

НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ
ІНСТИТУТ ГІДРОБІОЛОГІЇ

СЕМЕНЮК
Наталія Євгенівна



УДК [574.586](282.247.32)

ФІТОЕШФІТОН ВОДНИХ ОБ'ЄКТІВ БАСЕЙНУ ДНІПРА

03.00.17 – гідробіологія

АВТОРЕФЕРАТ
дисертації на здобуття наукового ступеня
доктора біологічних наук

Київ – 2020

Дисертацією є рукопис

Робота виконана в Інституті гідробіології НАН України

Науковий консультант: доктор біологічних наук, професор
Щербак Володимир Іванович,
Інститут гідробіології НАН України,
провідний науковий співробітник,
Лауреат Державної премії України
в галузі науки і техніки

Офіційні опоненти: доктор біологічних наук,
старший науковий співробітник
Виноградова Оксана Миколаївна,
Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України,
заступник директора з наукової роботи,
провідний науковий співробітник
відділу фікології, ліхенології та бріології

доктор біологічних наук, професор
Киричук Галина Євгенівна,
Житомирський державний університет
імені Івана Франка,
Ректор

доктор біологічних наук, професор
Грубінко Василь Васильович,
Тернопільський національний педагогічний
університет імені Володимира Гнатюка,
завідувач кафедри загальної біології та методики
навчання природничих дисциплін

Захист дисертації відбудеться «24» листопада 2020 р. об 11⁰⁰ годині на засіданні спеціалізованої вченої ради Д 26.213.01 Інституту гідробіології НАН України за адресою: 04210, м. Київ, пр. Героїв Сталінграда, 12.

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

Автореферат розісланий «13» жовтня 2020 р.

Т. в. о. вченого секретаря
спеціалізованої вченої ради,
доктор біологічних наук



О.М. Волкова

ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА РОБОТИ

Обґрунтування вибору теми дослідження. Важливим компонентом біорізноманіття водойм і водотоків басейну Дніпра є фітоепіфітон. Разом із фітопланктоном, фітобентосом і макрофітами фітоепіфітон формує первинні потоки енергії та їх розподіл між компонентами біоти, здійснює фотоаерацію і самоочищення водних екосистем.

Згідно з топологічною класифікацією фітоепіфітон належить до контуробіону, тобто екологічних угруповань, які існують на розділі фаз (Протасов, 2011). Контурні біотопи – це тонкі утворення, розміщені в межах гідросферних «плівок згущення життя», описаних ще В.І. Вернадським (1965), вони населені специфічними угрупованнями організмів, відіграють ключову роль у функціонуванні водних екосистем і відрізняються високою чутливістю до зовнішніх впливів. Актуальність дослідження фітоепіфітону, як важливого елемента глобальних контурних структур гідросфери, зумовлена ще й тим, що саме «біоконтур» на сьогодні є недостатньо вивченим у контексті контурних структур (Зайцев, 2015).

Дослідження контурних водоростевих угруповань стосується багатьох фундаментальних проблем (просторово-часова динаміка угруповань, їхня роль у водних екосистемах, залежність від впливу екологічних чинників, відгук на евтрофування тощо), і йому приділяється увага в різних країнах світу (Протасов, 1994, Комулайнен, 2005, Bécares et al., 2008, Gosselain et al., 2005, Hansson, 1992, Karosienė, Kasperovičienė, 2012, Law, 2011, Oliveria et al., 2010, Rosemond, 1994, Vadeboncoeur, Steinman, 2002, Veraart et al., 2008, Warnars et al., 2007).

Фітоепіфітон має важливе прикладне значення і широко використовується в світовій практиці для оцінки якості води та стану водних екосистем (Барінова и др., 2019, Danielson et al., 2011, Eloranta, Soininen, 2002, Kelly et al., 2009, Klochenko, Shevchenko, 2019, Prygiel, Coste, 2000, Szczepocka et al., 2014).

У фундаментальних і прикладних дослідженнях фітоепіфітону необхідно враховувати розбіжності у термінології, яка застосовується в Україні і в інших країнах. У багатьох зарубіжних наукових публікаціях, у нормативних документах ЄС з оцінки стану водних екосистем всі водорості, які живуть на різних субстратах, позначаються єдиним терміном – «фітобентос» (Directive..., 2000). У той же час, в Україні прийнята детальна типізація водоростевих угруповань із розмежуванням водоростей м'яких субстратів (фітобентос) і твердих субстратів (фітоперифітон, одним із компонентів якого є водорості рослинних субстратів – фітоепіфітон). Така типізація обґрунтована суттєвою відмінністю біотопічних умов твердих субстратів (зокрема, рослинних) і м'яких субстратів (пісок, мул), що призводить до формування специфічних угруповань, адаптованих до конкретних біотопів (Протасов, 2008). Проте прийнятий в Україні підхід, згідно з яким фітоепіфітон досліджується як «самостійне» угруповання, за своєю суттю не суперечить європейській практиці. Зумовлено це тим, що згідно з європейськими стандартами важливою вимогою до порівняльних досліджень є відбір проб водоростей з однотипних субстратів, які домінують на всіх станціях спостереження, і одним із можливих варіантів субстрату є вищі водяні рослини (British Standard..., 2003).

У водоймах і водотоках басейну Дніпра вищі водяні рослини різних екологічних груп є одним із найпоширеніших субстратів для вегетації водоростей. Особливо це стосується головної водної артерії дніпровського басейну – каскаду водосховищ, який характеризується значними площами мілководних акваторій, зарослих вищою водною рослинністю, і не має аналогів в країнах Західної Європи.

Дослідження фітоепіфітону водосховищ Дніпровського каскаду було започатковано в 70–80-х рр. ХХ ст. Л.Є. Костіковою (Костикова, 1979, 1986, 1989). Сучасні публікації по фітоепіфітону дніпровського каскаду стосуються в основному таксономічного складу (Шевченко, 2007, 2010). Кількісні показники фітоепіфітону вивчались тільки на окремих водосховищах: Київському, Канівському, Кременчуцькому (Клоченко та ін., 2013, Klochenko, Shevchenko, 2017, Shevchenko et al., 2019) без охоплення всього каскаду, а також на водоймах Києва (Харченко, 2009) і Білої Церкви (Shevchenko et al., 2018). Також опубліковані роботи, присвячені в основному таксономічному різноманіттю альгофлори окремих водних екосистем басейну Дніпра, у рамках яких досліджувались і водорості різних субстратів (Березовська, 2019, Капустин, 2013, Кривенда та ін., 2007, Бухтіярова, 2012, Конищук, 2017, Кривошея, Капустин, 2019). Щодо первинної продукції фітоепіфітону басейну Дніпра сучасні дані є фрагментарними і отримані тільки на водоймах м. Києва (Харченко и др., 2008). Вплив екологічних чинників на фітоепіфітон розглядався в таких аспектах, як тип мілководь, екологічна група рослин-субстратів, гідродинамічний і гідрохімічний режим (Тарашук, 2009, Klochenko, Shevchenko, 2017, Shevchenko et al., 2018, 2019).

Детальний аналіз сучасних і ретроспективних даних показує, що актуальним питанням для фітоепіфітону басейну Дніпра залишається його відгук на комплексний вплив природних, антропогенних та біотичних чинників (у тому числі, на регіональні і глобальні зміни клімату, на крупномасштабне спрацювання рівня води). Недостатньо вивченими є дискретність і континуальність розподілу фітоепіфітону у водних екосистемах басейну Дніпра. Не з'ясовано механізми, які забезпечують підтримання динамічної рівноваги (гомеостаз) фітоепіфітону в умовах сучасних змін водного середовища. Нагальними проблемами також є апробація світових підходів, зокрема діатомових індексів, до оцінки екологічного стану (потенціалу) масивів поверхневих вод (МПВ) басейну Дніпра за фітоепіфітоном в аспекті імплементації Водної Рамкової Директиви ЄС в Україні; виділення референційних ділянок для різних МПВ басейну Дніпра за фітоепіфітоном.

Отже, вивчення фітоепіфітону водойм і водотоків басейну Дніпра є актуальним як з фундаментальної, так і з прикладної точки зору. У сучасних умовах ці питання стають ще більш нагальними, виходячи з перспектив євроінтеграції України, що потребує адаптації вітчизняних методів оцінки стану водних екосистем до європейських стандартів та виділення референційних умов для МПВ.

Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами. Дисертаційну роботу виконано в рамках планових тем Інституту гідробіології НАН України: «Розробка теоретичних основ еволюції екосистем рівнинних водосховищ та методології управління їх екологічним станом» (2006–2010 рр.) – № 0106U002148, «Біорізноманіття та біоресурсний потенціал рівнинних водосховищ в умовах

глобальних кліматичних змін і розвитку біологічної інвазії» (2011–2015 рр.) – № 0111U003031, «Механізми гомеостазу екосистем дніпровських водосховищ в сучасних умовах їхнього функціонування» (2016–2020 рр.) – № 0116U003031, «Механізми функціонування прісноводних екосистем та адаптації гідробіонтів за дії абіотичних і біотичних факторів в умовах глобальних кліматичних змін» (2012–2016 рр.) – № 0111U000075, «Прогноз та упередження негативних наслідків впливу кліматичних змін на екологічний стан, потенціал та біорізноманіття гідроекосистем України» (2017–2021 рр.) – № 0117U004899, госпдоговірних робіт «Оцінка сучасного стану та рівнів радіонуклідного забруднення основних компонентів біоценозів Водоймища-охолоджувача Чорнобильської АЕС, прогноз змін та обґрунтування рекомендацій щодо режиму зниження рівня води в процесі виведення його з експлуатації» (2013–2014 рр.) – № 0113U000933, «Гідробіологічні спостереження при знятті з експлуатації Водоймища-охолоджувача Чорнобильської АЕС» (2016–2018 рр.) – № 0116U000868.

Мета і завдання дослідження. *Мета роботи* – встановити якісні, кількісні характеристики і закономірності функціонування в умовах континуальності і дискретності фітоепіфітону різнотипних водойм і водотоків басейну Дніпра, оцінити гомеостаз та з'ясувати механізми реакції фітоепіфітону на вплив природних, антропогенних і біотичних чинників.

Для досягнення поставленої мети необхідно було вирішити такі *завдання*:

1. На основі матеріалів натурних досліджень провести інвентаризацію таксономічного складу фітоепіфітону різнотипних водойм і водотоків басейну Дніпра на різних рівнях систематичної ієрархії.
2. Вивчити вплив природних чинників (прозорості води, гідрологічного режиму, мінералізації води) на таксономічні, кількісні показники і продуктивність фітоепіфітону водних екосистем басейну Дніпра.
3. Оцінити залежність продукційних характеристик фітоепіфітону від вмісту у воді мінеральних форм азоту і фосфору та охарактеризувати відгук фітоепіфітону на сучасні зміни біогенного режиму.
4. Встановити механізми реакції фітоепіфітону на крупномасштабне спрацювання рівня води при виведенні з експлуатації Водоймища-охолоджувача ЧАЕС.
5. З'ясувати механізми взаємодії фітоепіфітону з іншими біотичними компонентами водних екосистем – фітопланктоном та вищими водяними рослинами.
6. Встановити закономірності континуальності і дискретності фітоепіфітону різнотипних водних екосистем басейну Дніпра: у системі «річка – руслове озеро – річка», в системі «лотичні умови – лентичні умови» на прикладі Дніпровського каскаду.
7. З'ясувати закономірності відгуку фітоепіфітону на вплив глобальних кліматичних змін.
8. Дослідити механізми підтримання гомеостазу фітоепіфітону у водних екосистемах басейну Дніпра з різним рівнем антропогенного навантаження.

9. Провести апробацію європейських підходів до оцінки стану водних екосистем і виділити референційні ділянки та ділянки з умовами, наближеними до природних, для різних масивів поверхневих вод басейну Дніпра за фітоепіфітоном.

Об'єкт дослідження – фітоепіфітон водойм і водотоків басейну Дніпра.

Предмет дослідження – таксономічний склад, чисельність, біомаса, валова, питома первинна продукція, деструкція органічних речовин, співвідношення A/R , континуальність і дискретність, механізми гомеостазу фітоепіфітону в умовах впливу екологічних чинників.

Методи дослідження. У роботі використовували загальноприйняті в гідробіології, екології, альгології, продукційній біології методи відбору, камерального опрацювання проб водоростей, визначення первинної продукції і деструкції органічної речовини та методи статистичного аналізу.

При проведенні дослідження не було порушено біоетичні норми.

Наукова новизна отриманих результатів. Натурними дослідженнями станом на 01.01.2020 р. у фітоепіфітоні басейну Дніпра виявлено 715 видів водоростей (743 внутрішньовидові таксони (в. в. т.), включаючи номенклатурний тип виду), із 263 родів, 116 родин, 56 порядків, 20 класів і 8 відділів, з яких 15 видів пеннатних діатомових є новими для флори України. Встановлено інтенсивність первинної продукції фітоепіфітону, деструкції органічних речовин, P/B -коефіцієнти, A/R -співвідношення в сучасних умовах для водосховищ Дніпровського каскаду.

Вперше доведено правомірність «теорії альтернативних стабільних станів» для водойм і водотоків басейну Дніпра, показано, що висока продуктивність фітоепіфітону характерна для «режиму прозорої води», а низька – для «режиму високої каламутності».

Вперше для дніпровських водосховищ встановлено основні залежності продукційних характеристик фітоепіфітону від температури води, включаючи її аномально високі показники, вмісту неорганічних сполук азоту і фосфору і зміни співвідношення $N:P$.

Детально з'ясовано вплив вищих водяних рослин на фітоепіфітон та механізми взаємодії в системі «фітопланктон ↔ фітоепіфітон».

Вперше встановлено континуальність і дискретність фітоепіфітону у різнотипних водоймах і водотоках басейну Дніпра: у системі «річка – руслові озера – річка», в системі «лотичні умови – лентичні умови» на прикладі головного і внутрішньокаскадних водосховищ Дніпровського каскаду.

Встановлено механізми, що визначають розвиток фітоепіфітону водних об'єктів басейну Дніпра в сучасних умовах: зміна співвідношення відділів; перебудова домінуючих комплексів з монодомінантних на полідомінантні; міжрічні зміни видового складу; збільшення кількісного розвитку видів, здатних до фіксації атмосферного азоту; збільшення розвитку тіншовитривалих видів.

Вперше доведено, що на сучасному етапі функціонування фітоепіфітону екосистем басейну Дніпра притаманні ефективні механізми гомеостазу.

З'ясовано вплив крупномасштабного спрацювання рівня води у Водоймищі-охолоджувачі Чорнобильської атомної електростанції (ВО ЧАЕС) на фітоепіфітон.

Показано, що зниження рівня води зумовило зміну альтернативного стабільного стану водойми з «режиму прозорої води» до «режиму високої каламутності», який характеризується «цвітінням» води планктонними синьозеленими водоростями і значним погіршенням світлових умов для розвитку контурних угруповань. Це в свою чергу призвело до переходу фітоепіфітону в інший стан динамічної рівноваги з біомасою, значно нижчою від вихідної.

На прикладі Київського водосховища проведено оцінку запасів і біопродукційного потенціалу фітоепіфітону в сучасний період. Показано, що в літній сезон запаси фітоепіфітону Київського водосховища складають 415,10 тонн сирої речовини або 1388,08 ГДж. Розраховано, що за добу фітоепіфітон Київського водосховища продукує 191 тону кисню (2801,97 ГДж енергії), а за вегетаційний сезон – 36290 тонн кисню (532374,30 ГДж енергії).

Вперше проведено апробацію європейських підходів до оцінки стану різнотипних водних екосистем басейну Дніпра за фітоепіфітоном. Доведено, що діатомові індекси фітоепіфітону репрезентативно відображають якість води, як важливий елемент стану водних екосистем басейну Дніпра. Запропоновано їх використання та включення в класифікаційні таблиці при інтерпретації даних, отриманих у ході державного моніторингу вод.

Практичне значення отриманих результатів. Встановлено перебудови в таксономічному складі, чисельності, біомасі, первинній продукції фітоепіфітону, які виникають у результаті дії механізмів гомеостазу у відповідь на зміни екологічних умов і можуть бути використані у якості репрезентативних біологічних показників регіональних і глобальних змін водного середовища.

Найбільш інформативними показниками, які можуть бути рекомендовані для моніторингу кліматичних змін, є співвідношення *Bacillariophyta*, *Chlorophyta*, *Cyanobacteria* у таксономічному складі та біомасі фітоепіфітону, валова первинна продукція, *A/R*-співвідношення та добові *P/B*-коефіцієнти.

Показано, що чисельність чи біомаса діатомових водоростей з родини *Rhopalodiaceae* може слугувати репрезентативним індикатором зниження співвідношення N:P і мати практичне застосування для оцінки і моніторингу забруднення водойм і водотоків басейну Дніпра біогенними елементами.

Вперше для басейну Дніпра за натурними даними з фітоепіфітону проведено вибір референційних ділянок та ділянок з умовами, наближеними до природних, для таких типів МПВ: велика річка на низовині в органічних породах в екорегіоні Східні рівнини; середнє озеро на низовині середнє за глибиною в органічних породах в екорегіоні Східні рівнини; дуже велика річка на низовині в силікатних породах в екорегіоні Східні рівнини; дуже велика річка на низовині в силікатних породах в екорегіоні Понтійська провінція; кандидати в істотно змінені МПВ.

Наведений в Додатку список видів, включаючи 15 нових видів, розширює список флори водоростей України.

Особистий внесок здобувача. Здобувачка обґрунтувала назву теми, мету, основні завдання роботи, освоїла необхідні методи дослідження, провела відбір та камеральне опрацювання проб фітоепіфітону, постановку дослідів із визначення первинної продукції фітоепіфітону, здійснила математичну обробку та узагальнення

отриманого натурного матеріалу, сформулювала основні положення роботи та висновки, особисто або у співавторстві підготувала до друку наукові праці, у яких викладено основний матеріал дисертаційної роботи. Права співавторів публікацій при написанні дисертації не порушені.

Апробація матеріалів дисертації. Основні положення роботи доповідались на V, VII, VIII з'їздах Гідроекологічного товариства України (Житомир, 2010; Київ, 2015, 2019); XIII Міжнародній науково-практичній конференції «Екологія. Людина. Суспільство» (Київ, 2010); Науково-практичній конференції «Сучасна гідроекологія: місце наукових досліджень у вирішенні актуальних проблем» (Київ, 2015); VI International Conference “Advances in Modern Phycology” (Kyiv, 2019), Міжнародному семінарі «Водоймище-охолоджувач Чорнобильської АЕС на стадії виведення з експлуатації: екосистемні та радіоекологічні дослідження» (Київ, 2017); Міжнародному семінарі МАГАТЕ із розгляду підсумків робіт по виведенню із експлуатації ставка-охолоджувача ЧАЕС (Київ, 2019). Також результати досліджень представлені в наукових збірках, матеріалах з'їздів і конференцій: Херсон, 2008; Санкт-Петербург, 2010; Київ, 2011; Борок, 2013; Заліщики, 2014; Житомир, 2017; Київ, 2017, 2018.

Публікації. Основні положення дисертаційної роботи відображено в 40 наукових публікаціях, із них 23 – у фахових виданнях (у тому числі 4 колективні монографії, 12 статей – у закордонних виданнях, індексованих у базах даних Web of Science Core Collection та/або Scopus, з яких 9 статей опубліковано в журналах 3-го квартилю і 1 статтю – в журналі 2-го квартилю).

Структура та обсяг дисертації. Дисертація складається зі вступу, 9 розділів, висновків, списку використаних джерел, який нараховує 343 найменування, у тому числі 177 найменувань іноземною мовою, і додатків. Робота містить 40 таблиць і 100 рисунків. Обсяг основного тексту дисертації складає 271 сторінку, загальний обсяг роботи – 408 сторінок.

ОСНОВНИЙ ЗМІСТ РОБОТИ

МЕТОДОЛОГІЧНІ ПІДХОДИ І МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕННЯ

Під фітоепіфітоном ми розуміємо водорості, які розвиваються на підводних частинах вищих водяних рослин (ВВР). Фітоепіфітон – це компонент перифітону, який в свою чергу являє собою екологічне угруповання гідробіонтів на розділі фаз «вода – твердий субстрат» і є важливим елементом глобальних контурних структур гідросфери (Зайцев, 2015, Протасов, 2011).

До фітоепіфітону відносили всі водорості, виявлені в складі зависі, змитої з підводної поверхні ВВР (Gosselain et al., 2005). Це зумовлено такими причинами:

1. Доведено (Протасов, 1994, 2011), що перифіталь створює сприятливі умови для розвитку як постійно прикріплених, так і рухливих форм.

2. З огляду на принцип фазного поділу біотопів гідробіонтів, біотопом перифітону є не тільки твердий субстрат, але й двофазна система «субстрат – вода». Тому розділення біоти, яка живе в одному біотопі, на прикріплені організми і організми, які живуть навколо субстрату, не є правомірним (Протасов, 1994).

3. Організми гідросфери можна розташувати в умовному адаптаційному градієнті, серед них немає ані абсолютно вузькоспеціалізованих, ані абсолютно «універсальних» форм. Тому існування угруповань, які складаються виключно з «типових представників» є малоімовірним (Протасов, 2008).

4. Доведено (Оксиюк и др., 2005, Давидов, Ларіонова, 2019), що алохтонні форми, які потрапляють до донних альгоценозів з інших біотопів шляхом осідання, міграції чи випадково, можуть домінувати в таких альгоценозах за чисельністю та біомасою. Аналогічна закономірність правомірна і для фітоепіфітону (Zadorozhna, Semeniuk, Shcherbak, 2017).

5. Планктонні і бентосні форми, потрапляючи до фітоепіфітону, беруть участь у первинній продукції, деструкції органічних речовин та формуванні кількісних показників цих водоростевих угруповань.

Матеріалом для написання дисертації послуговували дані натурних досліджень, виконаних на різнотипних водоймах і водотоках басейну Дніпра з 2008 по 2019 рр.:

– каскад Дніпровських водосховищ (Київське, Канівське, Кременчуцьке, Кам'янське, Дніпровське і Каховське). Дослідження проводились у рамках планових тем Інституту гідробіології НАН України, а також у ході комплексної гідроекологічної експедиції по Дніпровському каскаду, організованої Українським гідрометеорологічним інститутом ДСНС України і НАН України¹;

– Нижній Дніпро від с. Іванівка до рукава Рвач²;

– водойма Дніпровсько-Бузької естуарної екосистеми на прикладі Кардашинського лиману, який включає природну та штучну підсистему;

– Верхня Прип'ять з допливом Стохід і русловими озерами Люб'язь, Нобель³;

– акваторія Нижньої Сули і Сульської затоки Національного природного парку (НПП) «Нижньосульський» та прилеглої ділянки Кременчуцького водосховища;

– Водоймище-охолоджувач Чорнобильської АЕС (ВО ЧАЕС) і озера зони відчуження Глибоке і Далеке⁴.

Проби фітоепіфітону відбирали з ВВР різних екологічних груп, домінуючих у досліджуваних водних об'єктах: повітряно-водяних (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Typha angustifolia* L., *Scirpus lacustris* L.), із плаваючим листям (*Nuphar lutea* (L.) Smith, *Nymphaea alba* L., *Trapa natans* L.) і занурених (*Potamogeton perfoliatus* L., *Potamogeton pectinatus* L., *Ceratophyllum demersum* L., *Sagittaria*

¹ Авторка висловлює щиро вдячність Директору Українського гідрометеорологічного інституту ДСНС України і НАН України (УкрГМІ) – член-кореспонденту НАН України, д. геогр. н. Осадчому В.І. за наукове керівництво і надану можливість участі в експедиції по Дніпровському каскаду на НДС «Георгій Готовчиць»; керівнику експедиції – завідувачу лабораторії моніторингових досліджень УкрГМІ Канівцю В.В. за допомогу у відборі проб фітоепіфітону.

² Висловлюємо глибоку вдячність д. с.-г. н., проф. Шерману І.М. і к. б. н., доц., завідувачу кафедри водних біоресурсів та аквакультури Херсонського державного аграрного університету, Кутіщеву П.С. за спільні дослідження по Дніпровсько-Бузькій естуарній екосистемі та відбір проб фітоепіфітону Нижнього Дніпра.

³ Авторка щиро вдячна к. б. н. Клецову М.Л. за допомогу у відборі проб фітоепіфітону на Верхній Прип'яті, її заплавно-руслових озерах, акваторії НПП «Нижньосульський» та прилеглій ділянці Кременчуцького водосховища.

⁴ Авторка висловлює щиро подяку завідувачу відділу водної радіоекології Інституту гідробіології НАН України, д. б. н., проф. Гудкову Д.І. та с. н. с., к. б. н. Кагляну О.Є. за відбір проб фітоперіфітону на ВО ЧАЕС та озерах зони відчуження.

sagittifolia L., *Myriophyllum spicatum* L.)⁵. Відбір та камеральне опрацювання проб виконували відповідно до загальноприйнятих методів (Методи..., 2006).

Проби опрацьовували під світловим мікроскопом МББ-1А з окуляром 7×, об'єктивами 40×, 90× (імерсійний), а також під світловим мікроскопом Ахіо Imager А1 Центру колективного користування Інституту гідробіології НАН України⁶.

З метою уточнення таксономічного складу діатомових водоростей Дніпровського каскаду і Нижнього Дніпра та виявлення нових видів для флори України було проведено комплексне дослідження із паралельним застосуванням методів світлової та електронної мікроскопії (Shcherbak, Genkal, Semenyuk, 2019)⁷.

Біомасу фітоепіфітону розраховували на одиницю площі рослин-субстратів і на одиницю абсолютно сухої маси (АСМ). Інтенсивність первинної продукції фітоепіфітону і деструкції органічних речовин визначали склянковим методом у кисневій модифікації (Semenyuk, Shcherbak, 2016). Енергетичний еквівалент сирової біомаси водоростей було прийнято за 3,34 кДж/г (Макаревич, 1985), а енергетичний еквівалент кисню – за 14,67 кДж/г (Киевское водохранилище, 1972).

Із гідрохімічних показників авторка визначала концентрацію розчинного у воді кисню за методом Вінклера. Дані щодо вмісту у воді Київського і Канівського водосховищ неорганічних форм азоту, фосфору та мінералізації води Кардашинського лиману люб'язно надані м. н. с. Лінчук М.І., а гідрохімічний режим Верхньої Прип'яті і мінералізацію води Нижнього Дніпра визначала с. н. с., к. геогр. н. Морозова А.О, за що висловлюємо їм щиро подяку.

Для оцінки взаємодії між фітопланктоном та фітоепіфітоном було використано матеріали по фітопланктону Київського і Канівського водосховищ (Zadogozhna, Semeniuk, Scherbak, 2017), Кардашинського лиману і ВО ЧАЕС⁸.

Біоіндикацію мінералізації води за фітоепіфітоном проводили з використанням систем галобності (Барінова и др., 2019, Van Dam et al., 1994).

Таксономічну номенклатуру водоростей наведено згідно з міжнародним електронним каталогом AlgaeBase (Guiry, Guiry, 2020). Статистичний аналіз даних виконували за допомогою комп'ютерних програм Past 1.32, Statistica 6.0

РОЗВИТОК ФІТОЕПІФІТОНУ ВОДОЙМ І ВОДОТОКІВ БАСЕЙНУ ДНІПРА ЗАЛЕЖНО ВІД ВПЛИВУ ПРИРОДНИХ ЧИННИКІВ

У розділі проаналізовано ключові природні чинники, що визначають якісний склад, кількісний розвиток і продуктивність фітоепіфітону басейну Дніпра.

⁵ Авторка вдячна с. н. с., к. б. н. Цапліній К.М. за допомогу у виборі угруповань домінуючих видів ВВР, визначенні їхнього проективного покриття, а також за матеріали щодо запасів ВВР Київського водосховища, використані для оцінки біопродукційного потенціалу фітоепіфітону.

⁶ Авторка щиро дякує завідувачу лабораторії біологічно активних сполук «Центр колективного користування», с. н. с., к. б. н. Коновцю І.М., а також с. н. с., к. б. н. Старосилі Є.В. за консультації та допомогу в роботі з мікроскопом Ахіо Imager А1.

⁷ Висловлюємо глибоку вдячність гол. н. с. Інституту біології внутрішніх вод РАН, д. б. н. Генкалу С.І. за визначення таксономічної приналежності діатомових водоростей Дніпровського каскаду методом скануючої та трансмісійної електронної мікроскопії.

⁸ Авторка щиро вдячна д. б. н., проф. Щербаку В.І. за люб'язно надані матеріали по фітопланктону водосховищ Дніпровського каскаду, Кардашинського лиману і ВО ЧАЕС.

Прозорість води. Доведено наявність достовірної позитивної залежності між прозорістю води та інтенсивністю валової первинної продукції фітоепіфітону ($R^2 = 0,73$) і між прозорістю води та A/R -співвідношенням ($R^2 = 0,81$) (Semenyuk, Scherbak, 2016). За мінімальної прозорості води (0,50–0,75 м) інтенсивність валової продукції складала 0,06–0,21 ($0,13 \pm 0,07$) мг $O_2/10 \text{ см}^2$ площі рослини \times добу, а співвідношення A/R – 0,03–0,11 ($0,07 \pm 0,02$) \times добу. При підвищенні прозорості води до 1,60–1,70 м валова первинна продукція досягала 1,31–1,54 ($1,42 \pm 0,11$) мг $O_2/10 \text{ см}^2$ \times добу, а співвідношення A/R – 0,94–1,67 ($1,28 \pm 0,08$) \times добу.

Встановлені закономірності пояснюються тим, що низька прозорість води перешкоджає надходженню енергії світла у водну товщу, а це в свою чергу може пригнічувати продукційні процеси, навіть коли інші ресурси (наприклад, біогенні елементи) присутні в надлишку і доступні для водоростей (Cano et al., 2012, Greenwood, Rosemond, 2005, Hansson, 1992, Oliveria et al., 2010).

Встановлено, що висока продуктивність фітоепіфітону характерна для «режиму прозорої води», а низька – для «режиму високої каламутності». Оскільки каламутність води є в першу чергу функцією рясності фітопланктону (Протасов, Новоселова, 2015), розвиток цих угруповань проходить у «протифазі».

З огляду на те, що Дніпровський каскад характеризується великою акваторією і гетерогенністю біотопів, він може розглядатись як мозаїка ділянок із різними альтернативними стабільними режимами, які змінюють один одного в просторі і часі. Таким чином, «теорія альтернативних стабільних режимів» (Scheffer, Carpenter, 2003) є правомірною для водойм і водотоків басейну Дніпра.

Гідрологічні чинники. Вплив гідрологічних чинників на фітоепіфітон досліджувався на прикладі Київського водосховища і гідроекосистеми НПП «Нижньосульський», яка включає акваторії р. Сули, Сульської затоки і прилеглої частини Кременчуцького водосховища.

По поздовжньому профілю Київського водосховища при переході від лотичних умов до лентичних відбувається зміна видового складу фітоепіфітону, збільшується його видове багатство, чисельність і біомаса. Наприклад, у лотичних умовах на рогозі вузьколистому було виявлено 19–20 в. в. т., включаючи номенклатурний тип виду, а в умовах, близьких до лентичних, – 32–65. Біомаса фітоепіфітону на рогозі вузьколистому в річковій частині водосховища складала від 0,01 до 0,07 мг/10 см^2 площі рослини, а в озерно-річковій і озерній частині зростала на порядок – до 0,74–3,18 мг/10 см^2 (Semenyuk, Shcherbak, 2017).

Подібні закономірності були зареєстровані і для акваторії НПП «Нижньосульський» Кременчуцького водосховища. Так, незалежно від сезону, найнижчу біомасу фітоепіфітону (0,03–0,46 мг/10 см^2) було відмічено на річковій ділянці гідроекосистеми, більш високу – на озерно-річковій (0,24–1,80 мг/10 см^2) і найвищу – на озерно-острівній (0,50–4,31 мг/10 см^2) (Semenyuk, Shcherbak, 2017).

Результати наших досліджень підтверджуються і літературними даними (Таращук, 2009, Shevchenko et al., 2019, Law, 2011, Stevenson, 1996).

Мінералізація води. Комплексні натурні дослідження впливу мінералізації води на фітоепіфітон проводились на Нижньому Дніпрі, якому притаманні значні коливання мінералізації, пов'язані зі змінно-нагінними явищами, які призводять до

надходження клину солоної води з Дніпровсько-Бузького лиману до рукава Рвач. У період наших досліджень мінералізація води Нижнього Дніпра змінювалась від 268,2 мг/дм³ (прісна вода) до 2254,06 мг/дм³ (міксо-олігогалинна вода), зростаючи від пригирлової ділянки Дніпра до рукава Рвач, а в часовому аспекті – від початку літа до осені (Семенюк, Морозова, Шерман, Кутіщев, 2020).

Встановлено, що біоіндикаційні характеристики фітоепіфітону достовірно віддзеркалюють коливання мінералізації води Нижнього Дніпра у просторі і часі. У просторовому аспекті встановлено підвищення діатомових індексів галобності, розрахованих за (Van Dam et al., 1994), вниз за течією, а в часовому аспекті – від червня до жовтня. Репрезентативність діатомових індексів як показників надходження клину солоної води з лиману до Пониззя Дніпра підтверджується позитивною кореляцією між мінералізацією води та індексом галобності ($r = 0,92$; $p < 0,0001$).

Не менш інформативним біологічним показником, який відображає зміну мінералізації води, є відсоткове співвідношення видів-індикаторів галобності. Так, встановлено достовірну кореляцію між мінералізацією води та такими показниками: часткою видів-індиферентів у біомасі фітоепіфітону ($r = -0,67$ при $p = 0,03$); часткою видів-галофілів ($r = 0,65$ при $p = 0,04$); часткою видів-мезогалобів ($r = 0,79$ при $p = 0,007$).

Інформативність біоіндикаційних характеристик фітоепіфітону підтверджується даними, отриманими іншими дослідниками на Київському, Канівському водосховищах (Klochenko, Shevchenko, 2019) та водоймах дендропарку Олександрія (Shevchenko et al., 2018).

Таким чином, доведено, що фітоепіфітон чутливо реагує на зміни природних абіотичних чинників зміною своїх якісних, кількісних та продукційних показників.

ВІДГУК ФІТОЕПІФІТОНУ НА ВПЛИВ АНТРОПОГЕННИХ ЧИННИКІВ

Найменш вивченими аспектами проблеми антропогенного впливу на фітоепіфітон водних екосистем басейну Дніпра залишаються: вплив біогенних елементів, особливо співвідношення N:P, на фітоепіфітон, а також відгук фітоепіфітону на крупномасштабне спрацювання рівня води.

Значення біогенних елементів для вегетації фітоепіфітону. Встановлено достовірну пряму кореляцію між валовою первинною продукцією фітоепіфітону і вмістом нітратів ($r = 0,88$ при $p = 0,008$) (Semenyuk, Shcherbak, 2017) (рис. 1 а). Аналогічна закономірність характерна і для співвідношення продукційно-деструкційних процесів – A/R ($r = 0,90$ при $p = 0,005$), а також добових P/B -коефіцієнтів фітоепіфітону ($r = 0,80$ при $p = 0,03$).

Аналіз залежності продукційних характеристик фітоепіфітону від вмісту фосфатів показав, що вона має більш складний, поліноміальний характер з максимумами продуктивності за вмісту фосфатів 0,051–0,086 мг P/дм³ і зниженням продуктивності при відхиленні від цього діапазону (рис. 1 б).

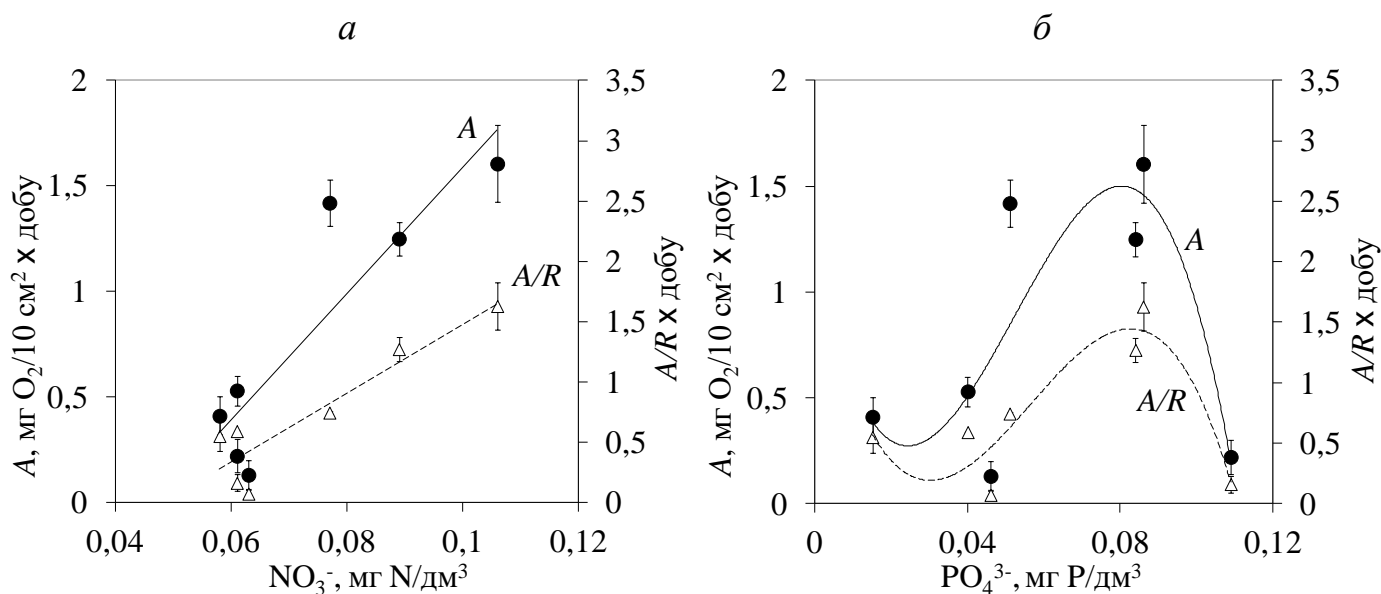


Рис. 1. Залежність інтенсивності валової первинної продукції (A) і співвідношення продукційно-деструкційних процесів (A/R) фітоепіфітону на рдеснику пронизанолістому в Київському водосховищі від вмісту нітратів (а) і фосфатів (б) (Semenyuk, Shcherbak, 2017).

Дана закономірність пояснюється тим, що за високих концентрацій фосфору у воді інтенсивно розвивається фітопланктон. У конкуренції за енергію світла фітопланктон має перевагу перед перифітоном, тому в евтрофних водоймах лімітуючим чинником для первинної продукції фітоперифітону є не вміст фосфатів, а доступна сонячна радіація (Hansson, 1988, Lalonde, Downing, 1991, Vadeboncoeur, Steinman, 2002).

Відгук фітоепіфітону на зміни біогенного режиму. На сучасному етапі розвитку дніпровських водосховищ спостерігається зниження концентрації неорганічних форм азоту і підвищення вмісту фосфору фосфатів, і відповідно зменшення співвідношення N:P (Shcherbak et al., 2016, Yakushin et al., 2017). З огляду на це, важливо оцінити відгук водоростевих угруповань на цей процес.

Показано (Bulgakov, Levich, 1999), що при низькому співвідношенні N:P і лімітуванні азоту у водному середовищі водорості, здатні асимілювати атмосферний азот, отримують конкурентну перевагу. Зокрема, до них належать гетероцистні *Cyanobacteria*, наприклад представники родів *Anabaena*, *Nostoc*.

Відомо (Marks, Power, 2001, Müller, 1999, Trapp et al., 2012), що діатомові водорості з родини *Rhopalodiaceae* (види родів *Epithemia* Kützing і *Rhopalodia* O. Müller) можуть розвиватись в умовах низького співвідношення N:P. Це зумовлено присутністю в їхніх клітинах азотфіксуючих ендосимбіонтів, які ведуть своє походження від *Cyanobacteria* із роду *Cyanothece* (Nakayama et al., 2010, Trapp et al., 2012). Ендосимбіонти забезпечують діатомову водорість азотистими сполуками, завдяки чому діатомеї з родів *Epithemia*, *Rhopalodia* можуть отримувати конкурентну перевагу в умовах лімітування сполук азоту.

Для того, щоб оцінити, чи спостерігається така закономірність у водних екосистемах басейну Дніпра і чи підвищується біомаса водоростей із родів

Epithemia і *Rhopalodia* при зниженні співвідношення N:P, було співставлено міжрічну динаміку цих показників у Київському водосховищі (рис. 2).

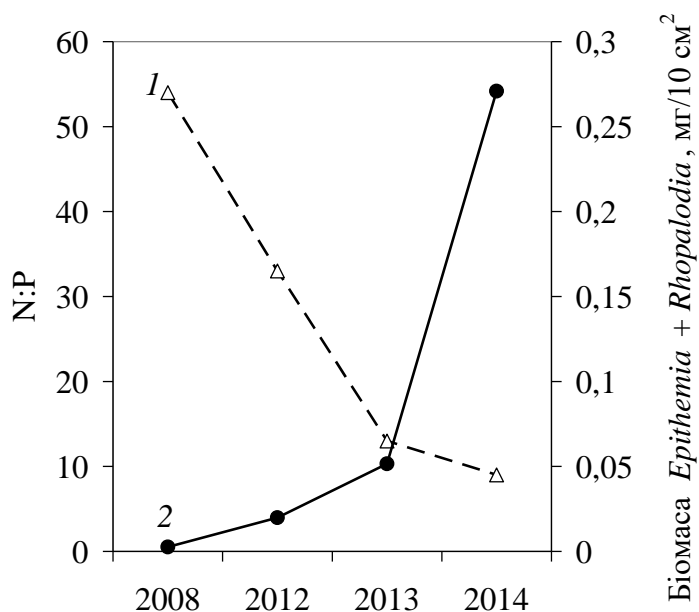


Рис. 2. Міжрічна динаміка співвідношення азоту і фосфору (1) і сумарної біомаси представників родів *Epithemia* і *Rhopalodia* (2) у фітоепіфітоні на рдеснику пронизанолистому у Тетерівській затоці в Київському водосховищі (Semenyuk, Shcherbak, 2017).

Встановлено, що при зниженні співвідношення N:P з 2008 по 2014 рр. (з 54 до 9) спостерігалось зростання сумарної біомаси *Epithemia spp.* і *Rhopalodia spp.* з 0,003 до 0,271 мг/10 см² (Semenyuk, Shcherbak, 2017) (див. рис. 2).

Отже, при зменшенні співвідношення N:P у воді Київського водосховища види з родини *Rhopalodiaceae*, здатні фіксувати атмосферний азот, отримують конкурентну перевагу у фітоепіфітоні.

Підвищення чисельності або біомаси цих водоростей в свою чергу може слугувати репрезентативним біоіндикатором зниження співвідношення N:P, який може бути застосований для оцінки якості води і стану водних екосистем басейну Дніпра.

Реакція фітоепіфітону на спрацювання рівня води ВО ЧАЕС.

Встановлено, що спрацювання рівня води у ВО ЧАЕС призвело до зменшення кількісного розвитку фітоперіфітону. До зниження рівня водоймища (станом на літо 2013 р.) біомаса фітоперіфітону складала 32,470±5,385 мг/10 см² площі субстрату. Після початку спрацювання рівня у ВО ЧАЕС біомаса знизилась майже втричі. Так влітку 2016 р. середня біомаса становила 9,854±3,030 мг/10 см², влітку 2017 р. – 10,682±2,084 мг/10 см², і влітку 2018 р. – 9,789±2,168 мг/10 см². Вважаємо, що зменшення біомаси фітоперіфітону зумовлено антропогенним чинником (зниженням рівня води), опосередкованим дією біологічного чинника – «цвітінням» води синьозеленими водоростями з родів *Dolichospermum*, *Aphanizomenon*, *Cuspidothrix*, *Microcystis* (Щербак, Семенюк, Задорожна, 2018).

Гідробіологічні процеси, які відбуваються у ВО ЧАЕС внаслідок зниження рівня води, добре узгоджуються з теорією «альтернативних стабільних станів» (Scheffer, Van Nes, 2007, Janssen et al., 2014). Вважаємо, що спрацювання рівня води виступило екстремальним явищем, яке зумовило зміну «альтернативного стабільного стану» водоймища. Так, у результаті зменшення об'єму води у ВО ЧАЕС зросла концентрація біогенних елементів, прискорилося прогрівання водної товщі навесні, зменшились зарості ВВР. Усе це призвело до інтенсифікації розвитку фітопланктону, зниження прозорості води і зменшення біомаси контурних водоростевих угруповань. Можна стверджувати, що на даний час відбувається

перехід водойми з «режиму прозорі води» до «режиму високої каламутності», тобто «деконтуризація» водойми – термін, запропонований О.О. Протасовим (Protasov, 2014). Аналогічні процеси переходу водойми до «режиму високої каламутності» внаслідок зниження її рівня відомі для оз. Севан в Armenії (Parparov, 1990), оз. Констанц у Німеччині, оз. Кінерет в Ізраїлі, оз. Біва в Японії (Zohary, Ostrovsky, 2011).

Важливим наслідком спрацювання ВО ЧАЕС є погіршення якості води у ньому. Так, показано, що ВО ЧАЕС характеризується достовірно вищими величинами індексу сапробності фітоепіфітону ($1,41-2,35$, у середньому $1,92\pm 0,02$), ніж природні озера Глибоке і Далеке ($1,21-2,10$, у середньому $1,62\pm 0,02$). Дані озера, як і ВО ЧАЕС, знаходяться в заплаві р. Прип'ять, але не підлягали крупномасштабному спрацюванню рівня.

Таким чином, у сучасних умовах вплив антропогенних чинників на фітоепіфітон водних екосистем басейну Дніпра в найбільшій мірі проявляється в зміні біогенного режиму, зокрема зниженні вмісту азоту, підвищенні вмісту фосфору і зменшенні співвідношення N:P. Відгуком фітоепіфітону є адаптація до поглинання атмосферного азоту шляхом збільшення кількісного розвитку видів з азотфіксуючими ендосимбіонтами. Іншим важливим аспектом антропогенного впливу є крупномасштабне спрацювання рівня води, що призводить до суттєвої перебудови водоростевих угруповань та переходу водойми з «режиму прозорі води» до «режиму високої каламутності».

ЗВ'ЯЗОК ФІТОЕПІФІТОНУ З БІОТИЧНИМИ ЧИННИКАМИ

Вплив ВВР на фітоепіфітон. *Розвиток фітоепіфітону на рослинах-субстратах різних екологічних груп.* У Київському водосховищі таксономічне багатство фітоепіфітону на занурених рослинах було достовірно вищим (39 ± 3 видів), ніж на повітряно-водяних (26 ± 3 видів) і рослинах з плаваючим листям (27 ± 2 видів). Це пояснюється тим, що занурені рослини характеризуються складною архітектурою та найбільшим співвідношенням поверхні до маси.

Біомаса фітоепіфітону в розрахунку на одиницю маси рослин-субстратів була найменшою на повітряно-водяних рослинах ($3,70\pm 1,62$ мг/г АСМ), більшою – на рослинах з плаваючим листям ($10,99\pm 3,40$ мг/г АСМ) і найбільшою – на занурених ($57,63\pm 10,59$ мг/г АСМ).

У той же час, при порівнянні біомаси фітоепіфітону на одиницю поверхні ВВР достовірних відмінностей не спостерігалось. Так, на повітряно-водяних рослинах біомаса фітоепіфітону складала $0,84\pm 0,34$ мг/10 см², на рослинах з плаваючим листям – $0,85\pm 0,25$ мг/10 см² і на занурених – $0,92\pm 0,18$ мг/10 см². Аналогічні результати одержані й іншими дослідниками (Klochenko, Shevchenko, 2017), отже на кількісний розвиток фітоепіфітону більшою мірою впливають інші екологічні чинники (такі як температура води, прозорість води, гідрологічний режим, вміст біогенних елементів), а екологічна група рослин-субстратів має підпорядковане значення. Крім того, в басейні Дніпра більшість водних екосистем є евтрофними, і відомо, що в евтрофних водоймах вплив рослин-субстратів на фітоепіфітон є менш

значимим, ніж у водоймах низького рівня трофності (Karosienė, Kasperovičienė, 2012, Lalonde, Downing, 1991, Wetzel, 2001).

Вплив проєктивного покриття рослин-субстратів. Проєктивне покриття ВВР є важливим чинником, який визначає режим освітлення у заростях і, відповідно, кількісний розвиток фітоепіфітону.

Доведено, що для повітряно-водяних рослин роль проєктивного покриття у формуванні світлового режиму є домінуючою, що підтверджується оберненою кореляцією між їхнім проєктивним покриттям і біомасою фітоепіфітону ($r = -0,71$; $p = 0,009$) (рис. 3). Це пояснюється тим, що рослини цієї екологічної групи мають розвинену надводну частину, яка екранує товщу води від світла.

У той же час, для занурених рослин достовірної кореляції між проєктивним покриттям і біомасою фітоепіфітону не встановлено. Це пов'язано з тим, що у формуванні світлового режиму у заростях занурених рослин збільшується роль іншого чинника – прозорості води.

На основі узагальнення багаторічних натурних даних запропоновано умовну 5-бальну шкалу, яка дозволяє характеризувати режим освітлення в заростях занурених рослин за комплексним впливом проєктивного покриття і прозорості води. За цією шкалою проєктивне покриття переводиться в бали таким чином: $\leq 20\%$ – 5 балів; 21–40% – 4 бали; 41–60% – 3 бали; 61–80% – 2 бали; $\geq 81\%$ – 1 бал. Прозорість води переводиться в бали таким чином: $\geq 1,7$ м – 5 балів; 1,3–1,6 м – 4 бали; 0,9–1,2 м – 3 бали; 0,5–0,8 м – 2 бали; $\leq 0,4$ м – 1 бал. Сумарна кількість балів проєктивного покриття і прозорості води є інтегральним показником «режиму освітлення» для станції спостереження. Репрезентативність шкали підтвердилась прямою кореляцією між «режимом освітлення» в балах і біомасою фітоепіфітону на рдеснику пронизанолістому в Київському водосховищі ($r = 0,56$; $p = 0,02$).

Отже, новизна запропонованої системи полягає в тому, що вона дає можливість комплексної експрес-оцінки режиму освітлення в заростях занурених рослин із урахуванням різних чинників: біотичного – проєктивного покриття і абіотичного – прозорості води. Така експрес-оцінка допомагає з'ясувати причини відмінностей у кількісних показниках водоростевих угруповань, що є особливо актуальним при проведенні порівняльних досліджень, а також при оцінці стану водних екосистем та їхнього трофічного рівня.

Взаємодія в системі «фітопланктон ↔ фітоепіфітон». На основі результатів комплексних натурних досліджень детально розглянуто взаємовплив між

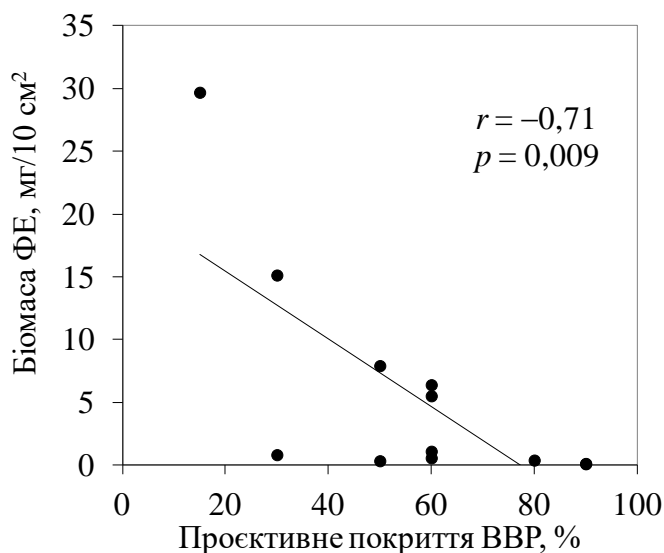


Рис. 3. Обернена залежність між проєктивним покриттям очерету звичайного та біомасою фітоепіфітону в Дніпровському каскаді.

фітопланктоном і фітоепіфітоном (Zadorozhna, Semeniuk, Shcherbak, 2017). Доведено, що фітопланктон і фітоепіфітон не є ізольованими угрупованнями, а формують динамічну систему. Наявність спільних видів у планктоні та епіфітоні зумовлена такими причинами:

1) евритопністю видів;

2) седиментацією водоростей із планктону на поверхню ВВР під час «цвітіння» води. Аналогічну закономірність встановлено для фітоперифітону річок Фенноскандії (Комулайнен, 2005), а також для фітобентосу Канівського водосховища і водойм Києва (Оксиук и др., 2008, Давидов, Ларіонова, 2019);

3) переходом епіфітних видів до планктону завдяки гідрологічним процесам.

Показано, що впродовж вегетаційного періоду між фітопланктоном і фітоепіфітоном спостерігалась «протифазність» (рис. 4). Максимуми біомаси фітопланктону відмічені влітку, фітоепіфітону – восени.

Вважаємо, що ця «протифазність» зумовлена:

– різними оптимумами температури для вегетації фітопланктону і фітоепіфітону, які в свою чергу визначаються структурою даних угруповань. Так, фітоепіфітон характеризується більшою часткою *Vacillariophyta* і меншою часткою *Cyanobacteria* і *Chlorophyta* ніж фітопланктон. Тому оптимальна температура для фітопланктону є вищою, ніж для фітоепіфітону, що також було встановлено для водосховищ Волги (Минеєва, Метелева, 2019);

– екрануванням епіфітону планктоном під час «цвітіння» води, особливо це характерно для високоевтрофних водосховищ, таких як Кременчуцьке.

Роль фітоепіфітону в структурі автотрофної ланки природно-штучної водойми Дніпровсько-Бузької естуарної екосистеми. На прикладі природно-штучної водойми Дніпровсько-Бузької естуарної екосистеми, яка складається з природного Кардашинського лиману і гідрологічно зв'язаного з ним штучного кар'єру, утвореного через видобуток піску, оцінено роль фітоепіфітону у структурі автотрофної ланки. Показано, що природна і штучна підсистеми суттєво відрізняються за комплексом екологічних чинників, що, відповідно, впливає на роль фітоепіфітону в автотрофній ланці кожної з них (Shcherbak, Sherman, Semeniuk, Kutishchev, 2020).

Так, у мілководному лимані фотична зона охоплює всю водну товщу і йому притаманне високе видове багатство ВВР різних екологічних груп. Вздовж усієї берегової лінії формується пояс повітряно-водяних рослин, далі розміщуються

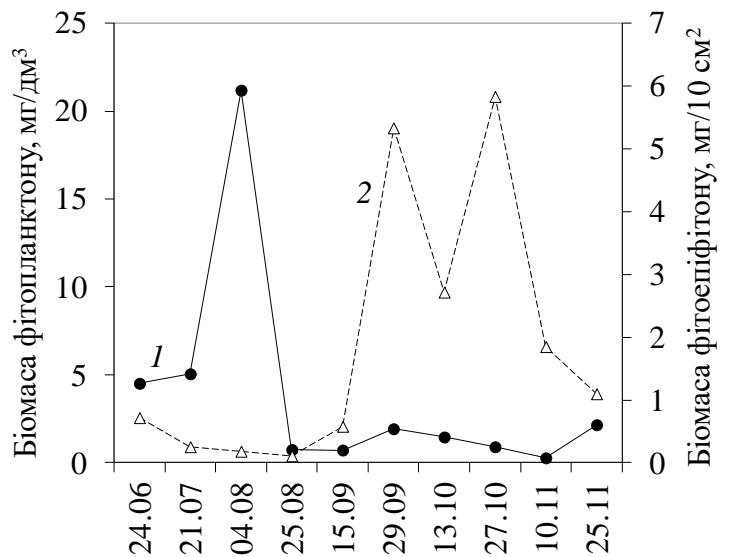


Рис. 4. «Протифазність» біомаси фітопланктону (1) і фітоепіфітону (2) у річковій частині Канівського водосховища (Zadorozhna, Semeniuk, Shcherbak, 2017).

рослини із плаваючим листям, а замикаючий пояс утворюють занурені рослини. Лиман може розглядатись як модель «режиму прозорості води» та відрізняється високим таксономічним багатством і кількісними показниками фітоепіфітону. У більш «молодій» підсистемі кар'єру, який є глибоководним і характеризується різким збільшенням глибин, видовий склад ВВР досить бідний і представлений переважно повітряно-водними рослинами. Фотична зона у кар'єрі охоплює до 50% водної товщі. Тому в підсистемі кар'єру, який можна розглядати як модель «режиму високої каламутності», частка фітоепіфітону в структурі автотрофної ланки значно менша, ніж у підсистемі лиману (Семенюк, Щербак, Шерман, Кутіщев, 2020).

Таким чином, як ВВР, так і планктонні водорості екранують фітоепіфітон, що підтверджується оберненою кореляцією між проєктивним покриттям ВВР і біомасою фітоепіфітону, а також протифазністю у розвитку фітопланктону і фітоепіфітону. Вперше запропоновано методичний підхід для комплексної експрес-оцінки режиму освітлення в заростях занурених рослин, яка враховує вплив проєктивного покриття ВВР і прозорості води.

ЗАКОНОМІРНОСТІ КОНТИНУАЛЬНОСТІ І ДИСКРЕТНОСТІ ФІТОЕПІФІТОНУ РІЗНОТИПНИХ ЕКОСИСТЕМ БАСЕЙНУ ДНІПРА

Континуальність і дискретність фітоепіфітону різнотипних водойм і водотоків басейну Дніпра. Натурними дослідженнями упродовж 2008–2019 рр. у фітоепіфітоні басейну Дніпра в цілому було виявлено 715 видів водоростей, представлених 743 в. в. т., включаючи номенклатурний тип виду, які належали до 263 родів, 116 родин, 56 порядків, 20 класів і 8 відділів: Cyanobacteria (13% від загальної кількості видів), Bacillariophyta (41%), Cryptophyta (1%), Miozoa (2%), Ochrophyta (6%), Charophyta (10%), Chlorophyta (22%), Euglenozoa (5%).

Встановлено континуально-дискретний характер розподілу таксономічного багатства фітоепіфітону басейну Дніпра. Континуальність пов'язана із географічним розташуванням, гідрологічним зв'язком між водоймами і водотоками чи їх генезисом. Це проявляється в тому, що в усіх досліджуваних екосистемах найбільшою флористичною часткою представлені родини Bacillariaceae, Gomphonemataceae, Symbellaceae, Naviculaceae, і роди *Nitzschia*, *Gomphonema*, *Symbella*, *Navicula*. Локальна дискретність пояснюється специфічними екологічними умовами конкретних водойм і водотоків: морфометричними характеристикам, гідрологічним, гідрохімічним режимом, впливом населених пунктів (м. Київ, м. Дніпро тощо). Одним із прикладів дискретності може слугувати високе багатство родини *Eunotiaceae* у Верхній Прип'яті, що пов'язано з заболоченістю її водозбору і низькими величинами рН.

Комплексне дослідження (Shcherbak, Genkal, Semeniuk, 2019) із застосуванням трансмісійної та скануючої електронної мікроскопії паралельно зі світловою мікроскопією дозволило уточнити видовий склад діатомових водоростей Дніпровського каскаду і Нижнього Дніпра. Було виявлено 15 видів і в. в. т. діатомових водоростей, нових для флори України: *Achnantheidium jackii* Rabenhorst, *Amphora indistincta* Levkov, *A. micra* Levkov, *Symbella neogena* (Grunow) Krammer, *C. cf. subhimalaspera* Jütter et Van de Vijver, *Encyonema caespitosum* var. *maxima*

Krammer, *E. perelginense* Krammer, *Gomphonema pala* Reichardt, *G. supertergestinum* Reichardt, *Halamphora* cf. *subholsatica* (Krammer) Levkov, *H. thermalis* (Hustedt) Levkov, *Navicula catalanogermanica* Lange-Bertalot et Hofmann, *N. cf. vaneei* Lange-Bertalot, *N. vekhovii* Lange-Bertalot et Genkal, *Nitzschia* cf. *rectirobusta* Lange-Bertalot.

Таким чином, фітоепіфітон характеризується високим таксономічним багатством і представлений 715 видами водоростей. Цю величину можна порівняти з таксономічним багатством дніпровського фітопланктону, яке нараховує 1192 види (Щербак, 2000). Отже, можна стверджувати, що фітоепіфітон відіграє важливу роль у формуванні біорізноманіття басейну Дніпра. Це дозволяє використовувати його у якості репрезентативного біоіндикатора якості води та стану водних екосистем басейну Дніпра.

Фітоепіфітон в системі «річка – руслове озеро – річка». На прикладі Верхньої Прип'яті і великих руслових озер Люб'язь і Нобель встановлено дискретність і континуальність фітоепіфітону в системі «річка – руслове озеро – річка» (Shcherbak, Maistrova, Semenyuk, 2012).

Дискретність проявилась у більшому таксономічному багатстві, чисельності, біомасі фітоепіфітону в русловому озері Люб'язь порівняно з вищерозташованою ділянкою річки (від 30 видів, 322 тис. кл/10 см² і 0,388 мг/10 см² вище озера до 62 видів, 578 тис. кл/10 см² і 0,865 мг/10 см² в оз. Люб'язь). Це зумовлено зменшенням швидкості течії, зміною гідроморфологічних, гідрологічних і гідрохімічних умов. Аналогічна закономірність встановлена і для просторового розподілу фітоепіфітону в системі «р. Прип'ять – оз. Нобель – р. Прип'ять». Крім того, дискретність спостерігається і в співвідношенні видів із різною біотопічною приуроченістю. Так, у лотичних умовах (ділянки р. Прип'ять) переважають епіфітні види, а в лентичних (озера Люб'язь і Нобель) – планктонні.

Континуальність проявилась у подібності домінуючих комплексів фітоепіфітону на різних ділянках гідроекосистеми. Це може пояснюватись гідрохімічними особливостями, спільними для водойм і водотоків Поліського регіону, зокрема низьким рівнем рН, що підтверджується домінуванням видів з родів *Eunotia*, *Closterium*, *Cosmarium*. Ще однією причиною є низький рівень антропогенного впливу на водні екосистеми Верхньої Прип'яті. Це підтверджується результатами сапробіологічного аналізу якості води, згідно з яким у домінуючому комплексі фітоепіфітону присутні χ - та o -сапроби, а індекс сапробності у середньому складає $1,35 \pm 0,10$.

Особливості розподілу фітоепіфітону в системі «лотичні умови – лентичні умови» в головному та внутрішньокаскадному дніпровських водосховищах. На прикладі головного Київського та внутрішньокаскадного Кременчуцького водосховищ встановлено закономірності континуальності і дискретності фітоепіфітону в системі «лотичні умови – лентичні умови» (Щербак, Семенюк, Рудик-Леуская, 2014, Романенко, Якушин, Щербак, ..., Семенюк та ін., 2019).

Спільною ознакою континуальності для головного і внутрішньокаскадного водосховищ є домінування трьох відділів Bacillariophyta, Chlorophyta, Cyanobacteria по всьому поздовжньому профілю екосистеми. Ознака дискретності проявляється в тому, що при переході від лотичних умов до лентичних збільшується таксономічне

багатство, чисельність і біомаса фітоепіфітону, при цьому зменшується частка Bacillariophyta і зростає – Cyanobacteria.

Біопродукційний потенціал фітоепіфітону. На прикладі Київського водосховища оцінено запаси і біопродукційний потенціал фітоепіфітону в сучасний період. Встановлено, що в літній сезон запаси фітоепіфітону Київського водосховища складають 415,10 т сирової речовини або 1388,08 ГДж. За добу фітоепіфітон Київського водосховища продукує 191 т кисню (2801,97 ГДж енергії), а за вегетаційний сезон – 36290 т кисню (532374,30 ГДж енергії). Для наочного представлення біопродуктивності фітоепіфітону можна порівняти його чисту первинну продукцію за рік із потребами людини в кисні. Оскільки людина за рік споживає приблизно 400 кг кисню (Замолотчиков, 2006), фітоепіфітон тільки одного Київського водосховища міг би забезпечити річну потребу в кисні близько 90 тис. людей.

Континуальність і дискретність фітоепіфітону Дніпровського каскаду та Нижнього Дніпра. *Континуальність і дискретність таксономічного складу* можна проілюструвати за допомогою дендрограми видової подібності фітоепіфітону дніпровських водосховищ і Нижнього Дніпра за коефіцієнтом Серенсена (рис. 5).

Континуум проявляється в тому, що водоростеві угруповання Київського, Кременчуцького, Кам'янського, Дніпровського і Каховського водосховищ закономірно розташовуються на дендрограмі в своїй географічній послідовності. Це свідчить про поступові зміни видового складу фітоепіфітону по профілю каскаду у відповідь на градієнт абіотичних чинників – гідрологічних, гідрохімічних, кліматичних умов з півночі на південь України. Континуальність фітоепіфітону Нижнього Дніпра проявляється в тому, що його видовий склад є найбільш подібним до фітоепіфітону вищерозташованого Каховського водосховища ($K_S = 0,58$).

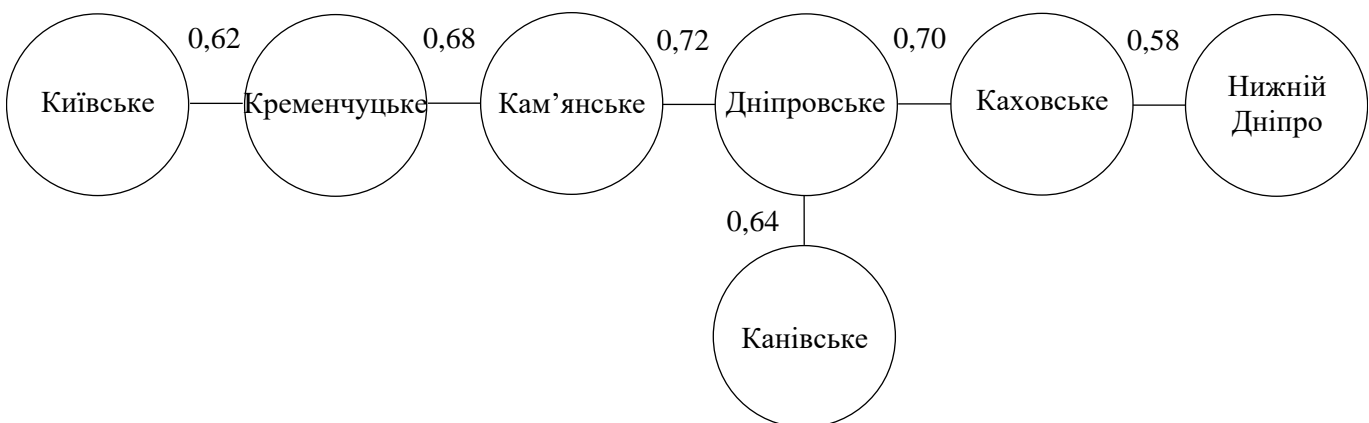


Рис. 5. Дендрограма подібності видового складу фітоепіфітону водосховищ Дніпровського каскаду і Нижнього Дніпра за коефіцієнтом Серенсена.

Дискретність виражається в тому, що фітоепіфітон Канівського водосховища «не узгоджується» із загальною картиною і є найбільш подібним до фітоепіфітону Дніпровського водосховища ($K_S = 0,64$) та менш подібним до фітоепіфітону Київського ($K_S = 0,50$) і Кременчуцького водосховищ ($K_S = 0,58$). Спільним чинником, що зумовлює таку подібність, може бути антропогенне навантаження на ділянки Канівського і Дніпровського водосховищ, а саме вплив міст (м. Київ, м. Кам'янське,

м. Дніпро). Це підтверджується тим, що на ділянках водосховищ у межах впливу міських агломерацій спостерігається підвищення індексів сапробності. Наприклад, у верхній частині Дніпровського водосховища індекс сапробності фітоепіфітону на очереті звичайному складав до 1,64, а в межах впливу місто Дніпро – до 1,84.

Континуальність і дискретність кількісних показників. Ознаки континуальності проявляються в поступовому підвищенні чисельності, біомаси, індексу Шеннона (H_B) у напрямку від верхньокаскадних водосховищ до нижньокаскадних. Це можна пояснити збільшенням трофічного статусу дніпровських водосховищ від Центральної України (лісостепова зона) до Південної України (степова зона) (Щербак, 2000). На фоні загального континууму спостерігаються локальні прояви дискретності – зниження біомаси фітоепіфітону в межах впливу великих міст, а також у нижніх частинах водосховищ, що зумовлено явищами нагону планктонних *Cyanobacteria*. Ще одним проявом дискретності є зменшення біомаси фітоепіфітону Нижнього Дніпра, порівняно з вищерозташованим Каховським водосховищем, що зумовлено збільшенням швидкості течії на незарегульованій ділянці річки.

РЕАКЦІЯ ФІТОЕПІФІТОНУ НА ВПЛИВ КЛІМАТИЧНИХ ЗМІН

Одним із найважливіших наслідків глобальних кліматичних змін для водойм і водотоків басейну Дніпра є підвищення температури води. При цьому біоценози літоралі, складовою частиною яких є фітоепіфітон, особливо вразливі до змін клімату, оскільки термічний режим мілководних ділянок швидше реагує на будь-які флуктуації температури повітря, ніж пелагіаль чи бенталь (Тімченко та ін., 2013).

Кількісний розвиток фітоепіфітону залежно від температури води. Між температурою води і біомасою фітоепіфітону спостерігалась складна нелінійна залежність. Узагальнення багаторічних натурних даних, отриманих у літній сезон на Київському водосховищі (діапазон температур 20,9–28,0°C), показало, що за температури води 20–22°C біомаса фітоепіфітону на рдеснику пронизанолистому складала 0,64–1,24 мг/10 см² площі рослини-субстрату, за температури 23–24°C – досягала 2,68 мг/10 см². При більш високих температурах (25–26°C) біомаса знижувалась до 0,22–1,36 мг/10 см², а за екстремально високої температури для верхньокаскадних водосховищ (більше 27,0°C) (Shcherbak, 2019) біомаса водоростей епіфітону була найменшою – 0,29–0,30 мг/10 см² площі рослини.

У той же час довгострокові спостереження на стаціонарній станції в Канівському водосховищі, які охоплювали триваліший часовий період (з травня по листопад) і, відповідно, ширший діапазон температур (у межах від 5,0 до 25,4°C), показали, що динаміка біомаси фітоепіфітону характеризувалась двома піками: за температури води близько 14–15°C і 23–24°C (Semenyuk, Shcherbak, 2016). Це вказує на те, що за різних температур води розвивались угруповання водоростей із різним видовим складом. Отже, між температурою води і біомасою фітоепіфітону спостерігається складна нелінійна залежність, що узгоджується з літературними даними (DeNicola, 1996, Nofdianto, 2011, Larras et al., 2013).

Зміни структури фітоепіфітону в умовах підвищеної температури води. Аналіз залежності структури фітоепіфітону від температури води показав, що в роки

з різним температурним режимом співвідношення відділів було неоднаковим (рис. 6 а, б).

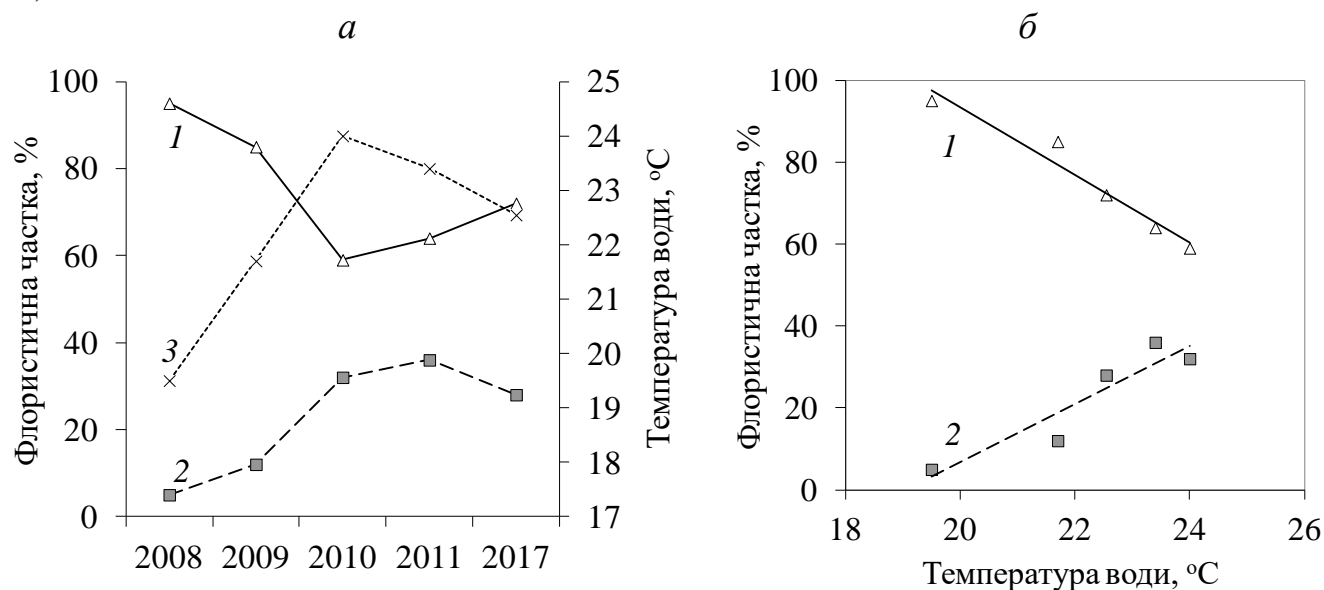


Рис. 6. Вплив температури води на флористичну структуру фітоепіфітону на комиші озерному в Канівському водосховищі в літній сезон: а – міжрічна динаміка частки Bacillariophyta (1), сумарної частки Chlorophyta і Суанобактерія (2) і середньої температури води (3); б – залежність між середньою температурою води та частками Bacillariophyta (1); Chlorophyta і Суанобактерія (2).

Так, у «менш теплі» роки (2008 і 2009) розвивались монодомінантні діатомові угруповання, а в «більш теплі» роки (2010, 2011, 2017) зростала роль Суанобактерія і Chlorophyta. Отже, флористична структура фітоепіфітону достовірно відображає інтегральну картину температурних умов року.

Аналогічні залежності спостерігались між температурою води і співвідношенням відділів у чисельності та біомасі фітоепіфітону. Так, встановлено достовірну обернену кореляцію між температурою води і часткою Bacillariophyta ($r = -0,54$; $p = 0,008$ для чисельності і $r = -0,44$; $p = 0,04$ для біомаси) і достовірну пряму кореляцію між температурою води і сумарною часткою Суанобактерія і Chlorophyta ($r = 0,53$; $p = 0,009$ для чисельності і $r = 0,47$; $p = 0,02$ для біомаси).

Вплив підвищеної температури води на продукційні характеристики фітоепіфітону. Валова первинна продукція фітоепіфітону характеризувалась поліноміальною залежністю від температури води з максимальною інтенсивністю ($6,13 \text{ мг O}_2/10 \text{ см}^2 \times \text{добу}$) за температури води $22\text{--}24^\circ\text{C}$. За температури води вище 26°C валова продукція фітоепіфітону була мінімальною ($0,13 \text{ мг O}_2/10 \text{ см}^2 \times \text{добу}$). Це зумовлено як безпосереднім впливом високої температури на фітоепіфітон, так і зниженням прозорості води через її екранування «цвітінням» планктонних Суанобактерія.

Аналогічний розподіл відмічаємо для співвідношення A/R (рис. 7). Так, найвищі показники A/R спостерігались в діапазоні температур 22–24°C. За температури 26°C і вище це співвідношення суттєво знижувалось. Це пояснюється двома різними біологічними механізмами:

– зниженням інтенсивності валової первинної продукції при зростанні температури води;

– інтенсифікацією деструкції органічних речовин при підвищенні температури води. Це зумовлено тим, що в деструкції органічних речовин важлива роль належить бактеріям, функціональна активність яких зростає зі збільшенням температури водного середовища.

Важливим підсумком досліджень є вибір репрезентативних характеристик фітоепіфітону, які найбільш чутливо реагують на зміни температури води. До них належать: співвідношення *Vacillariophyta*, *Chlorophyta* і *Cyanobacteria*; інтенсивність валової первинної продукції; A/R -співвідношення; питома продукція (P/B).

Очевидно, що встановлені закономірності є важливими механізмами адаптації водоростевих угруповань до сучасних змін клімату. Отримані дані узгоджуються з результатами досліджень фітопланктону (Shcherbak, 2019), а отже ці механізми є спільними для різних компонентів автотрофної ланки.

Таким чином, вищеперераховані якісні, кількісні і продукційні характеристики фітоепіфітону можуть бути використані як репрезентативні біологічні індикатори для моніторингу впливу кліматичних змін на біоту.

АПРОБАЦІЯ ЄВРОПЕЙСЬКИХ ПІДХОДІВ ДО ОЦІНКИ СТАНУ ВОДНИХ ЕКОСИСТЕМ БАСЕЙНУ ДНІПРА ЗА ФІТОЕПІФІТОНОМ

Виходячи з перспектив євроінтеграції України, актуальним завданням є апробація європейських методів оцінки стану водних екосистем в аспекті імплементації Водної Рамкової Директиви 2000/60/ЄС (ВРД). В Україні розроблена система «Класифікація якості річок та біорізноманіття» (RQBA), яка базується на компаративному підході до оцінки екологічного стану річок згідно з вимогами ВРД (Афанасьєв, 2006, Афанасьєв та ін., 2012). У якості біологічних дескрипторів у даній системі найбільш детально представлені донні безхребетні і вищі водянні рослини. Проте розробці таких методик для фітоепіфітону приділялась недостатня увага. З 2019 р. в Україні набув чинності новий «Порядок здійснення державного моніторингу вод» (Постанова КМУ № 758 від 19.09.2018 р.), згідно з яким одним із біологічних складових моніторингу поверхневих вод є мікрофітобентос (кількість видів, кількість родин і чисельність) (Афанасьєв та ін., 2019). На сьогодні в багатьох європейських країнах для оцінки стану екосистем за мікрофітобентосом

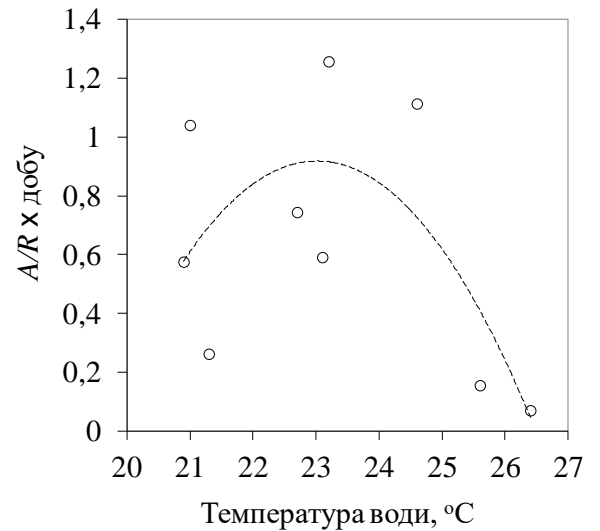


Рис. 7. Залежність A/R -співвідношення у фітоепіфітоні на занурених рослинах від температури води у Київському водосховищі.

використовують діатомові індекси (Kelly et al., 2009). В Україні методика діатомових індексів була застосована для Шацьких озер (Кривенда, 2008). Також проводились дослідження з використанням родового діатомового індексу для ставів дендропарку Олександрія (Shevchenko et al., 2018). У той же час, компаративна оцінка екологічного стану (потенціалу) МПВ за діатомовими індексами відповідно до вимог ВРД залишається практично не апробованою в Україні.

Апробація діатомових індексів фітоепіфітону для оцінки стану екосистем дніпровських водосховищ. Було оцінено репрезентативність низки діатомових індексів (трофічний діатомовий індекс (*TDI*) (Kelly, Whitton, 1995); індекс кисневого режиму (*IO*) та індекс органічного забруднення (*IS*) (Van Dam et al., 1994)) як показників стану екосистем водосховищ Дніпра. З цією метою було проаналізовано залежність цих індексів від гідрохімічних даних, які було взято з відкритого джерела – офіційної Інтернет-сторінки «Моніторинг та екологічна оцінка водних ресурсів України» Державного агентства водних ресурсів України (табл. 1).

Таблиця 1

Оцінка стану екосистем дніпровських водосховищ за діатомовими індексами фітоепіфітону

Стан екосистеми	Ділянки	Гідрохімічні дані ^{1,2}						Діатомові індекси ⁴			
		БСК ₅ , мг O ₂ /дм ³	O ₂ , мг/ дм ³	NH ₄ ⁺ , мг N/дм ³	NO ₃ ⁻ , мг N/дм ³	PO ₄ ³⁻ , мг P/дм ³	Середня категорія якості води ³	<i>TDI</i>	<i>IO</i>	<i>IS</i>	Середній <i>EQR</i>
Добрий (<i>Good</i>)	Цибульницька затока	2,7 (4)	8,3 (1)	0,42 (4)	0,62 (4)	0,11 (5)	3,3	<u>3,23</u> 1,00	<u>1,97</u> 1,00	<u>2,00</u> 1,00	1,00
	с. Олексіївка	2,7 (4)	10,6 (1)	0,39 (4)	0,50 (3)	0,26 (6)	3,3	<u>2,71</u> 1,00	<u>2,19</u> 0,93	<u>2,17</u> 0,94	0,96
Задовільний (<i>Moderate</i>)	верхня частина Каховського вдсх.	3,4 (4)	7,5 (3)	0,38 (4)	1,48 (6)	0,36 (7)	4,2	<u>3,28</u> 0,97	<u>2,16</u> 0,94	<u>2,25</u> 0,92	0,94
	с. Бородаївка	3,4 (4)	7,2 (3)	0,29 (3)	0,67 (4)	0,23 (6)	3,6	<u>3,17</u> 1,00	<u>2,28</u> 0,90	<u>2,35</u> 0,88	0,93
	м. Українка	3,1 (4)	8,3 (1)	0,15 (2)	2,10 (6)	0,15 (5)	3,6	<u>3,38</u> 0,92	<u>2,30</u> 0,89	<u>2,11</u> 0,96	0,92
	Самарська затока	3,1 (4)	6,8 (4)	0,33 (4)	1,72 (6)	0,17 (5)	4,2	<u>3,47</u> 0,86	<u>2,24</u> 0,91	<u>2,03</u> 0,99	0,92
	нижче р. Псел	5,1 (5)	6,4 (4)	0,30 (3)	0,69 (4)	0,06 (4)	3,5	<u>3,49</u> 0,85	<u>2,15</u> 0,94	<u>2,15</u> 0,95	0,91
	Ольшанські мілководдя	2,4 (4)	6,0 (5)	0,45 (4)	1,90 (6)	0,42 (7)	4,6	<u>3,22</u> 1,00	<u>2,59</u> 0,80	<u>2,47</u> 0,84	0,88
	Переяславська затока	5,3 (5)	6,2 (4)	1,10 (6)	0,60 (4)	0,15 (5)	4,5	<u>3,49</u> 0,85	<u>2,56</u> 0,81	<u>2,34</u> 0,89	0,85
Поганий (<i>Poor</i>)	порт м. Кременчук	2,6 (4)	6,7 (4)	0,49 (4)	2,10 (6)	0,41 (7)	4,6	<u>3,40</u> 0,90	<u>2,39</u> 0,86	<u>2,73</u> 0,76	0,84

Примітки: 1 – середні показники за літо 2017 р., розраховані на основі даних Держводагентства; 2 – у дужках – категорії якості води за «Методикою екологічної оцінки...» (Методи..., 2006); 3 – усереднено категорії якості води за вмістом O₂, NH₄⁺, NO₂⁻, NO₃⁻, ΣN, PO₄³⁻, завислих речовин і БСК₅; 4 – над ризикою – абсолютна величина індексу, під ризикою – *EQR*.

Отримані результати показали, що зазначені діатомові індекси є репрезентативними індикаторами якості води, як важливого елементу стану екосистем водосховищ Дніпра. Максимуми діатомових індексів реєструвались на ділянках, що знаходяться під значним антропогенним впливом, і це узгоджувалось із гідрохімічними даними. Наприклад, максимум індексу *TDI* (3,49) зареєстровано в Переяславській затоці, де спостерігались найвищі величини БСК₅ (5,3 мг О₂/дм³) та вмісту амонійного азоту (1,10 мг N/дм³) (див. табл. 1).

Надалі було проведено компаративну оцінку стану досліджуваних ділянок дніпровських водосховищ із застосуванням положень Водної Рамкової Директиви 2000/60/ЄС. За основу було взято підхід, розроблений для міських водойм (Кравцова, 2019), коли в оцінці стану водної екосистеми враховуються чинники антропогенного впливу, гідрохімічні і гідробіологічні показники.

У якості ділянок з умовами, наближеними до природних (умовно референційних), було обрано Цибульницьку затоку (Кременчуцьке водосховище), а також траверз с. Олексіївка (Дніпровське водосховище), де відсутні виражені джерела антропогенного впливу. Ділянкам притаманні: оптимальний кисневий режим, нижчий вміст органічних речовин і біогенних елементів, порівняно з іншими ділянками. Діатомові індекси на цих ділянках вказують на найкращу якість води і, відповідно, стан екосистеми серед досліджуваних ділянок водосховищ. Тому величини діатомових індексів на цих ділянках було умовно прийнято за перший клас (див. табл. 1).

Для трьох діатомових індексів (*TDI*, *IO*, *IS*) кожної ділянки було розраховано коефіцієнти екологічної якості (*Ecological Quality Ratio*, *EQR*⁹) за формулою: $EQR = (max - O)/(max - E)$, де *max* – максимальна можлива величина діатомового індексу; *O* (*Observed*) – фактична величина індексу на даній станції; *E* (*Expected*) – величина індексу на референційній ділянці (Kelly et al., 2009).

Величини *EQR* було усереднено для кожної ділянки. *EQR* для Цибульницької затоки дорівнював 1, а для с. Олексіївка – 0,96.

Для решти ділянок *EQR* коливався від 0,84 до 0,94. Величину 0,95 було прийнято за межу між «добрим» і «задовільним» станом, а величину 0,85 – за межу між «задовільним» і «поганим» станом.

Надалі було проаналізовано, наскільки величини *EQR* фітоепіфітону узгоджуються із результатами оцінки якості води відповідно до «Методики екологічної оцінки якості поверхневих вод за відповідними категоріями», розробленої в Інституті гідробіології НАН України (Методи..., 2006). Для цього було визначено категорії якості води за вмістом О₂, завислих речовин, NH₄⁺, NO₃⁻, NO₂⁻ і сумарного азоту, PO₄³⁻ та величиною БСК₅ і усереднено ці категорії для кожної ділянки (див. табл. 1). Встановлено, що між середньою величиною *EQR* і середньою категорією якості води спостерігається достовірна обернена залежність ($r = -0,81$; $p = 0,005$) (рис. 8).

⁹ *EQR* – це співвідношення між значеннями біологічних параметрів даного МПВ і значеннями цих параметрів за еталонних умов, застосованих для цього масиву. Якщо в діатомовому індексі низькі величини відповідають «відмінному» екологічному стану, а високі величини – «дуже поганому» стану, цей індекс необхідно інвертувати: або помінявши чисельник та знаменник, або за допомогою наведеної формули.

Таким чином, діатомові індекси, розраховані за фітоепіфітоном, можуть бути рекомендовані для використання та включення їх у класифікаційні таблиці при інтерпретації даних, отриманих в ході здійснення державного моніторингу вод, для оцінки екологічного стану (потенціалу) МПВ басейну Дніпра.

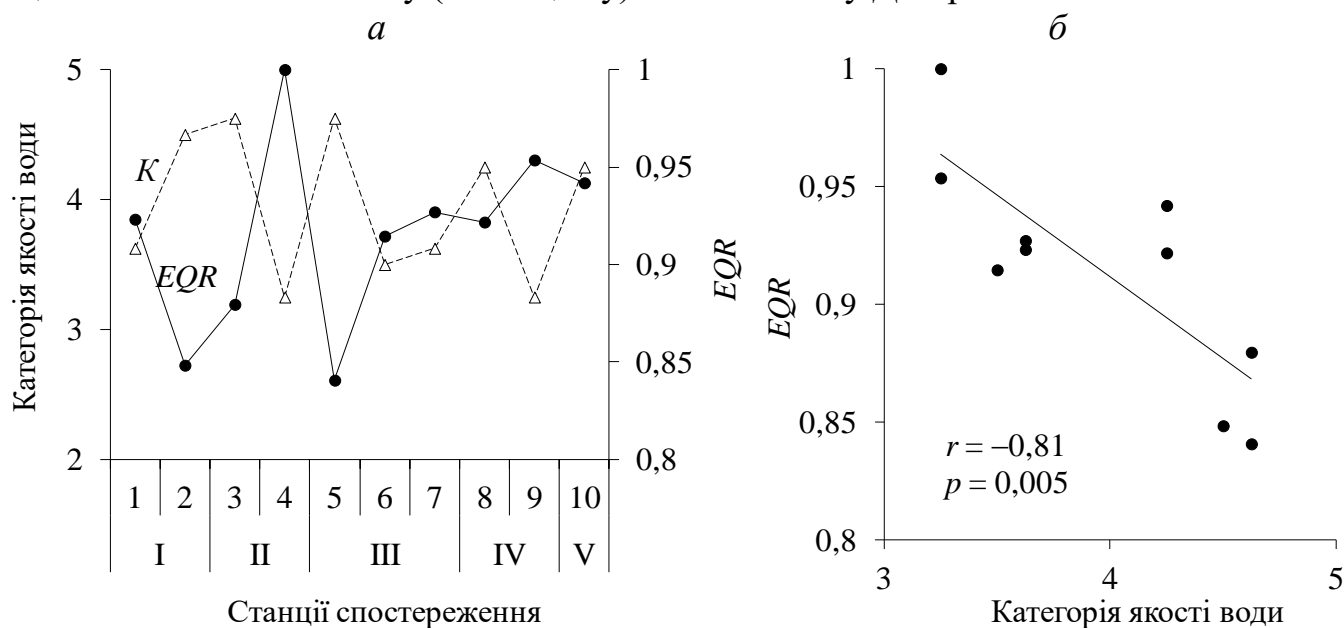


Рис. 8. Обернена залежність між категорією якості води відповідно до «Методики екологічної оцінки...» (K) і середнім EQOR за діатомовими індексами: а – вихідні дані, б – графік кореляції; I – Канівське водосховище, II – Кременчуцьке, III – Кам'янське, III – Дніпровське, IV – Каховське; 1 – нижче м. Українка, 2 – Переяславська затока, 3 – Ольшанські мілководдя, 4 – Цибульницька затока, 5 – порт м. Кременчуг, 6 – нижче р. Псел, 7 – с. Бородаївка, 8 – Самарська затока, 9 – с. Олексіївка, 10 – верхня частина Каховського водосховища.

Характеристика референційних ділянок та ділянок з умовами, що наближаються до природних (умовно референційних), для різних типів МПВ у басейні Дніпра. На основі узагальнення натурних даних з фітоепіфітону було проведено вибір референційних та умовно референційних ділянок для різних типів МПВ у басейні Дніпра (табл. 2).

У якості референційних та умовно референційних обрані ділянки, які характеризуються мінімальним антропогенним навантаженням і відповідають критеріям референційних умов за мікрофітобентосом згідно з ВРД: «таксономічний склад відповідає цілком або майже повністю непорушеним умовам. Немає помітних змін у середній розповсюженості фітобентосу» (Directive..., 2000).

Відповідно до «Порядку здійснення державного моніторингу вод», затвердженого Постановою Кабінету Міністрів України від 19.09.2018 р. № 758, для моніторингу МПВ застосовують кількість видів, кількість родин і чисельність фітобентосу (Постанова..., 2018). Із перерахованих офіційно затверджених показників ми використали кількість видів і чисельність. Крім того, в таблицю включено три діатомових індекси фітоепіфітону (TDI, IO та IS), які можуть бути розраховані на основі первинних даних моніторингу і застосовані для їх інтерпретації.

Встановлені показники фітоепіфітону для визначених референційних ділянок мають важливе практичне значення для оцінки екологічного стану (потенціалу) різнотипних масивів поверхневих вод басейну Дніпра.

Таблиця 2

Вибір референційних та умовно референційних ділянок для деяких масивів поверхневих вод (МПВ) басейну Дніпра за фітоепіфітоном

Суббасейни	Типи МПВ ¹	Референційні ділянки	<i>n</i> , видів	<i>N</i> , тис. кл/10 см ²	<i>TDI</i>	<i>IO</i>	<i>IS</i>
Прип'яті	UA_R_16_L_1_O	р. Прип'ять вище оз. Нобель	19–28	145–242	2,4–2,6	2,3–2,4	2,0–2,1
			24	194	2,4	2,3	2,1
Прип'яті	UA_L_16_M_I_1_O	оз. Люб'язь	42–49	155–1001	1,4–2,2	1,7–1,9	1,8–1,9
			46	578	1,8	1,8	1,9
Прип'яті	UA_L_16_M_I_1_O	оз. Нобель	47–51	782–6422	2,2–2,5	1,3–1,4	1,6–1,9
			49	3602	2,4	1,4	1,7
Середнього Дніпра	кІЗМПВ	Тетерівська затока	26–74	24–10667	1,0–3,8	1,6–2,9	1,6–2,7
			46	2072	2,5	2,4	2,1
Середнього Дніпра	кІЗМПВ	траверз с. Ровжі	9–56	15–4952	2,4–3,5	1,6–2,9	1,8–2,2
			30	1004	3,0	2,4	2,0
Середнього Дніпра	кІЗМПВ	Цибульницька затока	61	15614	3,2	2,0	2,0
Середнього Дніпра	UA_R_16_XL_1_Si	р. Сула вище с. Горошино	24–31	113–152	2,7–3,7	2,1–2,6	2,0–2,8
			26	134	3,1	2,4	2,3
Середнього Дніпра	кІЗМПВ	Сульська затока, Чубарів ліс	33–44	45–40210	1,1–2,3	2,2–2,6	2,0–2,2
			40	12080	1,4	2,4	2,1
Нижнього Дніпра	кІЗМПВ	траверз с. Олексіївка	43	37417	2,7	2,2	2,2
Нижнього Дніпра	UA_R_12_XL_1_Si	Дніпро вище м. Херсона	31–58	4770–54216	2,9–3,7	1,9–3,0	2,0–2,7
			43	20359	3,2	2,4	2,3

Примітки: 1 – Типи МПВ у басейні Дніпра згідно з (Водна ініціатива..., 2019): UA_R_16_L_1_O – велика річка на низовині в органічних породах в екорегіоні Східні рівнини; UA_L_16_M_I_1_O – середнє озеро на низовині середнє за глибиною в органічних породах в екорегіоні Східні рівнини; UA_R_16_XL_1_Si – дуже велика річка на низовині в силікатних породах в екорегіоні Східні рівнини; UA_R_12_XL_1_Si – дуже велика річка на низовині в силікатних породах в екорегіоні Понтійська провінція; кІЗМПВ – кандидати в істотно змінені МПВ; 2 – над ризикою – межі коливань, під ризикою – середні величини; *n* – кількість видів, *N* – чисельність.

ГОМЕОСТАЗ ФІТОЕПІФІТОНУ ВОДНИХ ЕКОСИСТЕМ БАСЕЙНУ ДНІПРА З РІЗНИМ СТУПЕНЕМ АНТРОПОГЕННОГО НАВАНТАЖЕННЯ

У попередніх розділах роботи було доведено, що фітоепіфітон чутливо реагує на вплив природних, антропогенних і біотичних чинників зміною видового складу, чисельності, біомаси, інтенсивності первинної продукції. З огляду на це, виникає нагальне питання: чи вплинули сучасні глобальні і регіональні зміни навколишнього середовища на фітоепіфітон дніпровських водосховищ, і чи змінились його структура і функціонування упродовж декількох останніх десятиліть. Адже відомо, що порівняно з 70–80 рр. минулого століття середня температура води у Київському водосховищі в липні значно зросла (Shcherbak, 2019), вміст фосфатів збільшився в два рази, а N:P співвідношення зменшилось у 2,7 рази (Yakushin et al., 2017).

Спроба порівняння сучасних і ретроспективних даних щодо фітоепіфітону здійснювалась раніше для Київського водосховища (Клоченко та ін., 2013), при цьому автори вказують на високу подібність фітоепіфітону в 1970–1980-ті рр. і в 2010–2012 рр. Проте не з'ясованою залишається важлива проблема: які механізми дозволяють фітоепіфітону підтримувати на високому рівні видове багатство і кількісний розвиток в умовах сучасних змін клімату та біогенного режиму.

Для відповіді на це питання слід звернутись до поняття «гомеостазу». Термін «гомеостаз» прийшов в екологічні науки зі сфери фізіології (Заика, 2007). В екології (зокрема в гідроекології) термін «гомеостаз» застосовується до популяцій, біоценозів, екосистем і позначає їхню здатність підтримувати динамічну рівновагу в мінливих умовах середовища (Дедю, 1989). Гомеостаз фітоепіфітону, як будь-якого компонента біоти, є важливою передумовою динамічної рівноваги водної екосистеми, проте на сьогодні це питання практично не вивчено.

Гомеостаз фітоепіфітону дніпровських водосховищ. Аналіз багаторічної динаміки фітоепіфітону Київського водосховища починаючи від 70–80 рр. ХХ ст. (Костикова, 1986, 1989) до сьогодні показав зміни у його таксономічному складі: коефіцієнт подібності Серенсена між списком видів, наведеним Л.Є. Костиковою, і нашим списком видів дорівнює 0,57 (Semenyuk, 2018). Відмічені зміни у співвідношенні відділів: збільшення таксономічного багатства Cyanobacteria, Cryptophyta, Ochrophyta, Chlorophyta і зменшення – Bacillariophyta, Euglenozoa. Щодо збільшення видового багатства Ochrophyta і зменшення – Euglenozoa, такі зміни були раніше встановлені для фітопланктону (Щербак, 2015, Майстрова, 2009) і є особливістю природної сукцесії рівнинних водосховищ. У той же час, збільшення видового багатства Cyanobacteria, Chlorophyta і зменшення Bacillariophyta можна розглядати як відгук фітоепіфітону на підвищення температури води.

Домінуючий комплекс фітоепіфітону у 70–80 рр. ХХ ст. був олігодомінантним, його основу визначали *Oedogonium sp.*, *Melosira varians* C. Agardh. У сучасний період домінуючий комплекс полідомінантний, при цьому збільшилась частка *Ulnaria ulna* (Nitzsch) Compère, *Epithemia adnata* (Kützing) Brébisson, *Cocconeis placentula*, *Eunotia monodon* Ehrenberg, *Rhopalodia gibba* (Ehrenberg) O. Müller, *Heteroleibleinia kuetzingii* (Schmidle) Compère. Зокрема, важливим є збільшення частки *E. adnata*, *Rh. gibba* у біомасі, що може бути реакцією угруповань на зниження N:P-співвідношення.

Незважаючи на вищеописані зміни, на сьогодні загальне таксономічне багатство фітоепіфітону Київського водосховища залишається на високому рівні (410 в. в. т., включаючи номенклатурний тип виду) – такому самому, як у 70–80 рр. ХХ ст. (397 в. в. т., включаючи номенклатурний тип виду) (Костикова, 1989). Те саме можна відзначити і для P/B-коефіцієнтів: 0,25–1,70 × добу в ХХ ст. (Костикова, 1989) і 0,11–1,23 × добу в сучасний період. Це вказує на те, що фітоепіфітон ефективно підтримує динамічну рівновагу (гомеостаз) в довгостроковому масштабі. Отже, зміна співвідношення відділів і домінуючих видів у фітоепіфітоні є тим механізмом, який забезпечує підтримання гомеостазу його загального видового багатства і продукційних характеристик при зміні екологічних чинників. Раніше

такий феномен був описаний для наземних екосистем (Ernest, Brown, 2001) і називається «компенсаторними взаємодіями між таксонами».

Аналіз часової і просторової динаміки фітоепіфітону водосховищ Дніпровського каскаду в сучасний період показав, що біомаса водоростевого угруповання характеризується більшою стабільністю у часі і просторі (меншим коефіцієнтом варіації), ніж біомаса кожного виду окремо. Це узгоджується з концепцією «ефекту портфоліо» (Букварева, Алещенко, 2013, Bernardt, Leslie, 2013) і пояснюється тим, що в угрупованнях з високою вирівненістю (тобто у полідомінантних угрупованнях з високим таксономічним багатством) коливання загальної біомаси угруповання можуть згладжуватись, а це сприяє підтриманню гомеостазу (Semenyuk, 2018).

Обернена залежність між видовим багатством угруповань та коефіцієнтом варіації їхньої біомаси (C_V) (рис. 9) свідчить про те, що чим вище різноманіття угруповання фітоепіфітону, тим менша амплітуда коливань його загальної біомаси. Отже, високе видове багатство сприяє ефективному підтриманню динамічної рівноваги (гомеостазу) водоростевих угруповань.

Аналогічну закономірність встановлено і для індексу Шеннона (H_B). Наприклад, в угрупованні з високим H_B – 3,0–4,1 ($3,4 \pm 0,4$) біт/мг коефіцієнт варіації C_V становив 25%, а в угрупованні з нижчим H_B – 0,5–2,8 ($1,9 \pm 0,5$) біт/мг, коефіцієнт C_V був більше ніж удвічі вищим – 61%.

Отже, фітоепіфітону водосховищ Дніпра властиві ефективні механізми підтримання гомеостазу, до яких належать:

- міжрічні зміни структури фітоепіфітону на рівні відділів і видового складу залежно від екологічних чинників, спрямовані на підтримання таксономічного багатства на стабільно високому рівні;

- висока вирівненість угруповань, яка забезпечує підтримання динамічної рівноваги кількісних показників фітоепіфітону в мінливих умовах середовища.

Одним із підтверджень гомеостазу фітоепіфітону дніпровських водосховищ є відсутність достовірного підвищення чи зниження його загального видового багатства, продуктивності та біомаси в багаторічному аспекті, про що свідчить порівняння сучасних натурних даних із ретроспективними (Костикова, 1986, 1989).

Гомеостаз фітоепіфітону у водоймі басейну Дніпра в період високого антропогенного навантаження. Важливо з'ясувати, наскільки ефективно

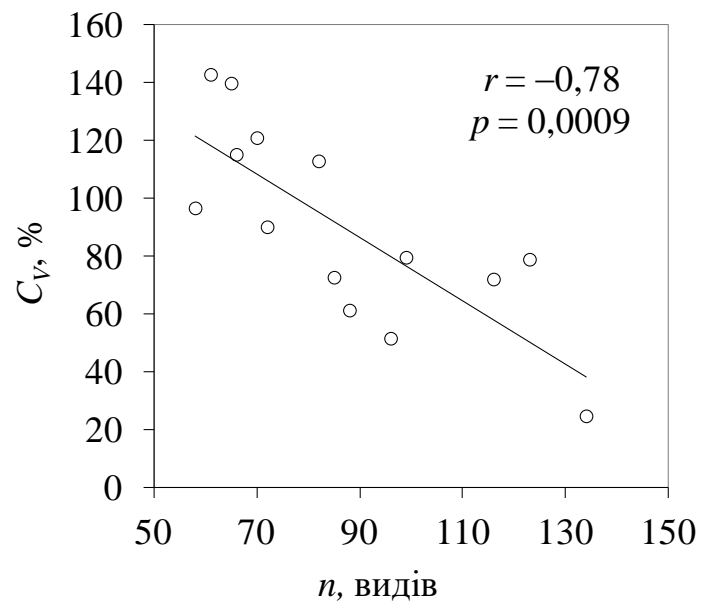


Рис. 9. Обернена залежність між таксономічним багатством фітоепіфітону Київського водосховища та коефіцієнтом варіації його біомаси (Semenyuk, 2018).

підтримується динамічна рівновага фітоепіфітону у водних екосистемах з високим рівнем антропогенного впливу. Такий аналіз було проведено на прикладі ВО ЧАЕС.

Крупномасштабне спрацювання рівня води у ВО ЧАЕС і перехід водної екосистеми з «режиму прозорої води» до «режиму високої каламутності» призвело до різкого зменшення видового багатства, чисельності, біомаси фітоепіфітону із подальшим виходом на плато.

Це явище можна пояснити теорією К. Холінга (Holling, 1973), згідно з якою популяціям і екосистемам притаманний не один, а декілька станів рівноваги, і після негативних впливів популяції (екосистеми) часто не повертаються у той стан рівноваги, з якого їх було виведено, а переходять в інший стан. У відповідь на зниження рівня води у ВО ЧАЕС і «цвітіння» води у фітоперифітоні активувались механізми гомеостазу, спрямовані на збереження його динамічної рівноваги. Однак, оскільки дія негативних чинників не припинялась, можна говорити про те, що фітоперифітон пройшов так звану «точку неповернення» (Шадрин, 2012), і перейшов до нового стану рівноваги з біомасою втричі нижчою від вихідної. Тобто, межі гомеостазу фітоперифітону було змінено.

Важливим підсумком є те, що реалізація механізмів гомеостазу фітоперифітону є можливою, незалежно від того, яким «альтернативним стабільним станом» характеризується водна екосистема. Тобто, механізми гомеостазу контурних водоростевих угруповань ефективно діють не тільки тоді, коли водна екосистема знаходиться в сприятливому для них «режимі прозорої води», але й коли вона переходить у несприятливий «режим високої каламутності». Динамічна рівновага фітоперифітону ВО ЧАЕС у «режимі високої каламутності» підтримується завдяки високому таксономічному багатству і вирівненості за рахунок отримання конкурентної переваги:

- видами з родів *Oscillatoria*, *Epithemia*, *Rhopalodia*, які вважаються тіньовитривалими (Müller, 1999, Scheffer, 2004);
- видами з родів *Nitzschia*, *Navicula*, які можуть жити у замулених біотопах;
- β - α -, α -сапробними видами, про що свідчить підвищення індексу сапробності.

Оскільки на сьогодні рівень води у ВО ЧАЕС не стабільний, подальша його зміна може призвести до повторного переходу фітоперифітону в новий стан динамічної рівноваги.

УЗАГАЛЬНЕННЯ

Вперше представлено концепцію функціонування фітоепіфітону – важливого біотичного компоненту водойм і водотоків басейну Дніпра, та окреслено основні механізми, які визначають його реакцію на вплив екологічних чинників у сучасних умовах. Концепція базується на «теорії альтернативних стабільних режимів» (Scheffer, Carpenter, 2003), що надалі була розвинена О.О. Протасовим з точки зору понять контуризація/деконтурузація (Protasov, 2014). Концепція характеризує розвиток фітоепіфітону за різних альтернативних режимів водних об'єктів басейну Дніпра (рис. 10):

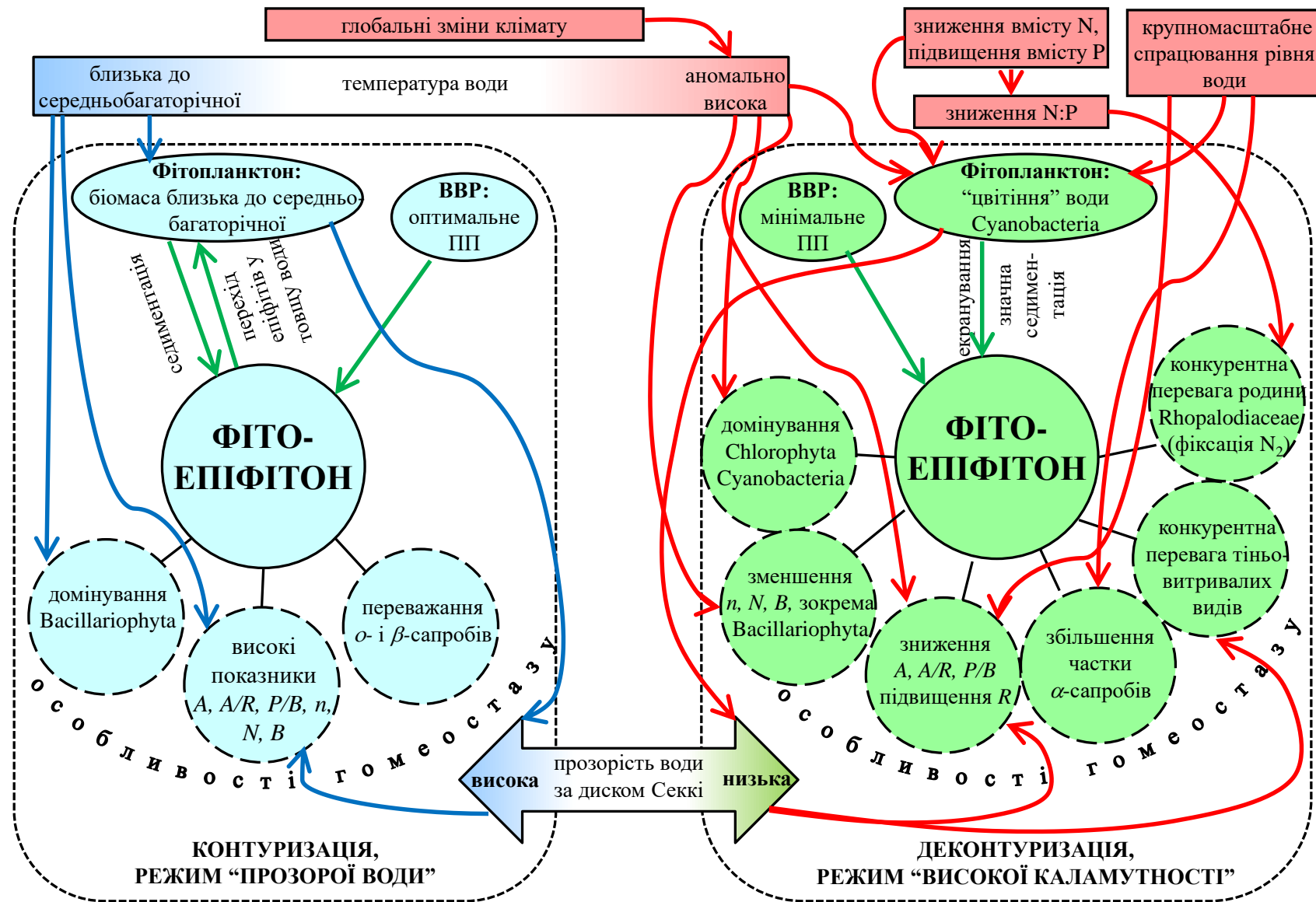


Рис. 10. Характеристика фітоепіфітону за різних альтернативних режимів водних об'єктів басейну Дніпра: ПП – проективне покриття, A – первинна продукція, n – видове багатство, N – чисельність, B – біомаса, R – деструкція органічних речовин, P/B – питома продукція, N – азот, P – фосфор.

I. Сучасні глобальні і регіональні зміни клімату і водного середовища відображаються на ключових абіотичних і біотичних чинниках, що визначають розвиток фітоепіфітону басейну Дніпра, і можуть призводити до переходу водної екосистеми з одного альтернативного стабільного режиму в інший.

У відповідь на комплексний вплив цих змін у фітоепіфітоні активуються механізми, спрямовані на мінімізацію негативних наслідків такого впливу і на підтримання динамічної рівноваги (гомеостазу) водоростевого угруповання.

Основними з цих механізмів є:

- зміна співвідношення відділів зі зменшенням частки діатомових водоростей і збільшенням зелених і синьозелених;

- міжрічні перебудови видового складу фітоепіфітону, спрямовані на підтримання загального таксономічного багатства на стабільно високому рівні;

- збільшення частки видів, здатних до фіксації атмосферного азоту, як механізм реакції на зниження співвідношення N:P;

- зростання частки тіньовитривалих видів як механізм реакції на перехід водних екосистем з альтернативного стабільного режиму «прозорої води» до режиму «високої каламутності» внаслідок «цвітіння» води;

- збільшення індексу сапробності, як реакція на органічне забруднення і підвищення вмісту біогенних елементів.

II. Підтримання гомеостазу фітоепіфітону є можливим завдяки високому таксономічному багатству та високій вирівненості угруповань, які дозволяють фітоепіфітону реалізувати велику кількість можливих відгуків на вплив чинників середовища.

III. Результат ефективної дії цих механізмів – відсутність статистично достовірного підвищення чи зниження біомаси і продуктивності фітоепіфітону в багаторічному аспекті.

IV. Крупномасштабний антропогенний вплив, такий як спрацювання рівня води у ВО ЧАЕС і перехід екосистеми з «режиму прозорої води» до «режиму високої каламутності» (деконтуризація) призвели до зміни меж гомеостазу і переходу фітоперіфітону в інший стан динамічної рівноваги, яка підтримується за рахунок отримання конкурентної переваги тіньовитривалими видами, а також β - α , α -сапробними видами.

У цілому ж, вищеперераховані трансформації в структурі фітоепіфітону, які виникають у результаті дії механізмів гомеостазу, мають важливе практичне значення, оскільки можуть бути використані як репрезентативні біологічні показники регіональних і глобальних змін навколишнього середовища.

ВИСНОВКИ

Встановлено закономірності формування таксономічного складу, чисельності, біомаси, продукційних характеристик фітоепіфітону, їх континуальності і дискретності у водоймах і водотоках басейну Дніпра, основні механізми, що забезпечують підтримання його гомеостазу в умовах сучасних змін водного середовища та визначають реакцію на вплив екологічних чинників.

1. Натурними дослідженнями у фітоепіфітоні басейну Дніпра виявлено 715 видів водоростей (743 в. в. т., включаючи номенклатурний тип виду), із 263 родів, 116 родин, 56 порядків, 20 класів і 8 відділів. Комплексне дослідження із застосуванням електронної мікроскопії дозволило виявити 15 видів і внутрішньовидових таксонів пеннатних форм діатомових водоростей, нових для флори України.
2. Доказано правомірність «теорії альтернативних стабільних станів» для водойм і водотоків басейну Дніпра, при цьому висока продуктивність фітоепіфітону характерна для «режиму прозорої води», а низька – для «режиму високої каламутності». Доведено наявність достовірної позитивної залежності між прозорістю води та інтенсивністю валової первинної продукції фітоепіфітону ($R^2 = 0,73$) і між прозорістю води та A/R -співвідношенням ($R^2 = 0,81$).
3. Доведено, що фітоепіфітон є надійним біологічним індикатором надходження клину солоної води з Дніпровсько-Бузького лиману до Пониззя Дніпра, при цьому реєструється підвищення індексу галобності, зниження частки видів-індиферентів і збільшення – галофілів і мезогалобів.
4. Встановлено пряму кореляцію між вмістом нітратів і валовою продукцією ($r = 0,88$; $p = 0,008$) та P/B -коефіцієнтами ($r = 0,80$; $p = 0,03$). Залежність фітоепіфітону від вмісту фосфатів є поліноміальною з максимальною продуктивністю за їх вмісту $0,05\text{--}0,09$ мг P/дм³, а за умов зниження N:P конкурентну перевагу отримує родина *Rhopalodiaceae*, види якої здатні фіксувати атмосферний азот.
5. Крупномасштабне спрацювання рівнів води у ВО ЧАЕС призвело до зміни альтернативного стабільного стану водойми з «режиму прозорої води» до «режиму високої каламутності», при цьому у фітоперифітоні збільшилась частка тіньовитривалих видів та підвищився індекс сапробності (від $1,77 \pm 0,01$ у 2016 р. до $2,01 \pm 0,07$ у 2018 р.). Комплексний вплив антропогенних чинників у поєднанні із сучасними змінами клімату є серйозною потенційною загрозою для фітоперифітону.
6. З'ясовано закономірності взаємодії в системі «фітопланктон \leftrightarrow фітоепіфітон», до яких належать: наявність спільних евритопних видів; осадження водоростей із планктону на поверхню вищих водяних рослин під час «цвітіння» води; перехід видів, типових для обростань, до планктону завдяки гідродинамічним процесам. Як ВВР, так і планктонні водорості екранують фітоепіфітон, що підтверджується оберненою кореляцією між проективним покриттям ВВР і біомасою фітоепіфітону, а також протифазністю у розвитку фітопланктону і фітоепіфітону.
7. Показано, що для фітоепіфітону в системі «річка – руслове озеро – річка» дискретність виражається в зростанні таксономічного багатства, чисельності, біомаси фітоепіфітону і поліпшенні якості води в лентичних умовах, порівняно з лотичними, а континуальність – у домінуванні типових для Полісся видів – десмідієвих водоростей та діатомей з роду *Eunotia*.
8. Розподіл фітоепіфітону по Дніпровському каскаду і Нижньому Дніпру має характер континууму. Ознаки дискретності проявляються в зниженні

кількісних показників фітоепіфітону в нижніх частинах водосховищ та в межах впливу міських агломерацій.

9. З підвищенням температури води у фітоепіфітоні зменшується кількість Bacillariophyta ($r = -0,54$; $p = 0,008$) і відносно зростає – Cyanobacteria і Chlorophyta ($r = 0,53$; $p = 0,009$). Залежність функціонування фітоепіфітону від температури води має поліноміальний характер з максимальними біомасою і продукцією за оптимальної температури $14,0-15,0^{\circ}\text{C}$ і $22,0-24,0^{\circ}\text{C}$ і мінімальними – за температури вище $25-26^{\circ}\text{C}$.
10. На сучасному етапі функціонування фітоепіфітону екосистем басейну Дніпра притаманні ефективні механізми гомеостазу, реалізація яких є можливою завдяки високому таксономічному багатству і високій вирівненості угруповань.
11. При існуючому гомеостазі фітоепіфітону дніпровських водосховищ встановлено наступні межі коливань видового багатства – від 22 ± 4 до 52 ± 3 в. в. т., включаючи номенклатурний тип виду, чисельності – від $0,58 \pm 0,21$ до $63,94 \pm 17,27$ млн кл./10 cm^2 , біомаси – від $0,40 \pm 0,18$ до $19,88 \pm 7,19$ мг/10 cm^2 , валової продукції – від $0,13 \pm 0,07$ до $6,13 \pm 1,50$ мг O_2 /10 $\text{cm}^2 \times$ добу, A/R – від $0,07 \pm 0,02$ до $1,73 \pm 0,37$ і P/B -коефіцієнтів – від $0,11 \pm 0,02$ до $1,23 \pm 0,10 \times$ добу, індексу сапробності (S_B) – від $1,57 \pm 0,05$ до $1,70 \pm 0,03$, та індексу Шеннона (H_B) – від $2,54 \pm 0,44$ до $4,16 \pm 0,17$ біт/мг, які знаходяться в динамічній рівновазі із сучасними умовами водного середовища.
12. Проведено апробацію європейських підходів до оцінки стану водойм і водотоків басейну Дніпра за фітоепіфітоном. Показано, що діатомові індекси фітоепіфітону репрезентативно відображають стан екосистеми і можуть бути рекомендовані до використання та включення в класифікаційні таблиці при інтерпретації даних, отриманих в ході державного моніторингу водойм і водотоків басейну Дніпра.

СПИСОК НАУКОВИХ ПРАЦЬ, ОПУБЛІКОВАНИХ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

Колективні монографії

1. Щербак В.І., Майстрова Н.В., Морозова А.О., Семенюк Н.Є. Національний природний парк «Прип'ять-Стохід». Різноманіття альгофлори і гідрохімічна характеристика акваландшафтів. Монографія. Під ред. В.І. Щербака. Київ: Фітосоціоцентр, 2011. 164 с. (*Участь у проведенні натурних досліджень, камеральне опрацювання проб фітоепіфітону, участь в узагальненні матеріалів та написанні монографії*)
2. Щербак В.І., Семенюк Н.Є., Рудик-Леуская Н.Я. Акваландшафтное и биологическое разнообразие Национального природного парка „Нижнесульский”, Украина. Монография. Под ред. В.И. Щербака. Киев: Фитосоциоцентр, 2014. 266 с. (*Участь у проведенні натурних досліджень, опрацювання проб фітоепіфітону, участь у написанні монографії*)
3. Романенко В.Д., Якушин В.М., Щербак В.І., Тімченко В.М., Плігін Ю.В., Пашкова О.В., Цапліна К.М., Семенюк Н.Є., Майстрова Н.В., Головка Т.В.,

Задорожна Г.М., Вандюк Н.С., Лінчук М.І., Каленіченко К.П., Матчинська С.Ф., Железняк Н.І. Біорізноманіття та біоресурсний потенціал екосистем дніпровських водосховищ в умовах кліматичних змін і розвитку біологічної інвазії. Монографія. Київ: Наук. думка, 2019. 275 с. (*Участь у проведенні натурних досліджень, камеральне опрацювання проб фітоепіфітону, участь у написанні монографії*)

4. Щербак В.І., Шерман І.М., Кутіщев П.С., Морозова А.О., Семенюк Н.Є., Луценко Д.А. Сучасний екологічний стан і біорізноманіття Дніпровсько-Бузької естуарної системи у зв'язку з промисловою іхтіофауною. Монографія. Під ред. І.М. Шермана. Херсон: ФОП Вишемирський В.С., 2020. 200 с. (*Камеральне опрацювання проб фітоепіфітону, участь в узагальненні натурних даних та написанні монографії*)

Статті у закордонних виданнях, індексованих у базах даних Web of Science Core Collection та/або Scopus

5. Shcherbak V.I., **Semenyuk N.Ye.** Use of phytoperiphyton for the assessment of the ecological state of anthropically changed aquatic ecosystems. *Hydrobiological Journal*. 2011. Vol. 47, Issue 4. P. 24–40. (*Аналіз літературних джерел, узагальнення матеріалів, участь у написанні статті*)
6. Shcherbak V.I., Maistrova N.V., **Semenyuk N.Ye.** Structural and functional organization of phytoplankton and phytomicroepiphyton of the rivers of the "Pripyat – Stokhod" National Natural Park. *Hydrobiological Journal*. 2012. Vol. 48, Issue 6. P. 3–27. (*Участь у проведенні натурних досліджень, камеральне опрацювання проб фітоепіфітону, участь у написанні статті*)
7. Shcherbak V.I., Yakushin V.M., Zadorozhnaya A.M., **Semenyuk N.Ye.**, Linchuk M.I. Seasonal and interannual dynamics of phytoplankton, phytomicroepiphyton, and nutrients content in the River Section of the Kanev Reservoir. *Hydrobiological Journal*. 2016. Vol. 52, Issue 1. P. 49–61. (*Участь у проведенні натурних досліджень, камеральне опрацювання проб фітоепіфітону, участь у написанні статті*)
8. **Semenyuk N.Ye.**, Shcherbak V.I. Structural and functional organization of phytoepiphyton of the Dnieper Reservoirs and factors influencing its development. Report 1. Role of some hydrophysical factors. *Hydrobiological Journal*. 2016. Vol. 52, Issue 5. P. 3–17. (*Проведення натурних досліджень, камеральне опрацювання і узагальнення отриманих даних, участь у написанні статті*)
9. **Semenyuk N.Ye.**, Shcherbak V.I. Structural and functional organization of phytoepiphyton of the Dnieper Reservoirs and factors influencing its development. Report 2. Role of hydrological and hydrochemical factors. *Hydrobiological Journal*. 2017. Vol. 53, Issue 2. P. 3–15. (*Проведення натурних досліджень, камеральне опрацювання і узагальнення отриманих даних, участь у написанні статті*)
10. Zadorozhna H., **Semeniuk N.**, Shcherbak V. Interaction between phytoplankton and epiphytic algae in the Kaniv Water Reservoir (Ukraine). *International Letters of Natural Sciences*. 2017. Vol. 61. P. 56–68. (*Участь у проведенні натурних*

- досліджень, камеральне опрацювання проб фітоепіфітону, участь в узагальненні отриманих даних і написанні статті)
11. Yakushin V.M., Shcherbak V.I., **Semenyuk N.Ye.**, Linchuk M.I. Hydrochemical characteristics of the Kiev Reservoir at the present time. *Hydrobiological Journal*. 2017. Vol. 53, Issue 6. P. 96–109. (Участь у проведенні натурних досліджень, узагальненні отриманих даних і написанні статті)
 12. **Semenyuk N.Ye.** Homeostasis of phytoepiphyton of the Dnieper reservoirs. *Hydrobiological Journal*. 2018. Vol. 54, Issue 2. P. 16–30.
 13. Shcherbak V.I., Genkal S.I., **Semenyuk N.Ye.** New for Ukraine representatives of *Bacillariophyta* from phytoepiphyton of the Dnieper River Reservoirs (Ukraine). *International Journal on Algae*. 2019. Vol. 21, Issue 3. P. 271–284. (Натурні дослідження, аналіз літературних джерел, участь у написанні статті)
 14. Shcherbak V.I., **Semenyuk N.Ye.**, Linchuk M.I. Winter under the ice water bloom formed by *Aphanizomenon gracile* Lemmermann. *Hydrobiological Journal*. 2019. Vol. 55, Issue 5. P. 20–34. (Участь у проведенні натурних досліджень, камеральне опрацювання проб водоростей, участь у написанні статті)
 15. Shcherbak V., Sherman I., **Semeniuk N.**, Kutishchev P. Autotrophic communities' diversity in natural and artificial water-bodies of a river estuary — A case-study of the Dnieper–Bug Estuary, Ukraine. *Ecohydrology and Hydrobiology*. 2020. Vol. 20. P. 112–122. (Камеральне опрацювання проб водоростей, участь в узагальненні отриманих даних та написанні статті)
 16. Genkal S.I., Shcherbak V.I., **Semenyuk N.Ye.** Morphological variability of the genus *Cymbella* (Bacillariophyta) from reservoirs of the Dnieper Cascade (Ukraine). *International Journal on Algae*. 2020. Vol. 22, Issue 2. P. 129–136. (Проведення натурних досліджень, аналіз літературних джерел, участь у написанні статті)

Статті у наукових фахових виданнях України

17. Щербак В.І., **Семенюк Н.Є.**, Майстрова Н.В. Адаптація методів оцінки екологічного стану водойм мегаполісів України за фітопланктоном і фітомікроепіфітоном відповідно до Водної Рамкової Директиви 2000/60/ЄС. *Доповіді НАН України*. 2009. № 10. С. 206–211. (Аналіз літературних джерел, участь у проведенні натурних досліджень, камеральне опрацювання проб водоростей, участь у написанні статті)
18. Щербак В.І., Клєстов М.Л., Майстрова Н.В., **Семенюк Н.Є.** Таксономічне різноманіття альгофлори акваландшафтів Волинського і Рівненського Полісся. *Наукові записки Тернопіль. нац. пед. ун-ту. Сер.: Біологія*. 2010. № 2 (43). С. 552–556. (Участь у проведенні досліджень, камеральне опрацювання проб фітоепіфітону, участь в узагальненні матеріалів та написанні статті)
19. Щербак В.І., Майстрова Н.В., **Семенюк Н.Є.** Таксономічне і еколого-географічне різноманіття альгофлори природних водотоків Національного природного парку „Прип'ять-Стохід”. *Наукові записки Тернопіль. нац. пед. ун-ту. Сер.: Біологія*. 2012. № 4 (53). С. 51–58. (Участь у проведенні натурних

досліджень, камеральне опрацювання проб фітоепіфітону, участь в узагальненні матеріалів та написанні статті)

20. Романенко В.Д., Щербак В.І., Якушин В.М., Семенюк Н.Є. Методологические подходы к изучению биоразнообразия объектов природно-заповедного фонда Украины. *Природа Західного Полісся та прилеглих територій. Розділ II. Біологія*. 2014. № 11. С. 151–156. (Участь у проведенні натурних досліджень, камеральне опрацювання проб фітоепіфітону, участь в узагальненні матеріалів та написанні статті)
21. Семенюк Н.Є. Багаторічна динаміка фітомікроепіфітону Київського водосховища. *Наукові записки Тернопіль. нац. пед. ун-ту. Сер.: Біологія*. 2015. № 3–4 (64). С. 590–594.
22. Семенюк Н.Є., Щербак В.І., Шерман І.М., Кутіщев П.С. Різноманіття і структура автотрофної ланки Кардашинського лиману Дніпровсько-Бузької естуарної системи. *Гідробіол. журн.* 2020. Т. 56, № 1. С. 33–49. (Опрацювання проб водоростей, участь в узагальненні даних та написанні статті)
23. Семенюк Н.Є., Морозова А.О., Шерман І.М., Кутіщев П.С. Фітоепіфітон як біологічний індикатор просторово-часових змін мінералізації води Нижнього Дніпра. *Гідробіол. журн.* 2020. Т. 56, № 2. С. 3–17. (Камеральне опрацювання проб фітоепіфітону, участь в узагальненні даних та написанні статті)

Статті в інших наукових виданнях

24. Щербак В.І., Майстрова Н.В., Семенюк Н.Є. Особливості різноманіття альгофлори різнотипних водойм і водотоків Національного природного парку «Прип'ять-Стохід». *Гідрологія, гідрохімія і гідроекологія*. 2010. Т. 2 (19). С. 162–168. (Участь у натурних дослідженнях, камеральне опрацювання проб фітоепіфітону, участь в узагальненні матеріалів та написанні статті)
25. Щербак В.І., Майстрова Н.В., Семенюк Н.Є. Методологія районування гідроекосистем природно-заповідного фонду за їхніми абіотичними і біотичними характеристиками. *Гідрологія, гідрохімія і гідроекологія*. 2012. Т. 1 (26). С. 125–134. (Участь у проведенні натурних досліджень, камеральному опрацюванні проб водоростей, написанні статті)
26. Семенюк Н.Є. Порівняльна характеристика фітомікроепіфітону акваландшафтів українських Національних природних парків. *Інтегроване управління водними ресурсами: наук. збірник*. 2014. С. 172–180.
27. Щербак В.І., Семенюк Н.Є. Сучасні антропогенні та біологічні загрози акваландшафтному і біологічному різноманіттю Національного природного парку „Нижньосульський”. *Наукові праці НПП „Нижньосульський”*. Оржиця: НПП „Нижньосульський”, 2016. Вип. 1. С. 88–102. (Участь у проведенні досліджень, камеральному опрацюванні проб водоростей, написанні статті)
28. Щербак В.І., Семенюк Н.Є., Задорожна Г.М. Різноманіття фітопланктону та фітоперифітону водоймища-охолоджувача ЧАЕС на стадії спрацювання рівнів води. *Проблеми Чорнобильської зони відчуження*. 2018. Вип. 18. С. 75–80. (Камеральне опрацювання проб фітоепіфітону, участь в узагальненні отриманих натурних даних та написанні статті)

Матеріали конференцій і тези доповідей

29. Щербак В.І., Майстрова Н.В., Семенюк Н.Є. Використання фітомікроперифітону як біоіндикатора для оцінки екологічного стану антропогенно порушених водних екосистем (огляд). *Современные проблемы гидробиологии. Перспективы, пути и методы решений* – 2: Матеріали Міжнарод. конф. (Херсон, 26–29 авг. 2008). Херсон, 2008. С. 522–530.
30. Семенюк Н.Є. Просторовий розподіл фітомікроепіфітону Київського водосховища. *Екологія. Людина. Суспільство: Матеріали XIII Міжнарод. наук.-практ. конф.* (Київ, 19–23 трав. 2010). – Київ: НТУУ «КПІ», 2010. – С. 55–57.
31. Цаплина Е.Н., Майстрова Н.В., Семенюк Н.Є. Продукционные характеристики растительных сообществ мелководий Киевского водохранилища. *Современные проблемы гидроэкологии: Тезисы докл. IV Международ. конф.* (Санкт-Петербург, 11–15 окт. 2010). С-Пб, 2010. С. 200.
32. Якушин В.М., Тімченко В.М., Щербак В.І., Майстрова Н.В., Пашкова О.В., Плігін Ю.В., Цапліна К.М., Ярмошенко Л.П., Семенюк Н.Є. Трансформація екосистем дніпровських водосховищ і можливі шляхи управління їхнім станом. *Природно-ресурсний потенціал збалансованого (сталого) розвитку України: Матеріали Міжнарод. наук. практ.-конф.* (Київ, 19–20 квіт. 2011): у 2 т. Київ: Центр екологічної освіти та інформації, 2011. Т. 1. С. 362–366.
33. Щербак В.І., Майстрова Н.В., Семенюк Н.Є. Таксономическое и эколого-географическое разнообразие диатомовых водорослей водоемов и водотоков Верхней Припяти. *Диатомовые водоросли: современное состояние и перспективы исследований: Матеріали XIII Міжнарод. конф. альгологів* (Борок, 24–29 авг. 2013). Кострома, 2013. С. 100.
34. Клестов М.Л., Лук'яненко Ю.М., Щербак В.І., Семенюк Н.Є., Гальченко Н.П., Прядко О.І., Башта А.-Т., Химин М.В. Інвентаризація біоти Національного природного парку „Нижньосульський”, Україна. *Наукові засади природоохоронного менеджменту екосистем Каньйонного Придністров'я: Матеріали I Міжнарод. наук.-практ. конф., присвяч. сторіччю ботанічних досліджень у регіоні* (Заліщики, 11–12 вер. 2014). Львів: Ліга-Прес, 2014. С. 35–39.
35. Семенюк Н.Є., Владімірова Н.О. Роль фітомікроепіфітону у формуванні кисневого режиму річкової ділянки Канівського водосховища. *Сучасна гідроекологія: місце наукових досліджень у вирішенні актуальних проблем: Матеріали Наук.-практ. конф., присвяч. 75-річчю заснування Інституту гідробіології НАН України* (Київ, 2–3 квіт. 2015). Київ: Інститут гідробіології НАН України, 2015. С. 60–61.
36. Щербак В.І., Семенюк Н.Є., Задорожна Г.М. Екологічні наслідки спрацювання рівнів Водойми-охолоджувача ЧАЕС на різноманіття водоростей різних екологічних груп. *Біологічні дослідження 2017: Збірник наук. праць VIII Всеукр. наук.-практ. конф. з міжнарод. участю* (Житомир, 14–16 бер. 2017). – Житомир: ПП „Рута”, 2017. С. 152–153.

37. Задорожна Г.М., Семенюк Н.Є., Качула І.Г. Видовий склад Bacillariophyta в літній період на київській ділянці Канівського водосховища. *Сучасна гідроекологія: місце наукових досліджень у вирішенні актуальних проблем*: Зб. матеріалів IV наук.-практ. конф. для молодих вчених, присвяченої 100-річчю НАН України (Київ, 6–7 лист. 2017). Київ, 2017. С. 27–29.
38. Щербак В.І., Семенюк Н.Є., Невмержицька Н.П., Лимар А.О. Діатомові водорості фітоепіфітону як біоіндикатори якості води Канівського і Кременчуцького водосховищ. *Проблеми гідрології, гідрохімії, гідроекології*: Тези доповідей VII Всеукраїнської наукової конференції, присвяченої 100-річчю від дня заснування Національної академії наук України (Київ, 13–14 лист. 2018). Київ: Ніка-Центр, 2018. С. 131–132.
39. Щербак В.І., Семенюк Н.Є. Відгук фітоепіфітону Канівського водосховища на регіональні кліматичні зміни. *Перспективи гідроекологічних досліджень в контексті проблем довкілля та соціальних викликів*: Збірник матеріалів VIII З'їзд Гідроекологічного товариства України, присвяченого 110-річчю заснуванню Дніпровської біологічної станції (Київ, 6–8 лист. 2019). Київ, 2019. С. 103–105.
40. **Semeniuk N.Ye.** Assessing stability of Dnipro epiphytic algal communities' taxonomic and quantitative diversity (case-study of Kyiv Water Reservoir). *Advances in Modern Phycology: Book of Abstracts of the VI International Conference* (Kyiv, 15–17 May, 2019). Kyiv, 2019. P. 95–96.

ПОДЯКА

Авторка висловлює щирю вдячність д. б. н., проф., Лауреату Державної премії України в галузі науки і техніки В.І. Щербаку за наукове консультування і цінну допомогу у виконанні роботи; к. б. н., с. н. с. Н.В. Майстровій, к. б. н., м. н. с. О.В. Кравцовій, інж. Н.І. Железняк та іншим співробітникам Інституту гідробіології НАН України за допомогу в проведенні досліджень та оформленні роботи, а також батькам за всебічну підтримку.

Анотація

Семенюк Н.Є. Фітоепіфітон водних об'єктів басейну Дніпра. – Кваліфікаційна наукова праця на правах рукопису.

Дисертація на здобуття наукового ступеня доктора біологічних наук за спеціальністю 03.00.17 «Гідробіологія» (03 – Біологічні науки). – Інститут гідробіології НАН України, Київ, 2020.

Встановлено закономірності формування таксономічного складу, чисельності, біомаси, продукційних характеристик фітоепіфітону, їх континуальності і дискретності у водоймах та водотоках басейну Дніпра, основні механізми, що забезпечують підтримання його гомеостазу в умовах сучасних змін водного середовища та визначають реакцію на вплив екологічних чинників: температури води, вмісту біогенних елементів, гідрологічних чинників, рівня розвитку фітопланктону та вищих водяних рослин.

У фітоепіфітоні басейну Дніпра виявлено 715 видів водоростей (743 в. в. т., включаючи номенклатурний тип виду), із яких 15 видів і в. в. т. *Bacillariophyta* є новими для флори України.

Вперше доведено правомірність «теорії альтернативних стабільних станів» для водойм і водотоків басейну Дніпра, показано, що висока продуктивність фітоепіфітону характерна для «режиму прозорої води», а низька – для «режиму високої каламутності».

Вперше встановлено континуальність і дискретність фітоепіфітону у водоймах і водотоках басейну Дніпра: у системі «річка – руслові озера – річка», в системі «лотичні умови – лентичні умови» на прикладі головного і внутрішньокаскадного водосховища та в масштабі Дніпровського каскаду в цілому.

Показано, що фітоепіфітону водних екосистем басейну Дніпра властиві ефективні механізми підтримання гомеостазу. У той же час, крупномасштабний антропогенний вплив, такий як спрацювання рівня води у ВО ЧАЕС і його перехід із «режиму прозорої води» до «режиму високої каламутності» призвели до переходу фітоперифітону в інший стан динамічної рівноваги.

Вперше проведено апробацію європейських підходів – діатомових індексів – до оцінки стану водних екосистем басейну Дніпра.

Ключові слова: фітоепіфітон, басейн Дніпра, екологічні чинники, первинна продукція, домінуючий комплекс, альтернативні стабільні режими, гомеостаз, кліматичні зміни.

Аннотація

Семенюк Н.Е. Фитозеифитон водных объектов бассейна Днепра. – Квалификационная научная работа на правах рукописи.

Диссертация на соискание ученой степени доктора биологических наук по специальности 03.00.17 «Гидробиология» (03 – Биологические науки). – Институт гидробиологии НАН Украины, Киев, 2020.

Установлены закономерности формирования таксономического состава, численности, биомассы, продукционных характеристик фитозеифитона, их континуальности и дискретности в водоемах и водотоках бассейна Днепра, основные механизмы, обеспечивающие поддержание его гомеостаза в условиях современных изменений водной среды и определяющие реакцию на влияние экологических факторов: температуры воды, содержания биогенных элементов, гидрологических факторов, уровня развития фитопланктона и высших водных растений.

В фитозеифитоне бассейна Днепра обнаружено 715 видов водорослей (743 в. в. т., включая номенклатурный тип вида), из которых 15 видов и в. в. т. диатомовых водорослей являются новыми для флоры Украины.

Впервые доказана правомерность «теории альтернативных стабильных состояний» для водоемов и водотоков бассейна Днепра, показано, что высокая продуктивность фитозеифитона характерна для «режима прозрачной воды», а низкая – «для режима высокой мутности».

Впервые установлена континуальность и дискретность фитоэпифитона в водоемах и водотоках бассейна Днепра: в системе «река – русловые озера – река», в системе «лотические условия – лентические условия» на примере головного и внутрикаскадного водохранилища и в масштабе Днепроовского каскада в целом.

Фитоэпифитону водных экосистем бассейна Днепра свойственны эффективные механизмы поддержания гомеостаза. В то же время, крупномасштабное антропогенное влияние, такое как сработка уровня воды в ВО ЧАЕЭС и его переход из «режима прозрачной воды» в «режим высокой мутности» привели к переходу фитоэпифитона в новое состояние динамического равновесия.

Впервые проведена апробация европейских подходов – диатомовых индексов – к оценке состояния водных экосистем бассейна Днепра.

Ключевые слова: фитоэпифитон, бассейн Дніпра, экологические факторы, первичная продукция, доминирующий комплекс, альтернативные стабильные режимы, гомеостаз, климатические изменения.

Abstract

Semeniuk N. Epiphytic algal communities of the Dnieper basin waterbodies. – Manuscript.

Thesis for the degree of Doctor of Biological Sciences in the speciality 03.00.17 “Hydrobiology” (03 – Biological Sciences). – Institute of Hydrobiology of the NAS of Ukraine, Kyiv, 2020.

The paper considers patterns of epiphytic algal communities’ taxonomic composition, cell count, biomass, primary production, their continuity and discreteness in waterbodies and watercourses of the Dnieper basin, the main mechanisms sustaining their homeostasis under conditions of current changes of water environment and determining its response to ecological variables.

A total of 715 species represented by 743 infraspecific taxa, including the nomenclature species type, from 263 genera, 116 families, 56 orders, 20 classes and 8 divisions were identified for the period of study (2008–2019) in the epiphytic algal communities of the Dnieper basin, with 15 species and infraspecific taxa being new for Ukrainian flora.

Epiphytic algal communities’ distribution in waterbodies and watercourses of the Dnieper basin is marked by continuity and discreteness. Continuity is related to geographic position and hydrological connection between ecosystems, and discreteness – to specific ecological conditions of particular waterbodies and watercourses.

The “alternative stable states theory” (Scheffer et al, 2003) has been proven applicable to aquatic ecosystems of the Dnieper basin, with high productivity of epiphytic algal communities corresponding to “clear water regime” and low productivity – to “high turbidity regime”. Since high turbidity primarily depends on phytoplankton abundance (Protasov et al., 2015), development of these communities is marked by phase opposition.

A reliable positive correlation has been found between the concentration of nitrates and gross primary production ($r = 0.88$; $p = 0.008$) and P/B-coefficients ($r = 0.80$; $p = 0.03$). The epiphytic algal communities’ primary production plotted against phosphates

concentration is curvilinear, with the highest productivity at 0.05–0.09 mg P/dm³. The *Rhopalodiaceae* family able to assimilate atmospheric nitrogen has a competitive advantage under conditions of low N:P-ratio.

Epiphytic algal communities upon submerged plants are distinguished by statistically higher taxonomic richness, than upon plants of other ecological groups. No statistical difference between algal biomass (as per surface area of substrata plants) upon plants of different ecological groups is explained by the fact, that in eutrophic ecosystems epiphytic algae vegetation to a greater extent depends upon other ecological variables, and substrata type is of subordinate significance.

The mechanisms of interaction in the system “phytoplankton ↔ epiphytic algal communities” include: presence of common eurytopic species; sedimentation of algae from plankton to the higher aquatic plants’ surface during waterblooms; transition of typically epiphytic species to plankton due to hydrodynamic processes.

The epiphytic algae’s response to climate change has been studied. Epiphytic algal communities have been shown to respond to the temperature rise by reduction in the Bacillariophyta relative share ($r = -0.54$; $p = 0.008$) and increase in Cyanobacteria and Chlorophyta share ($r = 0.53$; $p = 0.009$). The relation between water temperature and epiphytic algal communities is curvilinear with the highest biomass and primary production under optimal temperature 14.0–15.0°C and 22.0–24.0°C and the lowest values – under temperature above 25–26°C.

Epiphytic algal communities of aquatic ecosystems of the Dnieper basin possess efficient mechanisms sustaining their homeostasis (dynamic equilibrium in variable environment). These mechanisms can be implemented due to high taxonomic richness and evenness of communities.

According to our estimates, the total reserves of epiphytic algae in Kyiv water reservoir in summer make up 415.10 tonnes of green weight or 1388.08 GJ of energy. They produce 191 tonnes of oxygen (2801.97 GJ of energy) per day, or 36290 tonnes of oxygen (532374.30 GJ) per vegetation period.

Large-scale hydrotechnical operations, which cause significant water level drawdown, lead to changes in the epiphytic algal communities’ homeostasis limits and transition of algal communities to another state of dynamic equilibrium with considerably lower biomass. The water-level drawdown in the Cooling pond of the Chornobyl Nuclear Power Plant caused a shift in the alternative stable state from “clear water regime” to “high turbidity regime”. Epiphytic algal communities responded to such changes by increase in the quantity of shade-tolerant species and species with high saprobic index.

The European approaches (diatom indices) have been applied to assessment of state of aquatic ecosystems within the Dnieper basin according to epiphytic algal communities.

Key-words: epiphytic algal communities, the Dnieper River basin, ecological variables, primary production, dominant complex, alternative stable states, homeostasis, climate change.