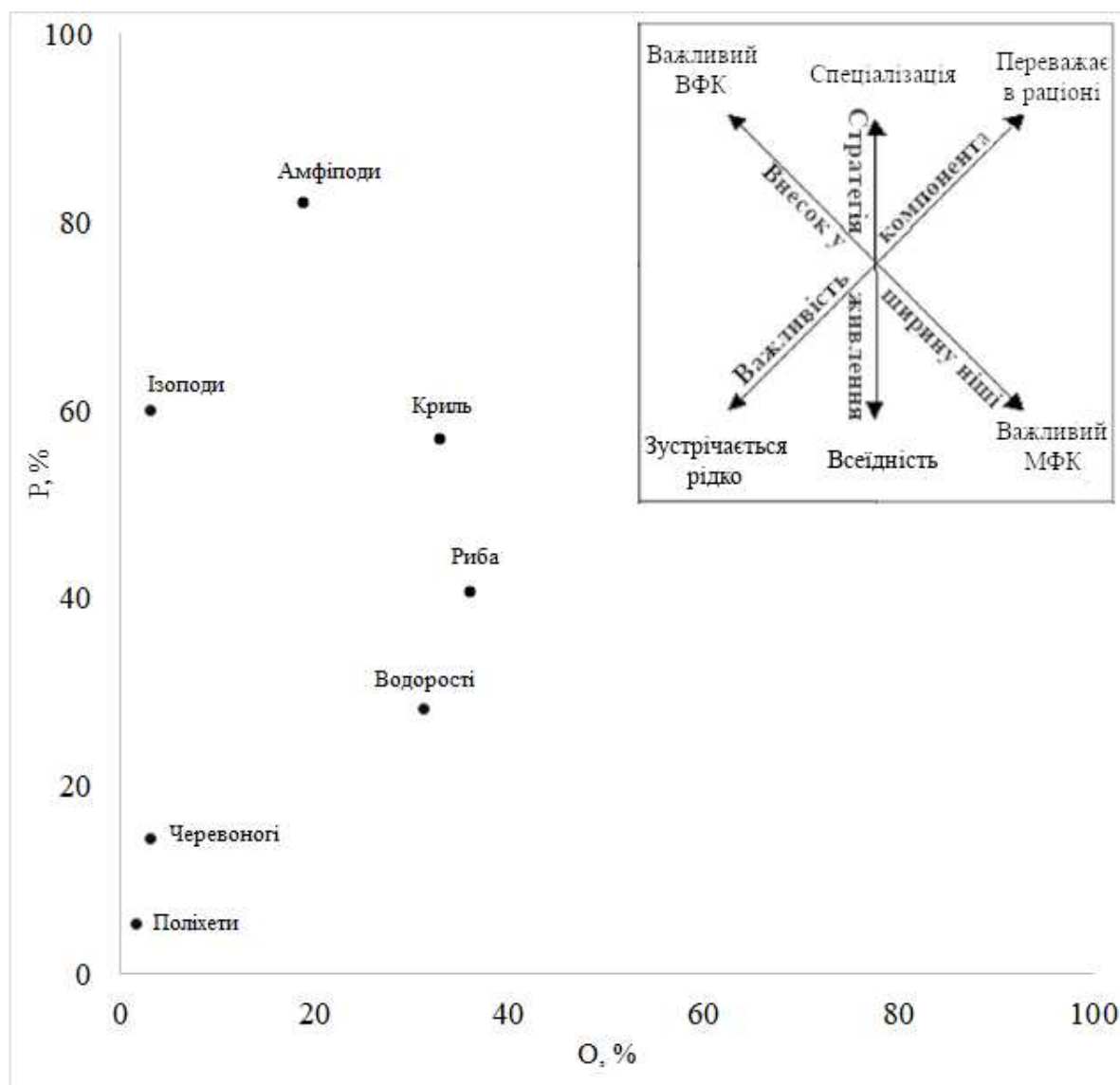


Рис. 5.9. Модифікований графік Костелло, застосований до компонентів живлення особин *N. rossii* з популяції прибережних вод Аргентинських островів. На схемі в правому верхньому куті показані основні осі та їх значення. О – частота зустрічаності компонента живлення, Р – середня специфічна частка компонента живлення, ВФК – внутрішньофенотиповий компонент, МФК – міжфенотиповий компонент

Основу раціону складала ракоподібні (особливо амфіподи) та риба. Також в значній кількості були знайдені залишки водоростей. Однак, на відміну від *N. coriiceps*, важко однозначно стверджувати, чи представники *N. rossii* саме живляться водоростями, чи вони потрапляють в ШКТ під час полювання. Тим не менш, на основі проведеного аналізу можна дійти висновку, що *N. rossii* в цій місцевості займає схожу трофічну нішу, що і широколоба нототенія чи трематом-пестряк.

Половина риби, яка була знайдена в травних системах мармурової нототенії, була ідентифікована як *Trematomus* spp, одним з яких був представник *T. newnesi*. Крім цього, були знайдені залишки однієї особини досить рідкісного виду – *S. peninsulae*. Серед ракоподібних вдалось тільки ідентифікувати 3 особини *S. paradoxa* в травній системі однієї особини *N. rossii*.

5.4 *Trematomus newnesi*

Цей вид був виловлений, головним чином, у протоці Мік і біля островів Бархани. Відносна чисельність була відносно високою в 2007-2008 роках, значно знизилась в 2009-2010 роках, а потім підвищилась в 2016 році.

Як і трематом-пістряк, трематом-гонець не несе безпосередньої практичної користі, однак, так само є важливим компонентом живлення для інших видів риб.

5.4.1 Структура популяції

Співвідношення статей у вибірці риб становило 1:1 ($\chi^2 = 0,64$, $p = 0,4233$), включаючи 22 самок і 17 самців з загальною довжиною 17,3-24,5 см і 8,6-21,8 см відповідно (рис. 5.10.). Розподіл частоти довжини не відрізнявся між статями ($D = 0,37$, $p = 0,1361$), хоча самки досягали більших розмірів, ніж самці. Самці та самки демонстрували алометричний ріст тіла (таблиця 5.1), із суттєвою різницею ($t = 3,31$, $p = 0,0020$) – у самок вгодваність була значно більшою.

В червні в протоці Мік було виловлено 4 самки з високим значенням гонадосоматичного індексу (рис. 5.11.), а в квітні були виловлені самки з досить високим значенням ГСІ. З високою імовірністю, трематом-гоніць в цій місцевості нереститься в кінці осені-взимку, що сильно його відрізняє від трематома-пестряка, який нереститься влітку. Серед самців значення ГСІ було досить низьке, і не було особин з розвитком гонад, який наближається до нерестового.

Серед особин, для яких встановлено вік, 7 % були 2-річними (загальна довжина 14,3-16,0 см), 39% - 3-річними (17,2-21,8 см), 48% - 4 річними (17,0-24,8 см) і 7% - 5-річними (18,8-23,0 см). Самки з високим ГСІ мали вік 4-5 років.

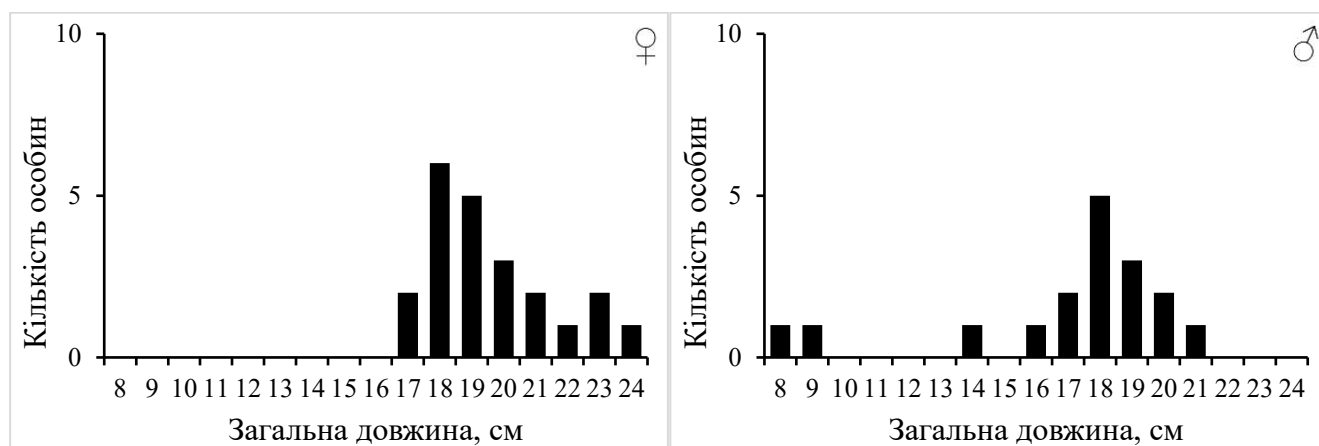


Рис. 5.10. Розподіл загальної довжини *T. newnesi*, виловлених на побережжі Аргентинських островів.

5.4.2 Раціон

Шлунково-кишковий тракт був наповнений у 56% особин. Однак, багатство раціону було досить бідним: були знайдені рештки амфіпод (у 4 особин) і криля (у 21 особини), у решти вміст був неідентифікований. З іншого боку, у однієї особини було знайдено 34 амфіподи (у решти 1-3), тому показник середньої специфічної частки цього компонента живлення склала більше 90%. Це, очевидно, не відображає усереднені значення, оскільки особин для аналізу досить мало. Той самий показник для криля склав більше 92%, тому що майже весь вміст травної системи більшої частини виловлених особин *T. newnesi* складала саме рештки

криля. Загалом, весь раціон трематома-гінця в районі дослідження складала ракоподібні. Бідність у багатстві раціону повторює і низький показник різноманітності: $H' = 0,67$ та $J' = 0,97$.

Бідний раціон трематома-гінця може бути причиною його відносно невеликої представленості у виловах. Можливо, чисельність місцевої популяції цього виду є сильно обмеженою через конкуренцію за компоненти живлення з видами зі схожою трофічною нішею (наприклад, *N. coriiceps*, *N. rossii* та *T. bernacchii*).

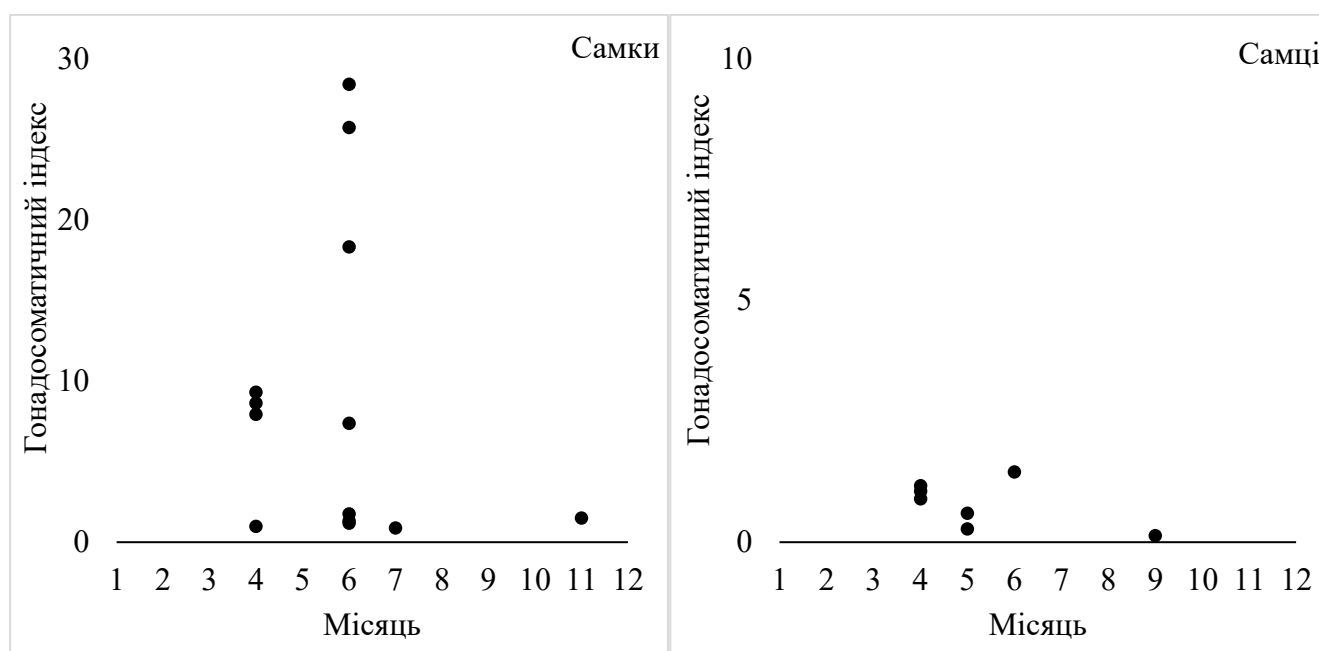


Рис. 5.11. Розподіл значень гонадосоматичного індексу *T. newnesi* за місяцем вилову (цифрою позначено порядковий номер місяця)

5.5 *Parachaenichthys charcoti*

Інформації про практичне використання пархеніхта Шарко немає. Вид за своєю екологічною нішею схожий на білокровну щуку, співставний з нею по розмірам. У виловах зустрічається у невеликих кількостях, тому, імовірно, досить мало вивчений [91]. Однак, популяція цього виду в акваторії Аргентинських островів значно зросла в чисельності.

5.5.1 Структура популяції

Вибірка складалась з 13 самців і 37 самок з розміром від 34,9-54,0 см і 37,6-55,0 см загальної довжини відповідно (рис. 5.12.). Розподіл частоти довжини був подібним між статями ($D = 0,31$, $p = 0,3301$), а співвідношення статей відхилялося від 1:1 ($\chi^2 = 11,52$, $p = 0,0007$).

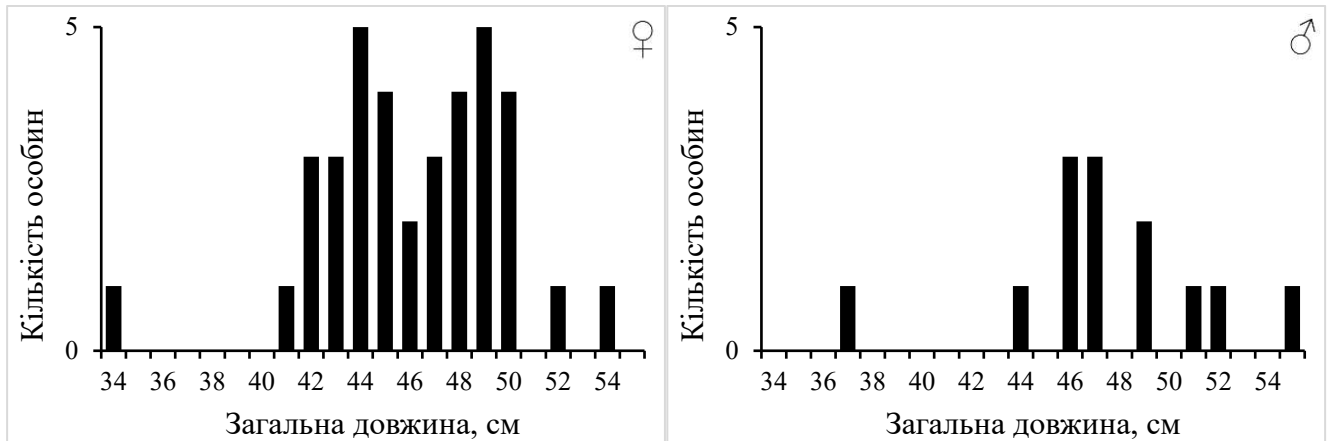


Рис. 5.12. Розподіл загальної довжини *P. charcoti*, виловлених на побережжі Аргентинських островів.

Відношення ваги до довжини було різним у самців та самок ($t = 2,71$, $p = 0,0092$). Для самок був характерний алометричний ріст і велика вгодованість, тоді як вгодованість самців була досить низькою (таблиця 5.1).

Близько половини виловлених екземплярів – як самців, так і самок - мали високий гонадосоматичний індекс, що вказує на те, що розвиток гонад був в стані нересту (рис. 5.13). Період нересту припадає на жовтень-листопад, коли були виловлені особини з найбільшими значеннями ГСІ і таких особин було найбільше. Однак, особини з великим значенням ГСІ були виловлені і в вересні, і в грудні-лютому, тобто, діапазон сезону нересту для цього виду є широким: з середини весни до середини осені. Протяжний сезон нересту є характерним для представників роду *Parachaenichthys* – навіть у близько розташованих локалітетах нерест міг відбуватись в різні частини року, які збігаються із отриманими в цьому дослідженні результатами [116].

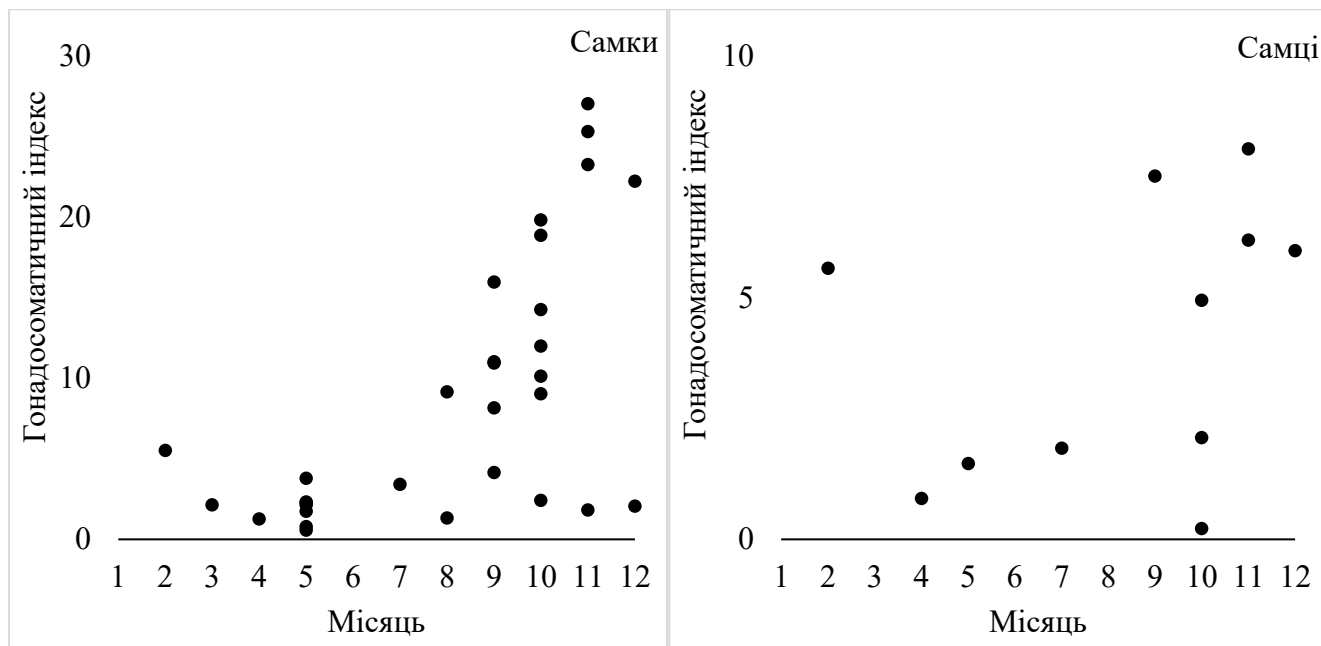


Рис. 5.13. Розподіл значень гонадосоматичного індексу *P. charcoti* за місяцем вилову (цифрою позначено порядковий номер місяця)

5.5.2 Раціон

У переважній більшості виловлених особин (81%) травна система була наповнена. Раціон складався з 4 компонентів, найбільш важливим з яких була риба (рис. 5.14.). Залишки риби зустрічались у більшості особин, в яких вони займали більшість об'єму шлунково-кишкового тракту. Вдалось ідентифікувати рештки *Trematomus* spp. у 7 особин, серед 4 з них – залишки *T. newnesi*; рештки *H. antarcticus* у 4 і *L. nudifrons* у однієї особини.

Решта компонентів – криль, амфіподи і водорості – зустрічались у малій кількості особин. Однак, у тих, у кого ці компоненти зустрічались, вони займали значний об'єм травної системи.

Раціон пархеніхта Шарко має низьке різноманіття - $H' = 0,80$, $J' = 0,58$, - бо основу його складає всього один компонент – риба. Це зближує його з *C. aceratus*. Однак, на відміну від льодокрової щуки, у *P. charcoti* можна зустріти водорості в шлунково-кишковому тракті. Чи дійсно представники цього виду живляться

водоростями, чи, як вважалось раніше з широколобою нототенією, випадково заковтують їх під час полювання – на даний момент не можна стверджувати однозначно.

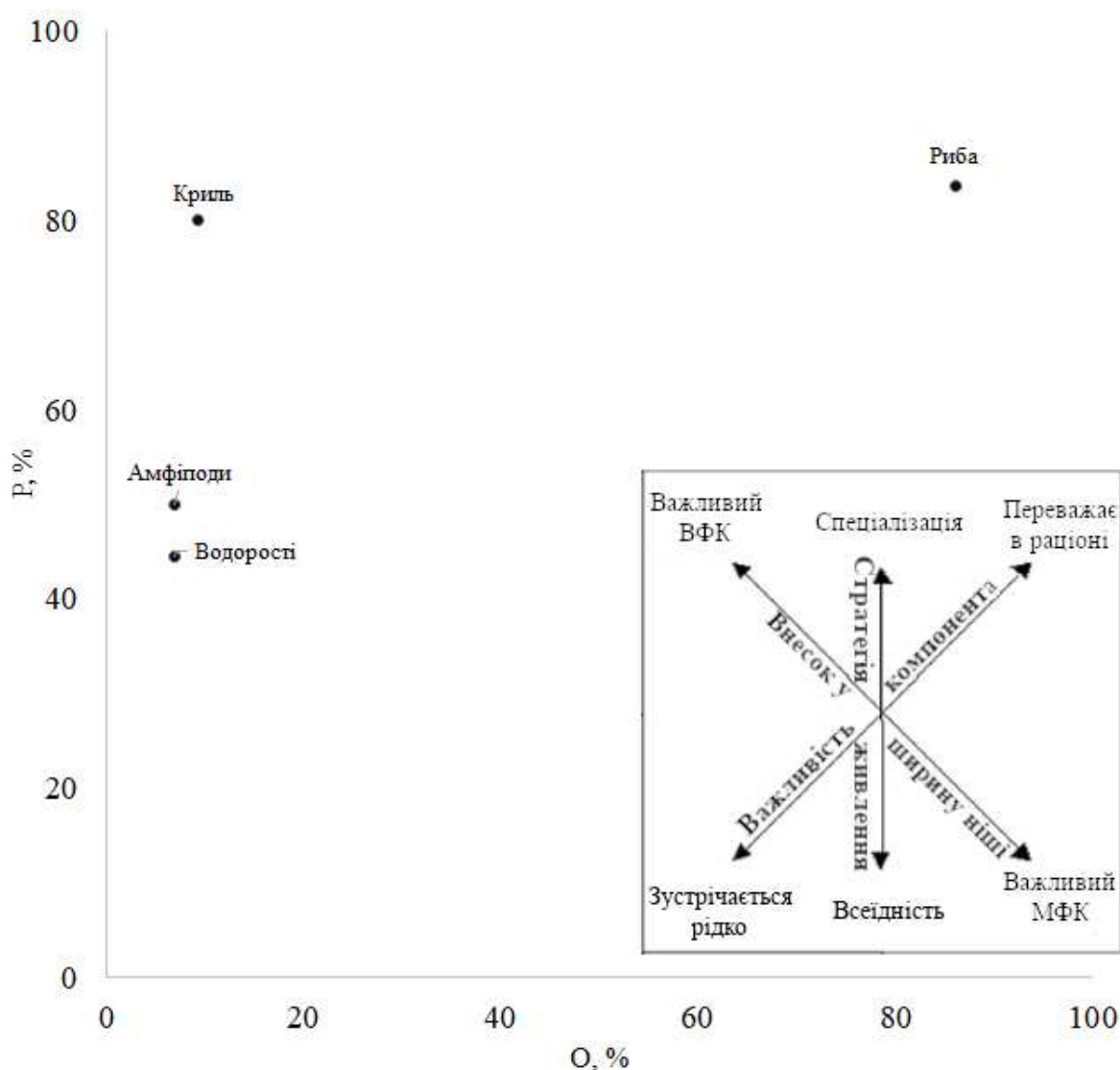


Рис. 5.14 Модифікований графік Костелло, застосований до компонентів живлення особин *P. charcoti* з популяції прибережних вод Аргентинських островів. На схемі в правому верхньому куті показані основні осі та їх значення. О – частота зустрічальності компонента живлення, Р – середня специфічна частка компонента живлення, ВФК – внутрішньофенотиповий компонент, МФК – міжфенотиповий компонент

Також не можна не відмітити, що *P. charcoti* в прибережних водах Аргентинських островів є «більш успішним хижаком», ніж *C. aceratus* – пуста травна система була у менше, ніж 20% особин, що більш ніж у 3 рази менше, ніж у льодокрової щуки. Враховуючи збільшення частки пархеніхта Шарко у виловах в останні роки дослідження, можна зробити припущення, що чисельність цього виду буде зростати, імовірно, за рахунок зменшення чисельності інших видів, в раціоні яких є риба. Наразі немає досліджень, які б підтверджували чи спростовували ідею того, що пархеніхт може становити небезпеку для відновлення чисельності льодокрової щуки.

5.6 Види, представники яких виловлені у малих кількостях

Представників цих видів було виловлено не у достатній кількості для проведення аналізу даних. Тому про них будуть наведені короткі узагальнення за тими даними, які вдалось зібрати в ході дослідження.

Всі представники мінорних видів були виловлені в протоці Мік, бо ця локація знаходиться поблизу НДС «Академік Вернадський» і там було проведено найбільшу кількість відловів. Основою їх раціону були ракоподібні, переважно амфіподи або криль.

Cryothenia peninsulae

Цей ендемічний, відносно рідкісний бентопелагічний вид західного узбережжя Антарктичного півострова [45] був спійманий у прибережних водах Аргентинських островів приблизно на глибині 50 м, що є верхньою межею діапазону їх глибини [54]. Особин виловили у протоці Мік протягом 2016-2017 років переважно в травні. Всього було виловлено сім самок і три самці зі стандартною довжиною 14,0-19,5 см і 12,5-15,6 см відповідно. У всіх самок гонади були на нерестовій стадії розвитку (ГСІ 8,7-15,4), що вказує на те, що для особин цього виду властивим є осінній нерест.

У всіх виловлених особин ШКТ був наповнений залишками ракоподібних – переважно криля та/або амфіпод.

Gobionotothen gibberifrons

В квітні 2013 та серпні 2016 року на глибинах 20-30 м були спіймані два 4-річні самці зі стандартною довжиною 23,5 см та 21,0 см відповідно. Підтвердженень тому, що особини цього виду могли б нереститись в цій місцевості, не було зафіксовано.

Lepidonotothen kempfi

Цей вид був представлений у виловах відносно невеликими екземплярами, зібраними у травні 2016 р. на глибині 25 м в протоці Мік. Це були дві самки 4-5 років і один 4-річний самець із стандартною довжиною 22,2-22,4 см і 23,0 см відповідно. В травній системі всіх трьох особин було знайдено багато решток ракоподібних, переважно амфіпод. Ще дві особини не були проаналізовані.

Lepidonotothen larseni

Особини цього виду були спіймані виключно в протоці Мік у травні 2016 року. Вилов складався з трьох самок і одного самця зі стандартною довжиною 15,7-18,2 см і 16,2 см відповідно. Більша самка була близька до нересту (ГСІ 8.0), який, ймовірно, відбувся в червні-липні. Травна система виловлених особин була наповнена залишками амфіпод та еуфазід.

Lepidonotothen nudifrons

З 12 особин цього виду, як були виловлені переважно пізньої осені-початку зими на глибині 20-30 м в протоці Мік, було проаналізовано 10. Всі особини були самками, переважно 4-річними (хоча було 2 особини з віком 3 та 5 років відповідно), зі стандартною довжиною від 11,6 до 23,3 см. У однієї самки, виловленої в жовтні, показник ГСІ сягав 15 – це вказує на те, що нерест *L. nudifrons* відбувається весною.

Раціон представників цього виду складала ракоподібні. У майже половини особин в ШКТ буди знайдені рештки амфіпод, у двох особин рештки були ідентифіковані як *P. gibber*. Рідше зустрічались залишки крилю і лише у двох особин були знайдені залишки ізопод. У однієї з особин залишки були ідентифіковані як *G. antarcticus*.

Pagothenia borchgrevinki

Екземпляри цього виду були відібрані лише двічі в протоці Мік на глибині 30-35 м. Поодинокі самець і 4-річна самка, зі стандартною довжиною 21,0 і 15,1 см, були спіймані в жовтні 2006 р. і в травні 2016 р. відповідно. У обох травна система була наповнена залишками амфіпод, у самки ще були залишки однієї ізоподи.

Trematomus hansonii

Одна 3-річна самка, довжиною 18,2 см, була спіймана в протоці Мік у травні 2016 року. Її травна система була сильно наповнена рештками амфіпод, криля та водоростей.

Harpagifer antarcticus

Дві самки довжиною 7,8-7,9 см були спіймані в протоці Стелла-Крік на глибині 2,5 м у травні 2006 року. Одна з них була в нерестовому стані з ГСІ 21,8. Можна припустити, що нерест цього виду відбувається, як і на Оркнейських островах, у травні-червні, хоча на західному узбережжі Антарктичного півострова цей вид нереститься на два місяці пізніше [118]. Це були одні з небагатьох екземплярів, яких вдалось виловити за допомогою сітки. Крім них, одну особину вдалось виловити в жовтні 2006 і 4 – в липні 2019 на узбережжі біля НДС «Академік Вернадський» теж на маленькій глибині (1-2 м). Їх довжина сягала від 6,7 до 9,4 см.

Аналізуючи структуру популяцій найпоширеніших видів, відібраних біля Аргентинських островів, деякі з них (*Notothenia* spp. і *T. bernacchii*) представлені відносно невеликими екземплярами (переважно молоддю) з малою кількістю дорослих. Прибережні води з кам'янистим дном і шарами макроводоростей є

найкращим місцем існування для цих видів, як повідомлялося в інших місцях біля Південних Шетландських островів [58] і Землі Аделі [75].

З іншого боку, виявлення нерестових дорослих особин *T. newnesi*, *P. charcoti* та *C. aceratus* у різні періоди року (відповідно взимку, навесні та влітку) чітко вказує на те, що ця територія є важливим місцем розмноження. Вилов однієї самки *H. antarcticus* з ікрою у травні узгоджується з нерестом, які спостерігали аквалангісти в червні біля гавані Артур (острів Анверс) [44]. Сучасні дані про *C. peninsulae*, ймовірно, подовжують період нересту цього виду з лютого [45] до травня, а також їхній максимальний розмір становить 22 см загальної довжини [55].

Як зазначають Маніло та інші [96], у прибережних водах Аргентинських островів *C. aceratus* нереститься в грудні – лютому, а *N. coriiceps* – у березні – червні, що збігається зі збільшенням їх кількості в уловах у цьому дослідженні. Однак нерест (вересень – листопад) і збільшення чисельності *T. bernacchii* збігаються в попередніх дослідженнях, але не в цьому дослідженні. Це може свідчити про зсув термінів нересту для цього виду або, що більш імовірно, часовий проміжок нересту у нього є більш широким.

Найбільш схожими є ніші у *P. charcoti* та *C. aceratus*, раціон яких перетинається майже повністю (таблиця 5.2). Їх раціон складається переважно з риби, з незначними додатковими компонентами.

Таблиця 5.2

Ступінь перекриття трофічних ніш, визначений за допомогою індексу Піанка

	<i>P. charcoti</i>	<i>N. rossii</i>	<i>T. bernacchii</i>	<i>C. aceratus</i>
<i>N. rossii</i>	0.71			
<i>T. bernacchii</i>	0.29	0.65		
<i>C. aceratus</i>	0.99	0.69	0.28	
<i>N. coriiceps</i>	0.50	0.88	0.83	0.46

Раціон цих двох видів сильно відрізняється від *T. bernacchii* та *Notothenia* spp., для яких властива всеїдність. Це виразно видно на дендрограмі, побудованій на основі результатів попарного порівняння ступеню перекриття трофічних ніш (рис.

5.15). *P. charcoti* та *C. aceratus* утворюють окремих віддалений кластер, тоді як три види *T. bernacchii* та *N. rossii* та *N. coriiceps* розташовані разом.

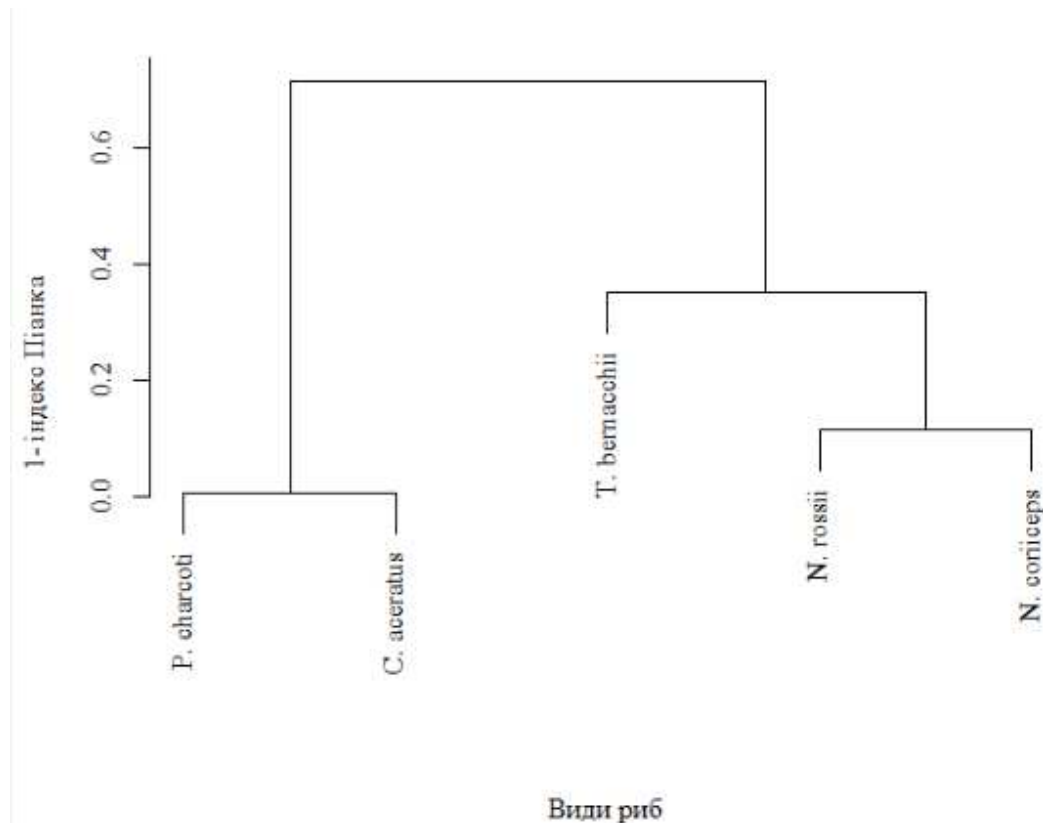


Рис. 5.15. Дендрограма схожості раціонів риб іхтіоценозу прибережних вод Аргентинських островів, побудована за індексом Піанка.

Серед цих трьох видів найбільш схожий раціон у двох представників роду *Notothenia*, що і пояснює такий рівень перетину трофічної ніші. Це всеїдні види, основу раціону яких складають ракоподібні, а також риба, молюски та водорості. Для мармурової нототенії характерна більша частка риби в раціоні, тому їх ніша не настільки сильно перекривається, як у двох рибоїдних видів *P. charcoti* та *C. aceratus*. Схожим чином трофічні ніші *N. rossii* та *N. coriiceps* перекриваються і в інших локалітетах. Наприклад, популяції цих двох видів в акваторії Шетландських островів, судячи з набору жирних кислот в складі раціону, мали дещо різний раціон – з більшою часткою риби у мармурової нототенії та водоростей у широколобої нототенії [108-109].

Раціон *T. bernacchii* дуже схожий на раціон *N. coriiceps* (таблиця 5.2), однак сильно відрізняється від більш рибоїдного *N. rossii*, тому гілка на дендрограмі дещо відділена від кластера *N. rossii* та *N. coriiceps*. Тому, якщо *N. coriiceps* дійсно може сильно впливати на чисельність популяції *N. rossii* за рахунок конкуренції (в тому числі, і за раціон), як вже було вказано до цього, то для *T. bernacchii* це можливо, однак не підтверджено.

В антарктичних морських екосистемах домінуючою є ендемічна прибережна демерсальна група *Nototothenioidei*. Ці риби є ключовим компонентом місцевої трофічної мережі, живлячись різними, переважно бентосними організмами: водоростями, рибою, молюсками, ракоподібними, а також, зоопланктоном [21].

Щоб зменшити конкуренцію на міжвидовому рівні в умовах обмеженої доступності ресурсів, у цих риб ході еволюції виник широкий спектр стратегій живлення та трофічної пошукової поведінки [46, 83]. Вишукуючи різні компоненти живлення або різні об'єми тих самих компонентів, стаючи більш спеціалізованими або, навпаки, всеїдними, нототеніюїдні риби займають безліч різних трофічних ніш [69, 138].

ВИСНОВКИ

1. Видове багатство, як і видове різноманіття, іхтіоценозу прибережних вод Аргентинських островів за період дослідження суттєво не змінювались. Домінуючим видом є *N. coriiceps*, представники якого займали в середньому 75% вилову кожного року. Субдомінантними є *C. aceratus* (6%), *T. newnesi*, *T. bernacchii* та *N. rossii* (по 4-5% кожний), чисельність яких у виловах коливалась у вузьких межах. Чисельність представників *P. charcoti* (до 3%) поступово зростала і цей вид став постійно зустрічатись у виловах за останні 10 років дослідження. Внесок представників решти 8 видів у виловах був незначним. Значення Н'-індекса (0,28 – 1,32), J'-індекса (0,32 – 0,95) та SR-індекса (0,23 – 2,08) вказують на досить низьке видове різноманіття.

2. Встановлено, що в акваторії Аргентинських островів відношення статей в популяції *N. coriiceps* складає 1,26:1, самців суттєво більше. Нерест відбувається з березня по травень. Достовірних відмінностей у розмірах тіла між самками (18 – 46 см) та самцями (17 – 45 см) не було встановлено. Алометричний показник $b > 3$ вказує на нормальний рівень вгодованості. Основу раціону складають: ракоподібні, серед яких домінують амфіподи (особливо взимку серед дрібніших особин) та криль (переважно влітку на більших глибинах); ізоподи, червононогі молюски та водорості (ці компоненти зустрічаються рівномірно у всіх особин); риба (переважно у крупних особин). Раціон не змінювався з 2006 по 2020 роки, однак на нього впливає розмір риби, її глибина мешкання та пора року.

3. Популяції *Trematomus* spp. прибережних вод Аргентинських островів представлені різними розмірно-віковими категоріями особин, *N. rossii* – виключно молоддю. *C. aceratus* та *P. charcoti* представлені переважно дорослими особинами на нерестовій стадії розвитку гонад. Для місцевих популяцій цих видів (окрім *N. rossii*) характерне низький рівень вгодованості та бідний раціон. Ця територія є місцем нересту *C. aceratus* (грудень-лютий), *T. bernacchii* (серпень-грудень), *T. newnesi* (червень) та *P. charcoti* (жовтень-листопад); нерест *N. rossii* не підтверджено.

4. Найбільше трофічні ніші перетинаються у *P. charcoti* та *C. aceratus* (індекс Піанка 0,99) – їх раціон складався переважно з риби. Також великий ступінь перекриття у *N. rossii* та *N. coriiceps* (0,88), раціон яких був представлений ракоподібними, молюсками та рибою. Популяції непромислових видів *P. charcoti* та *N. coriiceps* потенційно здатні витіснити промислові *C. aceratus* та *N. rossii* відповідно.

5. Відносна чисельність популяцій іхтіоценозу прибережних вод Аргентинських островів є сталою за винятком *P. charcoti*, яка зростає. Ця акваторія є місцем для нересту *C. aceratus* та місцем нагулу молоді *N. rossii* перед міграцією в відкриту частину океану.

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Алексієнко, В. та Подобайло, А. (1998). *Методичні вказівки до вивчення іхтіології (розділ: „Морфометричний аналіз риб”) для студентів біологічного факультету*. Київ: ВПЦ «Київський університет».
2. Булгаков М. П. Результати океанографічних досліджень у районі української антарктичної станції "Академік Вернадський" за даними П'ятої національної антарктичної експедиції [Текст] // Доповіді Національної академії наук України, 2001, N № 7.-С.110-113
3. Весельський, М. та Пилипенко, Д. (2014). Звіт про біологічні дослідження на Українській антарктичній станції «Академік Вернадський» у період 2013-2014 років. Антарктика: Рукопис.
4. Весельський М. В., Хоєцький П. Б. (2018). Іхтіофауна акваторії архіпелагу Аргентинські острови (Українська антарктична експедиція 2015-2016 рр.). Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету імені Володимира Гнатюка. Серія : Біологія, 1, 36-43.
5. Весельський М. та Хоєцький П. (2019). Звіт про виконання роботи наукових співробітників (біологів) під час зимівлі на станції «Академік Вернадський» ХХІІІ Української антарктичної експедиції 2018-2019 роках. Антарктика: Рукопис.
6. Дикий, І. (2007). Звіт біолога станції "Академік Вернадський" за зимівлю 2006-2007 рр. Антарктика: Рукопис.
7. Дикий, І. та Чекалов, В. (2010). Звіт про біологічні дослідження 14 Української антарктичної експедиції на Українській антарктичній станції «Академік Вернадський» протягом зимівки 2009-2010 рр. Антарктика: Рукопис.
8. Луценко Д. та Савицький О. (2017). Звіт про біологічні дослідження на станції «Академік Вернадський» у період 2016-2017 років біологів зимівників 21 УАЕ. Антарктика: Рукопис.

9. Пилипенко, Д. (2011). Звіт про біологічні дослідження 15 Української антарктичної експедиції на Українській антарктичній станції «Академік Вернадський» протягом зимівки 2009-2011 рр. Антарктика: Рукопис.

10. Поліщук, В.П. ; Костіков, І.Ю. ; Таран, Н.Ю. ; Войцицький, В.М. ; Будзанівська, І.Г. ; Хижняк, С.В. ; Трохимець, В.М. (2009). Комплексне вивчення антарктичної біоти. Український антарктичний журнал, 8, 284-292.

11. Про Державну програму проведення досліджень в Антарктиці на 2002-2010 роки: Розпорядження Кабінету Міністрів від 13 вересня 2001 р. № 422-р <https://zakon.rada.gov.ua/laws/show/422-2001-%D1%80#Text>

12. Про затвердження Державної цільової науково-технічної програми проведення досліджень в Антарктиці на 2011-2023 роки: Постанова Кабінету Міністрів від 3 листопада 2010 р. № 1002 <https://zakon.rada.gov.ua/laws/show/1002-2010-%D0%BF#Text>

13. Салганський, О. (2012). Звіт про біологічні дослідження 16 Української антарктичної експедиції на Українській антарктичній станції «Академік Вернадський» у період 2011-2012 років. Антарктика: Рукопис.

14. Смаголь, В. (2013). Звіт про біологічні дослідження на Українській антарктичній станції «Академік Вернадський» за період 2012-2013 років. Антарктика: Рукопис.

15. Трохимець, В. (2008). Звіт біолога-зимівника УАС «Академік Вернадський» за 2007-2008 рр. Антарктика: Рукопис.

16. Трохимець, В., Тимофєєв, В. та Перехрест, Ю. (2010). Іхтіофауна району Аргентинських островів (Антарктика; 12 УАЕ 2007- 2008) та морфометрична мінливість *Notothenia coriiceps* (Richardson, 1844). Український антарктичний журнал, 9, сс. 206-214.

17. Amundsen PA, Gabler NM, Staldvik FJ (1996) A new approach to graphical analysis of feeding strategy from stomach contents data - modification of the Costello (1990) method. J Fish Biol 48:607–614. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1996.tb01455.x>

18. Artamonov, Y., Romanov, A., Vnukov, Y., Lomakin, P., Perov, A., & Stepura, I. (2003). Peculiarities of the hydrological and hydrochemical water structure in the region of Argentine Islands in February- March 2002. *Ukrainian Antarctic Journal*, (1), 17-24. <https://doi.org/10.33275/1727-7485.1.2003.615>
19. Balushkin, A. (2000). Morphology, classification, and evolution of notothenioid fishes of the Southern Ocean (Notothenioidei, Perciformes). *Journal of Ichthyology*, 40(1), pp. 74-109.
20. Balushkin, A. and Fedorov, V. (2001). Check list of Antarctic fishes. In: VIII SCAR International Biology Symposium «Antarctic Biology in a Global Context». Amsterdam, 27 August – 1 September 2001, pp. 77-87
21. Barrera-Oro E (2002) The role of fish in the Antarctic marine food web: differences between inshore and offshore waters in the southern Scotia Arc and west Antarctic Peninsula. *Antarct Sci* 14:293–309. <https://doi.org/10.1017/S0954102002000111>
22. Barrera-Oro E (2003) Analysis of dietary overlap in Antarctic fish (Notothenioidei) from the South Shetland Islands: no evidence of food competition. *Polar Biol* 26:631–637. <https://doi.org/10.1007/s00300-003-0520-1>
23. Barrera-Oro E, Casaux R (1990) Feeding selectivity in *Notothenia neglecta*, Nybelin, from Potter Cove, South Shetland Islands, Antarctica. *Antarct Sci* 2:207–213. <https://doi.org/10.1017/S0954102090000281>
24. Barrera-Oro, E., Marschoff, E., & Ainley, D. (2017). Changing status of three notothenioid fish at the South Shetland Islands (1983–2016) after impacts of the 1970–80s commercial fishery. *Polar Biology*, 40(10), 2047–2054. <https://doi.org/10.1007/s00300-017-2125-0>
25. Barrera-Oro, E., Marschoff, E. R., & Casaux, R. J. (2000). Trends in relative abundance of fjord *Notothenia rossii*, *Gobionotothen gibberifrons* and *Notothenia coriiceps* at potter cove, South Shetland Islands, after commercial fishing in the area. *CCAMLR Science*, 7, 43–52.
26. Barrera-Oro, E., Moreira, E., Seefeldt, M. A., Valli Francione, M., & Quartino, M. L. (2019). The importance of macroalgae and associated amphipods in the

selective benthic feeding of sister rockcod species *Notothenia rossii* and *N. coriiceps* (Nototheniidae) in West Antarctica. *Polar Biology*, 42(2), 317–334. <https://doi.org/10.1007/s00300-018-2424-0>

27. Barnes DKA (1999) The influence of ice on polar nearshore benthos. *J Mar Biol Assoc UK* 79:401–407. <https://doi.org/10.1017/S0025315498000514>

28. Benjamini, Y., & Hochberg, Y. (1995). Controlling the false discovery rate: A practical and powerful approach to multiple testing. *Journal of the Royal Statistical Society Series B*, 57, 289–300.

29. Berezkina, A. E., Shrestha, M. Y., Sinna, O. I., Shmyrov, D. V., & Utevsky, A. Y. (2018). The Distribution of the Antarctic Limpet *Nacella concinna* (Nacellidae) on Underwater Landscapes of the Meek Channel, Argentine Islands, Graham Land. *Ukrainian Antarctic Journal*, (1(17)), 102-112. [https://doi.org/10.33275/1727-7485.1\(17\).2018.35](https://doi.org/10.33275/1727-7485.1(17).2018.35)

30. Beyer, L. and Bölter, M. (2002). Geocology of Terrestrial Antarctic Ice-Free Coastal Landscapes, *Ecological Studies*, 154, pp.161–184.

31. Bolger T, Connolly PL (1989) The selection of suitable indices for the measurement and analysis of fish condition. *J Fish Biol* 34:171–182. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1989.tb03300.x>

32. Bondar, S. B., Orlova, I. G., Popov, Y. I., Ukrainsky, V. V., & Usenko, V. P. (2003). Ecological monitoring in the region of Akademik Vernadsky Antarctic Station. *Ukrainian Antarctic Journal*, (1), 139–142. <https://doi.org/10.33275/1727-7485.1.2003.637>

33. Campbell HA, Fraser KPP, Bishop CM, Peck LS, Egginton S (2008) Hibernation in an Antarctic fish: on ice for winter. *PLoS ONE*. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0001743>

34. Casaux, R., Barrera-Oro, E., Baroni, A., & Ramon, A. (2003). Ecology of inshore notothenioid fish from the Danco Coast, Antarctic Peninsula. *Polar Biology*, 26, 157–165.

35. Casaux, R. J., & Barrera-Oro, E. R. (2002). Effect of a shore-based sampling programme on *Notothenia coriiceps* populations. *Antarctic Science*, 14(3), 221–224. <https://doi.org/10.1017/S0954102002000056>
36. Casaux RJ, Barrera-Oro ER (2013) Dietary overlap in inshore notothenioid fish from the Danco Coast, western Antarctic Peninsula. *Polar Res.* <https://doi.org/10.3402/polar.v32i0.21319>
37. Casaux R, Barrera-Oro E, Baroni A, Ramón A (2003) Ecology of inshore notothenioid fish from the Danco Coast, Antarctic Peninsula. *Polar Biol* 26:157–165. <https://doi.org/10.1007/s00300-002-0463-y>
38. Casaux RJ, Mazzotta AS, Barrera-Oro ER (1990) Seasonal aspects of the biology and diet of nearshore nototheniid fish at Potter Cove, South Shetland Islands, Antarctica. *Polar Biol* 11:63–72. <https://doi.org/10.1007/BF00236523>
39. CCAMLR, 1990. Statistical Bulletin, Vol. 1-2 Commission for the Conservation of Antarctic Marine Living Resources. Hobart, Australia. <https://www.ccamlr.org/en/data/statistical-bulletin-archive> .
40. CCAMLR Conservation Measures. (n.d.). <https://cm.ccamlr.org/>
41. Clarke A, Johnston IA (1996) Evolution and adaptive radiation of Antarctic fishes. *Trends Ecol Evol* 11:212–218. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(96\)10029-X](https://doi.org/10.1016/0169-5347(96)10029-X)
42. Costello MJ (1990) Predator feeding strategy and prey importance: a new graphical analysis. *J Fish Biol* 36:261–263. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1990.tb05601.x>.
43. Dahood, A., Watters, G. M., & De Mutsert, K. (2019). Using sea-ice to calibrate a dynamic trophic model for the Western Antarctic Peninsula. *PLOS ONE*, 14(4), e0214814. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0214814>
44. Daniels RA (1978) Nesting behaviour of *Harpagifer bispinis* in Arthur Harbour, Antarctic Peninsula. *J Fish Biol* 12:465–474. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1978.tb04190.x>
45. Daniels RA (1981) *Cryothernia peninsulae*, a new genus and species of nototheniid fish from the Antarctic Peninsula. *Copeia* 1981:558–562. <https://doi.org/10.2307/1444559>

46. Daniels, R. A., & Lipps, J. H. (1982). Distribution and Ecology of Fishes of the Antarctic Peninsula. *Journal of Biogeography*, 9(1), 1. <https://doi.org/10.2307/2844726>
47. De Broyer C., Koubbi P., Griffiths H.J., Raymond B., Udekem d’Acoz C. d’, Van de Putte A.P., Danis B., David B., Grant S., Gutt J., Held C., Hosie G., Huettmann F., Post A., and Ropert-Coudert Y. (2014). *Biogeographic Atlas of the Southern Ocean*. Scientific Committee on Antarctic Research, Cambridge.
48. Del Mar Flexas, M., Thompson, A. F., Schodlok, M., Zhang, H., & Speer, K. (2022). Antarctic Peninsula warming triggers enhanced basal melt rates throughout West Antarctica. *Science Advances*, 8(32). <https://doi.org/10.1126/sciadv.abj9134>
49. DeWitt HH, Hureau J-C (1979) Fishes collected during “Hero” Cruise 72–2 in the Palmer Archipelago, Antarctica, with the description of two new genera and three new species. *Bull Mus Natl Hist Nat Paris* 4(1A):775–820
50. Ducklow HW, Fraser WR, Meredith MP, Stammerjohn SE, Doney SC, Martinson DG, Salliey SF, Schofield OM, Steinberg DK, Venables HJ, Amsler CD (2013) West Antarctic Peninsula: An ice-dependent coastal marine ecosystem in transition. *Oceanogr* 26:190–2032. <https://doi.org/10.5670/oceanog.2013.62>
51. Dulière, V., Guillaumot, C., Lacroix, G., Saucède, T., López-Farrán, Z., Danis, B., Schön, I., & Baetens, K. (2022). Dispersal models alert on the risk of non-native species introduction by Ballast water in protected areas from the Western Antarctic Peninsula. *Diversity and Distributions*, 28(4), 649–666. <https://doi.org/10.1111/ddi.13464>.
52. Estman, J. (2000). *Antarctic Fish Biology. Evolution in a Unique Environment*. San Diego: Academic Press.
53. Eastman, J. T. (2005). The nature of the diversity of Antarctic fishes. *Polar Biology*, 28, 93–107.
54. Eastman JT (2017) Bathymetric distributions of notothenioid fishes. *Polar Biol* 40:2077–2095. <https://doi.org/10.1007/s00300-017-2128-x>
55. Eastman JT (2019) An analysis of maximum body size and designation of size categories for notothenioid fishes. *Polar Biol* 42:1131–1145.

<https://doi.org/10.1007/s00300-019-02502-7>

56. Eastman JT (2020) The buoyancy-based biotope axis of the evolutionary radiation of Antarctic cryonotothenioid fishes. *Polar Biol* 43:1217–1231. <https://doi.org/10.1007/s00300-020-02702-6>

57. Eastman JT, Eakin RR (2021) Checklist of the species of notothenioid fishes. *Antarct Sci* 33:273–280. <https://doi.org/10.1017/S0954102020000632>

58. Eastman, J. T., Barrera-Oro, E., & Moreira, E. (2011). Adaptive radiation at a low taxonomic level: -divergence in buoyancy of the ecologically similar Antarctic fish *Notothenia coriiceps* and *N. rossii*. *Marine Ecology Progress Series*, 438, 195–206. <https://doi.org/10.3354/meps09287>

59. Eschmeyer, W. (2013). *Catalog of Fishes*. [online] California Academy of Sciences. Available at: <http://research.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. [Accessed 12 Feb. 2013].

60. Fanta E, Rios FS, Donatti L, Cardoso WE (2003) Spatial and temporal variation in krill consumption by the Antarctic fish *Notothenia coriiceps*, in Admiralty Bay, King George Island. *Antarct Sci* 15:458–462. <https://doi.org/10.1017/S0954102003001561>

61. Fedchuk A, Sinna O, Milinevsky G, Utevsky A (2020) The harmonization of small-scale marine spatial protection in the Argentine Islands area (Antarctic Peninsula) under the Antarctic Treaty System. *Ukr Antarct J* 1:111–119

62. Ferreira, M. F., Varela, M. L., Lo Nostro, F., Ansaldo, M., & Genovese, G. (2017). Reproductive aspects of *Notothenia rossii* and *N. coriiceps* (Perciformes, Nototheniidae) at Potter Cove, 25 de Mayo (King George) Island during austral summer. *Polar Biology*, 40(1). <https://doi.org/10.1007/s00300-016-1918-x>.

63. Ferreira, M. F., Lo Nostro, F. L., Honji, R. M., Ansaldo, M., & Genovese, G. (2019). Endocrine and reproductive endpoints of *Notothenia rossii* and *N. coriiceps*: A baseline study for ecotoxicological monitoring in Antarctic waters. *Marine Pollution Bulletin*, 145, 418–428. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2019.06.044>

64. Fischer W, Hureau JC (1985) FAO species identification sheet for fishery purposes. Southern Ocean (Fishing areas 48, 335 58 and 88) (CCAMLR Convention Area). FAO, Rome
65. Friedlander, A. M., Goodell, W., Salinas-de-León, P., Ballesteros, E., Berkenpas, E., Capurro, A. P., Cárdenas, C., Hüne, M., Lager, C., Landaeta, M. F., Muñoz, A., Santos, M., Turchik, A., Werner, R., & Sala, E. (2020). Spatial patterns of continental shelf faunal community structure along the Western Antarctic Peninsula. *PLOS ONE*, 15(10), e0239895. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0239895>.
66. Gallagher, K. L., Dinniman, M. S., & Lynch, H. J. (2023). Quantifying Antarctic krill connectivity across the West Antarctic Peninsula and its role in large-scale *Pygoscelis penguin* population dynamics. *Scientific Reports*, 13(1). <https://doi.org/10.1038/s41598-023-39105-6>
67. Gon, O. and Heemstra, P. (1990). *Fishes of the Southern Ocean*. Grahamstown: Institute of Ichthyology.
68. Griffiths, H. J. (2010). Antarctic marine biodiversity - what do we know about the distribution of life in the southern ocean? *PLoS ONE*, 5(8). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0011683>
69. Gröhsler T (1994) Feeding habits as indicators of ecological niches: investigations of Antarctic fish conducted near Elephant Island in late autumn/sinter 1986. *Arch Fish Mar Res* 41:17–34
70. Henley, S. F., Schofield, O., Hendry, K. R., Schloss, I. R., Steinberg, D. K., Moffat, C., Peck, L. S., Costa, D. P., Bakker, D. C. E., Hughes, C., Rozema, P. D., Ducklow, H. W., Abele, D., Stefels, J., Van Leeuwe, M. A., Brussaard, C. P. D., Buma, A. G. J., Kohut, J., Sahade, R., Meredith, M. P. (2019). Variability and change in the west Antarctic Peninsula marine system: Research priorities and opportunities. *Progress in Oceanography*, 173, 208–237. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2019.03.003>
71. Hofmann EE, Wiebe PH, Costa DP, Torres JJ (2004) An overview of the Southern Ocean Global Ocean Ecosystems Dynamics Program. *Deep-Sea Res II* 51:1921–1924. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2004.08.007>
72. Hollyman, P. R., Hill, S. L., Laptikhovsky, V., Belchier, M., Gregory, S.,

Clement, A. M., & Collins, M. A. (2021). A long road to recovery: dynamics and ecology of the marbled rockcod (*Notothenia rossii*, family: Nototheniidae) at South Georgia, 50 years after overexploitation. *Ices Journal of Marine Science*, 78(8), 2745–2756. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsab150>

73. Hogg, C. J., Lea, M., Soler, M. G., Vasquez, V. N., Payo-Payo, A., Parrott, M. L., Santos, M., Shaw, J., & Brooks, C. M. (2020). Protect the Antarctic Peninsula — before it's too late. *Nature*, 586(7830), 496–499. <https://doi.org/10.1038/d41586-020-02939-5>.

74. Huntley ME, Karl DM, Niiler PP, Holm-Hansen O (1991) Research on Antarctic coastal ecosystem rates (RACER): an interdisciplinary field experiment. *Deep-Sea Res Part A* 38:911–941. [https://doi.org/10.1016/0198-0149\(91\)90090-3](https://doi.org/10.1016/0198-0149(91)90090-3)

75. Hureau JC (1970) Biologie comparée de quelques Poissons antarctiques (Notothenidae). *Bulletin de l'Institut océanographique de Monaco* 68:1–244

76. Hyslop EJ (1980) Stomach contents analysis—a review of methods and their application. *J Fish Biol* 17:411–429. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1980.tb02775.x>

77. Iken, K., Amsler, C. D., Amsler, M. O., McClintock, J. B., & Baker, B. J. (2009). Field studies on deterrent properties of phlorotannins in Antarctic brown algae. *Botanica Marina*, 52(6), 547–557. <https://doi.org/10.1515/bot.2009.071>

78. Iken K, Barrera-Oro ER, Quartino ML, Casaux RJ, Brey T (1997) Grazing by the Antarctic fish *Notothenia coriiceps*: evidence for selective feeding on macroalgae. *Antarct Sci* 9:386–391. <https://doi.org/10.1017/S0954102097000497>

79. Jobling M (2002) Environmental factors and rates of development and growth. In: Hart PJB, Reynolds JD (eds) *Handbook of fish biology and fisheries*, Vol 1. Fish biology. Blackwell, Malden, MA, 97–122

80. Jurajda P, Roche K, Sedláček I, Všeticková L (2016) Assemblage characteristics and diet of fish in the shallow coastal waters of James Ross Island, Antarctica. *Polar Biol* 39:2299–2309. <https://doi.org/10.1007/s00300-016-1896-z>

81. Kamler, E. (2002). Inter-individual and seasonal variability of biological indices in notothenioid fishes from Admiralty Bay, Antarctica. *Polish Polar Research*, 23(3-4), pp. 265-278.

82. Kim, J., Lee, S., Nguyen, P.T. et al. (2023). Length–weight relationships and condition factors of six notothenioid fish species occurring off King George Island and Northern Victoria Land (Antarctica). *Polar Biol* 46, 1145–1150 <https://doi.org/10.1007/s00300-023-03178-w>
83. Kock KH (1992) Antarctic fish and fisheries. Cambridge University Press, Cambridge
84. Kock, K.-H. (2003). Biological characteristics of Antarctic fish species in the Elephant Island – South Shetland Islands region. *The Expeditions ANTARKTIS-XIW3-4 of the Research Vessel POLARSTERN in 2002*. pp. 23-24.
85. Kock, K.-H., Jones C.D. and Wilhelms S., (2000). Biological characteristics of the Antarctic fish stocks in the Southern Scotia arc region. *CCAMLR Science*, 7, 1-41.
86. Kock, K., & Jones, C. D. (2005). Fish Stocks in the Southern Scotia Arc Region—A Review and Prospects for Future research. *Reviews in Fisheries Science*, 13(2), 75–108. <https://doi.org/10.1080/10641260590953900>
87. Kock, K.-H., & Köster, F.-W. (1990). The State of Exploited Fish Stocks in the Atlantic Sector of the Southern Ocean. In K. R. Kerry & G. Hempel (Eds.), *Antarctic Ecosystems* (pp. 308–322). Springer Berlin Heidelberg.
88. Kuzmina, T. A., Salganskij, O. O., Lisitsyna, O. I., & Korol, E. M. (2020). Helminths of antarctic rockcod *Notothenia coriiceps* (Perciformes, Nototheniidae) from the akademik Vernadsky station area (Argentine Islands, West Antarctica): new data on the parasite community. *Zoodiversity*, 54(2), 99–110. <https://doi.org/10.15407/zoo2020.02.099>.
89. Kuzmina, T., Kuzmin, Y., Salganskiy, O., Lisitsyna, O., & Korol, E. (2022). Analysis of the helminth community of *Notothenia coriiceps* (Actinopterygii: Nototheniidae) collected in the water area of the Argentine Islands, West Antarctica. *Ukrainian Antarctic Journal*, 20(1(24)), 85-95. <https://doi.org/10.33275/1727-7485.1.2022.691>.
90. La Mesa, M., Dalú, M., & Vacchi, M. (2004). Trophic ecology of the emerald notothen *Trematomus bernacchii* (Pisces, Nototheniidae) from Terra Nova Bay, Ross Sea, Antarctica. *Polar Biology*, 27(11), 721–728.

91. La Mesa, M., La Mesa, G., Piepenburg, D., Gutt, J., & Eastman, J. T. (2022). Spatial patterns and behaviour of notothenioid fishes off the northern Antarctic Peninsula. *Polar Biology*, 45(6), 971–985. <https://doi.org/10.1007/s00300-022-03047-y>.
92. Linkowski, T. & Zukowski, C. (1980). Observation on the growth of *Notothenia coriiceps neglecta* Nybelin and *Notothenia rossi marmorata* Fischer in Admiralty Bay (King George Island, South Shetland Islands). *Polish Polar Research*, 1, 155-162.
93. Linkowski TB, Presler P, Zukowski C (1983) Food habits of nototheniid fishes (Nototheniidae) in Admiralty Bay (King George Island, South Shetland Islands). *Pol Polar Res* 4:79–95
94. Lenky, C. C., Eisert, R., Oftedal, O. T., & Metcalf, V. J. (2011). Proximate composition and energy density of nototheniid and myctophid fish in McMurdo Sound and the Ross Sea, Antarctica. *Polar Biology*, 35(5), 717–724. <https://doi.org/10.1007/s00300-011-1116-9>
95. Manilo, L. (2006). Ichthyofauna and Morphobiological Characteristics of Mass Fish Species of Coastal Waters of Argentine Islands (Antarctica). (Антарктика). *Збірник праць зоологічного музею*, 38, 5-22.
96. Manilo, L. G., Ignatiev SM, & Chesalin, M. (2009). The state of the coastal ichthyofauna and features of the biology of mass species of the fishes in the area of Ukrainian Antarctic station Academic Vernadsky. *Рибне господарство України*, 5(64), 7-23,
97. Marina, T. I., Salinas, V., Cordone, G., Campana, G., Moreira, E., Deregibus, D., Torre, L., Sahade, R., Tatián, M., Barrera Oro, E., De Troch, M., Doyle, S., Quartino, M. L., Saravia, L. A., & Momo, F. R. (2018). The Food Web of Potter Cove (Antarctica): complexity, structure and function. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 200, 141–151. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2017.10.015>
98. Margalef R (1958) Information theory in ecology. *Gen Syst* 3:36–71
99. Marschoff, E. R., Barrera-Oro, E. R., Alescio, N. S., & Ainley, D. G. (2012). Slow recovery of previously depleted demersal fish at the South Shetland Islands, 1983-2010. *Fisheries Research*, 125–126(August), 206–213.

<https://doi.org/10.1016/j.fishres.2012.02.017>

100. Marshall S, Elliott M (1997) A comparison of univariate and multivariate numerical and graphical techniques for determining inter- and intraspecific feeding relationships in estuarine fish. *J Fish Biol* 51:526–545. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1997.tb01510.x>

101. Martazinova, V. F., Tymofeyev, V. E., & Ivanova, Y. K. (2010). Current regional climate of the Antarctic Peninsula and Akademik Vernadsky Station. *Ukrainian Antarctic Journal*, (9), 231-248. <https://doi.org/10.33275/1727-7485.9.2010.411>

102. Matallanas J, Olaso I (2007) Fishes of the Bellingshausen sea and Peter I Island. *Polar Biol* 30:333–341. <https://doi.org/10.1007/s00300-006-0189-3>

103. Matias, R., Guímaro, H., Bustamante, P., Seco, J., Chipev, N., Fragão, J., Tavares, S., Ceia, F. R., Pereira, M., Barbosa, A., & Xavier, J. C. (2022). Mercury biomagnification in an Antarctic food web of the Antarctic Peninsula. *Environmental Pollution*, 304, 119199. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2022.119199>.

104. Meyer, B. The overwintering of Antarctic krill, *Euphausia superba*, from an ecophysiological perspective. *Polar Biol* 35, 15–37 (2012). <https://doi.org/10.1007/s00300-011-1120-0>

105. Miller, R. (1993). *A History and Atlas of the fishes of the Antarctic Ocean*. Carson City, Nevada: Foresta Institute for Ocean and Mountain Studies.

106. Moreira E, Juárez M, Barrera-Oro E (2014) Dietary overlap among early juvenile stages in an Antarctic notothenioid fish assemblage at Potter Cove, South Shetland Islands. *Polar Biol* 37:1507–1515. <https://doi.org/10.1007/s00300-014-1545-3>

107. Moreira E, Novillo M, Eastman JT, Barrera-Oro E (2020) Degree of herbivory and intestinal morphology in nine notothenioid fishes from the western Antarctic Peninsula. *Polar Biol* 43:535–544. <https://doi.org/10.1007/s00300-020-02655-w>.

108. Moreira, E., Novillo, M., Mintenbeck, K., Alurralde, G., Barrera-Oro, E., & De Troch, M. (2021). New insights into the autecology of the two sympatric fish species *Notothenia coriiceps* and *N. rossii* from western Antarctic Peninsula: A trophic

biomarkers approach. *Polar Biology*, 44(8), 1591–1603. <https://doi.org/10.1007/s00300-021-02903-7>.

109. Moreira, E., Novillo, M., De Saravia, S. G., & Barrera-Oro, E. (2023). Inter-annual dynamics in the trophic ecology of juveniles of five notothenioid fish species from the South Shetland Islands (Southern Ocean). *Polar Biology*, 46(9), 993–1009. <https://doi.org/10.1007/s00300-023-03179-9>

110. Moreno, C. A. (1980). Observations on food and reproduction in *Trematomus bernacchii* (Pisces: Nototheniidae) from the Palmer Archipelago, Antarctica. *Copeia*, 1, 171–173.

111. Moreno C, Zamorano J (1980) Selección de los alimentos en *Notothenia coriiceps neglecta* del cinturón de macroalgas de Bahía South, Antártica. *Ser Cient Inst Antárt Chil* 25:33–44

112. Moreno CA, Zamorano JH, Duarte WE (1977) Distribución y segregación espacial de las poblaciones de peces en bahía South (Isla Doumer, Antártica). *INACH Ser Cient* 5:45–58

113. Neverovsky, I. P., Popov, Y. I., Sytov, V. N., & Matygin, A. S. (2015). Structure of water masses in the archipelago Argentine Islands. *Ukrainian Antarctic Journal*, (14), 103–113. <https://doi.org/10.33275/1727-7485.14.2015.178>

114. Norse, E. A., Brooke, S., Cheung, W. W. L., Clark, M. R., Ekeland, I., Froese, R., Gjerde, K. M., Haedrich, R. L., Heppell, S. S., Morato, T., Morgan, L. E., Pauly, D., Sumaila, R., & Watson, R. (2012). Sustainability of deep-sea fisheries. *Marine Policy*, 36(2), 307–320. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2011.06.008>

115. North A (1996) Locomotory activity and behaviour of the Antarctic teleost *Notothenia coriiceps*. *Mar Biol* 126:125–132. <https://doi.org/10.1007/BF00571384>

116. Novillo M, Moreira E, Macchi G, Barrera-Oro E (2018) Reproductive biology in the Antarctic bathydraconid dragonfish *Parachaenichthys charcoti*. *Polar Biol* 41:2239–2248. <https://doi.org/10.1007/s00300-018-2359-5>

117. Novillo M, Moreira E, Macchi G, Barrera-Oro E (2019) Reproductive effort in *Chaenocephalus aceratus* validated by gonadal histology: inshore sites serve as

spawning grounds for some notothenioids. *Polar Biol* 42:1959–1972. <https://doi.org/10.1007/s00300-019-02571-8>

118. Novillo M, Moreira E, Macchi G, Barrera-Oro E (2021) Histological analysis provides further insights into *Harpagifer antarcticus* reproductive biology at the western Antarctic Peninsula. *Polar Biol* 44:2165–2175. <https://doi.org/10.1007/s00300-021-02953-x>

119. Novillo M, Desvignes T, Moreira E, Barrera-Oro E (2022) Egg predation in Antarctic fish: the ingestion by *Notothenia coriiceps* of an entire *Trematomus bernacchii* spawn identified by molecular techniques. *Estuar Coast Shelf Sci* 266:107742. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2022.107742>

120. O'Brien, K. M., Oldham, C. A., Sarrimanolis, J., Fish, A., Castellini, L., Vance, J., Lekanof, H., & Crockett, E. L. (2022). Warm acclimation alters antioxidant defences but not metabolic capacities in the Antarctic fish, *Notothenia coriiceps*. *Conservation Physiology*, 10(1). <https://doi.org/10.1093/conphys/coac054>

121. Park H, Kim JH, Han DW, Kim BM, Kang S, Kim IC (2017) Length and weight relationship for two dominant Antarctic notothenioid fishes caught in the coastal water off King Sejong station, King George Island, Antarctica. *Korean J Ichthyol* 29(2):146–150

122. Piacentino, G. L. M., Moreira, E., & Barrera-Oro, E. (2018). Early stages of notothenioid fish from Potter Cove, South Shetland Islands. *Polar Biology*, 41, 2607–2613.

123. Pianka, E. R. (1973). The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4(1), 53–74. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.04.110173.000413>

124. Pielou EC (1966) Shannon's formula as a measure of specific diversity: its use and misuse. *Am Nat* 100:463–465. <https://doi.org/10.1086/282439>

125. Pinkerton, M., Hanchet, S., Bradford-Grieve Vonda Cummings, J., Wilson P., and Williams, M. (2006). *Modelling the effects of fishing in the Ross Sea*. National Institute of Water and Atmospheric Research Private Bag 14901, Kilbirie, Greta Point, Wellington, New Zealand

126. Raga, G., Pichler, H., Zaleski, T., da Silva, F., Machado, C., Rodrigues, E., Kawall H., Rios C. and Donatti, L. (2014). Ecological and physiological aspects of the antarctic fishes *Notothenia rossii* and *Notothenia coriiceps* in Admiralty Bay, Antarctic Peninsula. *Environmental Biology of Fishes*, 98(3), pp. 775–788.
127. Reid, W., Clarke, S., Collins, M., & Belchier, M. (2007). Distribution and ecology of *Chaenocephalus aceratus* (Channichthyidae) around South Georgia and Shag Rocks (Southern Ocean). *Polar Biology*, 30, 1523–1533.
128. Riginella, E., Mazzoldi, C., Ashford, J., Jones, C. D., Morgan, C., & La Mesa, M. (2016). Life history strategies of the Scotia Sea icefish, *Chaenocephalus aceratus*, along the Southern Scotia Ridge. *Polar Biology*, 39, 497–509.
129. Rodríguez, I. D., Marina, T. I., Schloss, I. R., & Saravia, L. A. (2022). Marine food webs are more complex but less stable in sub-Antarctic (Beagle Channel, Argentina) than in Antarctic (Potter Cove, Antarctic Peninsula) regions. *Marine Environmental Research*, 174, 105561. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2022.105561>
130. Ruhl HA, Hastings PA, Zarubick LA, Jensen RM, Zdzitowiecki K (2003) Fish populations of Port Foster, Deception Island, Antarctica and vicinity. *Deep-Sea Res II* 50:1843–1858. [https://doi.org/10.1016/S0967-0645\(03\)00094-8](https://doi.org/10.1016/S0967-0645(03)00094-8)
131. Samyshev, E. Z. (2009). The Features of Structure and Functioning of the Ecosystem in Region of the Ukrainian Antarctic Station (UAS) Academician Vernadsky. *Ukrainian Antarctic Journal*, (8), 237-266. <https://doi.org/10.33275/1727-7485.8.2009.452>
132. Sapota, M. (1999) Gonad development and embryogenesis of *Notothenia coriiceps* from South Shetlands – Antarctica. *Polar Biol* 22, 164–168. <https://doi.org/10.1007/s0030000050406>
133. Shannon CE, Weaver WW (1963) The mathematical theory of communications. University of Illinois Press, Urbana
134. Smith RC, Baker KS, Fraser WR, Hofmann EE, Karl DM, Klinck JM, Quetin LB, Prézelin BB, Ross RM, Trivelpiece WZ, Vernet M (1995) The Palmer LTER: a long-term ecological research program at Palmer Station, Antarctica. *Oceanography* 8:77–86

135. Smith RC, Baker KS, Stammerjohn SE (1998) Exploring sea ice indexes for polar ecosystem studies. *Bioscience* 48:83–93. <https://doi.org/10.2307/1313133>
136. Sokal RR, Rohlf FJ (1995) *Biometry: the principle and practice of statistics in biology research*. Freeman, New York
137. Stefanov T (2022) Length-weight relationship, condition factor and diet of the two dominant fish species *Notothenia rossii* Richardson, 1844 and *N. coriiceps* Richardson 1844 (Nototheniidae) in the shallow coastal waters of Livingston Island, South Shetland Islands Antarctica. *Acta Zool Bulg* 74(1):85–93
138. Targett T (1981) Trophic ecology and structure of coastal Antarctic fish communities. *Mar Ecol Progr Ser* 4:243–263
139. Testa, G., Neira, S. P., Giesecke, R., & Piñones, A. (2022). Projecting environmental and krill fishery impacts on the Antarctic Peninsula food web in 2100. *Progress in Oceanography*, 206, 102862. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2022.102862>
140. Todgham, A. E., & Mandic, M. (2020). Understanding the metabolic capacity of Antarctic fishes to acclimate to future ocean conditions. *Integrative and Comparative Biology*, 60(6), 1425–1437. <https://doi.org/10.1093/icb/icaa121>
141. Tomo, A. (1981). Contribucion al conocimiento de la fauna ictologica del sector Antartico Argentino. *Direc. Nac. Antart. Argent. Publ*, 14, pp. 7-242.
142. Trokhymets, V. N., & Zinkovskyi, A. V. (2017). Seasonal changes of the morpho-biological characteristics of black rockcod *Notothenia coriiceps* (Nototheniidae) in the Argentine islands archipelago region. *Ukrainian Antarctic Journal*, 16, 150–157.
143. Tymofeyev, V. E. (2014). Some peculiarities of the near-surface air temperature change in the Antarctic Peninsula region. *Ukrainian Antarctic Journal*, 123(13), 110–123. <https://doi.org/10.33275/1727-7485.13.2014.218>
144. Utevsky AYu, Kolesnykova MYu, Shmyrov DV, Sinna OI (2014) Development of the marine protected area network in the Argentine Islands area (Akademik ernadsky Antarctic Station, Ukraine). *Ukr Antart J* 13:225–230
145. Zamzow JP, Amsler CD, McClintock JB, Baker BJ (2010) Habitat choice and predator avoidance by Antarctic amphipods: the roles of algal chemistry and morphology. *Mar Ecol Progr Ser* 400:155–163. <https://doi.org/10.3354/meps08399>

146. Zamzow JP, Aumack CF, Amsler CD, McClintock JB, Amsler MO, Baker BJ (2011) Gut contents and stable isotope analyses of the Antarctic fish, *Notothenia coriiceps* (Richardson), from two macroalgal communities. *Antarct Sci* 23:107–116. <https://doi.org/10.1017/S095410201000091X>
147. Zinkovskiy, A., Alexandrov, V., Trokhymets, V. (2019, May 14-16). *Diet and phenological changes of biological characteristics of Notothenia coriiceps in the Argentine islands region* [Book of Abstracts]. IX International Antarctic Conference, Kyiv, Ukraine
148. Zhang, J., Zhang, K., Jiang, Y., Li, Y., Fan, J., Yu, W., & Chen, Z. (2022). Diversity and structure of Demersal fish community over the Northern Slope in the South China Sea. *Frontiers in Marine Science*, 9. <https://doi.org/10.3389/fmars.2022.809636>
149. Zhu, Y., Zheng, S., Reygondeau, G., Zhang, Z., Chu, J., Hong, X., Wang, Y., & Cheung, W. W. L. (2020). Modelling spatiotemporal trends in range shifts of marine commercial fish species driven by climate change surrounding the Antarctic Peninsula. *Science of the Total Environment*, 737, 140258. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.140258>

ДОДАТКИ

ДОДАТОК А

СПИСОК ПУБЛІКАЦІЙ ЗДОБУВАЧА ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ ТА ВІДОМОСТІ ПРО АПРОБАЦІЮ РЕЗУЛЬТАТІВ ДИСЕРТАЦІЙНОЇ РОБОТИ

Наукові праці, в яких опубліковано основні наукові результати дисертації:

1. **Zinkovskyi, A.**, Dykyu, I., & Trokhymets, V. (2021). Allocation of the diet of the Argentine Islands' inshore ichthyofauna. *Biosystems Diversity*, 29(1), 67–72. <https://doi.org/10.15421/012109>. ISSN 2519-8513 (індексується в Scopus та Web of Science, **Q3**).

2. Trokhymets, V., Savytskiy, O., **Zinkovskyi, A.**, Gupalo, O., Dykyu, I., Lutsenko, D., Berezkina, A., & La Mesa, M. (2022). Species composition, distribution and relative abundance of the inshore fish community off the Argentine Islands, Bellingshausen Sea. *Polar Biology*, 45(5), 845–855. <https://doi.org/10.1007/s00300-022-03040-5>. ISSN 1432-2056 (індексується в Scopus та Web of Science, **Q1**).

3. Trokhymets, V., **Zinkovskyi, A.**, Dykyu, I., & La Mesa, M. (2022). Feeding ecology of an inshore population of *Notothenia coriiceps* from the Argentine Islands, Bellingshausen Sea. *Polar Biology*, 45(11), 1623–1634. <https://doi.org/10.1007/s00300-022-03095-4>. ISSN 1432-2056 (індексується в Scopus та Web of Science, **Q1**).

Наукові праці, які засвідчують апробацію матеріалів дисертації

1. **Зіньковський А.В.**, Дикий І.В., Трохимець В.М. (2021). Раціон *Notothenia coriiceps* у прибережних водах Аргентинських островів, Антарктика (збірник тез). XIV Міжнародна іхтіологічна науково-практична конференція «сучасні проблеми теоретичної і практичної іхтіології», Харків, Україна. 23 – 25 вересня 2021 року, сс. 70-73.

2. Трохимець В, Савицький О., **Зіньковський А.**, Гупало О., Дикий І., Луценко Д., Березкіна А., Ла Меса М. (2023). Видовий склад, розподіл і

предствленість іхтіоценозу прибережних вод Аргентинських островів (збірник тез). XIX Міжнародна наукова конференція «Молодь і поступ біології», Львів, Україна, 26-28 квітня 2023 року, сс. 108-109.

3. **Зіньковський А.В.**, Дикий І.В., Трохимець В.М. (2023). Багаторічна динаміка популяцій видів-субдомінантів іхтеоценозу прибережних вод Аргентинських островів (море Беллінсгаузена, Антарктика) (збірник тез). V (XVI) Міжнародна конференція молодих учених „Наукові основи збереження біотичної різноманітності”, Львів, Україна. 18 жовтня 2023 року, сс. 68-70