НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ
ІНСТИТУТ ГІДРОБІОЛОГІЇ НАН УКРАЇНИ

Кваліфікаційна наукова праця
на правах рукопису

Семенюк Наталія Євгенівна

УДК [574.586](282.247.32)

ДИСЕРТАЦІЯ

ФІТОЕПІФІТОН ВОДНИХ ОБ'ЄКТІВ БАСЕЙНУ ДНІПРА

03.00.17 – гідробіологія
(03 – біологічні науки)

Подається на здобуття наукового ступеня доктора біологічних наук

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

_____ Семенюк Н.Є.
підпис здобувача

Науковий консультант: Щербак Володимир Іванович, доктор біологічних наук, професор, Лауреат Державної премії України в галузі науки і техніки

Київ – 2020

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.

У роботі 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.

Фітоепіфітон різнотипних водних екосистем басейну Дніпра характеризується високим таксономічним багатством. У цілому за досліджуваний період (2008–2019 рр.) у фітоепіфітоні басейну Дніпра було виявлено 715 видів водоростей, представлених 743 в. в. т., включаючи номенклатурний тип виду, із 263 родів, 116 родин, 56 порядків, 20 класів і 8 відділів. Найбільшим флористичним багатством характеризувались Bacillariophyta (41%), Chlorophyta (22%), Cyanobacteria (13%) і Charophyta (10%). Комплексне дослідження із застосуванням сучасного методу трансмісійної і скануючої електронної мікроскопії паралельно зі світловою мікроскопією дозволило уточнити видовий склад діатомових водоростей фітоепіфітону дніпровського каскаду і виявити 15 видів і внутрішньовидових таксонів водоростей, нових для флори України.

Видове багатство фітоепіфітону різнотипних водних об'єктів басейну Дніпра складає від 22±4 до 52±3 видів, чисельність – 0,58±0,21 – 63,94±17,27 млн. кл/10 см^2, біомаса – 0,40±0,18 – 19,88±7,19 мг/10 см^2, інтенсивність валової продукції – 0,13±0,07 – 6,13±1,50 мг O_2/10 см^2 × добу, *A/R* – 0,07±0,02 – 1,73±0,37, *P/B*-коефіцієнти – 0,11±0,02 – 1,23±0,10 × добу, а індекс Шеннона (H_B) – від 2,54±0,44 до 4,16±0,17 біт/мг.

Розподіл таксономічного складу фітоепіфітону по водоймах і водотоках басейну Дніпра має континуально-дискретний характер. Континуальність пов’язана із географічним розташуванням і гідрологічним зв’язком між водними екосистемами. Локальна дискретність пояснюється специфічними екологічними умовами конкретних водойм і водотоків.

Вперше вивчено закономірності континуальності і дискретності фітоепіфітону при зміні гідрологічних умов у системі «річка – озеро – річка» на прикладі Верхньої Прип’яті і руслових озер Люб’язь та Нобель. Дискретність проявляється в зростанні таксономічного багатства, чисельності і біомаси в озері, порівняно з вищерозташованою ділянкою річки, і в зниженні цих показників на ділянці нижче озера, що пов’язано зі зміною гідрологічних умов від лотичних до лентичних і навпаки. Континуальність проявляється у у домінуванні типових для Полісся видів – десмідієвих водоростей та діатомей з роду *Eunotia*.

Розподіл фітоепіфітону по Дніпровському каскаду характеризується поступовими змінами видового складу фітоепіфітону, зростанням чисельності, біомаси, індексу Шеннона по профілю каскаду у відповідь на градієнт абіотичних чинників (гідрологічних, гідрохімічних, кліматичних умов) та у зв’язку зі збільшенням трофічного статусу водосховищ у напрямку з півночі на південь. У той же час, фітоепіфітону Дніпровському каскаду властиві і прояви дискретності, зумовлені впливом великих міст, а також явищами нагону синьозелених водоростей.

Доведено правомірність «теорії альтернативних стабільних станів» [288] для водойм і водотоків басейну Дніпра, при цьому висока продуктивність фітоепіфітону характерна для «режиму прозорої води», а низька – для «режиму високої каламутності». Оскільки каламутність є в першу чергу функцією рясності водоростей планктону [108], доведено, що розвиток цих угруповань проходить у протифазі. 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 ($R^2 = 0,81$).

Доведено, що фітоепіфітон є надійним показником надходження клину солоної води з Дніпровсько-Бузького лиману до Пониззя Дніпра, що супроводжується підвищенням індексу галобності, зниженням частки видів-індиферентів і збільшенням – видів-галофілів і мезогалобів.

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 0,05–0,09 мг Р/дм^3, і за умов зниження співвідношення N:P конкурентну перевагу отримує родина *Rhopalodiaceae*, здатна фіксувати атмосферний азот.

Аналіз впливу типу субстрату на фітоепіфітон показав, що фітоепіфітон на занурених рослинах характеризується достовірно вищим таксономічним багатством, ніж фітоепіфітон рослин інших екологічних груп. Це пояснюється тим, що занурені рослини характеризуються складнішою архітектурою, більшим співвідношенням поверхні до маси, а відповідно і більш сприятливими умовами для розвитку фітоепіфітону, ніж повітряно-водяні рослини і рослини з плаваючим листям. У той же час, відсутність достовірної відмінності між величинами біомаси фітоепіфітону (в перерахунку на одиницю площі субстрату) на рослинах різних видів і різних екологічних груп пояснюється тим, що в евтрофних водних екосистемах на кількісний розвиток фітоепіфітону більшою мірою впливають інші екологічні чинники, а тип субстрату має підпорядковане значення.

Детально досліджено механізми взаємодії в системі «фітопланктон ↔ фітоепіфітон». Показано, що наявність спільних видів у фітопланктоні та фітоепіфітоні зумовлена: евритопністю цих видів; осадженням водоростей із планктону на поверхню вищих водяних рослин під час «цвітіння» води; переходом видів, типових для обростань, до планктону завдяки гідродинамічним процесам.

Встановлено існування різних «альтернативних стабільних станів» в залежності від впливу різних чинників (морфометричних характеристик, потужності фотичної зони, рівня розвитку фітопланктону). Кількісний розвиток

фітоепіфітону у водоймах, які знаходяться в «режимі прозорої води», залежить від проєктивного покриття рослин-субстратів і є значно більшим, ніж у водоймах, де «режим високої каламутності» зумовлений інтенсивною вегетацією фітопланктону.

Встановлено особливості реакції фітоепіфітону на зміни клімату та вперше наведено математичні залежності між фітоепіфітоном і температурою води. Показано, що 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°С і 22,0–24,0°С і мінімальними – за температури вище 25–26°С.

Доведено, що фітоепіфітону екосистем басейну Дніпра притаманні ефективні механізми гомеостазу (динамічної рівноваги у мінливому середовищі), реалізація яких є можливою завдяки високому таксономічному багатству, кількісним, продукційним характеристикам і високій вирівненості угруповання.

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

Вперше показано, що крупномасштабні гідротехнічні роботи, які зумовлюють значне зниження рівня води, призводять до зміни меж гомеостазу фітообростань і переходу угруповань в інший стан динамічної рівноваги зі значно нижчою біомасою. Комплексний вплив антропогенного чинника у сукупності із сучасними змінами клімату є серйозною потенційною загрозою для фітообростань. 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.

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.

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

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 watercources of the Dnieper basin, the main mechanisms sustaining its homeostasis under conditions of current changes of water environment and determining its response to ecological variables.

Epiphytic algal communities of the Dnieper basin are distinguished by high taxonomic richness. A total of 715 species represented by 743 infraspecific taxa from 263 genera, 116 families, 56 orders, 20 classes and 8 divisions were identified for the period of study (2008–2019). The highest floristic richness was observed for Bacillariophyta (41%), Chlorophyta (22%), Cyanobacteria (13%) and Charophyta

(10%). Complex research with applying advance techniques of scanning electron microscopy simultaneously with light microscopy made it possible to identify species composition of epiphytic diatoms in the Dnieper cascade more precisely and to find 15 specis and infraspecific taxa, which are new for Ukrainian flora.

Species richness of epiphytic algal communities of the Dnieper basin makes up 22±4 – 52±3 infraspecific taxa, cell count – 0.58±0.21 – 63.94±17.27 thousand cells/10 cm^2, biomass – 0.40±0.18 – 19.88±7.19 mg/10 cm^2, gross primary production intensity – 0.13±0.07 – 6.13±1.50 mg O_2/10 cm^2 × day, *A/R* – 0.07±0.02 – 1.73±0.37, *P/B*-coefficients – 0.11±0.02 – 1.23±0.10 × day, and Shannon's index (H_B) –from 2.54±0.44 to 4.16±0.17 bit/mg.

Epiphytic algal communities' taxonomic composition distribution in waterbodies and watercources of the Dnieper basin is marked by continuity and discreteness. Continuity is related to geographic position and hydrological connection between aquatic ecosystems. Local discreteness is explained by specific ecological conditions of particular waterbodies and watercources.

The patterns of continuity and discreteneness of epiphytic algal communities under altering hydrological conditions in the system "river – lake – river" have been studied for the first time (case study of the Upper Prypiat River and its in-channel lakes – Luibiaz Lake and Nobel Lake). The discreteness is observed in increasing taxonomic richness, cell count and biomass in the lake, as compared to the upstream section of the river, and in decrease of these values downstream of the lake, which is related to transition from lotic conditions to lentic conditions and vice versa. Continuity is observed in prevalence of desmids and diatoms from *Eunotia* genus, typical for Polissya region.

Epiphytic algal communities' distribution in the Dniper cascade is marked by gradual changes of species composition, increase in cell count, biomass, Shannon's index along the cascade in response to gradient in abiotic variables (hydrological, hydrochemical, climatic conditions) and raise in water reservoirs' trophic status from the north towards the south. However, the epiphytic algal communities in the Dnieper

cascade also have features of discreteness, caused by impact of big cities and surges of planctonic blue-green algae.

It has been proven, that the "alternative stable states theory" [288] can be applied to waterbodies and watercources 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 [108], development of these communities is marked by phase opposition. A reliable positive correlation has been shown between water transparency and epiphytic algae gross primary production ($R^2 = 0.73$) and between water transparency and *A/R*-ratio ($R^2 = 0.81$).

Epiphytic algal communities proved to be reliable biological indicators of the saline water influx from the Dnieper-Bug Estuary to the Lower Dnieper, with the rise in the halobion index, reduction in the share of indifferent species and increase in the share of halophilous and mesohalobic species.

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 relation between epiphytic algal communities' primary production and phosphates concentration is curvilinear, with the highest productivity at 0.05–0.09 mg P/dm^3. The *Rhopalodiaceae* family able to assimilate atmospheric nitrogen has a competitive advantage under conditions of low N:P-ratio.

The effect of substratum type on epiphytic algae has been studied. Epiphytic algal communities upon submerged plants are distinguished by statistically higher taxonomic richness, than algal communities upon plants of other ecological groups. It is explained by the fact, that submerged plants have more complex architecture, higher surface-mass ratio, and, respectively, create more favourable conditions for epiphytic algae vegetation, than emergent and floating-leaved plants. At the same time, absence of statistical difference between algal biomass (as per surface area of substrata plants) upon plants of different species and 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 has subordinate significance.

The mechanisms of interaction in the system "phytoplankton ↔ epiphytic algal communities" have been studied in detail. Presence of common species in phytoplankton and epiphytic algal communities is explained by: their habitat versatility, algae sedimentation from plankton to higher aquatic plants' surface and transition of typically epiphytic species to plankton owing to hydrodynamic processes.

The existence of different "alternative stable states" has been determined depending upon different ecological variables (morphometric characteristics, photic layer thickness, phytoplankton biomass). Quantitative development of epiphytic algal communities in natural waterbodies in "clear water regime" depends upon the foliage cover of substrata plants and is much higher than in artificial waterbodies, where "high turbidity" regime is caused by significant phytoplankton growth.

The epiphytic algae's response to climate change has been studies, and correlation coefficients between epiphytic algae and water temperature have been given for the first time. 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, quantitive, production characteristics and high evenness of communities.

The case-study of Kyiv water reservoir made it possible to estimate the reserves and bioproduction potential of epiphytic algae in the present time. 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. The calculation has shown, that epiphytic algae of Kyiv water reservoir produce 191 tonnes of oxygen (2801.97 GJ of energy) per day, or 36290 tonnes of oxygen (532374.30 GJ of energy) per vegetation period.

Large-scale hydrotechnical operation, which cause significant water level drawdown, lead to change in the epiphytic algal communites' homeostasis limits and transition of algal communities to other state of dynamic equilibrium with considerably lower biomass. Complex impact of human factor and present climate change is a serious hazard for epiphytic algal communities. 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 shadow-tolerant species and species with high saprobic index.

The European approaches have been applied to assessment of ecological state (potential) of waterbodies and watercourses of the Dnieper basin according to epiphytic algal communities. It has been proven, that diatom indices of epiphytic algal communites can be recommended for use and inclusion into classification tables during interpretation of data, obtained in the national monitoring of the Dniper basin waterbodies.

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

СПИСОК ОПУБЛІКОВАНИХ ПРАЦЬ 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 аквaландшафтів. 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.И., **Семенюк Н.Е.**, Рудик-Леуская Н.Я. Аквaландшафтное и биологическое разнообразие Национального природного парка

„Нижнесульский”, Украина. Монография. Под ред. В.И. Щербака. Киев: Фитосоциоцентр, 2014. 266 с. (*Участь у проведенні натурних досліджень, камеральне 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., Головко 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., **Semenuyk 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., **Semenuyk 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. (*Проведення*

натурних досліджень, 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 аквaландшафтів Волинського і Рівненського Полісся. *Наукові записки Тернопіль. нац. пед. ун-ту. Сер.: Біологія*. 2010. № 2 (43). С. 552–556. (*Участь у проведенні натурних 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.И., Якушин В.М., **Семенюк Н.Е.** Методологические подходы к изучению биоразнообразия объектов природно-заповедного фонда Украины. *Природа Західного Полісся та прилеглих територій. Розділ ІІ. 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. (*Камеральне опрацювання проб водоростей, участь в узагальненні отриманих 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 отриманих 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 проведенні натурних досліджень, 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 натурних 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*: Материалы Междунар. 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 Міжнар. наук.-практ. конф. (Київ, 19–23 трав. 2010). Київ: НТУУ «КПІ», 2010. С. 55–57.
31. Цаплина Е.Н., Майстрова Н.В., **Семенюк Н.Е.** Продукционные характеристики растительных сообществ мелководий Киевского водохранилища. *Современные проблемы гидроэкологии*: Тезисы докладов IV Междунар. конф. (Санкт-Петербург, 11–15 окт. 2010). Санкт-Петербург, 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 Міжнар. 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.И., Майстрова Н.В., **Семенюк Н.Е.** Таксономическое и эколого-географическое разнообразие диатомовых водорослей водоемов и водотоков Верхней Припяти. *Диатомовые водоросли: современное состояние и перспективы исследований*: Материалы XIII Междунар. конф. альгологов (Борок, 24–29 авг. 2013). Кострома, 2013. С. 100.
34. Клєстов 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 Каньйонового Придністров'я*: Матеріали Першої міжнар. 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 міжнар. 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 вирішення актуальних проблем*: Зб. матеріалів IV наук.-практ. конф. для молодих вчених, присвяченої 100-річчю Національної академії наук 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.

ЗМІСТ

ПЕРЕЛІК УМОВНИХ ПОЗНАЧЕНЬ, СИМВОЛІВ, ОДИНИЦЬ ВИМІРЮВАННЯ, СКОРОЧЕНЬ 21

ВСТУП 23

РОЗДІЛ 1 МЕТОДОЛОГІЧНІ ПІДХОДИ І МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕННЯ 32

1.1. Методологічні і термінологічні аспекти 32

1.2. Характеристика досліджених водних об'єктів 35

1.3. Методи дослідження фітоепіфітону 41

РОЗДІЛ 2 РОЗВИТОК ФІТОЕПІФІТОНУ ВОДОЙМ І ВОДОТОКІВ БАСЕЙНУ ДНІПРА ЗАЛЕЖНО ВІД ВПЛИВУ ПРИРОДНИХ ЧИННИКІВ 49

2.1. Короткий огляд літератури 49

2.2. Прозорість води 55

2.3. Гідрологічні чинники 60

2.4. Кисневий режим 65

2.5. Мінералізація води 67

РОЗДІЛ 3 ВІДГУК ФІТОЕПІФІТОНУ НА ВПЛИВ АНТРОПОГЕННИХ ЧИННИКІВ 82

3.1. Короткий огляд літератури 82

3.2. Значення біогенних елементів для вегетації фітоепіфітону 85

3.3. Відгук фітоепіфітону на зміни біогенного режиму 91

3.4. Реакція фітоепіфітону на спрацювання рівня води ВО ЧАЕС 97

РОЗДІЛ 4 ЗВ'ЯЗОК ФІТОЕПІФІТОНУ З БІОТИЧНИМИ ЧИННИКАМИ 116

4.1. Короткий огляд літератури 116

4.2. Вплив вищих водяних рослин на фітоепіфітон 118

4.3. Взаємодія в системі «фітопланктон ↔ фітоепіфітон» 130

4.4. Роль фітоепіфітону в структурі автотрофної ланки природно-штучної водойми Дніпровсько-Бузької естуарної екосистеми 138

РОЗДІЛ 5 ЗАКОНОМІРНОСТІ КОНТИНУАЛЬНОСТІ І ДИСКРЕТНОСТІ ФІТОЕПІФІТОНУ РІЗНОТИПНИХ ЕКОСИСТЕМ БАСЕЙНУ ДНІПРА .. 154

5.1. Короткий огляд літератури 154

5.2. Континуальність і дискретність фітоепіфітону різнотипних водойм і водотоків басейну Дніпра 155

5.3. Фітоепіфітон в системі «річка – руслове озеро – річка» 171

5.4. Особливості розподілу фітоепіфітону в системі «лотичні умови – лентичні умови» в головному та внутрішньокаскадному дніпровських водосховищах 184

5.5. Континуальність і дискретність фітоепіфітону Дніпровського каскаду і Нижнього Дніпра 206

РОЗДІЛ 6 РЕАКЦІЯ ФІТОЕПІФІТОНУ НА ВПЛИВ КЛІМАТИЧНИХ ЗМІН 219

6.1. Короткий огляд літератури 219

6.2. Кількісний розвиток фітоепіфітону залежно від температури води 222

6.3. Зміни структури фітоепіфітону в умовах підвищеної температури води 226

6.4. Вплив підвищеної температури води на продукційні характеристики фітоепіфітону 234

6.5. Зв’язок між температурою води та індексом сапробності 242

РОЗДІЛ 7 АПРОБАЦІЯ ЄВРОПЕЙСЬКИХ ПІДХОДІВ ДО ОЦІНКИ СТАНУ ВОДНИХ ЕКОСИСТЕМ БАСЕЙНУ ДНІПРА ЗА ФІТОЕПІФІТОНОМ 245

7.1. Короткий огляд літератури 245

7.2. Апробація деяких діатомових індексів фітоепіфітону для оцінки стану екосистем дніпровських водосховищ 248

7.3. Характеристика референційних ділянок та ділянок з умовами, що наближаються до природних (умовно референційних), для різних типів МПВ у басейні Дніпра 270

РОЗДІЛ 8 ГОМЕОСТАЗ ФІТОЕПІФІТОНУ ВОДНИХ ЕКОСИСТЕМ БАСЕЙНУ ДНІПРА З РІЗНИМ СТУПЕНЕМ АНТРОПОГЕННОГО НАВАНТАЖЕННЯ 273

8.1. Короткий огляд літератури 273

8.2. Гомеостаз фітоепіфітону дніпровських водосховищ 276

8.3. Гомеостаз фітоепіфітону у водоймі басейну Дніпра в період високого антропогенного навантаження 310

РОЗДІЛ 9 УЗАГАЛЬНЕННЯ 321

ВИСНОВКИ 348

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ 351

ДОДАТКИ 387

Додаток А. Карти-схеми досліджуваних водойм басейну Дніпра 388

Додаток Б. Список видів Bacillariophyta, знайдених у фітоепіфітоні водосховищ Дніпровського каскаду і Нижнього Дніпра в останні роки (2016–2018) із зазначенням нових видів для флори України [198, 302] 395

Додаток В. Список опублікованих праць за темою дисертації 401

ПЕРЕЛІК УМОВНИХ ПОЗНАЧЕНЬ, СИМВОЛІВ, ОДИНИЦЬ ВИМІРЮВАННЯ, СКОРОЧЕНЬ

АСМ – абсолютно суха маса рослин-субстратів

в. в. т. – внутрішньовидові таксони

МПВ – масиви поверхневих вод

НПП – Національний природний парк

ВО ЧАЭС – Водоймище-охолоджувач Чорнобильської атомної електростанції

ФЕ – фітоепіфітон

ВВР – вищі водяні рослини

ПП – проективне покриття

A – валова первинна продукція, мг O_2/10 см^2 × добу

P – чиста первинна продукція, мг O_2/10 см^2 × добу

R – деструкція органічних речовин, мг O_2/10 см^2 × добу

P/B-коефіцієнт – питома первинна продукція × добу

A/R – співвідношення продукційно-деструкційних процесів

n – таксономічне багатство, видів (внутрішньовидових таксонів, включаючи номенклатурний тип виду)

N – чисельність фітоепіфітону, тис. кл/10 см^2

B – біомаса фітоепіфітону, мг/10 см^2

C_V – коефіцієнт варіації, %

H – індекс Шеннона

H_N – індекс Шеннона за чисельністю, біт/екз

H_B – індекс Шеннона за біомасою, біт/мг

TDI – трофічний діатомовий індекс

IH – діатомовий індекс галобності

IO – діатомовий індекс кисневого режиму

IS – діатомовий індекс органічного забруднення

S – індекс сапробності Пантле-Букк у модифікації Сладечека

K_S – коефіцієнт подібності видового складу Серенсена

N – вміст азоту, мг/дм^3

P – вміст фосфору, мг/дм^3

$N:P$ – відношення вмісту неорганічного азоту до вмісту фосфору у воді

r – коефіцієнт кореляції

p – рівень значимості

R^2 – коефіцієнт достовірності апроксимації (для нелінійних залежностей)

t-критерій – критерій Стьюдента

ВСТУП

Обгрунтування вибору теми дослідження. Важливим компонентом біорізноманіття водойм і водотоків басейну Дніпра є фітоепіфітон – водоростеві угруповання, які вегетують на підводних частинах вищих водяних рослин. 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 [106]. Контурні біотопи – це тонкі утворення, розміщені в межах гідросферних «плівок згущення життя», описаних ще В.І. Вернадським [15], 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 [45].

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 [57, 102, 106, 172, 209, 213, 222, 244, 267, 280, 319, 325, 328].

Фітообростання мають важливе прикладне значення і широко використовуються в світовій практиці для оцінки якості води та стану водних екосистем [6, 189, 200, 226, 231, 265, 278, 313].

У фундаментальних і прикладних дослідженнях фітоепіфітону необхідно враховувати розбіжності у термінології, яка застосовується в Україні і в інших країнах світу. Так, 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» [195]. 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 [104]. 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 [175].

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, заростих вищою водяною рослинністю, аналогів якому в країнах Західної Європи немає.

Дослідження фітоепіфітону водосховищ Дніпровського каскаду було започатковано в 70–80-х рр. минулого століття Л.Є. Костіковою [62, 63, 64]. Сучасні публікації по фітоепіфітону дніпровського каскаду стосуються в основному таксономічного складу [135, 136, 137]. Кількісні показники фітоепіфітону вивчались тільки на окремих водосховищах: Київському, Канівському, Кременчуцькому [53, 230, 306] без охоплення всього каскаду, а також на водоймах м. Києва [125] і Білої Церкви [305]. Також опубліковані роботи, присвячені в основному таксономічному різноманіттю альгофлори окремих водних екосистем басейну Дніпра, у рамках яких досліджувались і водорості різних субстратів [9, 13, 14, 47, 59, 69, 71 та інші]. Щодо первинної

продукції фітоепіфітону водних екосистем басейну Дніпра сучасні дані є фрагментарними і отримані тільки на водоймах м. Києва [126]. Вплив екологічних чинників на фітоепіфітон розглядався в таких аспектах, як тип мілководь, екологічна група рослин-субстратів, гідродинамічний і гідрохімічний режим [121, 230, 305, 306].

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 з 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 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. Дослідити 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 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 валової 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», зокрема «цвітіння» води.

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 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 тіньовитривалих 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. На основі аналізу фітоепіфітону 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 фітоперифітону 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 тонну 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, розраховані за фітоепіфітоном, 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 на основі натурних даних щодо фітоепіфітону проведено вибір референційних ділянок та ділянок з умовами, наближеними до природних, для таких типів масивів поверхневих вод: 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 масиви поверхневих вод.

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, в 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, присвяченій 75-річчю заснування Інституту гідробіології НАН України «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.

Подяка. Авторка висловлює щиру 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.

РОЗДІЛ 1
МЕТОДОЛОГІЧНІ ПІДХОДИ І МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕННЯ

1.1. Методологічні і термінологічні аспекти

Поняття «фітоепіфітон». Під фітоепіфітоном ми розуміємо водорості різних систематичних відділів, які розвиваються на підводних частинах вищих водяних рослин. Фітоепіфітон є компонентом перифітону.

Перифітон входить до системи контуробіона і являє собою екологічне угруповання гідробіонтів, які живуть на розділі фаз «вода – твердий субстрат» будь-якого походження [102, 106].

Показано [45], що контурні біотопи є тонкими утвореннями, які розміщуються в межах гідросферних «плівок згущення життя», описаних ще В.І. Вернадським [15], вони населені специфічними угрупованнями організмів і якісно, кількісно та роллю в екосистемах відрізняються від «плівок життя» В.І. Вернадського не меншою мірою, ніж останні відрізняються від решти товщі води.

Важливим є те, що при зміні умов життя в контурних біотопах різко скорочується (чи збільшується) біорізноманіття і чисельність контуробіонтів. Багато з цих видів є особливо чутливим індикаторами якості водного середовища [45].

Термін «перифітон» було запропоновано А.Л. Бенінгом у 1924 р., автор розмежовував перифітон і бентос, виходячи з топічних ознак, і відносив до перифітону угруповання на антропогенному субстраті (гідроспоруди, плавзасоби). Надалі ця концепція була розвинена С.Н. Дуплаковим [39], Г.С. Карзінкіним [48] і було показано, що своєрідність угруповань перифітону визначається не походженням субстрату, а комплексом умов, у яких живуть організми перифітону на будь-якому твердому субстраті у воді [102, 105].

Основною характеристикою біотопу перифітонних організмів є життя на твердому субстраті. Головна відмінність твердих субстратів від м’яких субстратів

(пісок, мул) полягає в тому, що механічне порушення зв’язку між частками твердого субстрату веде до його руйнування [106]

Важливою особливістю перифітону є переважання організмів, які мають адаптації до прикріпленого способу життя [102].

При проведенні натурних досліджень до фітоепіфітону відносили всі види водоростей, які були виявлені у складі зависі, змитої з підводної поверхні вищих водяних рослин. Тобто враховували не тільки види, типові для обростань (облігатні епіфіти), й види, характерні для планктону і бентосу (факультативні епіфіти). Це зумовлено такими причинами:

1. Доведено [102, 106], що перифіталь, як середовище існування, створює сприятливі умови для розвитку як форм, адаптованих до постійного прикріплення до субстрату (ценоефаптоадсон), так і рухливих форм, які можуть переміщуватись по субстрату і у водному середовищі поблизу субстрату (ценопланоадсон). При цьому основна роль рухливих форм в угрупованнях перифітону – це перенесення речовини й енергії як у межах біоценозу, так і при зв’язку з іншими біоценозами. Також показано [17, 39], що сприятливі умови для розвитку неприкріплених форм зумовлені наявністю прикріплених форм, які створюють для перших механічну опору.

2. З огляду на принцип фазного поділу біотопів гідробіонтів, біотопом перифітону є не тільки твердий субстрат (зокрема, вищі водяні рослини), але й двофазна система «субстрат – вода». Тому розділення біоти, яка живе в єдиному біотопі, на організми, прикріплені до субстрату, і організми, які живуть навколо субстрату, не є правомірним [102].

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 малоймовірним [106].

4. Доведено [31, 95], 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 [337].

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

Відомо, що присутність нитчастих водоростей в обростаннях часто ускладнює аналіз епіфітного угруповання, оскільки вони значно збільшують діапазон коливань біомаси. Крім того, їм притаманна широка екологічна валентність, і їх не завжди можна віднести до окремого угруповання [32, 209]. Ми застосовували такий підхід:

1) мікроскопічні скупчення нитчастих водоростей у складі змитої з рослин завісі відносили до фітоепіфітону і враховували;

2) макроскопічні скупчення нитчастих водоростей серед заростей рослин не враховували, оскільки вони являють собою окреме екологічне угруповання і в літературних джерелах або відносяться до макрофітів, або позначаються термінами «мезофітон» чи «метафітон» [32, 209];

3) у випадку, якщо нитчасті водорості розвивались безпосередньо на рослинах і було складно визначити їхню належність до фітоепіфітону чи метафітону, використовували таке правило, запропоноване В. Госселін із співавторами [209]: а) якщо нитчасті водорості були присутні в значній кількості і їх можна було розглядати як окреме угруповання, їх відносили до метафітону і не відбирали; б) якщо нитчасті водорості були присутні, але їхня кількість була недостатньою для відділення їх від епіфітів у даній пробі, їх відносили до фітоепіфітону, відбирали і камерально опрацьовували під мікроскопом у складі проби.

Поняття «механізм». Оскільки важливою частиною роботи є з’ясування механізмів (механізмів підтримання гомеостазу фітоепіфітону, механізмів реакції фітоепіфітону на вплив різних екологічних чинників), необхідно дати визначення цьому терміну. Під механізмом у науковому значенні цього поняття ми розуміємо

систему взаємодіючих компонентів і процесів, які призводять до одного чи декількох наслідків [188].

Термін «механізм» можна застосувати до різних рівнів організації живої матерії: молекулярно-генетичного, клітинного, організменного, біоценотичного, екосистемного. У даній роботі встановлено механізми на надорганізменних рівнях організації живого: популяційно-видовому, біоценотичному та екосистемному. Зумовлено це тим, що фітоепіфітон розглядається з одного боку як цілісне угруповання, а з іншого боку як важливий компонент водної екосистеми, тісно пов'язаний з її іншими абіотичними та біотичними складовими.

З огляду на це, до «взаємодіючих компонентів» можна віднести:

– популяції різних видів у фітоепіфітоні (популяційно-видовий рівень);

– фітоепіфітон та інші біотичні компоненти водних екосистем: фітопланктон, вищі водяні рослини тощо (біоценотичний рівень);

– фітоепіфітон та природні і антропогенні чинники (екосистемний рівень).

Поняття дискретності і континуальності. Під континуальністю ми розуміємо «безперервність», тобто відсутність змін чи поступові зміни складу угруповань у просторі і часі.

Під дискретністю ми розуміємо «перервність», тобто суттєві відмінності між угрупованнями.

1.2. Характеристика досліджених водних об'єктів

Матеріалом для написання дисертаційної роботи послугували натурні дані досліджень фітоепіфітону, виконаних на різнотипних водних об'єктах басейну Дніпра з 2008 по 2019 рр.

Дніпро – одна з найбільших річок Європи, його довжина складає 2201 км, а загальна площа басейну – 504 тис. км^2. Басейн р. Дніпро є транскордонним: 20% його площі знаходиться в Російській Федерації, 23% – в Республіці Білорусь та 57% – в Україні. У межах України довжина Дніпра становить 1121 км, а площа басейну – 296,317 тис. км^2, що охоплює 48% території України. У басейні Дніпра

проживає більше 20 млн мешканців. 69% території басейну відведено під орні землі [18].

Згідно з Водною рамковою директивою 2000/60/ЄС, басейн Дніпра охоплює два екорегіони: Східні рівнини і Понтійська провінція [18, 27].

Нижче впадіння р. Прип'ять Дніпро являє собою каскад із шести великих водосховищ, загальний об'єм яких становить 43,8 км^3, що є близьким до сучасного об'єму стоку річки в Чорне море. Ресурси поверхневих вод басейну Дніпра становлять 53 км^3 на рік [110].

Результати натурних досліджень фітоепіфітону басейну Дніпра отримані на таких водних об'єктах:

– каскад Дніпровських водосховищ (Київське, Канівське, Кременчуцьке, Кам'янське (Дніпродзержинське), Дніпровське (Запорізьке) і Каховське);

– Нижній Дніпро від с. Іванівка до рукава Рвач;

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

– Верхня Прип'ять з допливом Стохід, русловими озерами Люб'язь, Нобель, заплавним озером Омит;

– Акваторія Нижньої Сули і Сульскої затоки Кременчуцького водосховища у межах Національного природного парку (НПП) «Нижньосульський»;

– Водоймище-охолоджувач Чорнобильської АЕС і озера зони відчуження Глибоке і Далеке.

Карти-схеми досліджуваних водних екосистем басейну Дніпра зі станціями спостереження наведено в Додатку А.

Дніпровський каскад. На Київському водосховищі дослідження проводили в 2008–2016 рр. і 2019 р. по загальноприйнятій сітці станцій Інституту гідробіології НАН України [49], при цьому охоплені мілководдя річкової (дніпровської) частини (траверз сіл Нижні Жари, Теремці), річково-озерної частини (траверз о. Домонтово, с. Страхолісся) і озерної частини (траверз с. Толокунь, Ровжі, Глібівка) (Додаток А, рис. А.1).

У річковій частині Канівського водосховища проби відбирали на стаціонарній станції моніторингу відділу санітарної гідробіології і гідропаразитології Інституту гідробіології НАН України, розташованій на відстані 11 км вниз за течією від греблі Київської ГЕС, кожні два тижні з червня по листопад 2008–2011 рр. і в літній сезон 2017 р. (Додаток А, рис. А.1) [43, 337].

У вересні 2017 р. авторка взяла участь у комплексній гідроекологічній експедиції по Дніпровському каскаду, організованій Українським гідрометеорологічним інститутом ДСНС України і НАН України на НДС «Георгій Готовчиць»[1]. Було відібрано проби фітоепіфітону на Канівському, Кременчуцькому, Кам'янському, Дніпровському і Каховському водосховищі (Додаток А, рис. А.1).

Нижній Дніпро. Нижній Дніпро являє собою незарегульовану частину Дніпра і входить до складу Дніпровсько-Бузької естуарної системи (Додаток А, рис. А.2). На Нижньому Дніпрі проводились комплексні натурні дослідження впливу мінералізації води на фітоепіфітон[2]. Проби відбирали упродовж вегетаційного сезону 2018 р. щомісяця з червня по жовтень на таких станціях спостереження:

1. Пригирлова ділянка річки вище м. Херсона в межах с. Іванівка;
2. Пригирлова ділянка річки в межах м. Херсона (Гідропарк);
3. Гирлова ділянка – рукав Рвач нижче м. Херсона;
4. Гирлова ділянка – рукав Рвач у межах с. Касперівка.

Кардашинський лиман – водна екосистема, яка входить до Дніпровсько-Бузької естуарної області, розташована на лівобережній заплаві дельти Дніпра в

[1] Авторка висловлює щиру вдячність Директору Українського гідрометеорологічного інституту ДСНС України і НАН України (УкрГМІ) – член-кореспонденту НАН України, доктору географічних наук Осадчому Володимиру Івановичу за наукове керівництво і надану можливість участі в експедиції по Дніпровському каскаду на НДС «Георгій Готовчиць»; керівнику експедиції – завідувачу лабораторії моніторингових досліджень УкрГМІ Канівцю Володимиру Вікторовичу за допомогу у відборі проб фітоепіфітону.

[2] Висловлюємо глибоку вдячність доктору сільськогосподарських наук, професору Шерману Ісааку Михайловичу і кандидату біологічних наук, доценту, завідувачу кафедри водних біоресурсів та аквакультури Херсонського державного аграрного університету, Кутіщеву Павлу Сергійовичу за спільні дослідження по Дніпровсько-Бузькій естуарній екосистемі та відбір проб фітоепіфітону Нижнього Дніпра.

Голопристанському районі Херсонської області України. Тривалі гідротехнічні роботи з видобутку піску поруч із лиманом призвели до того, що на даний час він складається з двох підсистем: безпосередньо природного лиману і штучно створеного піщаного кар'єра, які гідрологічно пов'язані між собою (Додаток А, рис. А.3).

Верхня Прип'ять із допливами і озерами[1]. Об'єктами дослідження були р. Прип'ять із русловими озерами Люб'язь, Нобель, заплавним озером Омит, р. Стохід і меліорована річка Коростинка, яка на даний час є магістральним каналом іригаційної системи, що не працює вже більше 20 років.

На Верхній Прип'яті вивчали просторовий розподіл фітоепіфітону в системі «річка – руслові озера Люб'язь, Нобель – річка» (Додаток А, рис. А.4). Дослідження проводились у літній та пізньоосінній сезони 2009 р.

Ширина досліджуваної ділянки р. Прип'ять складає від 6 до 160 м, глибини – 1,5–6,0 м. Особливістю річки є широтна течія із заходу на схід, а також наявність великої кількості озер і значного масиву боліт [300].

Річка Стохід є основним правобережним допливом Прип'яті, її ширина складає 10–60 м, глибина 2–10 м [300].

Особливістю меліорованої річки Коростинка є те, що в період інтенсивних меліоративних робіт 60–80 рр. минулого сторіччя на Волинському Поліссі річку було перетворено на одамбований штучний водотік. Її меандри і заплаву було знищено, а русло спрямлено. Останні двадцять років меліоративна система в цьому регіоні повноцінно не працювала [300].

Руслові озера Люб'язь, Нобель є невід'ємною частиною екосистеми Прип'яті. Найбільшим із них є оз. Люб'язь, його площа складає 519 га, об'єм води 28 млн м^3, довжина 3,8 км, ширина 2,5 км, середня глибина 2,1 м, максимальна – 7 м [300]. Площа озера Нобель дорівнює 499 га, довжина – 3,2 км, ширина – 2,5 км, максимальна глибина – 12 м [51]. Значно меншим за площею є заплавне оз. Омит – усього 57 га.

---

[1] Авторка щиро вдячна кандидату біологічних наук Клєстову Миколі Леонардовичу за допомогу у відборі проб фітоепіфітону на Верхній Прип'яті, її заплавно-руслових озерах, акваторії НПП «Нижньосульський» та прилеглій ділянці Кременчуцького водосховища.

У порівняльному аспекті також використовували матеріали по фітоепіфітону, отримані на озерах Ніговищі і Сосне, які належать до басейну Прип'яті і мають льодовикове походження.

Нижня Сула і Сульська затока Кременчуцького водосховища. На акваторії Нижньої Сули і Сульської затоки Кременчуцького водосховища в межах НПП «Нижньосульський» дослідження проводились у різні вегетаційні сезони 2010–2012 рр. (весна, середина літа, пізнє літо, середина осені, пізня осінь) за сіткою стаціонарних станцій, які відображають найхарактерніші біотопи парку (Додаток А, рис. А.5).

Річка Сула є лівим допливом Кременчуцького водосховища, акваторія Нижньої Сули і Сульської затоки являє собою просторовий гідрологічний континуум [155], який складається з різнотипних ділянок:

- Річкова ділянка. Включає ділянку р. Сули від північної межі парку до траверзу с. Горошино. Це природна лотична екосистема, де ще не спостерігається підпору вод Кременчуцьким водосховищем. Добре виражена річкова течія;
- Річково-озерна ділянка – від траверзу с. Старий Мохнач до траверзу сіл Мирони – Велика Буримка. Це частина річкової акваторії, у якій вже реєструється підпір водосховища, фактично це екотон, сформований на межі двох гідрофронтів: річка ↔ затока водосховища. Русло річки починає розгалужуватись на рукави, швидкість течії нижча, ніж на річковій ділянці;
- Озерно-острівна ділянка – Сульська затока від урочища Чубарів ліс до південної межі парку. Це затока, утворена підпором води Кременчуцького водосховища. Чітко виражена проточно-острівна заплава. Водообмін цієї ділянки визначається течією р. Сули і величиною підпору водами Кременчуцького водосховища.

Водоймище-охолоджувач ЧАЕС (ВО ЧАЕС) і озера зони відчуження (Додаток А, рис. А.6). ВО ЧАЕС є антропогенно створеною водоймою, що розташована на правобережній заплаві р. Прип'ять. Береги водоймища

сформовані частково надзаплавною терасою, а переважно захисною дамбою протяжністю 25 км, шириною 70–100 м і висотою 5,7 м. До виведення з експлуатації ВО ЧАЕС його довжина складала 11 км, середня ширина 2 км, площа – 22,7 км^2, глибина переважно 4–7 м, а на окремих ділянках – 18–20 м, об'єм – 149 млн м^3 [29].

У 2008 р. у рамках Програми зняття з експлуатації Чорнобильської АЕС було прийнято рішення про виведення з експлуатації ВО ЧАЕС, що передбачало його спрацювання. У 2014 р. після припинення підкачування води з р. Прип'ять почалось зниження рівня води у водоймищі, переважно за рахунок її фільтрації через тіло огороджувальної дамби [29].

З травня 2014 р. до середини літа 2016 р. рівень води у водоймищі знизився приблизно на 4 м і ВО ЧАЕС розділилось на декілька окремих водойм. До середини літа 2017 р. осушена зона дна ВО ЧАЕС досягла ≈40% початкового водного дзеркала [177].

Дослідження фітообростань ВО ЧАЕС проводили до виведення водоймища з експлуатації (літній сезон 2013 р.) і після початку спрацювання рівня води (весна, літо, осінь, зима 2016–2018 рр.)[1]. У ВО ЧАЕС досліджували не тільки фітоепіфітон, але й обростання інших твердих субстратів (фітоперифітон): каміння, деревина (затоплені пні, гілки, телеграфні стовпи), металеві конструкції. Це зумовлено тим, що в зв'язку з осушенням літоральних зон значна частина угруповань вищих водяних рослин загинула. Проби водоростей відбирали на чотирьох станціях спостереження: у північно-східній, північно-західній, південно-східній і південно-західній частині водоймища.

З метою порівняння закономірностей розвитку фітообростань в антропогенно створеній водоймі (ВО ЧАЕС) і природних водоймах паралельно відбирали проби в озерах зони відчуження Глибоке і Далеке, які є заплавними озерами р. Прип'ять.

---

[1] Авторка висловлює щиру подяку завідувачу відділу водної радіоекології Інституту гідробіології НАН України, доктору біологічних наук, професору Гудкову Дмитру Ігоровичу та старшому науковому співробітнику, кандидату біологічних наук Кагляну Олександру Євгеновичу за відбір проб фітоперифітону на ВО ЧАЕС та озерах зони відчуження.

1.3. Методи дослідження фітоепіфітону

Проби фітоепіфітону відбирали з вищих водяних рослин різних екологічних груп, домінуючих у досліджуваних водних об'єктах басейну Дніпра: повітряно-водяних (очерет звичайний *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., рогіз вузьколистий *Typha angustifolia* L., комиш озерний *Scirpus lacustris* L.), рослин із плаваючим листям (глечики жовті *Nuphar lutea* (L.) Smith, латаття біле *Nymphaea alba* L., водяний горіх плаваючий *Trapa natans* L.) і занурених (рдесник пронизанолистий *Potamogeton perfoliatus* L., рдесник гребінчастий *Potamogeton pectinatus* L., кушир занурений *Ceratophyllym demersum* L., стрілолист стрілолистий *Sagittaria sagittifolia* L., водопериця колосова *Myriophyllum spicatum* L.)[1].

Фрагменти рослин довжиною 5–8 см обережно зрізали під водою, вміщували у широкогорлі склянки об'ємом 100 $см^3$ і заливали дистильованою водою. У лабораторії з рослин спеціальною щіточкою зчищали обростання і фіксували пробу 5 мл 40% формаліну.

У ВО ЧАЕС крім фітоепіфітону досліджували фітообростання інших твердих субстратів. Проби водоростей з кам'яних субстратів (епілітон), деревних субстратів (епіксилон) і металевих субстратів відбирали за допомогою рамки площею 50 $см^2$. Обростання в межах рамки знімали з твердого субстрату за допомогою ножа, вміщували у склянки об'ємом 100 мл і заливали дистильованою водою.

Для розрахунку чисельності й біомаси фітоепіфітону на одиницю площі рослин-субстратів вимірювали площу поверхні фрагментів рослин за допомогою міліметрового паперу. Після цього фрагменти рослин висушували у сушильній шафі за температури 105°С до постійної маси, зважували на аналітичних терезах з точністю до 0,0001 г і розраховували чисельність та біомасу фітоепіфітону на

[1] Авторка щиро вдячна старшому науковому співробітнику, кандидату біологічних наук Цапліній Катерині Миколаївні за допомогу у виборі домінуючих угруповань вищих водяних рослин, визначенні їхнього проєктивного покриття, а також за матеріали щодо запасів ВВР Київського водосховища, використані для оцінки біопродукційного потенціалу фітоепіфітону.

одиницю абсолютно сухої маси рослин (АСМ), оскільки визначення сухої маси є більш точним, ніж визначення сирої маси. Для перерахунку абсолютно сухої маси на сиру використовували такі коефіцієнти: для повітряно-водяних рослин – 2,5, для рослин із плаваючим листям – 5 і для занурених рослин – 10 [113].

Оскільки площу поверхні вищих водяних рослин із сильно розсіченими листовими пластинками (таких як *M. spicatum, C. demersum, P. pectinatus*) визначити методично складно, для цих видів рослин було використано коефіцієнти відношення площі до АСМ за літературними даними: для *M. spicatum* – 1200 см^2/г АСМ, для *C. demersum* – 400 см^2/г АСМ, для *P. pectinatus* – 500 см^2/г АСМ [204].

Проби камерально опрацьовували під світловим мікроскопом МББ-1А з окуляром 7×, об'єктивами 40×, 90× (імерсійний), а також під світловим мікроскопом Axio Imager A1 Центру колективного користування Інституту гідробіології НАН України[1].

Біомасу фітоепіфітону визначали розрахунково-об'ємним методом [90].

Діатомові водорості ідентифікували за допомогою постійних препаратів. Звільнення панцирів Bacillariophyta від органічного вмісту здійснювали методом гарячого спалювання у пероксиді водню [124]. Препарати виготовляли з використанням синтетичної діатомової смоли Naphrax із індексом заломлення світла 1,74.

З метою уточнення таксономічного складу діатомових водоростей Дніпровського каскаду і Нижнього Дніпра та виявлення нових видів для флори України було проведено комплексне дослідження [198, 207, 302]. Визначення таксономічної приналежності діатомових водоростей методом скануючої та трансмісійної електронної мікроскопії було виконано головним науковим

[1] Авторка щиро дякує завідувачу Лабораторії біологічно активних сполук «Центр колективного користування» к. б. н., с. н. с. Коновцю Ігорю Миколайовичу, а також старшому науковому співробітнику, к. б. н. Старосилі Євгенії Василівні за консультації допомогу у роботі з мікроскопом Axio Imager A1.

співробітником Інституту біології внутрішніх вод РАН, доктором біологічних наук С.І. Генкалом[1].

Інтенсивність первинної продукції фітоепіфітону і деструкції органічних речовин епіфітону визначали склянковим методом у кисневій модифікації [90, 293]. Суспензію епіфітону, змитого з вищих водяних рослин, розводили водою з водойми, розливали у «світлі» й «темні» склянки та експонували у водоймі протягом доби. Одночасно для контролю у водоймі експонували «світлі» й «темні» склянки з фітопланктоном, який знаходився у природній воді, і визначали його продукційні показники. Валову первинну продукцію фітоепіфітону розраховували як різницю між продукцією в склянках, які містили фітоепіфітон і фітопланктон, і в контрольних склянках із фітопланктоном. За аналогічною схемою визначали деструкцію органічних речовин епіфітоном. Чисту первинну продукцію фітоепіфітону для розрахунку *P/B*-коефіцієнту приймали за 75% від валової [113].

З метою вивчення структури автотрофної ланки Кардашинського лиману Дніпровсько-Бузької естуарної екосистеми оцінювали запаси фітопланктону, вищих водяних рослин і фітоепіфітону. Запаси фітомаси вищих водяних рослин розраховували як добуток середньої для виду рослин фітомаси на 1 м^2 і площі заростання лиману або кар'єра. Запаси фітопланктону оцінювали шляхом множення середньої біомаси фітопланктону в лимані (або кар'єрі) на об'єм води в досліджуваній водоймі, а запаси фітоепіфітону – множенням його середньої біомаси на вищих рослинах різних екологічних груп на запаси фітомаси цих рослин. Для фітоепіфітону на повітряно-водяних рослинах враховували тільки ту частину фітомаси, яка вегетує у водній товщі. На основі отриманих даних щодо запасів біомаси автотрофних організмів було оцінено розподіл потоків енергії між різними компонентами автотрофної ланки (фітопланктоном, вищими водяними рослинами, фітоепіфітоном) у досліджуваних водних екосистемах. Енергетичний еквівалент сирої біомаси водоростей (планктону або епіфітону) було прийнято за

[1] Висловлюємо глибоку вдячність головному науковому співробітнику Інституту біології внутрішніх вод РАН, доктору біологічних наук Генкалу Сергію Івановичу за визначення діатомових водоростей Дніпровського каскаду методом електронної мікроскопії.

3,34 кДж/г[1], сухої фітомаси вищих водяних рослин – за 16,74 кДж/г [85, 119], а енергетичний еквівалент кисню – за 14,67 кДж/г [49].

Кореляційний аналіз проводили за допомогою програмного пакету Statistica 6.0. Кластерний аналіз угруповань фітоепіфітону виконували в програмі Past 1.32: 1) за коефіцієнтом подібності видового складу Серенсена [308]; 2) за коефіцієнтом подібності Брея-Кертіса [251]. Перевагою коефіцієнту Брея-Кертіса є те, що він враховує не тільки видовий склад, але й кількісні показники порівнюваних угруповань. Коефіцієнт Брея-Кертіса розраховується за формулою:

$$BC_{jk} = \frac{\sum_{i=1}^{s} \left| x_{ij} - x_{ik} \right|}{\sum_{i=1}^{s} \left(x_{ij} + x_{ik} \right)},$$

де BC_{jk} – коефіцієнт подібності Брея-Кертіса для угруповань j і k; x_{ij}, x_{ik} – чисельність (біомаса) i-го виду в угрупованнях j і k відповідно.

Дендрограми подібності будували засобами програми Past 1.32 або за методом найближчого кореляційного шляху [139].

Результати кластерного аналізу інтерпретували таким чином: чітке розділення дендрограми на кластери свідчить про подібність екологічних умов на ділянках спостереження, які входять до одного кластеру, і, відповідно, про відмінність екологічних умов між кластерами.

Індекс Шеннона розраховували як за чисельністю фітоепіфітону (H_N), так і за його біомасою (H_B)

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 (NH_4^+, NO_2^-, NO_3^-), фосфору (PO_4^{3-}) та мінералізації води Кардашинського лиману люб'язно надані молодшим науковим співробітником Лінчук М.І. Гідрохімічний режим Верхньої Прип'яті і

[1] Аналогічне значення було використано і при розрахунку запасів водоростей обростань Київського водосховища.

мінералізацію води Нижнього Дніпра визначала с. н. с., к. геогр. н. Морозова А.О[1].

Для оцінки взаємодії між фітопланктоном та фітоепіфітоном було використано матеріали по фітопланктону Київського і Канівського водосховища [337], Кардашинського лиману і ВО ЧАЕС[2].

При дослідженні впливу гідрологічного режиму на фітоепіфітон аналізували проби водоростей, відібрані з одного виду рослини-субстрату з подібним проективним покриттям (близько 50%).

Біологічну індикацію мінералізації води за фітоепіфітоном проводили з використанням двох найпоширеніших сучасних систем:

1) Біоіндикація галобності, розроблена Г. Ван Дамом зі співавторами [321] на основі класифікації А. Ван Дер Верфа і Г. Хулса [322]. Система включає тільки діатомові водорості з діапазоном галобності від прісноводних до солонуватоводних (морські форми до цієї системи не входять).

Кількісний індекс галобності фітоепіфітону розраховували як середньозважену величину індивідуальних індексів галобності [321] за чисельністю (IH_N) і біомасою (IH_B) видів-індикаторів за формулою [193]:

$$IH = \frac{\sum_{i=1}^{N} ih_i a_i}{\sum_{i=1}^{N} a_i}, \text{ де}$$

IH – індекс галобності водоростевого угруповання;

ih_i – індивідуальний індекс галобності;

a_i – чисельність (біомаса) виду-індикатора.

Індивідуальні індекси галобності змінюються від 1 до 4 відповідно до такої шкали:

---

[1] Авторка висловлює щиру подяку старшому науковому співробітнику, кандидату географічних наук Морозовій Аллі Олександрівні та молодшому науковому співробітнику Лінчук Марії Іванівні за визначення гідрохімічних показників досліджуваних водойм і водотоків басейну Дніпра.

[2] Авторка щиро вдячна доктору біологічних наук, професору Щербаку Володимиру Івановичу за люб’язно надані матеріали по фітопланктону водосховищ Дніпровського каскаду, Кардашинського лиману і ВО ЧАЕС.

1 – прісноводні види (діапазон толерантності до солоності води < 0,2‰);

2 – прісноводно-солонуватоводні види (< 0,9‰);

3 – солонуватоводно-прісноводні види (0,9–1,8‰);

4 – солонуватоводні види (1,8–9,0‰).

2) Система, розроблена С.С. Бариновою зі співавторами [6] на основі класифікації індикаторів солоності за Ф. Хустедтом [218]. Згідно з цією системою водорості поділяються на такі групи по відношенню до мінералізації води:

1. Полігалоби, які живуть у гіперсолоних водах від 40‰ до 300‰;

2. Еугалоби, які живуть у морських водах при 20–40‰;

3. Мезогалоби естуаріїв та інших водних об'єктів із солоністю 5–20‰;

4. Олігогалоби прісноводних чи злегка солоних біотопів із солоністю від 0 до 5‰, які в свою чергу поділяються на чотири групи:

4.1. Галофіли – живуть у прісних водах, але незначне підвищення солоності води стимулює збільшення їхньої біомаси;

4.2. Індиференти – типові мешканці прісних вод, як правило мають велику біомасу. У той же час вони можуть жити в злегка солонуватих водах, але при цьому характеризуються нижчою біомасою;

4.3. Галофоби – виключно прісноводні, гинуть навіть при незначному збільшенні концентрації хлоридних іонів.

Слід зауважити, що види, які в системі Г. Ван Дама класифікуються як прісноводно-солонуватоводні, у системі Ф. Хустедта належать до олігогалобних (індиферентних) форм [321], що в деякій мірі відрізняє результати, отримані з використанням цих систем.

Для оцінки екологічного стану водойм і водотоків басейну Дніпра за фітоепіфітоном застосовували такі діатомові індекси:

Трофічний діатомовий індекс (*TDI*) [225]. Індекс розраховується за формулою:

$$TDI = \frac{\sum_{i=1}^{N} a_i v_i s_i}{\sum_{i=1}^{N} a_i v_i}, \text{ де}$$

TDI – трофічний діатомовий індекс водоростевого угруповання;

a_i – чисельність (біомаса) видів-індикаторів у пробі;

v_i – індикаторна вага виду-індикатора (змінюється від 1 до 3);

s_i – чутливість виду-індикатора до вмісту біогенних елементів (індивідуальний трофічний індекс) (змінюється від 1 до 5).

Індекс *TDI* змінюється від 1, що відповідає оліготрофним водам до 5, що характерно для гіпертрофних вод.

Індекс кисневого режиму (*IO*)[1] [321]. Індекс розраховували як середньозважену величину індивідуальних індексів кисневого режиму за біомасою видів-індикаторів. Індекс кисневого режиму змінюється від 1 до 5 і його величини інтерпретуються за нижченаведеною шкалою [321]:

1 – води з постійно високим вмістом кисню, близько 100% насичення;

2 – води з досить високим вмістом кисню, більш ніж 75% насичення;

3 – води з помірним вмістом кисню, більш ніж 50% насичення;

4 – води з низьким вмістом кисню, більш ніж 30% насичення;

5 – води з дуже низьким вмістом кисню, близько 10% насичення.

Індекс органічного забруднення (*IS*) [321] розраховували як середньозважену величину індивідуальних індексів органічного забруднення за біомасою видів-індикаторів. Індекс змінюється від 1 (олігосапробні води) до 5 (полісапробні води).

Видове багатство цимбелоїдних таксонів (сумарна кількість видів з родів *Cymbella*, *Encyonema*, *Encyonopsis*, *Reimeria*) [187, 189, 238, 262];

Частка рухливих форм діатомових водоростей (сумарна частка родів *Navicula, Nitzschia, Surirella*) [187, 262].

Таксономічну номенклатуру водоростей наведено згідно з міжнародним електронним каталогом AlgaeBase [211].

Для більш інформативного представлення результатів досліджень діатомових водоростей фітоепіфітону Дніпровського каскаду і Нижнього Дніпра

[1] Індекс кисневого режиму (*IO*) змінюється від 1 (постійно високий вміст кисню, близько 100% насичення) до 5 (дуже низький вміст кисню, близько 10% насичення) [321], тобто присвоєні йому значення є обернено-пропорційними вмісту кисню.

наведено дані щодо частоти трапляння видів [198, 302] (Додаток Б). Для цього нами було проведено модифікацію шкали С.М. Вислоуха [16]. Необхідність модифікації була зумовлена тим, що при відборі проб фітоепіфітону фрагменти рослин, з яких знімають обростання, можуть суттєво відрізнятись за своєю масою (площею). Відповідно, просте порівняння кількості водоростевих клітин у препаратах згідно з класичною шкалою С.М. Вислоуха було б некоректним. Тому ми зберегли умовні позначення градацій шкали С.М. Вислоуха («одинично», «зрідка», «не зрідка», «часто», «дуже часто», «у масі»), але замість кількості клітин у препараті використовували чисельність клітин на одиницю площі рослинного субстрату (Додаток Б).

Для оцінки гомеостазу фітоепіфітону розраховували такі показники як відношення максимальної біомаси до середньої ($B_{max}/B_{серед.}$) [99] і коефіцієнт варіації (C_V) – відношення стандартного відхилення до середнього значення, прийнятого за 100% [271].

Індекс ценотичної значимості розраховували за формулою:

$$I = \sqrt{NF},$$ де

N – середня чисельність виду (у відсотках), F – частота трапляння [151].

Статистичний аналіз даних виконували за допомогою комп’ютерних програм Past 1.32, Statistica 6.0.

РОЗДІЛ 2
РОЗВИТОК ФІТОЕПІФІТОНУ ВОДОЙМ І ВОДОТОКІВ БАСЕЙНУ ДНІПРА ЗАЛЕЖНО ВІД ВПЛИВУ ПРИРОДНИХ ЧИННИКІВ

2.1. Короткий огляд літератури

Серед низки природних чинників, що визначають таксономічний склад і продуктивність водоростей обростань, у літературних джерелах як найважливіші згадують швидкість течії, світлові умови, температуру, тип субстрату, доступність біогенних елементів, виїдання безхребетними, ступінь кількісного розвитку фітопланктону [102, 213, 244, 280, 319, 321, 328].

Дія кожного чинника може змінюватись у просторі і часі, а багато з них пов'язані між собою, і розмежувати їхній вплив методично складно [244]. Тому на сьогодні роль різних екологічних чинників у формуванні фітоепіфітону водойм і водотоків басейну Дніпра є недостатньо вивченою.

Аналіз літературних даних щодо фітоперифітону дніпровських водосховищ показав, що його видовий склад, чисельність, біомаса розглядались у зв'язку з такими чинниками як тип мілководь, тип субстрату, вид, еколого-морфологічні особливості та проєктивне покриття рослин-субстратів, транзитні і нетранзитні зони водосховища [62, 64, 121, 137, 230, 306].

У роботах, присвячених водосховищам на інших великих рівнинних річках Європейського континенту (Рибинське та Іваньківське водосховища р. Волги [32, 66, 89], Красноярське водосховище на р. Єнисей [24], Братське водосховище на р. Ангара [55], Новосибірське водосховище на р. Об [75]), автори пов'язують видовий склад і просторово-часову динаміку водоростей обростань із впливом таких чинників як тип субстрату, сезонність, трофність водосховища, інтенсивність розвитку зоофітосу і фітопланктону, антропогенне забруднення.

Актуальною проблемою на сьогодні залишається комплексна оцінка впливу природних чинників на водорості обростань, яка дозволить визначити роль кожного чинника окремо та взаємодії чинників (синергізму та антагонізму) та

з’ясувати, які з них є ключовими для формування таксономічного складу і продуктивності фітоепіфітону у водоймах басейну Дніпра.

Важливо, що на даний час літоральні біоценози водойм і водотоків басейну Дніпра функціонують в умовах змін навколишнього середовища. Ці зміни відбуваються як на глобальному рівні (кліматичні флуктуації), так і на регіональному рівні (наприклад, підвищення мінералізації води у водосховищах Дніпровського каскаду). З огляду на це, дослідження відгуку фітоепіфітону басейну Дніпра на дію природних чинників набуває все більшої актуальності.

У даному розділі приділено увагу природним чинникам: прозорості води, швидкості течії, кисневому режиму і мінералізації води[1]. Нижче представлено короткий огляд літератури по кожному з них.

Прозорість води. Прозорість води – це важливий чинник, що визначає поглинання і розсіювання світлової енергії водою, а, відповідно, і поширення світла у водній товщі.

Аналіз літературних джерел показав, що вплив прозорості води на фітообростання розглядається в рамках так званої „теорії альтернативних стабільних станів”, започаткованої М. Шефером та С. Карпентером [213, 214, 216, 285, 286, 288, 289, 320]. Відповідно до цієї теорії, для озер можна виділити два режими: „режим високої каламутності” (коли в первинній продукції автотрофної ланки переважає частка фітопланктону), і „режим прозорої води” (коли переважає фотосинтез контурних угруповань – вищих водяних рослин, фітоперифітону, фітомікробентосу).

Вважається, що режим „високої каламутності” є більш стабільним станом, і перехід водної екосистеми з одного стану в інший залежить від вмісту біогенних елементів і оптичних характеристик води [277].

Альтернативні стабільні режими можуть співіснувати навіть у межах однієї водойми, якщо вона характеризується великою акваторією, просторовою гетерогенністю біотопів, а також нерівномірним надходженням біогенних

[1] Вплив температури води буде розглянуто в окремому Розділі 6. Реакція фітоепіфітону на вплив кліматичних змін.

елементів із водозбірної площі у різні частини водойми. Такі водойми часто являють собою мозаїку ділянок із різними альтернативними стабільними режимами („режимом високої каламутності” і „режимом прозорої води”), які залишаються незмінними впродовж десятиріч, доки якесь екстремальне явище не призведе до зміни режиму [220, 287, 288]. Однією з причин переходу до нового стабільного режиму може бути і антропогенний вплив [132].

Дослідження гіперсолоних озер Криму [131, 133] показало, що екосистеми цих озер мають декілька точок стабільності з різною видовою і функціональною структурою угруповань. При порівнянні одного й того самого озера в різні роки автор відмічає, що біота озера в різні роки суттєво відрізняється, і провідну роль у формуванні первинної продукції відіграють різні автотрофні угруповання.

Процес переходу водойм з одного режиму в інший добре вивчено на прикладі Нарочанських озер [98, 341]. Показано, що зміщення основних продукційних процесів із пелагічної підсистеми в бентосну відбулось завдяки поєднанню двох чинників: зниженню біогенного навантаження на екосистеми озер та вселенню в них дрейсени. Відповідно це призвело до зниження інтенсивності первинної продукції фітопланктону, збільшення прозорості води і створення сприятливих умов для розвитку бентосних угруповань. Цей процес називається «контуризацією» [107].

Протилежний процес переходу з «режиму прозорої води» до «режиму високої каламутності» називається «деконтуризацією» [277].

Вважається, що на сьогодні досить складно довести існування альтернативних точок рівноваги за допомогою польових даних. Однак, враховуючи велике значення альтернативних стабільних станів для охорони, збереження і відновлення водних екосистем, подальші дослідження в цій сфері є актуальними [288]. Для розробки довгострокових прогнозів також необхідно брати до уваги, що ймовірність „переключення” водойми до „режиму високої каламутності” підвищується, якщо в майбутньому очікується збільшення вмісту у воді розчинних і завислих органічних речовин [216].

Необхідно зауважити, що теорію «альтернативних стабільних станів» було розроблено для заплавних озер Голандії [285, 286]. У низці літературних джерел ця теорія застосовується до природних водойм. У той же час, для природно-штучних водойм, зокрема рівнинних водосховищ, питання «переключення» між альтернативними режимами є недостатньо вивченим.

В Україні концептуальна модель альтернативних режимів була розвинена О.О. Протасовим в аспекті процесів контуризації екосистем водойм-охолоджувачів. Так, на прикладі водойми-охолоджувача Хмельницької АЕС показано, що після вселення дрейсени прозорість води зросла більш ніж удвічі за рахунок активної фільтрації, що призвело до цілого комплексу процесів, у тому числі збільшення біомаси і глибини поширення контурних водоростевих угруповань [277].

Для водосховищ Дніпровського каскаду вивчення зв’язку між прозорістю води та контурними угрупованнями з точки зору «альтернативних стабільних станів» досі не проводилось, проте на сьогодні набуває особливої актуальності. Це зумовлено тим, що в останні роки у дніпровських водосховищах спостерігається інтенсифікація «цвітіння» води через підвищення середньої температури, широке використання фосфорвмісних детергентів та низьку водність Дніпра [297].

Слід підкреслити, що водойми басейну Дніпра характеризуються значною просторовою гетерогенністю біотопів, а водосховища Дніпровського каскаду, як основний компонент басейну Дніпра, – ще й великою площею акваторій. Отже, можна стверджувати, що до водойм басейну Дніпра можна застосовувати концепцію „альтернативних стабільних станів”, які потенційно можуть переходити один в одний як у просторі, так і в часі.

У зв’язку з цим, актуальним є вивчення впливу прозорості води на розвиток фітоепіфітону як контурного угруповання у водоймах басейну Дніпра.

Це може бути внеском у розробку наукових засад мінімізації негативного впливу «цвітіння» води на функціонування водних екосистем басейну Дніпра.

Гідрологічний чинник. Важливим компонентом гідрологічного режиму є течія. Вплив течії на водорості обростань може бути як позитивним, так і негативним. За літературними даними позитивний вплив течії полягає в збільшенні інтенсивності міграції водоростей і в постійному постачанні до їхніх клітин біогенних елементів, а також розчинених O_2 і CO_2, що призводить до посилення метаболізму і швидкості їх поділу. Показано, що максимальна біомаса фітоперифітону в річках спостерігається за швидкості течії 0,1–0,2 м/с. Негативний вплив вищої швидкості течії (до 1–2 м/с) пов'язаний із механічним та абразивним впливом на водоростеві клітини [244, 311].

Як відомо, у дніпровських водосховищах інтенсивність водообміну мілководь (нетранзитних зон) може навіть перевищувати цей показник для глибоководних (транзитних) зон [122]. Отже, чинник течії необхідно враховувати під час вивчення літоральних біоценозів, у тому числі фітоепіфітону.

Дослідження впливу гідрологічного чинника на фітоепіфітон проводилось для Канівського водосховища. Показано, що на видовий склад і кількісні характеристики фітоепіфітону впливає ступінь проточності мілководь. При цьому на слабкопроточних станціях зареєстровано найбільшу кількість видів, чисельність і біомасу водоростей, а за високої швидкості течії якісні і кількісні показники водоростей знижувались. Крім того встановлено, що основними чинниками, що пригнічують розвиток епіфітону основного русла річкової частини водосховища, є високі швидкості течії, зумовлені попуском води з греблі ГЕС і коливання рівня води, у затоках річкової ділянки – коливання рівня води, а в транзитній зоні озерної частини – вітрові хвилі [121, 306].

У той же час, маловивченим питанням для водосховищ Дніпровського каскаду залишається просторовий континуум фітоепіфітону по поздовжньому профілю водосховища при поступовому переході від лотичних умов до лентичних. Крім того, басейн Дніпра включає й інші типи водних екосистем, які характеризуються поєднанням різних гідрологічних умов – лотичних і лентичних. До них належать гирлові ділянки річок, а також річки з русловими озерами. Тому вивчення особливостей якісних і кількісних характеристик фітоепіфітону в

різнотипних лотично-лентичних екосистемах басейну Дніпра є актуальною задачею.

Кисневий режим. Вміст розчинного у воді кисню є важливим показником, необхідним для розвитку гідробіонтів усіх трофічних рівнів, у тому числі і фітоепіфітону. Відомо, що різні види водоростей характеризуються неоднаковим діапазоном толерантності до вмісту розчинного кисню. Г. Ван Дамом було розроблено класифікацію діатомових водоростей за оксифільністю, відповідно до якої вони поділяються на 5 груп: від водоростей, які можуть існувати лише за постійно високого вмісту кисню – близько 100% насичення (наприклад, *Cymbella cymbiformis, Tabellaria flocculosa, Gomphonema gracile*), до водоростей, які можуть витримувати дуже низьку концентрацію кисню (близько 10% насичення) – наприклад, *Cyclotella menegniniana, Nitzschia umbonata* [321].

У цілому, у багатьох роботах відмічається позитивна залежність між вмістом розчинного у воді кисню та розвитком фітоепіфітону [269, 295, 318]. Крім того, важливим є те, що епіфітні водорості, поряд із фітопланктоном і вищими водяними рослинами, виступають фотоаераторами товщі води [182, 245].

Для водойм басейну Дніпра кількісна оцінка залежності між інтенсивністю розвитку фітоепіфітону та вмістом розчинного у воді кисню не проводилась, що і зумовлює актуальність таких досліджень.

Мінералізація води. Важливість дослідження впливу мінералізації води на фітоепіфітон зумовлена тим, що на сьогодні спостерігається тенденція до збільшення мінералізації води Дніпра і його водосховищ, що зумовлено різними природними та антропогенними чинниками, у тому числі, малою водністю річок. Особливо актуальною ця проблема є для гирлової ділянки Дніпра.

Відомо, що індекси і математичні моделі, розраховані на основі видового складу і кількісного розвитку діатомових водоростей обростань, широко використовуються в різних країнах світу для біологічної індикації мінералізації води [193, 283, 321], і входять до складу національних програм моніторингу. Головна перевага використання водоростей обростань для біоіндикації мінералізації лотичних екосистем полягає в тому, що такі водорості ведуть

прикріплений спосіб життя і, на відміну від планктонних водоростей, весь час залишаються на одній ділянці водотоку, тобто відображають характеристики саме тієї ділянки, де вони живуть [100, 254].

Найбільш детально режим мінералізації води Нижнього Дніпра був описаний Л.О. Журавльовою [41]. Крім того, опубліковані сучасні дані по формуванню солоного клину в гирловій ділянці Дніпра [38]. Також є відомості щодо вмісту хлоридів у заплавних водоймах Нижнього Дніпра [61]. Однак біоіндикаційні дослідження мінералізації води Нижнього Дніпра за допомогою водоростевих обростань до теперішнього часу не проводились. Отже, актуальною задачею є вивчення відгуку фітообростань на осолонення води Нижнього Дніпра, а також оцінка інформативності фітоепіфітону як біологічного індикатора мінералізації води Нижнього Дніпра та вибір найбільш репрезентативних показників, які відображають її зміни.

Таким чином, аналіз літературних даних показує, що на сьогодні вплив природних абіотичних чинників (прозорості води, кисневого режиму, мінералізації води) на фітоепіфітон басейну Дніпра є недостатньо вивченим. Отже, дослідження відгуку фітоепіфітону на дію цих чинників є актуальним і дозволить сформувати наукові основи для моніторингу функціонування біоти басейну Дніпра в умовах глобальних змін навколишнього середовища.

2.2. Прозорість води

Прозорість води – це важливий чинник, що визначає поширення сонячної радіації у товщі води, оскільки саме від прозорості залежить поглинання і розсіювання водою світлової енергії.

Зв'язок між прозорістю води та біомасою фітоепіфітону. Аналіз даних, отриманих на Київському водосховищі в літні сезони 2008, 2011, 2012, 2013, 2014 рр. (діапазон прозорості води за диском Секкі 0,75–1,70 м), показав тенденцію до збільшення біомаси фітоепіфітону на рдеснику пронизанолистому при підвищенні прозорості води [293]. Так, максимальні величини біомаси

фітоепіфітону (2,05–2,83 мг/10 см^2) спостерігались при максимальній прозорості води (рис. 2.1 *а*).

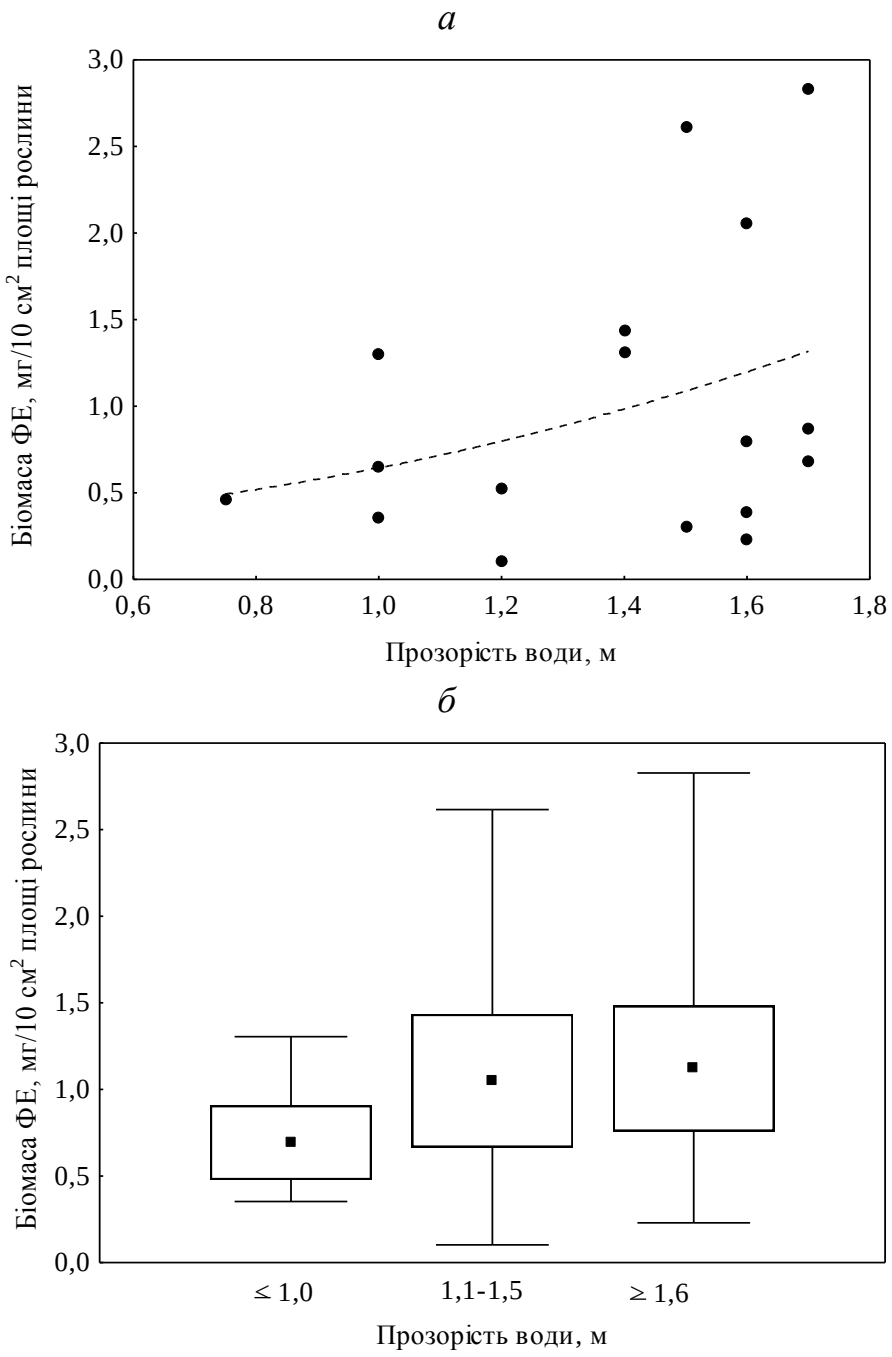


Рис. 2.1. Розподіл біомаси фітоепіфітону на рдеснику пронизанолистому в Київському водосховищі залежно від прозорості води: а – вихідні дані; б – біомаса, узагальнена за діапазонами прозорості води (точка – середнє, прямокутник – стандартна помилка, відрізок – межі коливань).

Узагальнення величин біомаси фітоепіфітону за діапазонами прозорості води (рис. 2.1 *б*) показало, що при підвищенні прозорості води спостерігалось

збільшення як середньої, так і максимальної біомаси водоростей. Так, за прозорості води до 1,0 м середня біомаса водоростей складала 0,69 мг/10 см^2, а максимальна – 1,30 мг/10 см^2; за прозорості води від 1,1 до 1,5 м – відповідно 1,05 і 2,62 мг/10 см^2, а за прозорості води від 1,6 м і більше – середня біомаса водоростей досягала 1,12 мг/10 см^2, а максимальна – 2,83 мг/10 см^2.

Аналогічний розподіл був відмічений і при узагальненні даних, отриманих під час комплексної гідроекологічної експедиції по Дніпровському каскаду (від Канівського до Каховського водосховищ (діапазон прозорості води 0,30–2,80 м) (рис. 2.2).

Так, за прозорості води до 1,0 м середня біомаса фітоепіфітону складала 1,98 мг/10 см^2, максимальна – 5,51 мг/10 см^2; за прозорості води від 1,0 до 2,0 м середня біомаса підвищувалась до 4,20 мг/10 см^2, а максимальна – до 15,13 мг/10 см^2; а за прозорості води від 2,1 м і більше середня біомаса досягала 9,32 мг/10 см^2, а максимальна – 29,70 мг/10 см^2. Дана закономірність пояснюється 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 [210].

Вважаємо, що крайні верхні праві точки на графіках (див. рис. 2.1, рис. 2.2) відповідають режиму „прозорої води” (максимальна прозорість і максимальна біомаса фітоепіфітону), а крайні нижні ліві – режиму „високої каламутності” (мінімальна прозорість за рахунок інтенсивного розвитку фітопланктону і мінімальна біомаса фітоепіфітону) [289].

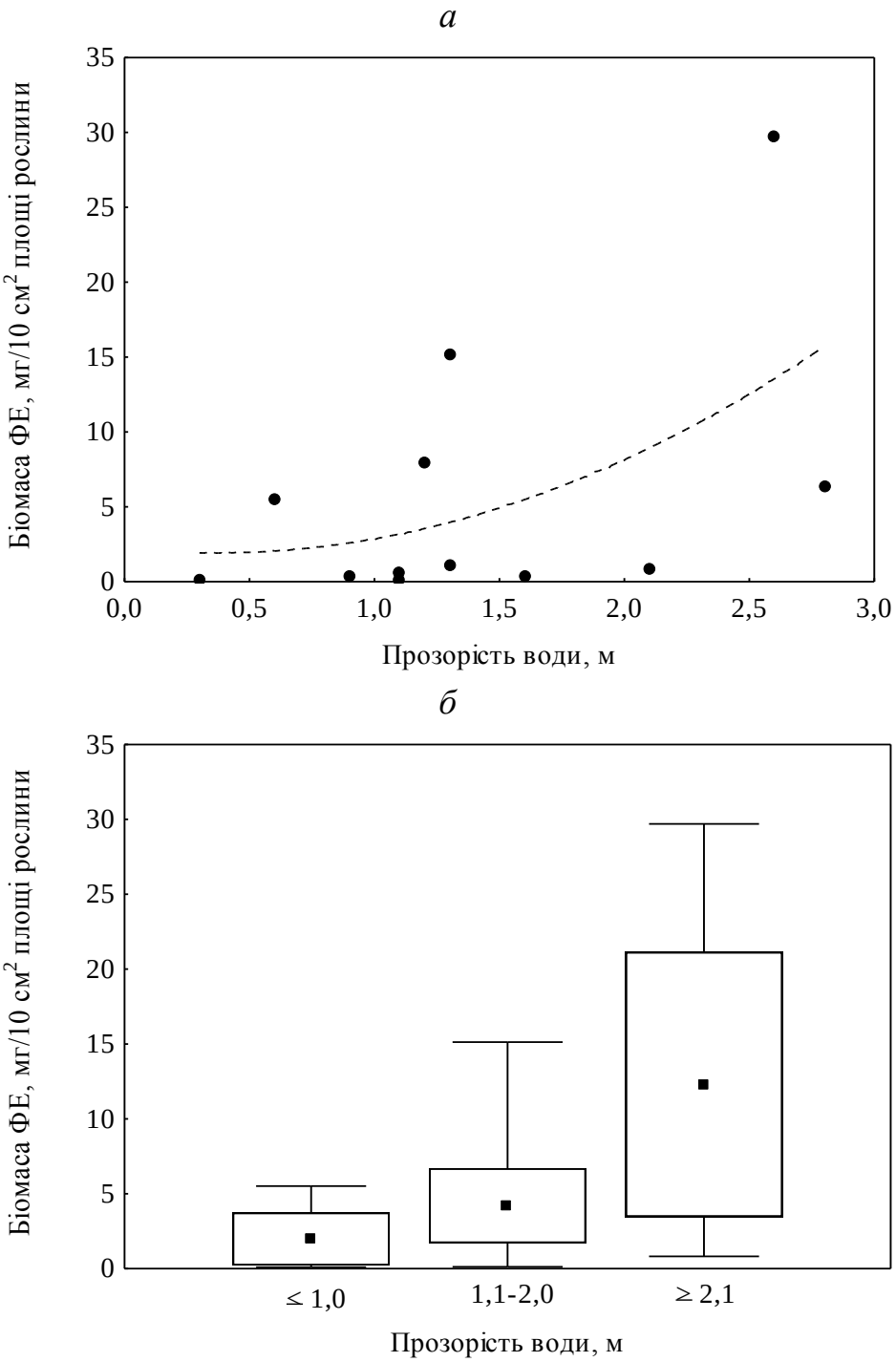


Рис. 2.2. Розподіл біомаси фітоепіфітону на очереті звичайному в каскаді дніпровських водосховищ від Канівського до Каховського залежно від прозорості води: а – вихідні дані; б – біомаса, узагальнена за діапазонами прозорості води (точка – середнє, прямокутник – стандартна помилка, відрізок – межі коливань).

Залежність продуктивності фітоепіфітону від прозорості води. Встановлено достовірну позитивну залежність інтенсивності валової первинної продукції фітоепіфітону на рдеснику пронизанолистому в Київському

водосховищі від прозорості води. Аналогічну закономірність встановлено і для співвідношення продукційно-деструкційних процесів (*A/R*) [293] (рис. 2.3).

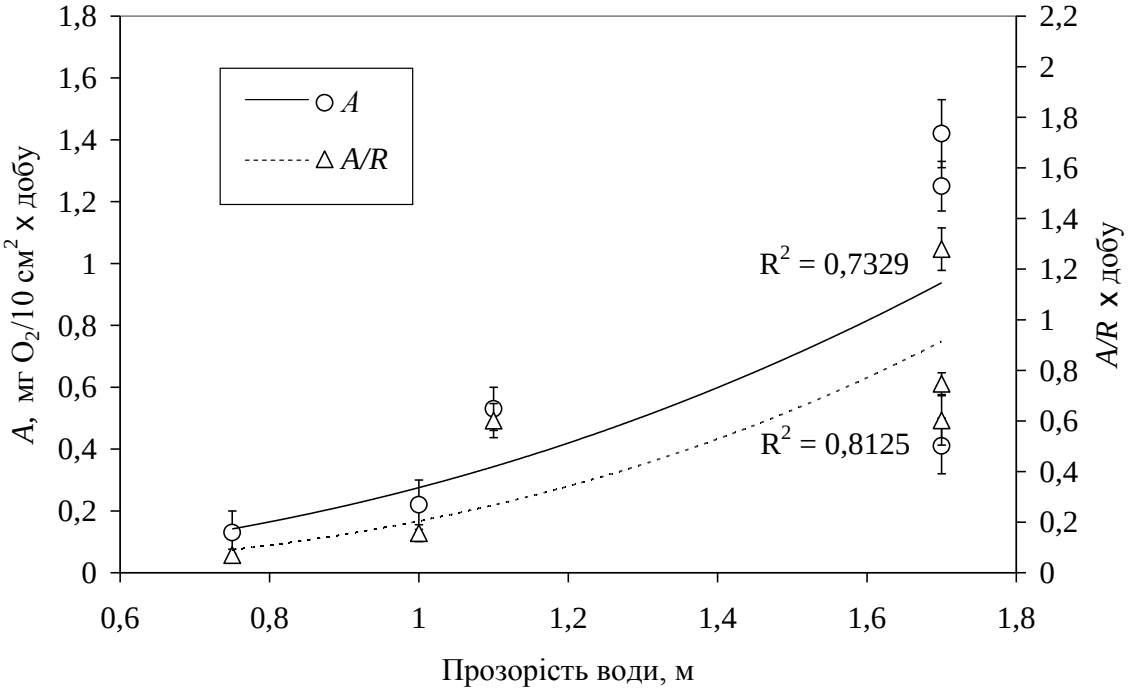


Рис. 2.3. Залежність валової первинної продукції (А) і співвідношення продукційно-деструкційних процесів (*A/R*) фітоепіфітону на рдеснику пронизанолистому від прозорості води в Київському водосховищі [293].

Наприклад, за мінімальної прозорості води (0,50–0,75 м) інтенсивність валової продукції складала 0,06–0,21 (0,13±0,07) мг O_2/10 см^2 площі рослини × добу, а співвідношення *A/R* – 0,03–0,11 (0,07±0,02) × добу. При підвищенні прозорості води до 1,60–1,70 м валова первинна продукція досягала 1,31–1,54 (1,42±0,11) мг O_2/10 см^2 × добу, а співвідношення *A/R* – 0,94–1,67 (1,28±0,08) × добу.

Результати наших досліджень узгоджуються з літературними даними. Так, пряма залежність між прозорістю води і рівнем розвитку фітоперифітону відмічається у роботах [181, 210, 213, 267].

Оскільки каламутність води є в першу чергу функцією рясності фітопланктону [108, 277], розвиток цих угруповань проходить у «протифазі».

Показано [12], що при підвищенні біомаси фітопланктону прозорість води знижується експоненційно. Для водойм Верхньої Волги встановлено, що «протифазність» просторово-часової динаміки фітопланктону та фітоперифітону свідчить про конкурентні взаємовідносини між цими угрупованнями за сонячну радіацію і біогенні елементи [89, 91].

Можна стверджувати, що висока продуктивність фітоепіфітону характерна для «режиму прозорої води», а низька – для «режиму високої каламутності», отже дніпровським водосховищам притаманні різні «альтернативні стабільні режими», які змінюють один одного як у просторі (різні ділянки Дніпровського каскаду), так і в часі (різні роки досліджень).

Існування різних «альтернативних стабільних режимів» у різні роки підтверджується роботами М.В. Шадріна [131, 133], де на прикладі гіперсолоних озер Криму показано, що водні екосистеми можуть мати декілька точок стабільності. При цьому в роки з різними «альтернативними стабільними режимами» провідну роль у первинній продукції відіграють різні автотрофні угруповання.

2.3. Гідрологічні чинники

Дослідження впливу гідрологічних чинників на фітоепіфітон було проведено на прикладі Київського водосховища і гідроекосистеми НПП „Нижньосульський”, яка включає акваторії Нижньої Сули і Сульської затоки Кременчуцького водосховища.

Як у Київському водосховищі, так і в гідроекосистемі Нижньої Сули і Сульської затоки наявні акваторії з лотичними і лентичним умовами. Так, у Київському водосховищі лотичні умови характерні для річкової частини, а лентичні – для озерно-річкової і озерної. За літературними даними в річковій частині водосховища середні швидкості течії можуть складати 0,8–0,9 м/с, в озерно-річковій частині – вони не перевищують 0,02–0,12 м/с, в озерній частині – 0,05–0,10 м/с [35]. У Нижній Сулі і Сульській затоці лотичні умови формуються

на річковій ділянці, а лентичні – на озерно-річковій і озерно-острівній ділянці, остання з яких є частиною акваторії Кременчуцького водосховища.

Видовий склад фітоепіфітону залежно від гідрологічного режиму. Порівняння видового складу фітоепіфітону з різних біотопів головного в каскаді Київського водосховища показало, що в лотичних і лентичних умовах угруповання водоростей обростань суттєво відрізняються. Наприклад, в лотичних умовах (в річковій частині) на рогозі вузьколистому було виявлено 19–20 видів і внутрішньовидових таксонів, включаючи номенклатурний тип виду (в. в. т.), а в умовах, близьких до лентичних (в озерно-річковій і озерній частинах) – 32–65. Аналогічна закономірність характерна і для водоростевих обростань водяного горіха плаваючого: в лотичних умовах видове багатство фітоепіфітону включало 28–43 видів і в. в. т., а в умовах, близьких до лентичних – 52–80 [294].

При проведенні кластерного аналізу за коефіцієнтом Серенсена [308] дендрограма подібності видового складу фітоепіфітону розділилась на три кластери: річкова частина, до якої входять мілководдя на траверзі с. Нижні Жари і Теремці з лотичними умовами, озерно-річкова частина, яка включає мілководдя на траверзі о. Домонтово і с. Страхолісся і є перехідною зоною між лотичними і лентичними умовами, і озерна частина (мілководдя на траверзі с. Глібівка) з лентичними умовами [294] (рис. 2.4).

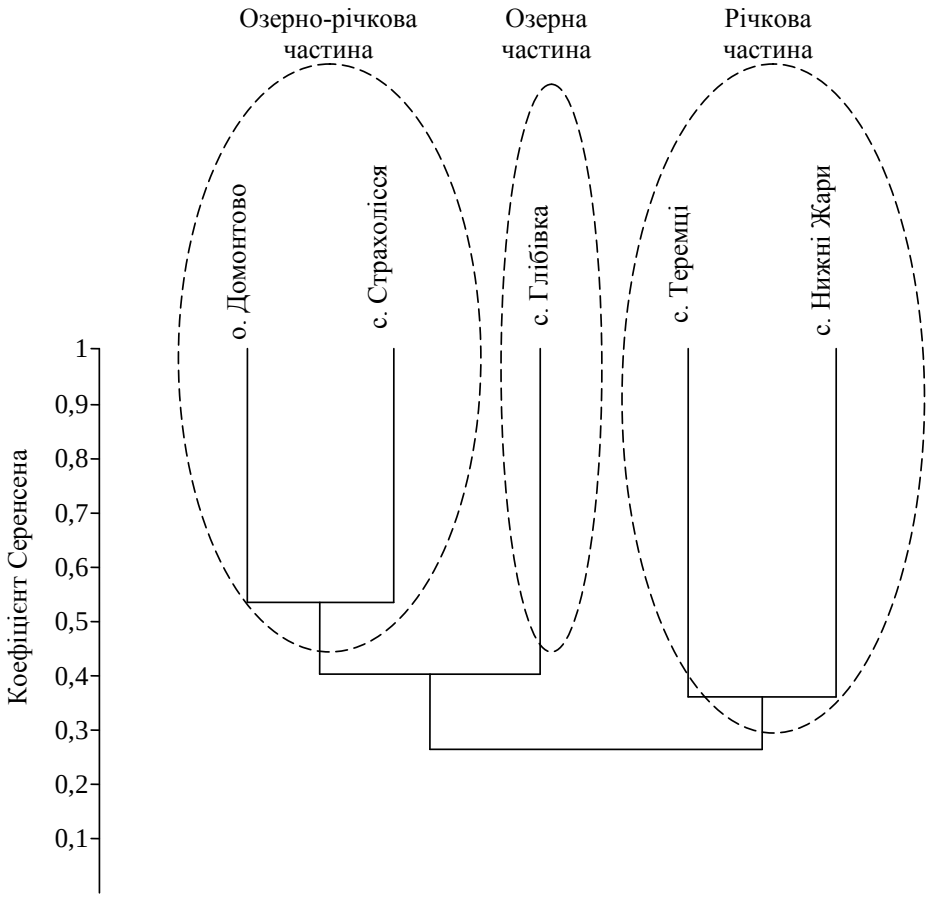


Рис. 2.4. Дендрограма подібності видового складу фітоепіфітону на рогозі вузьколистому в різних частинах Київського водосховища за коефіцієнтом Серенсена [294].

Отже, по поздовжньому профілю водосховища спостерігається збільшення кількості видів у фітоепіфітоні і змінюється його видовий склад, що пояснюється переходом від лотичних умов до лентичних [294].

Кількісні показники фітоепіфітону залежно від гідрологічного режиму. Аналіз просторового розподілу кількісних показників фітоепіфітону на різних станціях Київського водосховища показує, що, незважаючи на значну амплітуду коливань, біомаса також має тенденцію до збільшення по поздовжньому профілю водосховища – особливо при переході від лотичних умов до лентичних [294], про що свідчать дані, наведені на рис. 2.5.

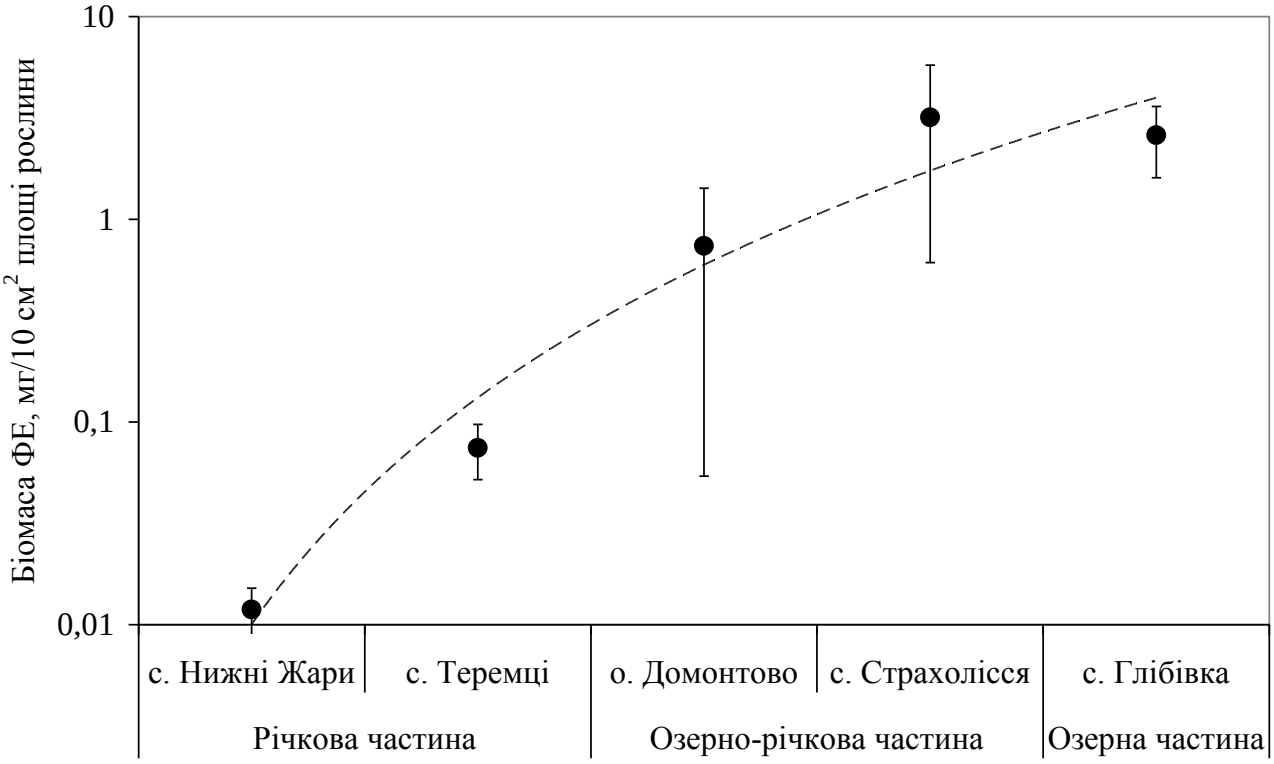


Рис. 2.5. Просторова динаміка біомаси фітоепіфітону на рогозі вузьколистому в Київському водосховищі. Примітка: вісь ординат представлено в логарифмічному масштабі (десятковий логарифм) [294].

Так, на мілководдях річкової частини водосховища біомаса фітоепіфітону на рогозі вузьколистому 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.

Аналогічні закономірності були зареєстровані і для акваторії Нижньої Сули і Сульської затоки Кременчуцького водосховища (рис. 2.6). Так, незалежно від сезону, найнижчу біомасу фітоепіфітону (0,03–0,46 мг/10 см^2), було відмічено на річковій ділянці водної екосистеми, 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) [294]. Отже, важливим природним чинником, що визначає видовий склад і кількісні показники фітоепіфітону, є відмінності гідрологічного режиму, які формуються в лотичних і лентичних умовах.

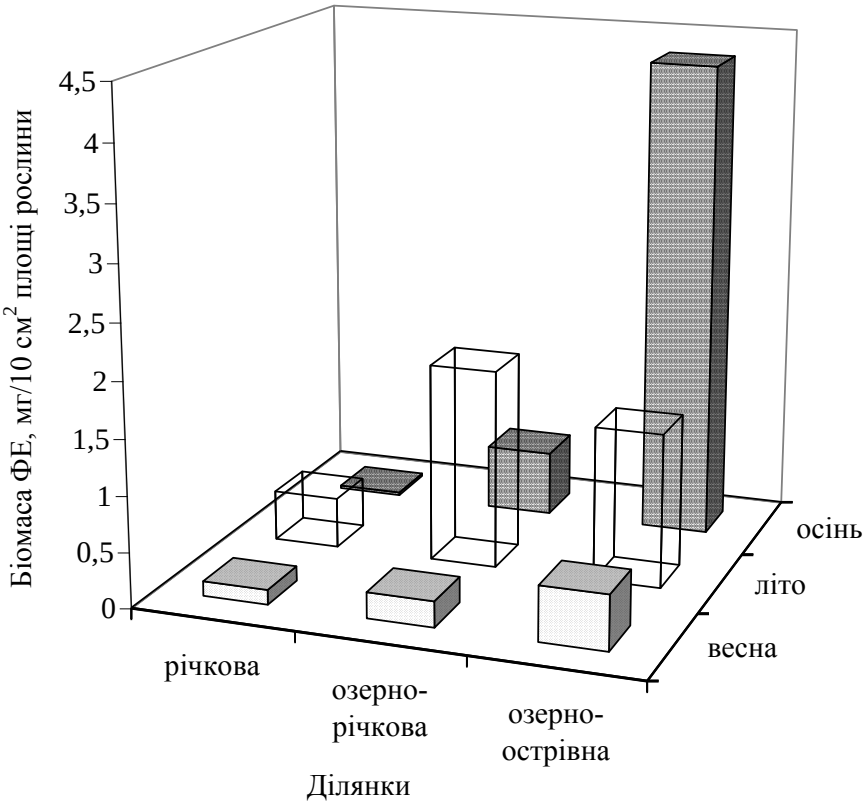


Рис. 2.6. Просторова і сезонна динаміка біомаси фітоепіфітону на очереті звичайному на різних ділянках акваторії НПП „Нижньосульський" Кременчуцького водосховища [294].

Виходячи з того, що аналізувались дані, отримані на одних і тих самих рослинах-субстратах (очереті звичайному) з подібним проєктивним покриттям (близько 50%), вважаємо, що це може пояснюватись зниженням швидкості течії при переході від лотичних умов (річкова ділянка) до лентичних умов (озерно-острівна ділянка).

Аналогічну закономірність виявлено в іншому типі водних екосистем басейну Дніпра – в системі „річка → руслове озеро → річка". Так, на ділянці р. Прип'ять вище озера Люб'язь (лотичні умови) фітоепіфітон був представлений 30 видами, його чисельність і біомаса відповідно складали 322 тис. кл/10 см^2 і 0,39 мг/10 см^2 площі рослини-субстрату. В озері Люб'язь (лентичні умови) видове багатство фітоепіфітону зростало вдвічі – до 64 видів, а чисельність і біомаса – в три і чотири рази відповідно (до 1079 тис. кл/10 см^2 і 1,73 мг/10 см^2). При переході від лентичних умов до лотичних на ділянці р. Прип'ять нижче озера

Люб’язь видове багатство, чисельність і біомаса знову знижувались – до 18 видів, 86 тис. кл/10 $см^2$ і 0,074 мг/10 $см^2$ [300].

Результати досліджень, які показують суттєву роль течії, як чинника, що впливає на якісні і кількісні показники фітоепіфітону, узгоджуються з літературними даними [121, 244, 306, 311]. Зокрема, згідно з [244, 311] максимальна біомаса фітоперифітону в річках спостерігається за швидкості течії від 0,1 до 0,2 м/с, оскільки сильніша течія негативно впливає на водорості.

2.4. Кисневий режим

Кисневий режим є важливим гідрохімічним показником, що визначає структурно-функціональну організацію біоти водних екосистем.

Аналіз залежності між вмістом у воді розчиненого кисню і біомасою фітоепіфітону проводили за натурними матеріалами, отриманими в річковій частині Канівського водосховища в осінній сезон 2014 р. і в Сульській затоці Кременчуцького водосховища в різні вегетаційні сезони 2010–2012 рр.

Під час натурних досліджень у річковій частині Канівського водосховища вміст кисню в заростях вищих водяних рослин змінювався у межах 6,64–11,04 мг $O_2/дм^3$, а насичення води киснем – від 65 до 93% за температури води 6,0–13,8°С. У Сульській затоці Кременчуцького водосховища вміст кисню коливався у ширшому діапазоні від 1,62 до 15,52 мг $O_2/дм^3$, а відсоток насичення води O_2 – від 20 до 173% за температури води від 7,2 до 27,6°С.

Для річкової частини Канівського водосховища за результатами натурних досліджень було встановлено пряму достовірну кореляцію між відсотком насичення води киснем і біомасою фітоепіфітону на глечиках жовтих (r = 0,74 при p = 0,05) [118]. З одного боку, це можна пояснити тим, що при підвищенні вмісту кисню створюються сприятливі умови для розвитку біоти, в тому числі і водоростей, з іншого боку – фітоепіфітон, разом із фітопланктоном та вищими водяними рослинами, є активним фотоаератором зарослих мілководь.

У той же час, для мілководь Сульської затоки Кременчуцького водосховища, де насичення води киснем змінювалось у ширших межах, спостерігалась інша закономірність. Прямолінійна залежність між вмістом кисню і біомасою фітоепіфітону була відсутня, а максимальна біомаса була зареєстрована за умови насичення води киснем в інтервалі від 76 до 100% [294] (рис. 2.7).

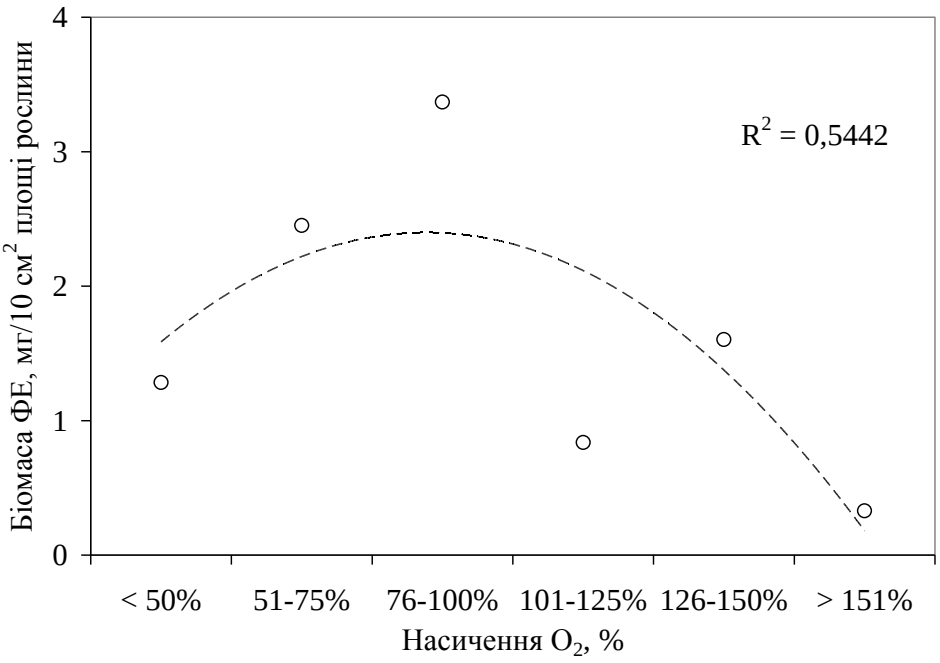


Рис. 2.7. Зміна біомаси фітоепіфітону на очереті звичайному в акваторії НПП „Нижньосульський” Кременчуцького водосховища залежно від кисневого режиму [294].

Мінімальну біомасу було відмічено, коли насичення води киснем було менш ніж 50% або більш ніж 151%. Отже, низька біомаса епіфітних водоростей спостерігалась не тільки за умови кисневого дефіциту, а й за перенасичення. Це може пояснюватись тим, що такий високий рівень насичення води киснем (до 150%), як правило, зумовлений „цвітінням” води планктонними синьозеленими водоростями, які, екрануючи товщу води від сонячної радіації, пригнічують фотосинтез і розвиток фітоепіфітону. При подальшому відмиранні синьозелених водоростей у воді збільшується кількість органічних речовин, на окиснення яких

витрачається розчинний кисень. У такому випадку може спостерігатись кисневий дефіцит, що також призводить до зниження біомаси фітоепіфітону.

Отже, отримані натурні дані свідчать про тісний взаємозв'язок між вмістом розчиненого у воді кисню та біомасою фітоепіфітону.

2.5. Мінералізація води

Комплексні натурні дослідження впливу мінералізації води, на фітоепіфітон проводились на Нижньому Дніпрі, який є частиною Дніпровсько-Бузької естуарної системи, упродовж вегетаційного сезону 2018 р. на таких станціях спостереження: пригирлова ділянка річки вище м. Херсона в межах с. Іванівка; пригирлова ділянка річки в межах м. Херсона (Гідропарк); гирлова ділянка – рукав Рвач нижче м. Херсона.

Характеристика режиму мінералізації води Нижнього Дніпра. Встановлено, що мінералізація води Нижнього Дніпра характеризувалась значними коливаннями як у часі, так і в просторі – від 268,2 до 2254,0 мг/дм^3, тобто від прісної до міксо-олігогалинної води відповідно до Венеціанської системи солоності [219]. На ділянці Нижнього Дніпра в межах с. Іванівка і м. Херсона мінералізація води змінювалась від 268,2 до 548,83 мг/дм^3. По мірі просування річкового потоку вниз за течією до гирлової ділянки Дніпра (рукав Рвач) простежується підвищення мінералізації води, межі коливань якої на даній ділянці складали від 328,60 до 2254,06 мг/дм^3. Це пояснюється впливом згінно-нагінних явищ, які призводять до надходження клину солоної води з Дніпровсько-Бузького лиману до рукава Рвач, і свідчить про тенденцію поступового осолонення гирлової ділянки Дніпра [120].

Загальна характеристика фітоепіфітону Нижнього Дніпра. У фітоепіфітоні Нижнього Дніпра в цілому за досліджений період було виявлено 216 видів і внутрішньовидових таксонів (в. в. т.) водоростей, включаючи номенклатурний тип виду, які належали до 8 відділів: Cyanobacteria, Bacillariophyta, Cryptophyta, Miozoa, Ochrophyta, Charophyta, Chlorophyta, Euglenozoa. Основу таксономічного складу формували Bacillariophyta – 56% від

загальної кількості видів і в. в. т., а субдомінантами виступали Chlorophyta (20%) і Cyanobacteria (14%). Чисельність і біомаса фітоепіфітону коливались у широких межах. Так, на ділянці в межах с. Іванівка чисельність складала 4770–54216 тис. кл/10 см^2 площі рослин-субстратів, а біомаса – 0,246–35,656 мг/10 см^2; у межах м. Херсона – 1100–51184 тис. кл/10 см^2 і 0,232–48,319 мг/10 см^2 відповідно; і в рукаві Рвач – 324–70016 тис. кл/10 см^2 і 0,062–29,375 мг/10 см^2 відповідно. За чисельністю домінували Bacillariophyta і Cyanobacteria, а за біомасою – Bacillariophyta, Charophyta і Chlorophyta [120].

Біоіндикація мінералізації води Нижнього Дніпра за класифікацією Г. Ван Дама. Застосування класифікації Г. Ван Дама [321] показало, що 98 видів діатомей у фітоепіфітоні Нижнього Дніпра були індикаторами мінералізації води. Серед них домінували прісноводно-солонуватоводні види (79%), меншою була частка солонуватоводно-прісноводних (11%), прісноводних (7%) і солонуватоводних (3%).

Для більш детального аналізу просторового розподілу і часової динаміки видів-індикаторів солоності був розрахований індекс галобності [193, 321]. Індекс галобності за чисельністю фітоепіфітону (IH_N) змінювався в межах 1,91–2,32, а за біомасою (IH_B) – 1,94–2,13, що характерно для прісних – солонуватих вод [321]. На ділянці в межах с. Іванівка індекс IH_N складав 1,91–2,14, а індекс IH_B – 1,95–2,06. На ділянці річки в межах м. Херсона відмічено підвищення верхніх меж коливань індексів галобності до 2,18 і 2,10 відповідно.

Вищі показники індексу галобності зареєстровані для рукава Рвач: 2,00–2,32 і 2,00–2,13 відповідно. Це пояснюється тим, що рукав Рвач характеризується вищим рівнем мінералізації води, ніж вищерозташована ділянка (рис. 2.8), що зумовлено періодичним надходженням клину солоної води з Дніпровсько-Бузького лиману до рукава Рвач [120].

У роботі Л.О. Журавльової [41] було показано , що просування солоної води з лиману в гирло Дніпра і далі вверх за течією залежить від гідрометеорологічних умов, рівня солоності води в лимані, згінно-нагінних процесів та величини попусків Каховської ГЕС. У зв’язку з цим важливо проаналізувати динаміку

величин індексу галобності фітоепіфітону у залежності від часових змін мінералізації води Нижнього Дніпра. Такий аналіз було виконано на прикладі ділянки річки в межах м. Херсона і рукава Рвач (рис. 2.9).

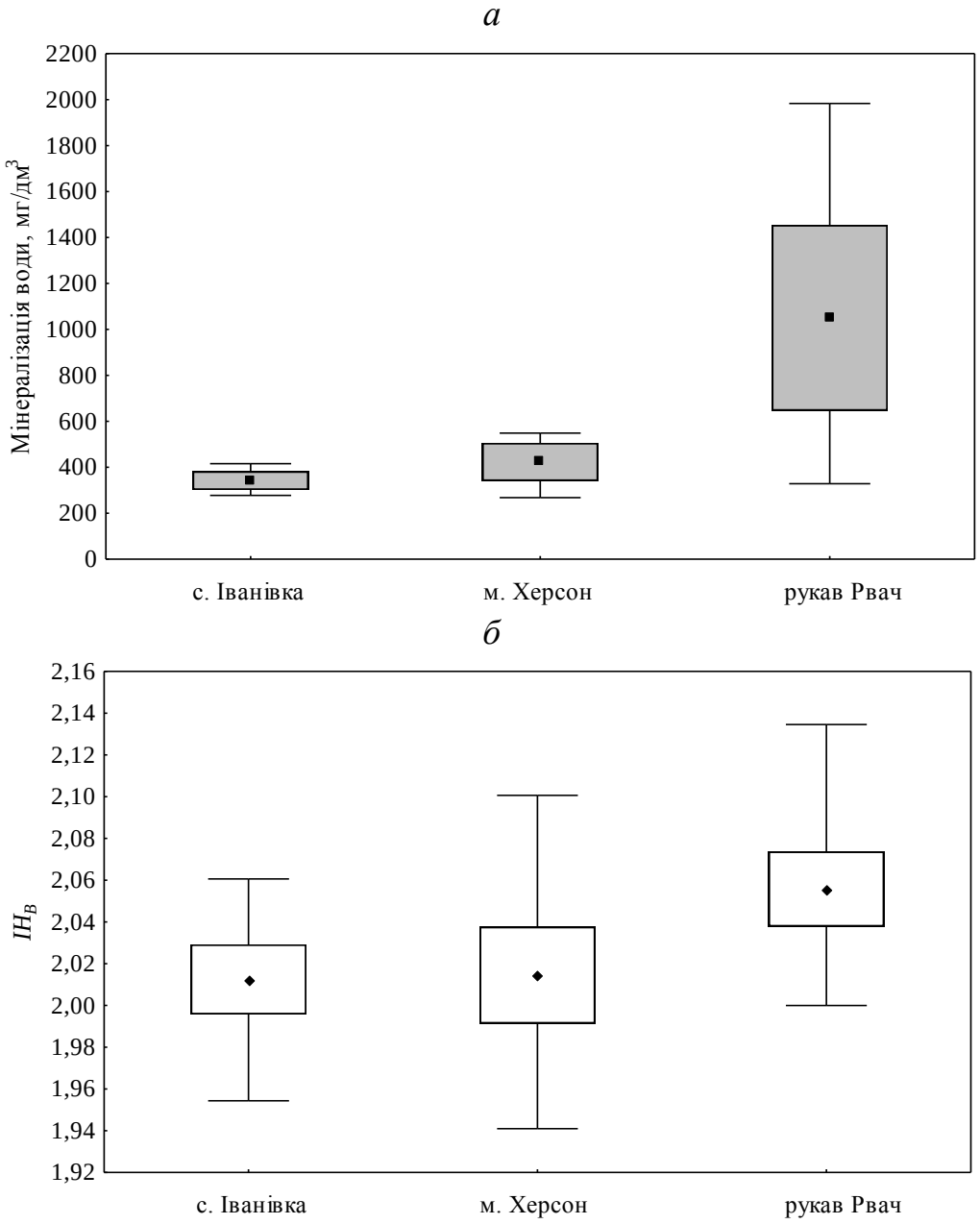


Рис. 2.8. Просторова динаміка мінералізації води (*а*) та індексу галобності за біомасою фітоепіфітону (*б*) Нижнього Дніпра: точка – середнє значення, прямокутник – стандартна помилка середнього, відрізок – межі коливань [120].

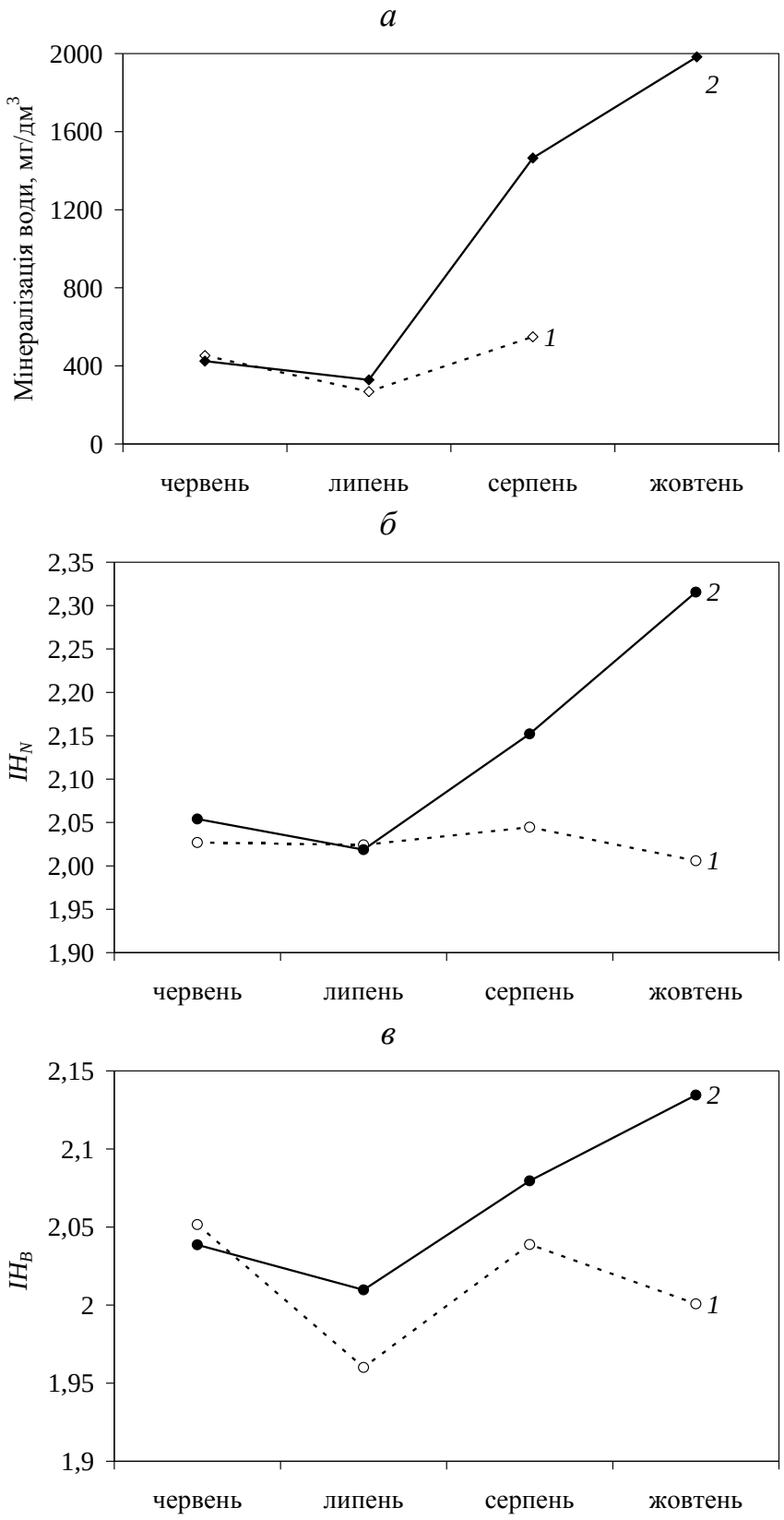


Рис. 2.9. Часова динаміка мінералізації води (*а*) та індексу галобності за чисельністю (*б*) і біомасою (*в*) фітоепіфітону: 1 – ділянка Дніпра в межах м. Херсона, 2 – рукав Рвач [120].

Аналіз динаміки мінералізації води показує, що в червні і липні її величини на двох досліджуваних ділянках практично не відрізнялись і складали: 268,20–453,05 мг/дм^3 у межах м. Херсона і 328,60–424,20 мг/дм^3 у рукаві Рвач (рис. 2.9 *а*) і згідно з Венеціанською системою солоності вода характеризувалась як прісна [219].

У серпні на обох ділянках спостерігалось підвищення мінералізації води. Необхідно підкреслити, що в межах м. Херсона мінералізація води зросла вдвічі (з 268,20 до 548,83 мг/дм^3), а в нижчерозташованому рукаві Рвач – більш ніж у 4 рази (з 328,60 до 1465,17 мг/дм^3) [120]. Згідно з Венеціанською системою вода на обох ділянках характеризувалась як міксо-олігогалинна [219], однак вміст солей у рукаві Рвач був майже втричі вищим, ніж в межах м. Херсона. Це може свідчити про те, що в серпні до рукава Рвач надходив клин солоної води з Дніпровсько-Бузького лиману.

У жовтні мінералізація води в рукаві Рвач продовжувала зростати – до 1983,01 мг/дм^3. Результати наших досліджень підтверджуються даними Л.О. Журавльової [41], згідно з якими мінералізація води в пониззі і дельті Дніпра збільшується до осені.

Встановлено, що динаміка індексу галобності фітоепіфітону співпадала з динамікою мінералізації води (рис. 2.9 *б*, *в*). Наприклад, у межах м. Херсона індекс складав відповідно: IH_N – 2,01–2,04; IH_B – 1,96–2,05. У той же час, у рукаві Рвач величини індексів галобності були суттєво вищими, і спостерігалась чітко виражена тенденція до їх зростання від літа до осені. Так, індекс IH_N підвищувався від 2,02–2,05 у червні–липні до 2,32 у жовтні, а індекс IH_B – від 2,01–2,04 до 2,13 відповідно.

Необхідно зазначити, що індекс галобності за чисельністю фітоепіфітону (IH_N) (рис. 2.9 *б*) точніше відображав динаміку мінералізації води, ніж аналогічний індекс за біомасою (IH_B) (рис. 2.9 *в*). Це може бути пов’язано з гетерогенністю структури фітоепіфітону, представленого як дрібноклітинними, так і крупноклітинними формами водоростей. При цьому дрібноклітинні форми

домінують за чисельністю, а крупноклітинні – за біомасою, що може призводити до різних значень індексів IH_N та IH_B.

У цілому ж, отримані натурні дані свідчать про те, що індекс галобності фітоепіфітону є репрезентативним біологічним показником мінералізації води Нижнього Дніпра, що підтверджується і результатами кореляційного аналізу. Так, встановлено достовірну пряму кореляцію між мінералізацією води та індексом галобності фітоепіфітону (r = 0,92 при p < 0,0001 для індексу IH_N та r = 0,80 при p = 0,006 для індексу IH_B) [120] (рис. 2.10).

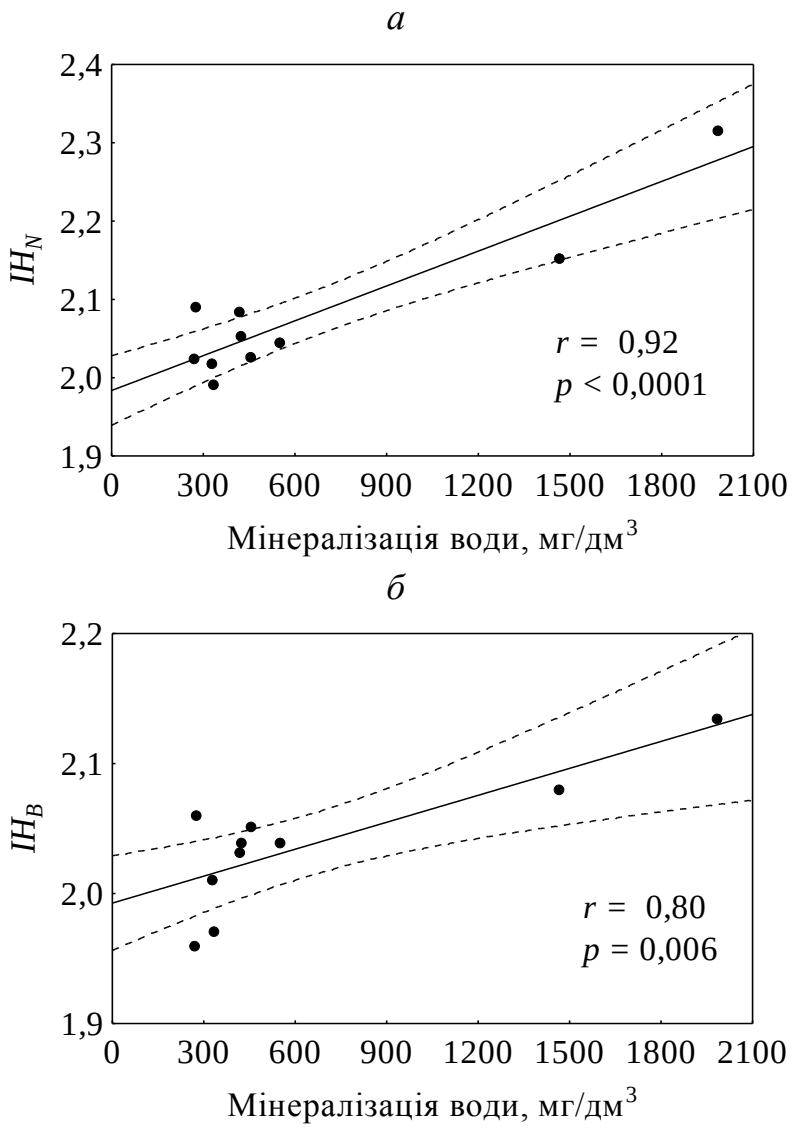


Рис. 2.10. Залежність між індексами галобності фітоепіфітону і мінералізацією води: *а* – індекс галобності за чисельністю (IH_N), *б* – індекс галобності за біомасою (IH_B) [120].

З даного рисунку видно, що за мінералізації води близько 200–500 мг/дм^3 (прісна вода згідно з Венеціанською системою [219]), індекси галобності коливались у межах 1,99–2,09 (IH_N) і 1,96–2,06 (IH_B). При підвищенні мінералізації води Нижнього Дніпра до 1400–1900 мг/дм^3 (міксо-олігогалинна вода) у результаті надходження клину солоної води з лиману індекси галобності зростали до 2,15–2,32 (IH_N) і 2,08–2,13 (IH_B). Отже, в умовах прісної води індекси галобності фітоепіфітону, як правило, були меншими ніж 2,1, а в умовах міксо-олігогалинної води – перевищували 2,1 і досягали 2,3. З огляду на це, підвищення індексу галобності фітоепіфітону може використовуватись як репрезентативний біологічний показник надходження солоної води з лиману до Пониззя Дніпра [120].

З точки зору вивчення фітоепіфітону як біоіндикатора солоності води, цікаво проаналізувати, за рахунок яких саме видів-індикаторів відбуваються основні зміни індексу галобності, як у часовому, так і в просторовому аспекті. Часову динаміку було проаналізовано на прикладі рукава Рвач, оскільки саме на цій ділянці Нижнього Дніпра амплітуда коливань мінералізації води та індексу галобності фітоепіфітону була найбільшою (табл. 2.1).

Встановлено, що різні види водоростей характеризувались неоднаковою сезонною динамікою. Так, серед прісноводно-солонуватоводних видів (індивідуальний індекс галобності = 2) не спостерігалось якої-небудь спільної тенденції до збільшення чи зменшення чисельності від літа до осені. Наприклад, частка чисельності *Navicula tripunctata* до осені зростала, *Staurosira construens* – знижувалась, а у *Cocconeis placentula* максимум чисельності спостерігався в середині періоду дослідження. Незважаючи на це, сумарна частка прісноводно-солонуватоводних видів зменшувалась від 98–100% у літній сезон до 76% в осінній.

У той же час, для солонуватоводно-прісноводного виду *Amphora veneta* (індивідуальний індекс галобності = 3) і солонуватоводного виду *Ctenophora pulchella* (індивідуальний індекс галобності = 4) відмічена чітко виражена

тенденція до збільшення чисельності в осінній сезон, порівняно з літнім (див. табл. 2.1).

Таблиця 2.1

Часова динаміка співвідношення видів-індикаторів галобності [321] у фітоепіфітоні на очереті звичайному в рукаві Рвач у 2018 р. [120]

Види-індикатори	Частка від загальної чисельності видів-індикаторів галобності, %			
	червень	липень	серпень	жовтень
Прісноводно-солонуватоводні (IH_i = 2)				
Aulacoseira granulata var. *angustissima* (O.Müller) Simonsen	–	–	6	–
Cocconeis placentula Ehrenberg	6	12	21	5
Cymbella aspera (Ehrenberg) Cleve	–	5	–	–
Encyonema cespitosum Kützing	–	5	–	–
Gomphonema truncatum Ehrenberg	–	9	4	–
Melosira varians C. Agardh	–	–	–	8
Navicula tripunctata (O.F.Müller) Bory	1	2	3	21
Nitzschia amphibia Grunow	–	7	3	–
Pseudostaurosira brevistriata (Grunow) D.M. Williams et Round	–	2	13	4
Staurosira construens Ehrenberg	89	40	20	9
Ulnaria ulna (Nitzsch) Compère	–	5	–	3
Інші прісноводно-солонуватоводні види	2	14	20	25
∑	**98**	**100**	**89**	**76**
Солонуватоводно-прісноводні (IH_i = 3)				
Amphora veneta Kützing	2	–	9	14
∑	**2**	**–**	**9**	**14**
Солонуватоводні (IH_i = 4)				
Ctenophora pulchella (Ralfs ex Kütz.) D.M. Williams et Round	–	–	1	9
∑	**–**	**–**	**1**	**9**

Примітка. Тут і в табл. 2.2: „–” – чисельність виду складає менш ніж 1%.

Аналогічний аналіз проведено і для просторової динаміки (табл. 2.2).

Таблиця 2.2

Просторова динаміка співвідношення видів-індикаторів галобності [321] у фітоепіфітоні на куширі зануреному на ділянці Нижнього Дніпра в серпні 2018 р. [120]

Види-індикатори	Частка від загальної чисельності видів-індикаторів галобності, %		
	с. Іванівка	м. Херсон	Рукав Рвач
Прісноводні (IH_i = 1)			
Fragilariforma virescens (Ralfs) D.M. Williams et Round	11	14	–
∑	**11**	**14**	**–**
Прісноводно-солонуватоводні (IH_i = 2)			
Cocconeis placentula Ehrenberg	28	38	19
Gomphonema truncatum Ehrenberg	6	1	1
Melosira varians C. Agardh	7	8	2
Pseudostaurosira brevistriata (Grunow) D.M. Williams et Round	8	1	3
Ulnaria ulna (Nitzsch) Compère	10	1	1
Staurosira construens Ehrenberg	3	21	36
Інші прісноводно-солонуватоводні види	25	12	20
∑	**87**	**82**	**82**
Солонуватоводно-прісноводні (IH_i = 3)			
Amphora veneta Kützing	3	3	18
∑	**3**	**3**	**18**
Солонуватоводні (IH_i = 4)			
Ctenophora pulchella (Ralfs ex Kütz.) D.M. Williams et Round	–	1	1
∑	**–**	**1**	**1**

Так, показано, що типово прісноводний вид *Fragilariforma virescens* (IH_i = 1) характеризувався значно більшою часткою чисельності на ділянці Нижнього Дніпра в межах с. Іванівка і м. Херсона, ніж у рукаві Рвач. У той же час, частка чисельності такого солонувато-прісноводного виду, як *Amphora veneta*, навпаки, була максимальною в рукаві Рвач, який відрізнявся вищою мінералізацією води порівняно з іншими ділянками. Частка прісноводно-солонуватоводних видів на

досліджуваних ділянках річки практично не відрізнялась і склалада 82–87% (див. табл. 2.2).

Таким чином, зміна кількісного співвідношення різних видів водоростей в обростаннях може слугувати інформативним показником зміни мінералізації води. Зокрема, про підвищення мінералізації води може свідчити збільшення частки *Amphora veneta* (IH_i = 3) і *Ctenophora pulchella* (IH_i = 4), і зменшення – *Fragilariforma virescens* (IH_i = 1).

Біоіндикація мінералізації води Нижнього Дніпра на основі класифікації С.С. Баринової [6]. Із 216 видів і різновидів водоростей фітоепіфітону, виявлених на даній ділянці Нижнього Дніпра, 145 видів були індикаторами галобності. Серед них переважали види-індиференти – 79%, а на другому місці за кількістю видів були галофіли – 14%. Частка мезогалобів і галофобів складала по 3%, а недиференційованих олігогалобів – 1%.

Важливим напрацюванням були результати аналізу динаміки співвідношення видів-індикаторів різного рівня мінералізаці води в просторово-часовому аспекті.

Так, на ділянці Нижнього Дніпра в межах с. Іванівка частка видів-індиферентів від загальної кількості видів-індикаторів галобності коливалась у діапазоні 80–88%, на ділянці в межах м. Херсона – 82–86%, а в рукаві Рвач – 77–81%. Частка галофілів на даних ділянках складала 7–20%, 11–14% і 14–17% відповідно. Отже, простежувалась тенденція до зменшення частки видів-індиферентів і збільшення частки галофілів вниз за течією від с. Іванівка до рукава Рвач [120].

Чіткіші відмінності між окремими ділянками проявились під час аналізу відсоткового співвідношення видів-індикаторів у біомасі фітоепіфітону. Так, у серпні на ділянці Нижнього Дніпра в межах с. Іванівка частка індиферентів у біомасі фітообростань складала 78%, на ділянці в межах м. Херсона вона знижувалась до 71%, а в рукаві Рвач – до 66%. Цей факт узгоджується з літературними даними [6], відповідно до яких у прісних водах види-індиференти

характеризуються високою біомасою, а в солонуватих водах їхня біомаса знижується.

Частка галофілів, навпаки, вниз за течією збільшувалась і складала 22%, 29% і 32% відповідно. Частка мезогалобів у біомасі фітоепіфітону була дуже низькою, не перевищуючи 1%, однак навіть тут простежувались відмінності: у межах с. Іванівка вона складала 0,004%, а в межах м. Херсона і в рукаві Рвач була значно вищою – 0,1%.

Репрезентативні відмінності виявлено і в сезонному аспекті. Наприклад, у рукаві Рвач спостерігалось зниження частки індиферентів у біомасі від 92 до 71% і збільшення частки галофілів від 5 до 27% від червня до жовтня, що співпало із сезонною динамікою мінералізації води (рис. 2.11). Також від літа до осені відмічено тенденцію до збільшення частки мезогалобів – від 0,08 до 1% [120].

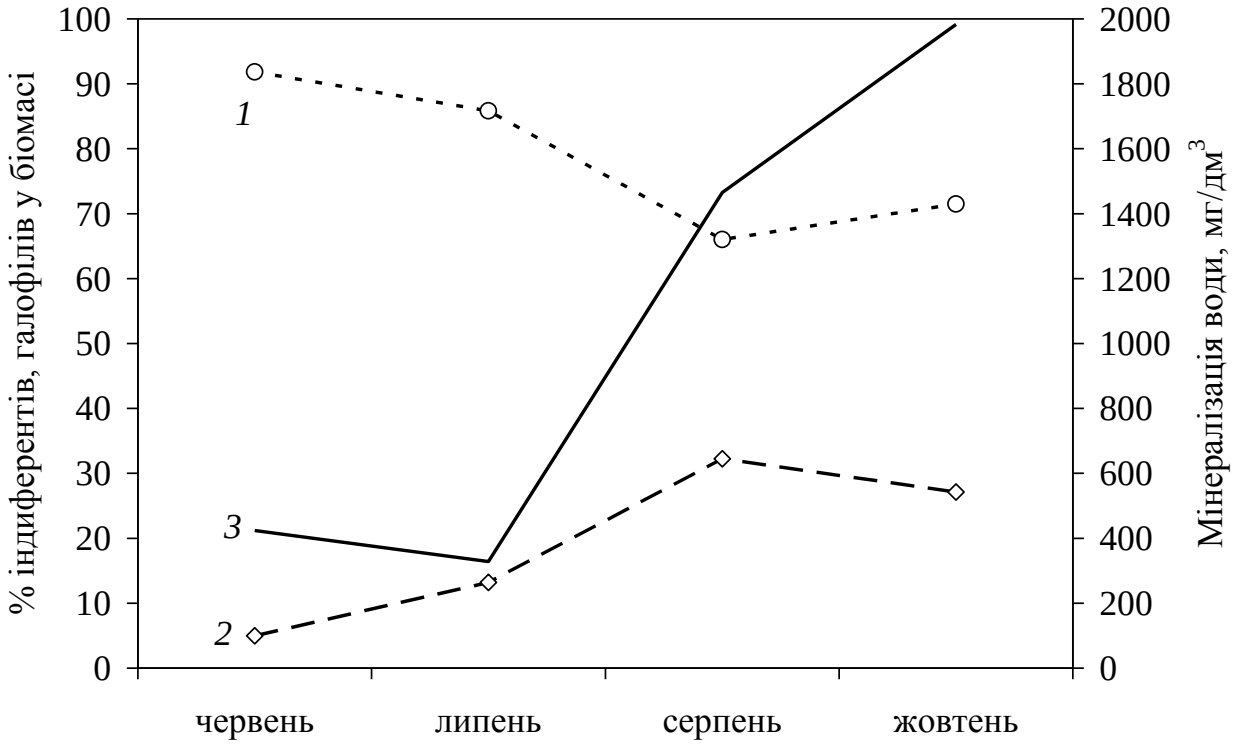


Рис. 2.11. Сезонна динаміка частки видів-індиферентів (*1*), та галофілів (*2*) у біомасі фітоепіфітону порівняно з мінералізацією води (*3*) у рукаві Рвач у 2018 р. [120].

Таким чином, співвідношення індиферентів, галофілів і мезогалобів у біомасі фітоепіфітону може слугувати репрезентативним показником змін мінералізації води Нижнього Дніпра як у просторовому, так і в часовому аспекті. Це підтверджують результати проведеного нами кореляційного аналізу (рис. 2.12).

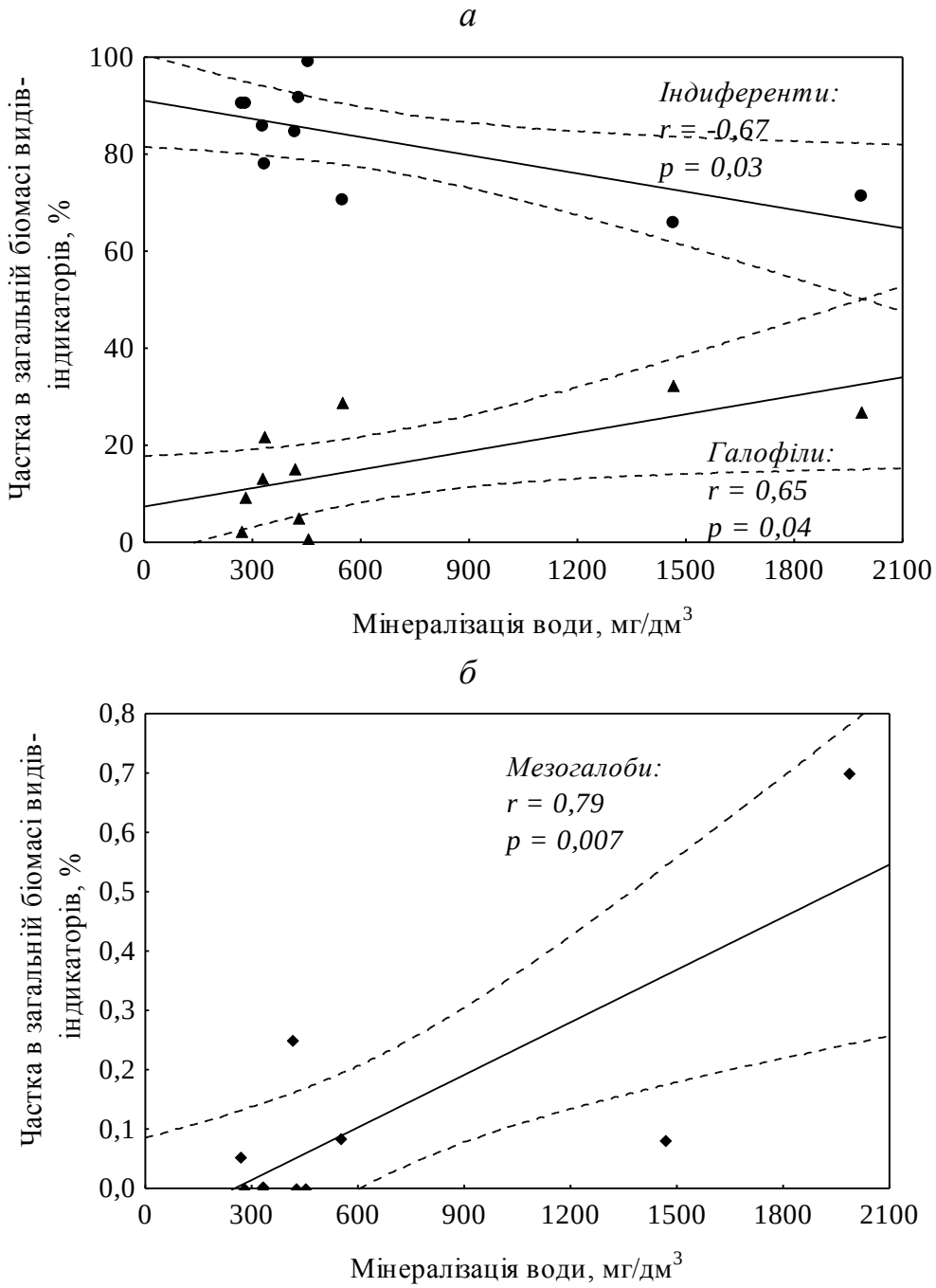


Рис. 2.12. Залежність між мінералізацією води і часткою індиферентів, галофілів (*а*) і мезогалобів (*б*) у біомасі фітоепіфітону [120].

Так, зареєстровано достовірну кореляцію:

– обернену – між мінералізацією води і часткою індиферентів у біомасі фітоепіфітону (r = –0,67 при p = 0,03);

– пряму – між мінералізацією води і часткою галофілів у біомасі фітоепіфітону (r = 0,65 при p = 0,04);

– пряму – між мінералізацією води і часткою мезогалобів у біомасі фітоепіфітону (r = 0,79 при p = 0,007) [120].

Із рисунку 2.12 видно, що за мінералізації води 268–548 мг/дм^3 частка індиферентів у біомасі фітоепіфітону складала 71–99%, галофілів – 1–29%, мезогалобів – менш ніж 0,2%. При підвищенні мінералізації води до 1465–1983 мг/дм^3 частка індиферентів зменшилась до 66–72%, а частка галофілів, навпаки, збільшилась до 27–32%. Також збільшилась і частка мезогалобів – до 0,1–1%.

Слід підкреслити, що мезогалоби формували дуже малу частку біомаси фітоепіфітону (не більш ніж 1%). Однак для цих видів коефіцієнт кореляції з мінералізацією води був вищим, ніж для галофілів (r = 0,79 при p = 0,007 і r = 0,65 при p = 0,04 відповідно). Це пояснюється тим, що мезогалоби є типовими видами, які живуть в естуаріях і гирлах річок. У той же час галофіли, як правило, живуть у прісних водах, але невелике збільшення солоності води стимулює підвищення їхньої біомаси. Вважаємо, що мінералізація води вище за 1900 мг/дм^3 знаходиться близько до верхньої межі оптимуму для галофілів, і тому конкурентну перевагу в цих умовах починають отримувати мезогалоби. Цим можна пояснити той факт, що за мінералізації води 1465 мг/дм^3 частка галофілів складає 32%, а при 1983 мг/дм^3 – знижується до 27% (крайня нижня права точка на рис. 2.12 *а*). Однак таке зниження є незначним і не впливає на загальну достовірність результату кореляційного аналізу.

Отже, показано, що незалежно від застосованої класифікаії галобності, фітоепіфітон репрезентативно відображає коливання мінералізації води водної екосистеми як у просторі, так і в часі.

Так, у просторовому аспекті відмічено підвищення індексів галобності вниз за течією – від ділянки Дніпра вище м. Херсона до рукава Рвач. У сезонному

аспекті зареєстровано зростання індексів галобності від червня до жовтня, що збігається з установленою динамікою мінералізації води.

Вниз за течією від с. Іванівка до рукава Рвач у біомасі фітоепіфітону зменшується частка видів-індиферентів і збільшується частка галофілів і мезогалобів.

Репрезентативність фітоепіфітону як біологічного індикатора мінералізації води Нижнього Дніпра підтверджується результатами кореляційного аналізу. Встановлено пряму достовірну кореляцію між мінералізацією води та індексом галобності фітоепіфітону (r = 0,92 при p < 0,0001 для індексу IH_N та r = 0,80 при p < 0,006 для індексу IH_B).

Отже, вивчення впливу мінералізації води на фітоепіфітон дозволило встановити, що фітоепіфітон репрезентативно відображає коливання мінералізації води Нижнього Дніпра як у просторі, так і в часі.

Надійними біологічними показниками надходження клину солоної води з Дніпровсько-Бузького лиману до Пониззя Дніпра можуть слугувати такі характеристики фітоепіфітону

– збільшення індексу галобності до 2,3 і вище;

– зниження частки видів-індиферентів у біомасі фітоепіфітону до 70% і підвищення частки галофілів до 30%.

Інформативність біоіндикаційних характеристик фітоепіфітону підтверджується даними, отриманими іншими дослідниками на Київському, Канівському водосховищах [231] та водоймах дендропарку Олександрія [305].

* * *

Таким чином, у розділі проаналізовано ключові природні чинники, що визначають якісний склад і продуктивність фітоепіфітону басейну Дніпра, до яких належать прозорість води, швидкість течії, кисневий режим і мінералізація води.

Встановлено, що фітоепіфітон чутливо реагує на зміни природних абіотичних чинників зміною якісних (видовий склад, співвідношення відділів), кількісних (біомаса) та продукційних показників (валова первинна продукція, співвідношення продукційних процесів).

Вперше проаналізовано зв’язок між прозорістю води і рівнем розвитку фітоепіфітону Дніпровських водосховищ в аспекті «теорії альтернативних стабільних станів» і показано, що висока продуктивність фітоепіфітону відповідає «режиму прозорої води», а низька – «режиму високої каламутності».

Оскільки Дніпровський каскад характеризується великою акваторією і просторовою гетерогенністю біотопів, він може розглядатись як мозаїка ділянок із різними альтернативними стабільними режимами, які змінюють один одного у просторі і часі, що узгоджується з теорією М. Шефера та С. Карпентера.

Показано суттєву роль течії у формуванні якісних і кількісних показників фітоепіфітону. На прикладі рівнинного водосховища, а також системи «річка – руслове озеро – річка» встановлено, що при переході від лотичних умов до лентичних відбувається зміна видового складу фітоепіфітону, збільшується його видове багатство і біомаса.

Аналіз зв’язку між вмістом у воді розчинного кисню і біомасою фітоепіфітону показав, що біомаса досягала максимуму при кисневому насиченні близько 100%, а низькі її величини реєструвались як за дефіциту кисню (< 50%), так і за перенасичення (> 150%). Це пояснюється тим, що кисневе перенасичення у дніпровських водосховищах як правило викликано «цвітінням» води синьозеленими водоростями, які екранують фітоепіфітон та пригнічують його фотосинтез.

Фітоепіфітон є надійним індикатором надходження клину солоної води з Дніпровсько-Бузького лиману до Пониззя Дніпра, при цьому реєструється підвищення індексу галобності, зниження частки видів-індиферентів і збільшення – видів-галофілів і мезогалобів. Комплексне використання різних методик біологічної індикації за фітоепіфітоном підвищує репрезентативність оцінки просторово-часової динаміки мінералізації води Нижнього Дніпра.

У цілому, структурні і функціональні характеристики фітоепіфітону можуть бути комплексно використані для оцінки і прогнозування реакції біоти басейну Дніпра на глобальні зміни навколишнього середовища.

РОЗДІЛ 3
ВІДГУК ФІТОЕПІФІТОНУ НА ВПЛИВ АНТРОПОГЕННИХ ЧИННИКІВ

3.1. Короткий огляд літератури

Важливими антропогенними чинниками, які впливають на водоростеві угруповання водойм і водотоків басейну Дніпра є зміна біогенного режиму, а також штучна зміна гідрологічного режиму водойм.

Режим біогенних елементів. Аналіз літературних даних показує, що стосовно впливу біогенних елементів на кількісний розвиток фітоепіфітону не існує однозначної точки зору [237]. Так, встановлено [184], що в озері з трофічним градієнтом 0,01–0,04 мг Р/дм^3 біомаса фітоепіфітону лінійно зростала при збільшенні концентрації фосфору в товщі води. Інші автори [212, 213, 319] вважають, що підвищення концентрації фосфору призводить до зменшення біомаси фітоепіфітону, через екранування сонячної радіації, зумовлене інтенсивним розвитком фітопланктону за високих концентрацій фосфору. Також існує теорія [213], що в оліготрофних озерах первинна продукція фітоперифітону лімітується біогенними елементами, а в евтрофних – доступною сонячною радіацією, оскільки висока біомаса фітопланктону може зумовлювати затінення фітоперифітону, і відповідно пригнічувати його фотосинтез. У роботі [237] на прикладі 11 озер південного Квебеку (Канада) показано, що залежність між вмістом біогенних елементів та біомасою фітоепіфітону носить нелінійний характер.

Важливу роль для розвитку водоростей відіграє співвідношення між сумою всіх форм мінерального азоту і фосфору (N:P). Вплив відношення N:P на фітопланктон було досліджено в роботах [160, 178]. У 2005–2007 рр. було встановлено, що у воді дніпровських водосховищ спостерігається зменшення вмісту у воді неорганічного азоту на фоні підвищення концентрації фосфору і, відповідно, зміна величини відношення N:P. При цьому збільшення вмісту розчинного неорганічного фосфору у воді евтрофних дніпровських водосховищ вище 0,200 мг Р/дм^3 призводить до уповільнення росту літнього фітопланктону та

зниження інтенсивності його фотосинтезу, що пояснюється дефіцитом азоту для фітопланктону при надлишку фосфору [73, 78]. Аналогічні результати натурних досліджень отримані в сучасний період на верхньокаскадних дніпровських водосховищах: так, за вмісту неорганічного фосфору $< 0{,}050$ мг Р/дм^3 між біомасою фітопланктону та вмістом фосфору спостерігалась пряма достовірна кореляція, а за вмісту фосфору $> 0{,}050$ мг Р/дм^3 така кореляція була відсутня [160][1].

Для Канівського водосховища показано, що в сезонному аспекті відношення N:P досягає найвищих величин взимку, рано навесні і пізно восени, коли розвиток фітопланктону є мінімальним, а підвищення біомаси фітопланктону в теплий період року супроводжується зниженням відношення N:P до мінімальних величин [301].

Також досліджувався відгук фітоепіфітону водойм дендропарку Олександрія на високий вміст біогенних елементів у воді, зокрема сполук азоту [305].

Разом із тим, вплив біогенних елементів і, особливо, співвідношення N:P на фітоепіфітон дніпровських водосховищ залишається маловивченим питанням.

Спрацювання рівня води. Важливим чинником антропогенного впливу на біоту є штучне зниження рівня води, унікальним прикладом якого є Водоймище-охолоджувач Чорнобильської атомної електростанції (ВО ЧАЕС). Водоймище було виведено з експлуатації у травні 2014 р., коли було відключено насоси, які підкачували до нього воду з р. Прип’ять, і рівень води в ньому почав швидко знижуватись. У 2016–2017 рр. рівень води у ВО ЧАЕС знизився більш ніж на 4 м від початкового [177].

Це дало змогу дослідити відгук водоростевих угруповань обростань на спрацювання рівня води. Слід зазначити, що до проведення наших досліджень, вплив зниження рівня води на фітоперифітон ВО ЧАЕС не вивчався.

[1] Відповідні дані були оприлюднені в усній доповіді В.І. Щербака та Н.В. Майстрової на VIII З’їзді Гідроекологічного товариства України (Київ, 6–8 листопада 2019 р.).

Інформаційний пошук показав, що попередні дослідження водоростей обростань ВО ЧАЕС стосувались в основному вивчення їх таксономічного складу і екологічних характеристик в доаварійний період (1983 р.) та після аварії на ЧАЕС (1994–1999 р., 2001 р.) [134, 138], але всі ці роботи проводились до спрацювання рівня води у ВО ЧАЕС. Показано, що в період роботи енергоблоків (до- і після аварії), коли температура у ВО була на 8–10°С вище від природної, в обростаннях найбільш різноманітно були представлені діатомові водорості (41–49%), друге місце займали синьозелені водорості (23–33%) і третє – зелені (17–20%). Характерною особливістю фітообростань була присутність на ділянках зі значним ступенем підігріву факультативно-термофільних видів синьозелених водоростей. Після виводу ЧАЕС з експлуатації, коли температурний режим водойми-охолоджувача наблизився до природного, частка діатомових водоростей зросла до 61%, друге місце належало зеленим водоростям – 23%, а роль синьозелених водоростей знизилась до 8% [134, 138]. Після 2001 р. протягом більш ніж 10 років водоростеві угруповання обростань водойми-охолоджувача не досліджувались, що також зумовлює актуальність наших досліджень.

Наші дослідження є важливими ще й тому, що на сьогодні в світі відсутні аналогічні приклади виведення з експлуатації водоймища-охолоджувача з такою великою площею водного дзеркала (22,7 км^2), а також трансформації екосистеми в умовах зниження рівня води [29]. Хоча слід зауважити, що є низка наукових робіт, у яких аналізується вплив змін рівня води на водоростеві угруповання в природних екосистемах, зокрема: оглядова стаття щодо впливу коливань рівня води в різних озерах світу (оз. Констанц у Німеччині, оз. Кінерет в Ізраілі, оз. Біва в Японії, канадські озера) на функціонування біоти цих озер [342]; стаття щодо штучного зниження рівня води в озері Севан (Арменія), яке призвело до евтрофування озерної екосистеми [270]; робота щодо впливу коливань рівня води в різних озерах світу на «цвітіння» води синьозеленими водоростями [171]; щодо екологічних наслідків зимового осушення для літоральних зон озер [183], щодо впливу зниження рівня озер унаслідок літньої засухи на якість води [259]. Проте природні чи штучні зміни рівня води, що розглядаються у наведених публікаціях,

є значно менш масштабними і тривалими в часі, ніж у ВО ЧАЕС, і не призводять до суттєвої трансформації водних екосистем та формування абсолютно відмінних від ВО ЧАЕС низки малих водойм.

Отже, проблема антропогенного впливу на фітоепіфітон басейну Дніпра є актуальною, і найменш вивченими аспектами цієї проблеми залишаються: вплив біогенних елементів, особливо співвідношення N:P на фітоепіфітон, а також відгук фітоепіфітону на крупномасштабне штучне спрацювання рівня води.

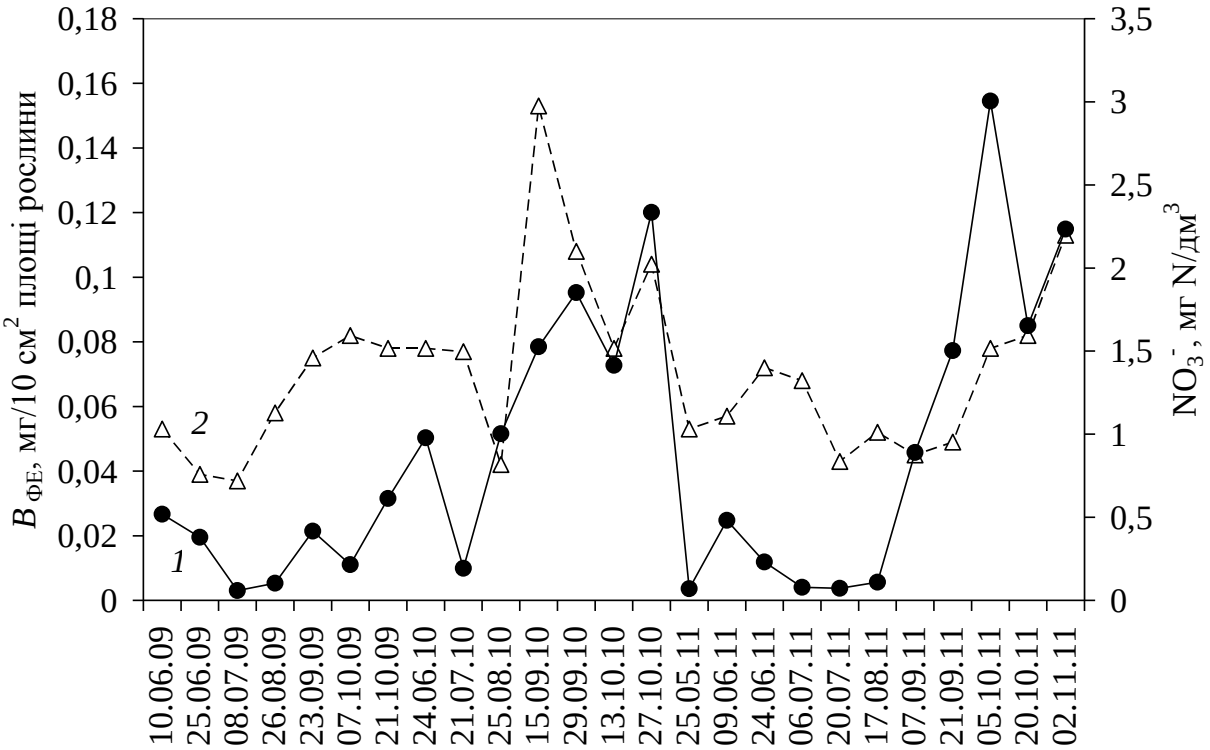
3.2. Значення біогенних елементів для вегетації фітоепіфітону

Вміст біогенних елементів – азоту і фосфору – це важливий чинник, який впливає на розвиток водоростевих угруповань, у тому числі й фітоепіфітону.

З огляду на це, було розглянуто залежність кількісних та продукційних характеристик фітоепіфітону від вмісту біогенних елементів (азоту і фосфору).

Зв'язок між вмістом біогенних елементів і біомасою фітоепіфітону. Натурні дослідження, проведені на Канівському водосховищі, показали, що мінімуми і максимуми біомаси фітоепіфітону на рдеснику пронизанолистому співпадали з мінімальними і максимальними показниками вмісту нітратів відповідно (рис. 3.1 *а*). Між вмістом нітратів і загальною біомасою водоростей обростань було встановлено пряму достовірну кореляцію (r = 0,56 при p =0,004) (рис. 3.1 *б*).

а



б

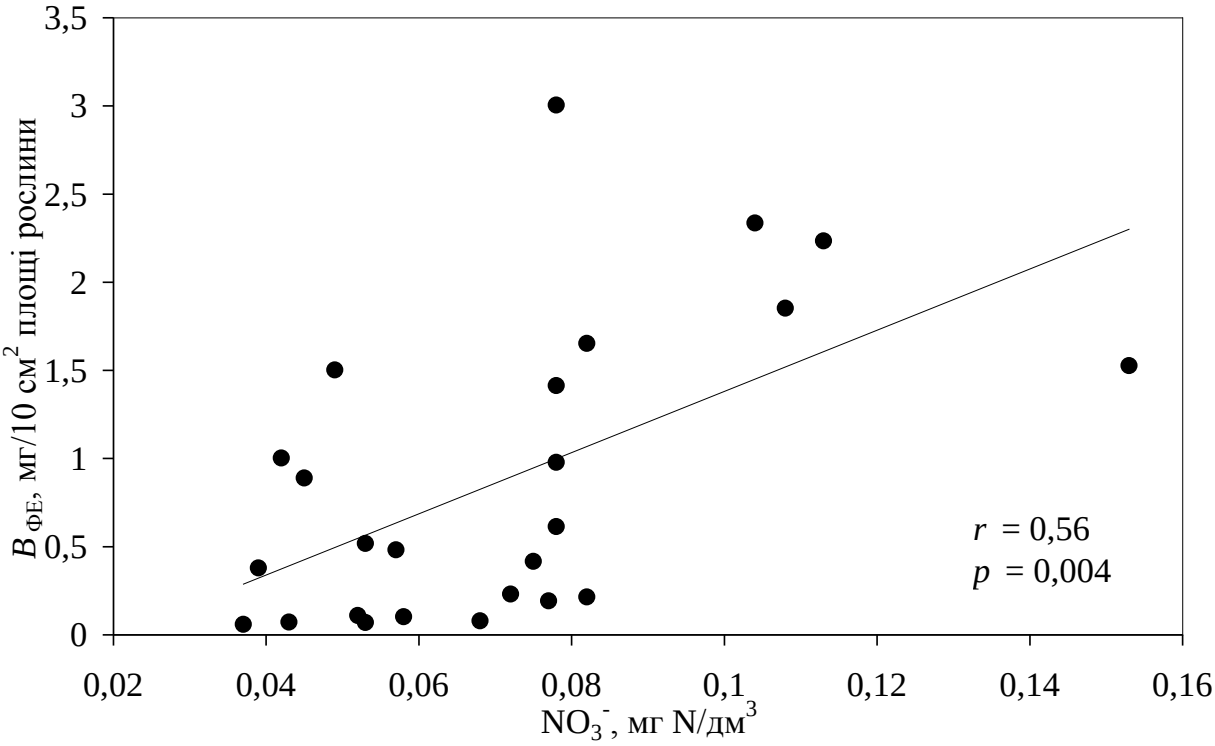


Рис. 3.1. Часова динаміка біомаси фітоепіфітону на рдеснику пронизанолистому (*1*) та вмісту нітратів у воді (*2*) в річковій частині Канівського водосховища (*а*) та пряма достовірна кореляція між цими показниками (*б*).

Наприклад, при вмісті нітратів у межах 0,037–0,058 мг N/дм^3 біомаса фітоепіфітону складала 0,060–1,50 мг/10 см^2 площі рослини, а при вмісті нітратів 0,104–0,153 мг N/дм^3 біомаса фітоепіфітону досягала 1,52–2,34 мг/10 см^2 площі рослини.

У той же час, зв'язок біомаси фітоепіфітону з вмістом фосфатів мав складніший характер (рис. 3.2).

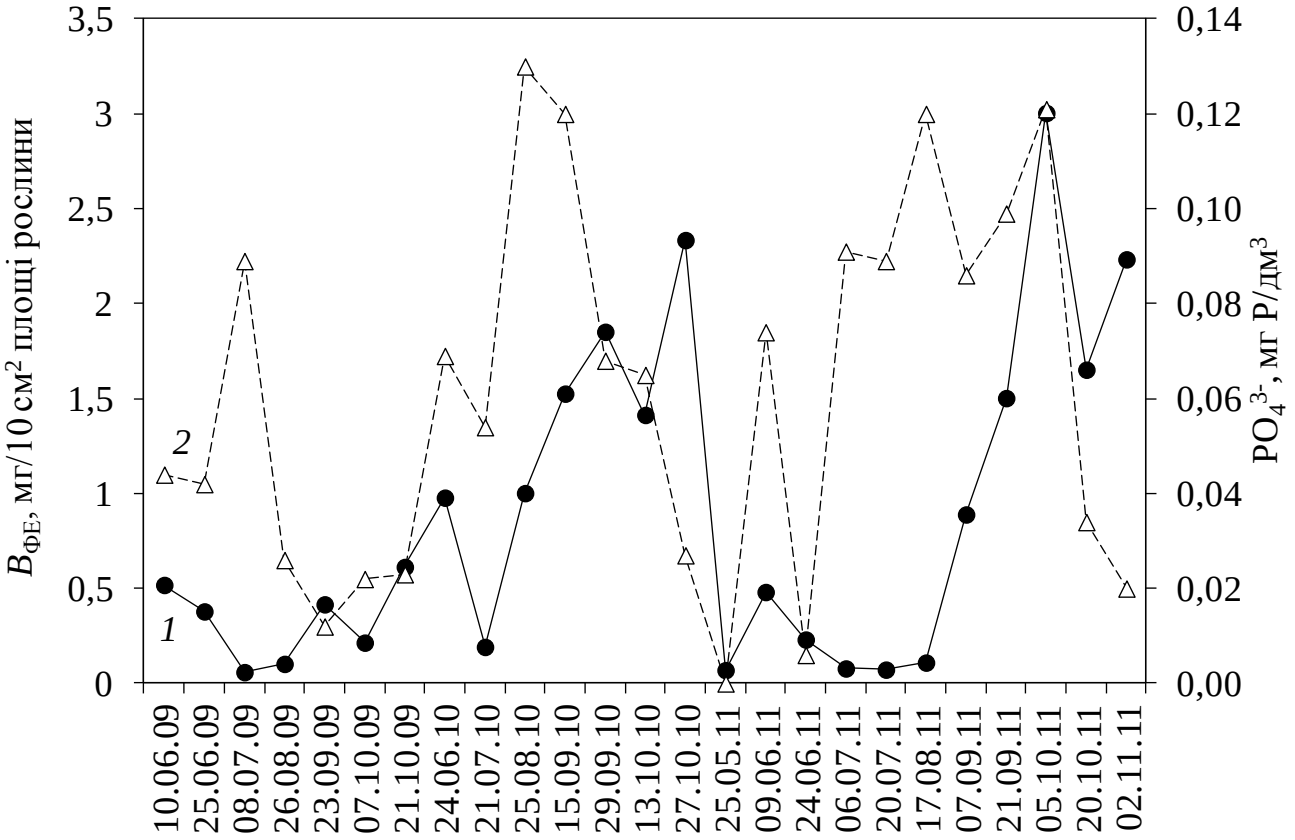


Рис. 3.2. Часова динаміка біомаси фітоепіфітону на рдеснику пронизанолистому (*1*) та вмісту фосфатів у воді (*2*) в річковій частині Канівського водосховища.

З рисунку видно, що впродовж періоду дослідження спостерігались піки вмісту фосфатів, які співпадали з максимумами біомаси фітоепіфітону (наприклад, 24.06.10, 09.06.11, 05.10.11), і піки вмісту фосфатів, при яких біомаса фітоепіфітону була низькою (наприклад, 08.07.09, 25.08.10, 17.08.11). Звертає на себе увагу той факт, що «синхронні» піки фосфатів і біомаси фітообростань відмічені на початку літа або в середині осені, а «асинхронні» – всередині чи

наприкінці літа. Пояснення цьому явищу може полягати в тому, що в середині і наприкінці літа за високого вмісту фосфору відбувається інтенсивне «цвітіння» води планктонними Cyanobacteria, які екранують товщу води і, відповідно, пригнічують фотосинтез фітоепіфітону. У той же час, на початку літа і восени біомаса планктонних синьозелених водоростей є нижчою і не перешкоджає фотосинтезу фітоепіфітону. Відповідно, фітообростання можуть використати наявні у воді фосфати, і їхня біомаса зростає. Отже, з одного боку підвищення вмісту фосфору позитивно впливає на фітоепіфітон, проте одночасно збільшується біомаса фітопланктону, який в свою чергу пригнічує розвиток фітоепіфітону.

Таким чином, встановлено достовірну пряму залежність між вмістом нітратів і біомасою фітоепіфітону. Водночас зв'язок між вмістом фосфатів та фітоепіфітоном має більш складний характер.

Залежність продуктивності фітоепіфітону від вмісту біогенних елементів. Натурні дослідження, проведені на Київському водосховищі, дозволили встановити пряму достовірну кореляцію між валовою первинною продукцією фітоепіфітону і вмістом нітратів (r = 0,88 при p = 0,008) [294]. Так, за концентрації у воді нітратів 0,058–0,063 мг N/дм^3 інтенсивність валової первинної продукції фітоепіфітону на рдеснику пронизанолистому складала 0,13–0,53 мг O_2/10 см^2 площі рослин-субстратів. При збільшенні вмісту нітратів до 0,089–0,106 мг N/дм^3 валова продукція зростала і досягала 1,25–1,60 мг O_2/10 см^2 площі рослин-субстратів. Аналогічна закономірність характерна і для співвідношення продукційно-деструкційних процесів – *A/R* (r = 0,90 при p = 0,005) (рис. 3.3).

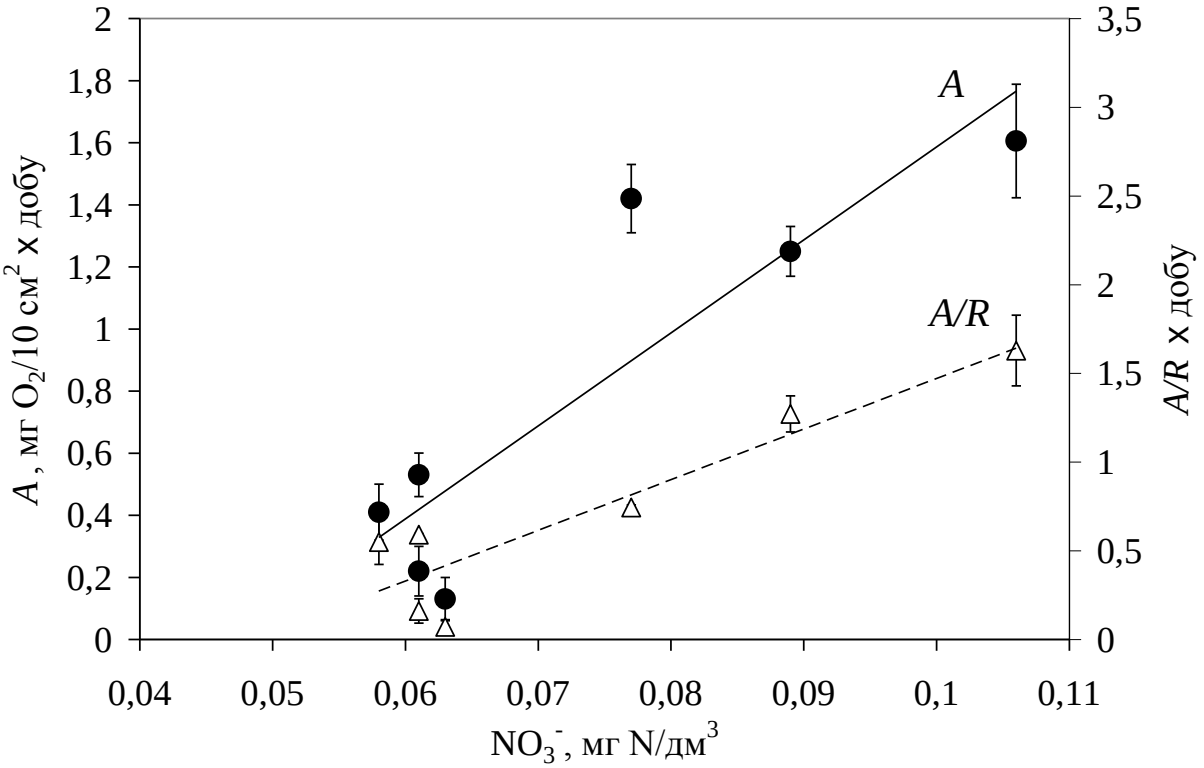


Рис. 3.3. Залежність інтенсивності валової первинної продукції (*A*) і співвідношення продукційно-деструкційних процесів (*A/R*) фітоепіфітону на рдеснику пронизанолистому в Київському водосховищі від вмісту нітратів [294].

Також достовірну пряму кореляцію з вмістом нітратів встановлено і для 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 (рис. 3.4). Із наведеного рисунку видно, що за вмісту фосфатів у воді в межах 0,015–0,046 мг Р/дм^3 інтенсивність валової первинної продукції фітоепіфітону становить 0,15–0,53 мг O_2/10 см^2 площі рослин-субстратів. При підвищенні концентрації фосфатів до 0,051–0,086 мг Р/дм^3 валова первинна продукція зростає до 1,25–1,60 мг O_2/10 см^2 площі рослин-субстратів. Однак при подальшому збільшенні вмісту фосфатів до 0,109 мг Р/дм^3 інтенсивність валової первинної продукції фітоепіфітону знизилась до 0,22 мг O_2/10 см^2 площі рослин-субстратів.

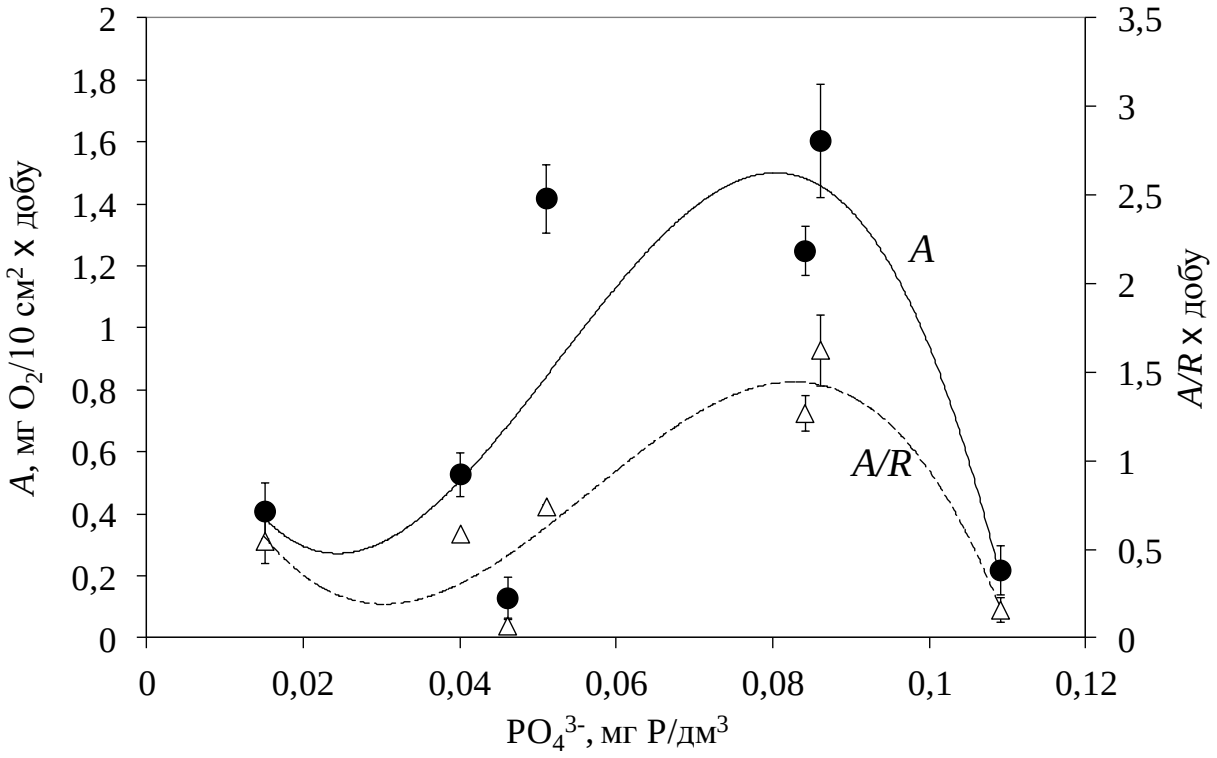


Рис. 3.4. Залежність інтенсивності валової первинної продукції (*A* (R^2 =0,68)) і співвідношення продукційно-деструкційних процесів (*A/R* (R^2 =0,83)) фітоепіфітону на рдеснику пронизанолистому в Київському водосховищі від вмісту фосфатів.

Аналогічна криволінійна залежність була характерна і для *A/R*-співвідношення (рис. 3.4 *б*). Дана закономірність пояснюється тим, що за високих концентрацій фосфору у воді інтенсивно розвивається фітопланктон. У конкуренції за енергію світла фітопланктон має перевагу перед перифітоном, оскільки може „перехоплювати” сонячну радіацію до того, як вона досягне перифітону. Результати наших досліджень підтверджуються літературними даними. Так, показано [212, 237, 319], що в евтрофних водоймах первинна продукція фітоперифітону лімітується не біогенними елементами, а доступною сонячною радіацією, оскільки висока біомаса фітопланктону може зумовлювати затінення фітоперифітону і пригнічувати його фотосинтез.

3.3. Відгук фітоепіфітону на зміни біогенного режиму

Одним із показників, які впливають на розвиток водоростей, є співвідношення між сумою усіх форм мінерального азоту та фосфору (N:P). На сучасному етапі сукцесії дніпровських водосховищ спостерігається зниження концентрації неорганічних форм азоту та підвищення вмісту фосфору фосфатів, і, відповідно, зменшення співвідношення N:P [165, 301, 334].

Порівняно з 60–80 рр. минулого сторіччя, вміст амонійного азоту у воді Київського водосховища знизився в два з половиною рази, а нітратного – вдвічі [334]. Одним із чинників, що сприяють зниженню концентрації неорганічних форм азоту в Київському водосховищі в сучасних умовах, може виступати вища водяна рослинність, яка значно збільшила площі заростань мілководь, включно з верхів'ям водосховища і гирловими ділянками допливів [129]. Важливу роль також відіграє спад промислової і сільськогосподарської діяльності в басейні Дніпра. Збільшення ж концентрації неорганічного фосфору, яке реєструється на сьогодні, вочевидь, зумовлене (серед інших причин) забрудненням водозбірної площі Дніпра фосфорвмісними поверхнево-активними речовинами [77, 334]. Комплексна дія цих чинників призвела до того, що порівняно з першим двадцятиріччям існування Київського водосховища, на даний час співвідношення азоту та фосфору зменшилось в 2,76 разів (з 43,2 у середньому в 1965–1985 рр. [35, 36] до 15,7 у середньому в 2008–2015 рр. [334]).

Враховуючи, що сучасною особливістю біогенного режиму дніпровських водосховищ є зниження N:P співвідношення, важливо оцінити відгук водоростевих угруповань на цей процес.

Відомо, що при низькому співвідношенні N:P і лімітуванні по азоту у водному середовищі, водорості, здатні асимілювати атмосферний азот, отримують конкурентну перевагу перед іншими таксонами. Зокрема, до них належать гетероцистні синьозелені водорості, наприклад представники родів *Anabaena* і *Nostoc* [178].

У літературі [253, 261, 316] також є відомості про те, що діатомові водорості з родини *Rhopalodiaceae* (види родів *Epithemia* Kützing і *Rhopalodia* O. Müller)

можуть розвиватись в умовах низького співвідношення N:P. Автори пояснюють це тим, що в клітинах *Epithemia* і *Rhopalodia* присутні нетипові включення – так звані «сферичні тільця» 4–6 мкм завширшки і 5–7 мкм завдовжки, оточені подвійною мембраною. За допомогою електронної мікроскопії було показано [197], що ці включення мають також внутрішню мембрану. Було висловлено припущення, що «сферичні тільця» – це синьозелені водорості, які перейшли до ендосимбіотичного способу життя. Надалі було сформульовано гіпотезу, що ці ендосимбіонти можуть фіксувати атмосферний азот і забезпечувати діатомову водорість азотистими сполуками в умовах лімітування азоту. Л. Фленер і Г. Боте [205] вперше перевірили цю гіпотезу, визначили активність нітрогенази в клітинах *Rhopalodia gibba* (Ehrenberg) O. Müller і виявили, що вона залежить від умов освітлення і в клітинах дійсно спостерігається процес фіксації молекулярного азоту. Доказом того, що фіксація азоту відбувається саме в «сферичних тільцях», є зв'язок між кількістю «сферичних тілець» у клітинах *Epithemia sp.* і *Rhopalodia sp.* з концентрацією доступних азотистих сполук у середовищі, який був відкритий Г.Р. Де Йое зі співавторами [194].

Показано [276], що фермент нітрогеназа локалізований саме в «сферичних тільцях». Також було встановлено, що ці «сферичні тільця» повністю втратили здатність до фотосинтезу. Надалі молекулярно-генетичні дослідження цих ендосимбіонтів показали, що вони ведуть своє походження від азотфіксуючих синьозелених водоростей із роду *Cyanothece* [263, 316].

Таким чином, завдяки азотфіксуючим ендосимбіонтам діатомові водорості *Epithemia spp., Rhopalodia spp.* можуть отримувати конкурентну перевагу в умовах лімітування сполуками азоту.

Для того, щоб оцінити, чи спостерігається така закономірність у водосховищах Дніпра і чи підвищується біомаса цих видів при зниженні співвідношення N:P, ми співставили міжрічну динаміку біомаси водоростей із родів *Epithemia* і *Rhopalodia* у фітоепіфітоні з міжрічною динамікою співвідношення N:P у Київському водосховищі (рис. 3.5). Як приклад було розглянуто мілководдя Тетерівської затоки. У результаті досліджень встановлено,

що при поступовому зниженні співвідношення N:P спостерігалось зростання сумарної біомаси *Epithemia spp.* і *Rhopalodia spp.* [294]. Так, у 2008 р. у заростях рогозу вузьколистого співвідношення азоту і фосфору складало 38, а біомаса *Epithemia spp.* і *Rhopalodia spp.* – 0,009 мг/10 см^2 площі рослин; у 2014 р. співвідношення N:P знизилось удвічі (до 17), а біомаса *Epithemia spp.* і *Rhopalodia spp.* зросла до 0,32 мг/10 см^2 площі рослин (див. рис. 3.5 *а*).

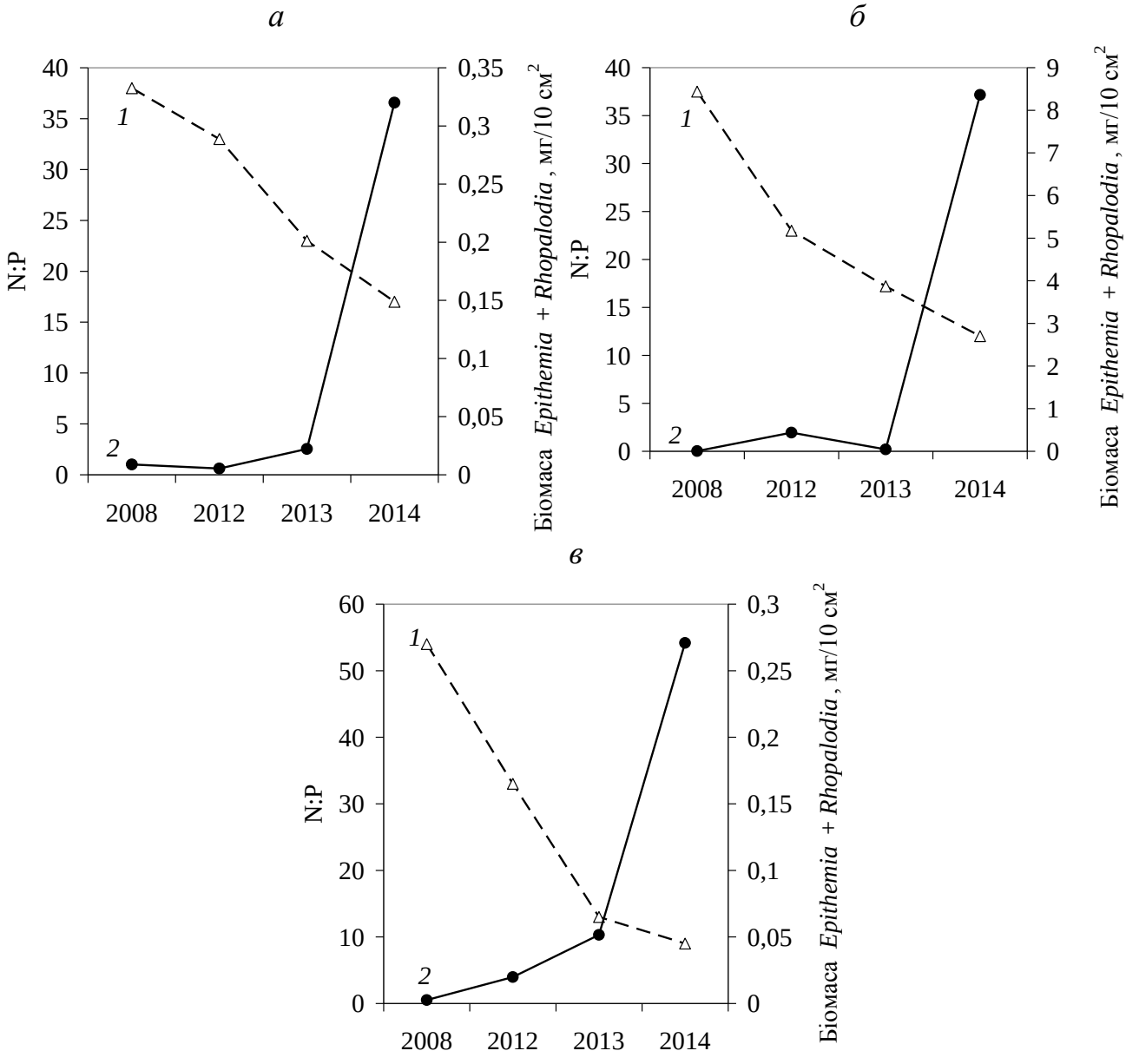


Рис. 3.5. Міжрічна динаміка співвідношення азоту і фосфору (*1*) та сумарної біомаси представників родів *Epithemia* і *Rhopalodia* (*2*) у фітоепіфітоні на мілководдях Тетерівської затоки (с. Страхолісся) в Київському водосховищі: *а* – на рогозі вульколистому, *б* – на глечиках жовтих, *в* – на рдеснику пронизанолистому [294].

Така само закономірність (зростання біомаси *Epithemia spp.* і *Rhopalodia spp.* при зниженні відношення N:P) спостерігалась і для фітоепіфітону рослин інших екологічних груп – з плаваючим листям (див. рис. 3.5 *б*) і занурених (див. рис. 3.5 *в*).

Отже, при зниженні співвідношення N:P у воді Київського водосховища представники родини *Rhopalodiaceae,* здатні фіксувати атмосферний азот, отримують конкурентну перевагу у фітообростаннях.

Для підтвердження цієї закономірності був проведений аналогічний аналіз для інших дніпровських водосховищ (від Канівського до Каховського).

Співвідношення N:P на кожній станції спостереження було розраховано на основі відкритих даних моніторингу поверхневих вод, оприлюднених Державним агентством водних ресурсів України на офіційному Інтернет-порталі «Моніторинг та екологічна оцінка водних ресурсів України» [92] на виконання Постанови Кабінету Міністрів України №835 від 21.10.2015 р. «Про затвердження Положення про набори даних, які підлягають оприлюдненню у формі відкритих даних».

Було використано відкриті дані постів спостереження, які співпадали зі станціями відбору проб фітоепіфітону під час експедиції або були розташовані якомога територіально ближче до них. Зважаючи на те, що водорості можуть відображати «інтегральну картину» гідрохімічного режиму за декілька тижнів до відбору проб [100], а експедиція відбулась на початку осені, ми використали усереднені дані щодо вмісту біогенних елементів за літній сезон 2017 р.

У результаті встановлено «протифазність» між N:P співвідношенням та сумарною біомасою *Epithemia* і *Rhopalodia* (рис. 3.6, 3.7).

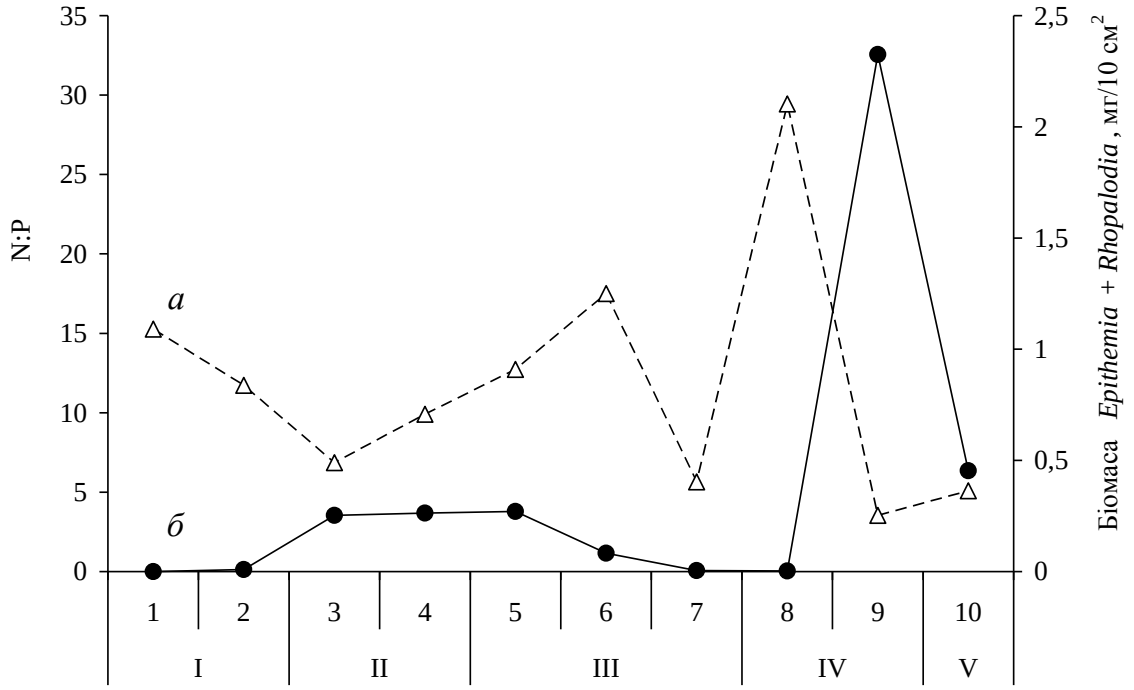


Рис. 3.6. Динаміка N:P співвідношення (*а*) і абсолютної біомаси *Epithemia* і *Rhopalodia* (*б*) у фітоепіфітоні дніпровських водосховищ.

Тут і на рис. 3.7: I – Канівське водосховище; II – Кременчуцьке; III – Кам'янське; III – Дніпровське; IV – Каховське; 1 – нижче м. Українка; 2 – вхід у Переяславську затоку; 3 – Ольшанські мілководдя; 4 – вхід у Цибульницьку затоку; 5 – м. Кременчуг; 6 – нижче р. Псел; 7 – с. Бородаївка; 8 – вхід у Самарську затоку; 9 – с. Олексіївка; 10 – річкова частина Каховського водосховища.

З рисунку 3.6 видно, що на тих станціях, де співвідношення азоту і фосфору було мінімальним, реєструвались піки біомаси *Epithemia* і *Rhopalodia,* і, навпаки, при підвищенні N:P співвідношення біомаса представників цих родів знижувалась. Така закономірність спостерігалась як для абсолютної біомаси цих водоростей (див. рис. 3.6), так і для їхньої частки у загальній біомасі фітоепіфітону (рис. 3.7).

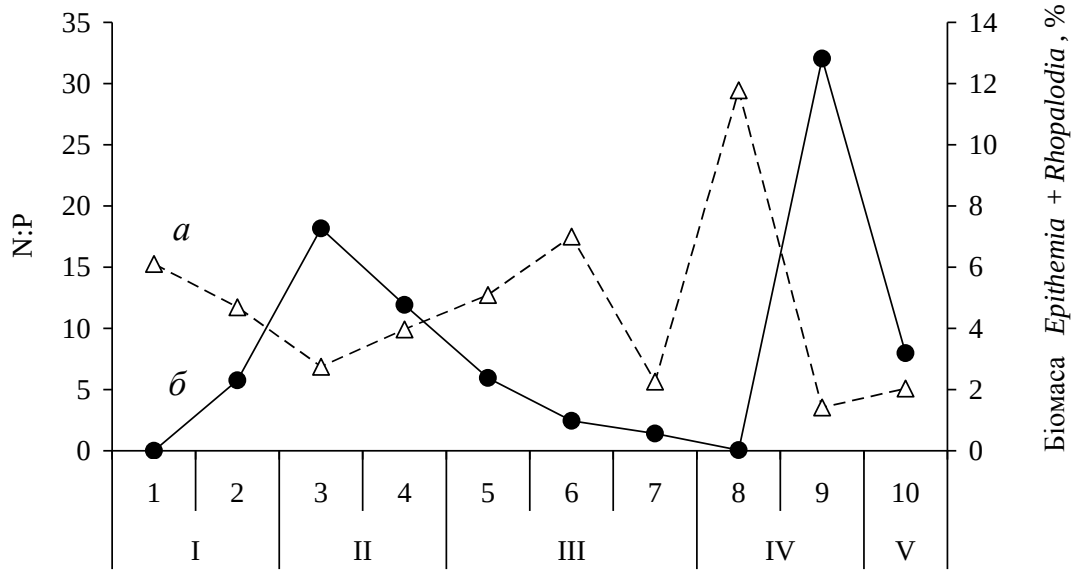


Рис. 3.7. Динаміка N:P співвідношення (*а*) і частки біомаси *Epithemia* і *Rhopalodia* (*б*) у загальній біомасі фітоепіфітону дніпровських водосховищ.

На основі отриманих натурних даних ми побудували графік залежності між вищезазначеними показниками (рис. 3.8).

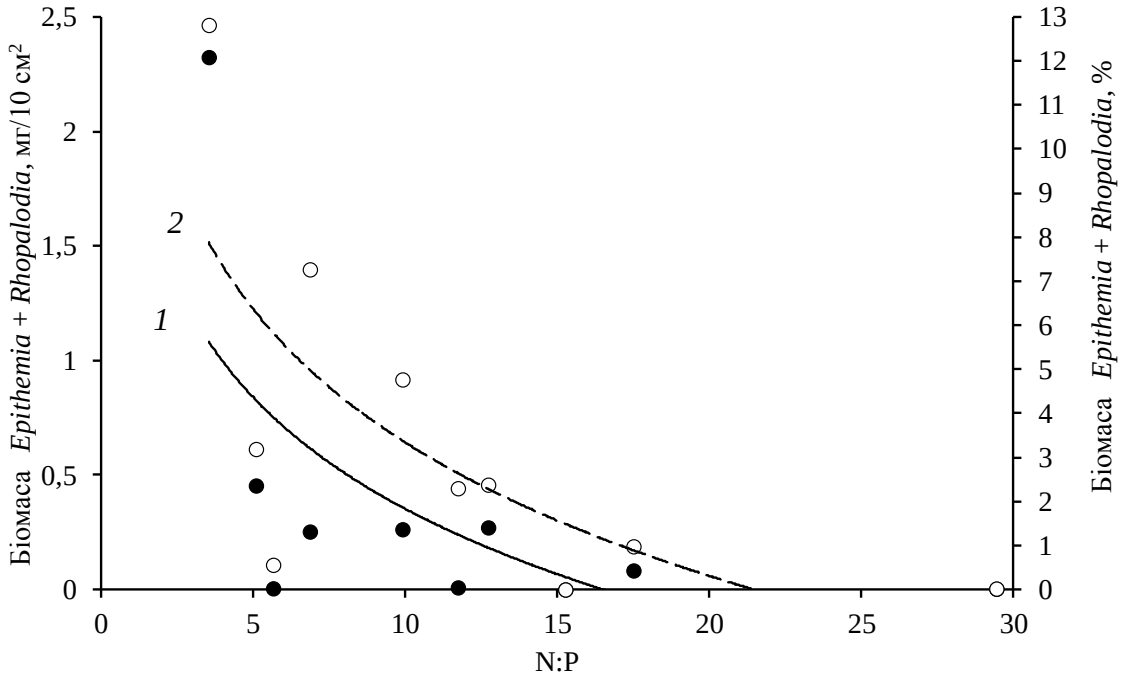


Рис. 3.8. Обернена логарифмічна залежність між N:P співвідношенням і біомасою *Epithemia* і *Rhopalodia* у фітоепіфітоні дніпровських водосховищ: *1* – абсолютна біомаса (R^2 = 0,4129), *2* – % від загальної біомаси фітоепіфітону (R^2 = 0,4939).

Графік показує, що між N:P співвідношенням та біомасою *Epithemia* та *Rhopalodia* спостерігається обернена залежність. Коли N:P співвідношення більше за 15, абсолютна біомаса цих водоростей є незначною і складає від 0 до 0,083 мг/10 см^2 площі рослини-субстрату, а частка у загальній біомасі фітоепіфітону не перевищує 1%. Коли ж N:P співвідношення є меншим за 15, абсолютна біомаса *Epithemia* та *Rhopalodia* становить 0,005–2,325 мг/10 см^2 площі рослини-субстрату, а частка у загальній біомасі – 1–13%. При мінімальному N:P співвідношенні (яке становить 4), біомаса цих водоростей досягає максимуму (2,325 мг/10 см^2 площі рослини-субстрату або 13%). При цьому необхідно зауважити, що відносна частка біомаси *Epithemia* та *Rhopalodia* більш репрезентативно відображає зміни N:P співвідношення, ніж їх абсолютна біомаса (коефіцієнт достовірності апроксимації графіка до фактичних данних R^2 є вищим). Це можна пояснити тим, що на абсолютну біомасу цих видів водоростей також впливають інші екологічні чинники (температура води, інтенсивність сонячної радіації, швидкість течії тощо). У той же час, відносна частка біомаси цих видів більшою мірою залежить від того, яку конкурентну перевагу ці види мають в угрупованні. Слід підкреслити, що встановлена залежність має не прямолінійний, а логарифмічний характер.

Отже, підвищення абсолютної чисельності або біомаси водоростей з родів *Epithemia, Rhopalodia* (їхньої відносної частки у загальній чисельності чи біомасі) може слугувати репрезентативним біоіндикатором зниження співвідношення N:P, що може мати практичне застосування для оцінки якості води й екологічного стану водойм і водотоків басейну Дніпра.

3.4. Реакція фітоепіфітону на спрацювання рівня води ВО ЧАЕС

Динаміка зниження рівня води у ВО ЧАЕС. До виведення з експлуатації ВО ЧАЕС рівень води у ньому становив 110,2 м Бс. У травні 2014 р. було припинено підкачування води до водоймища з р. Прип’ять і рівень води у ВО ЧАЕС почав знижуватись. З травня 2014 р. до середини літа 2016 р. рівень води у

водоймищі знизився приблизно на 4 м. Коли в серпні 2016 р. рівень води досяг відмітки ≈ 106,5 м Бс, ВО ЧАЕС розділилось на декілька окремих водойм. Водойма в південній частині ВО ЧАЕС відділяється від решти водоймища колишньою дамбою першої черги ВО, яка з'явилась над поверхнею води в ході зниження рівня, інші дві водойми розташовані в північно-східній і північно-західній частинах ВО ЧАЕС і розділені між собою струменеправляючою дамбою та колишньою дамбою першої черги ВО. До середини літа 2017 р. осушена зона дна ВО ЧАЕС досягла ≈40% початкового водного дзеркала [177].

Порівняльна характеристика таксономічного складу фітоперифітону ВО ЧАЕС і озер зони відчуження. Натурними дослідженнями встановлено, що водорості обростань ВО ЧАЕС характеризуються високим таксономічним багатством. Так, з 2016 по 2018 рр. у фітоперифітоні водоймища було виявлено 353 в. в. т. водоростей, включаючи номенклатурний тип виду, із 8 відділів (табл. 3.1). Цей показник є значно вищим, ніж у природних заплавних озерах р. Прип'ять – Глибоке і Далеке. У флористичній структурі фітообростань ВО ЧАЕС домінували діатомові водорості, а субдомінантами виступали зелені, синьозелені і харові.

Для оцінки міжрічної динаміки і просторового розподілу фітообростань у ВО ЧАЕС і озерах зони відчуження проведено кластерний аналіз подібності видового складу водоростевих угруповань за коефіцієнтом Серенсена влітку 2016 та 2018 рр. (рис. 3.9).

Дендрограма видової подібності водоростевих обростань ВО ЧАЕС та озер розділилась на такі кластери:

– кластер ВО ЧАЕС;

– кластер озер зони відчуження.

Таблиця 3.1

Таксономічний і флористичний склад фітоперифітону ВО ЧАЕС, озер Глибоке і Далеке

Відділи	ВО ЧАЕС				Озеро Глибоке				Озеро Далеке			
	2016	2017	2018	**Усього**	2016	2017	2018	**Усього**	2016	2017	2018	**Усього**
Cyanobacteria	31 17	38 16	39 17	**60** **17**	15 14	26 20	25 16	**39** **17**	22 20	22 19	22 16	**35** **17**
Bacillariophyta	104 56	99 42	109 46	**138** **40**	52 50	63 47	65 41	**89** **39**	53 49	57 48	68 50	**90** **44**
Cryptophyta	3 2	3 1	6 3	**6** **2**	3 3	–	3 2	**5** **2**	2 2	3 3	–	**4** **2**
Miozoa	–	4 2	5 2	**7** **2**	2 2	3 2	9 6	**9** **4**	1 1	3 3	4 3	**5** **2**
Ochrophyta	6 3	7 3	8 3	**15** **4**	6 6	6 5	12 8	**17** **7**	3 3	3 3	6 4	**8** **4**
Charophyta	5 3	17 7	11 5	**28** **8**	5 5	9 7	9 6	**16** **7**	9 8	10 8	13 10	**22** **11**
Chlorophyta	33 18	59 25	48 20	**79** **23**	17 16	20 15	26 16	**38** **17**	16 15	18 15	19 14	**35** **17**
Euglenozoa	4 2	7 3	10 4	**13** **4**	4 4	6 5	11 7	**14** **6**	3 3	2 2	4 3	**5** **2**
Σ	**186** **100**	**234** **100**	**236** **100**	**346** **100**	**104** **100**	**133** **100**	**160** **100**	**227** **100**	**109** **100**	**118** **100**	**136** **100**	**204** **100**

Примітка. Над рискою – кількість видів і внутрішньовидових таксонів даного відділу, під рискою – частка даного відділу від загальної кількості видів і внутрішньовидових таксонів.

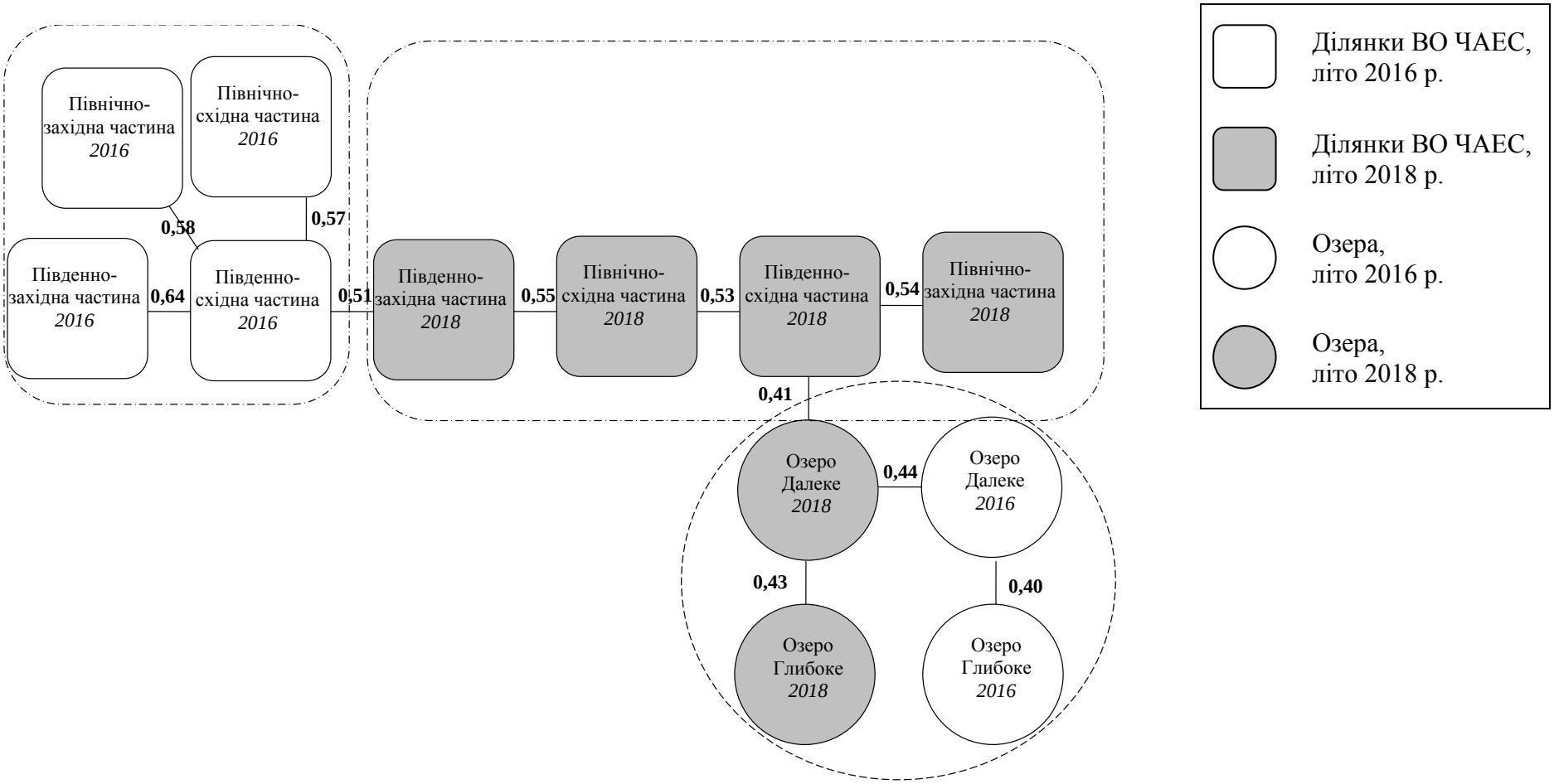


Рис. 3.9. Дендрограма подібності видового складу водоростевих угруповань обростань ВО ЧАЕС та озер зони відчуження за коефіцієнтом Серенсена влітку 2016 і 2018 рр.

Із наведеного рисунка видно, що рівень подібності між озерами та ВО ЧАЕС не перевищує 0,50. Отже, екологічні умови у ВО і озерах суттєво відрізняються.

У межах кластера ВО ЧАЕС чітко виділяються кластери літа 2016 р. і літа 2018 р. Цей факт говорить про те, що по мірі зниження рівня води у водоймищі видовий склад фітоперифітону суттєво змінюється.

Також звертає на себе увагу той факт, що видовий склад фітоепіфітону озер є набільш подібним до такого південно-східної частини ВО ЧАЕС (див. рис. 3.9). Цікаво, що така само закономірність спостерігалась і влітку 2017 р.: Рівень подібності фітообростань озера Глибоке з фітообростаннями південно-східної частини ВО ЧАЕС складав 0,46, а з фітообростаннями інших частин ВО ЧАЕС – 0,34–0,42. Однією з причин такої подібності може бути відносно краща екологічна ситуація в південній частині ВО ЧАЕС, ніж у північній, що буде більш детально описано нижче.

Таким чином, кластерний аналіз чітко показує:

1) Суттєву відмінність між водоростевими угрупованнями ВО ЧАЕС і озер зони відчуження, а відповідно, і між екологічними умовами цих водних об’єктів;

2) Значні зміни видового складу фітоперифітону в міжрічному аспекті, які спостерігаються у ВО ЧАЕС внаслідок зниження рівня води.

З огляду на те, що на сьогодні, внаслідок зниження рівня води, ВО ЧАЕС являє собою декілька окремих водойм, цікаво проаналізувати, яким чином змінювалась видова подібність фітообростань між окремими ділянками (водоймами) ВО ЧАЕС упродовж зниження рівня. Для цього були розраховані коефіцієнти Серенсена між усіма чотирма ділянками (північно-східною, північно-західною, південно-східною і південно-західною) у кожний досліджуваний сезон, а потім їх було усереднено за сезонами (рис. 3.10 *а*). Паралельно було проаналізовано аналогічну часову динаміку коефіцієнту Серенсена між озером Глибоке і озером Далеке (рис. 3.10 *б*).

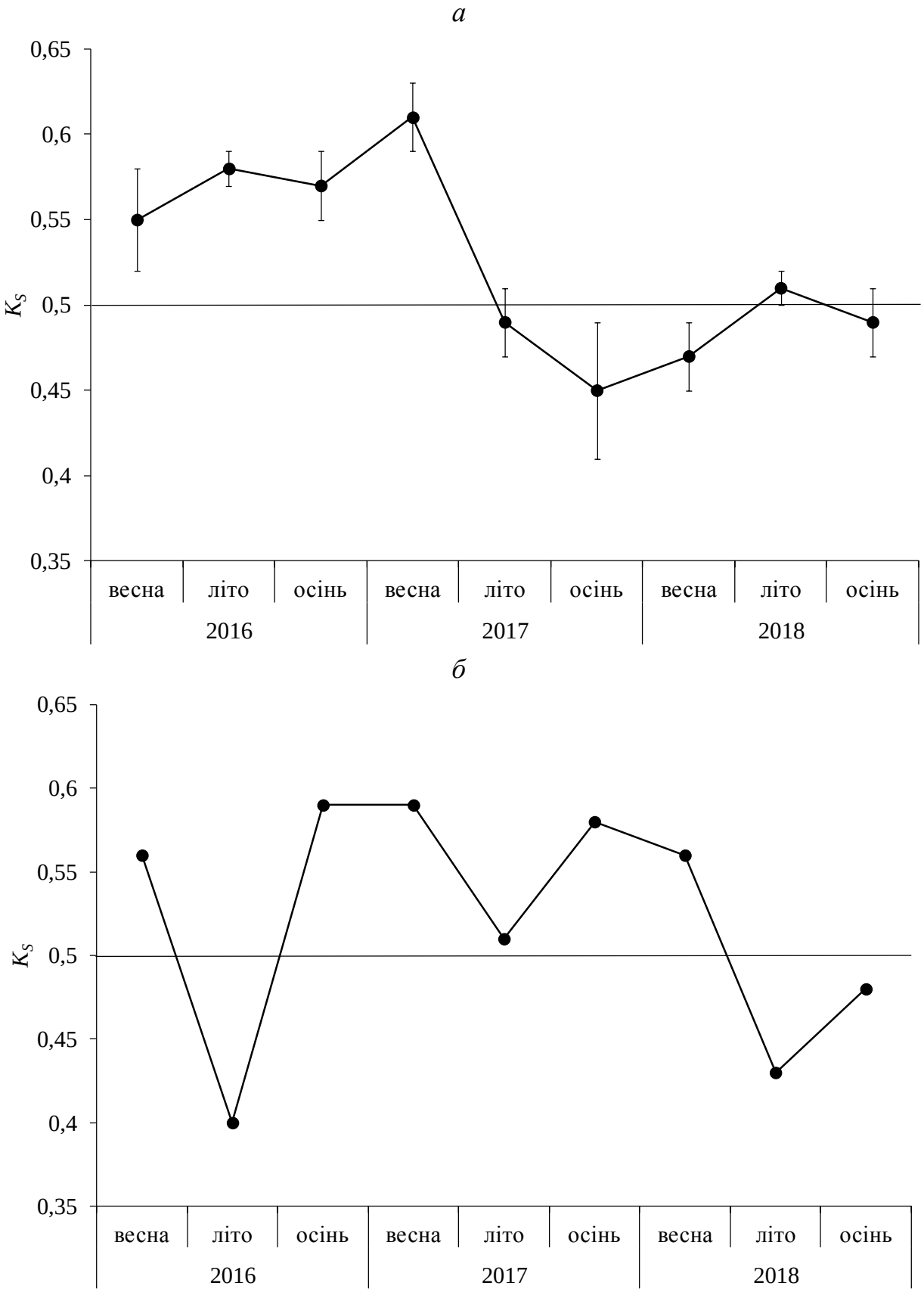


Рис. 3.10. Сезонна і міжрічна динаміка коефіцієнту Серенсена (K_S): *а* – між фітоперифітоном різних ділянок ВО ЧАЕС (пн.-сх., пн.-зх., пд.-сх., пд.-зх., усереднена величина); *б* – між фітоепіфітоном озера Глибоке і озера Далеке.

Із рисунку 3.10 *а* видно, що у міру зниження рівня води у ВО ЧАЕС зменшується видова подібність фітоперифітону його ділянок. Якщо до літа 2017 р. коефіцієнт Серенсена перевищував 0,50, що вказує на високу видову подібність, то починаючи з літнього сезону 2017 р. цей показник є нижчим за 0,50, а це свідчить про відмінність видового складу фітоперифітону на цих ділянках. Можна стверджувати, що основною причиною зниження рівня видової подібності між ділянками водойми є припинення гідрологічного зв'язку між ними. Згідно з літературними даними аналогічна закономірність відома для фітопланктону: так встановлено, що в гідрологічно з'єднаних водоймах подібність видового складу фітопланктону знижується в маловодні роки, порівняно з багатоводними роками [315, 335]. Це пояснюється тим, що в маловодні роки водообмін між такими водоймами є менш інтенсивним, що призводить до збільшення просторової гетерогенності водоростевих угруповань.

Аналогічний аналіз видової подібності фітоепіфітону, проведений для озер Глибоке і Далеке, показує, що впродовж досліджуваного дворічного періоду коефіцієнт Серенсена коливається від 0,40 до 0,58 і не виявляє чітко виражених тенденцій до підвищення або зниження.

Вплив зниження рівня води на кількісні показники фітоперифітону. Важливо оцінити, як вплинуло спрацювання рівня води на кількісний розвиток фітоперифітону ВО ЧАЕС. Для цього було проведено порівняння біомаси фітообростань у водоймищі до виведення його з експлуатації (літній сезон 2013 р.) та після припинення підкачки води з р. Прип'ять (2016–2018 р.). Встановлено, що в літній сезон 2013 р. біомаса фітообростань складала 27,080–37,850 мг/10 см^2 площі субстрату (в середньому 32,470 мг/10 см^2). Після виведення ВО ЧАЕС з експлуатації біомаса фітоперифітону знизилась майже втричі [157, 158]. Так влітку 2016 р. середня біомаса становила 9,854 мг/10 см^2, влітку 2017 р. – 10,682 мг/10 см^2, 2018 р. – 9,789 мг/10 см^2 (рис. 3.11).

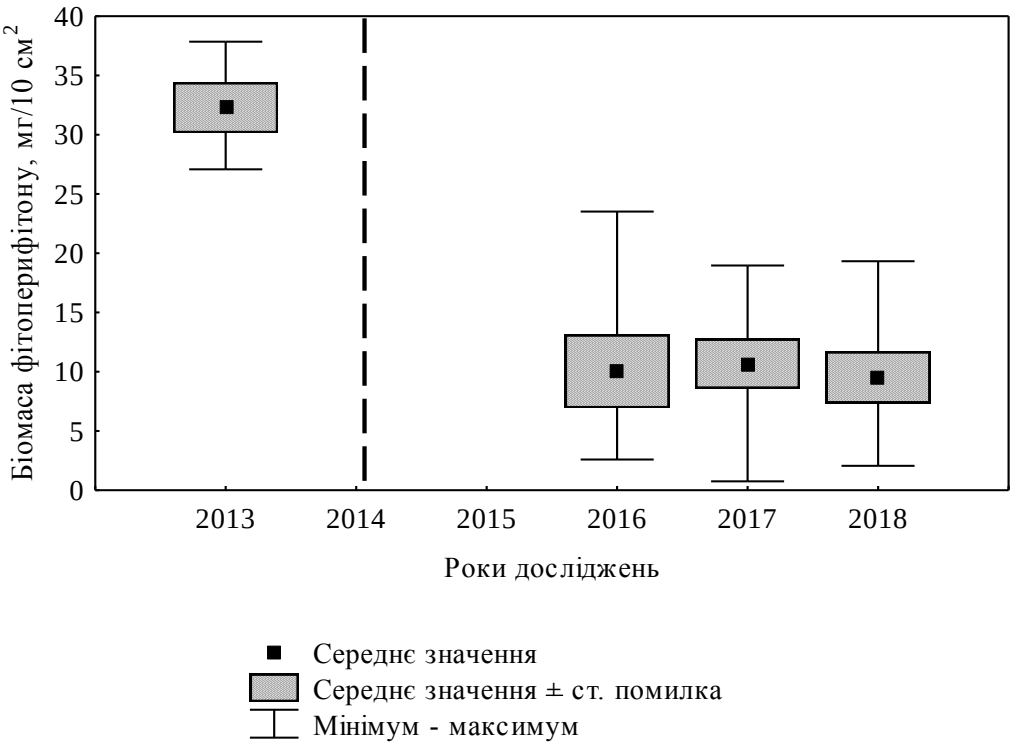


Рис. 3.11. Багаторічна динаміка біомаси фітоперифітону ВО ЧАЕС у літній сезон. Пунктирною лінією позначено припинення підкачки води з р. Прип'ять до ВО.

Вважаємо, що таке зниження біомаси фітообростань зумовлено антропогенним чинником (зниженням рівня води), підсиленим дією біологічного чинника («цвітіння» води синьозеленими водоростями). Так, за даними В.І. Щербака в літні сезони останніх років (2017 і 2018) при спрацюванні рівня води на 4,3 м нижче від початкового рівня у ВО ЧАЕС спостерігається «цвітіння» води синьозеленими водоростями з родів *Dolichospermum, Aphanizomenon, Cuspidothrix, Microcystis* [158]. Плівка синьозелених водоростей призвела до екранування товщі води від сонячної радіації, відповідного погіршення світлового режиму і якості води, що й зумовило пригнічення розвитку фітоперифітону.

Зміна «альтернативного стабільного режиму водойми» внаслідок зниження рівня води. Гідробіологічні процеси, які відбуваються у ВО ЧАЕС внаслідок зниження рівня води, добре узгоджуються з концепцією «альтернативних стабільних станів» [288, 289]. Відповідно до цієї концепції, водойма може залишатись у незмінному «альтернативному стабільному стані»

упродовж тривалого часу, доки якесь екстремальне явище не призведе до переключення водойми в інший режим [220, 288]. Вважаємо, що спрацювання рівня води виступило саме таким екстремальним явищем, яке зумовило зміну «альтернативного стабільного стану» водоймища-охолоджувача.

У результаті зменшення об'єму води у ВО ЧАЕС у воді зросла концентрація біогенних елементів і органічних речовин, прискорилось прогрівання водної товщі навесні. Крім того, у зв'язку з осушенням значної частини літоралі зменшились зарості вищих водяних рослин. Усе це призвело до інтенсифікації розвитку фітопланктону, відповідного зниження прозорості води і зменшення біомаси контурних водоростевих угруповань. Можна стверджувати, що на даний час відбувається перехід водойми з «режиму прозорої води» до «режиму високої каламутності». Такий процес називається «деконтуризацією» [277].

Перехід водойми з одного режиму в інший підтверджується результатами вимірювання прозорості води за диском Секкі, люб'язно наданими нам д. б. н., проф. Д.І. Гудковим. Так, у серпні 2016 р. прозорість води у ВО ЧАЕС складала 1,10–2,10 м, у серпні 2017 р. – 0,50–1,70 м, а в серпні 2018 р. – 0,45–1,60 м. Найбільш чітко зниження прозорості води проявилось у північно-східній частині водойми: від 1,70 м влітку 2016 р. до 0,50 м влітку 2017 р. і 0,45 м влітку 2018 р. Тобто прозорість води у цій частині водойми знизилась більш ніж утричі, що пов'язано з тим, що саме в цій частині водойми спостерігався найбільш інтенсивний розвиток фітопланктону до рівня «цвітіння» води [158].

З огляду на те, що у ВО ЧАЕС переважають глибини 4–7 м [29], можна розрахувати, як змінювалась потужність фотичного шару у часі[1]. Так, у серпні 2016 р. середня прозорість води у водоймі становила 1,70 м, потроєна прозорість – 5,10 м, тобто потужність фотичного шару складала 93% водної товщі. У серпні 2017 р. середня прозорість знизилась до 1,30 м, потроєна прозорість – до 3,90 м, відповідно потужність фотичного шару складала 70% товщі води. У серпні 2018 р. середня прозорість води знизилась до 1,10 м, потроєна прозорість – до

[1] Середню глибину у ВО ЧАЕС було прийнято за 5,5 м, виходячи з наведеного діапазону 4–7 м [29].

3,30 м, отже потужність фотичного шару складала вже 60% товщі води. Якщо окремо проаналізувати зміну потужності фотичного шару в північно-східній частині ВО ЧАЕС, отримуємо такі величини: серпень 2016 р. – 93% водної товщі, серпень 2017 р. – 27% водної товщі, серпень 2018 р. – 24% водної товщі.

Отже, влітку 2016 р. фотичний шар охоплював майже всю водну товщу і водойма ще знаходилась у «режимі прозорої води», а влітку 2018 р. фотичний шар скоротився до 60% водної товщі (в північно-східній частині водойми до 24%), отже водойма переходить до «режиму високої каламутності».

Результати наших досліджень підтверджуються і літературними даними. Так, аналогічні процеси відбувались в оз. Севан (Арменія). Штучне зниження рівня води, яке було розпочато ще в 30–40 рр. і тривало до 80–90 рр. минулого сторіччя, призвело до евтрофування озерної екосистеми, «цвітіння» води синьозеленими водоростями, погіршення кисневого режиму і зниження прозорості води в 4–5 разів, порівняно з періодом до зниження рівня [270]. В оглядовій роботі [342] на прикладі різних озер світу (оз. Констанц у Німеччині, оз. Кінерет в Ізраілі, оз. Біва в Японії, канадські озера) продемонстровано, що значні коливання рівня води здійснюють негативний вплив на функціонування екосистем і спричинюють перехід озер з «режиму прозорої води» до «режиму високої каламутності».

Таким чином, спрацювання рівня води у ВО ЧАЕС відіграло роль екстремального явища, яке призвело до зміни «альтернативного стабільного стану» водойми. Зменшення об’єму води, скорочення площ заростей ВВР, прискорене прогрівання водної товщі навесні – усе це спричинило інтенсивне «цвітіння» води планктонними Cyanobacteria, у результаті чого водойма перейшла з «режиму прозорої води» до «режиму високої каламутності».

Седиментація планктонних Cyanobacteria та їхня роль у фітоперифітоні. Важливо, що в літні сезони 2017 і 2018 рр., коли у ВО ЧАЕС спостерігалось «цвітіння» води, планктонні агенти «цвітіння» води були зареєстровані і у пробах фітоперифітону. Зокрема, у складі фітоперифітону було виявлено такі планктонні види синьозелених водоростей як *Microcystis aeruginosa* (Kützing) Kützing,

M. wesenbergii (Komárek) Komárek ex Komárek, *Dolichospermum flosaquae* (Brébisson ex Bornet & Flahault) P.Wacklin, L.Hoffmann & J.Komárek, *D. scheremetieviae* (Elenkin) Wacklin, L.Hoffmann & Komárek, *Aphanizomenon flosaquae* Ralfs ex Bornet & Flahault, *Cuspidothrix issatschenkoi* (Usachev) P.Rajaniemi, Komárek, R.Willame, P.Hrouzek, K.Kastovská, L.Hoffmann & K.Sivonen. Присутність типово планктонних форм Cyanobacteria у фітообростаннях, на нашу думку, зумовлена їхнім осіданням із водної товщі на поверхню підводних твердих субстратів (каміння, вищі водяні рослини, затоплена деревина) у період інтенсивного «цвітіння» води, що було показано раніше для верхньої частини Канівського водосховища [337].

Враховуючи, що на сьогодні «цвітіння» води є важливою біологічною загрозою для функціонування контурних угруповань ВО ЧАЕС [158], нами було проаналізовано, яку частку в чисельності фітоперифітону різних ділянок водойми формують планктонні синьозелені з родів *Microcystis, Dolichospermum, Aphanizomenon, Cuspidothrix*.

Влітку 2018 р. у північно-східній частині ВО ЧАЕС чисельність представників цих родів була найбільшою і в середньому складала 15608 тис. кл/10 см^2 (близько 27% від загальної чисельності фітоперифітону), у північно-західній і південно-східній частині вона була майже на порядок нижчою – 2752 тис. кл/10 см^2 (4% чисельності) і 2730 тис. кл/10 см^2 (21%) відповідно, і найнижчим цей показник був у південно-західній частині – 150 тис. кл/10 см^2 (менше 1%).

Подібний характер просторового розподілу водоростей з цих родів у фітообростаннях відмічено і влітку 2017 року – з максимальною їх чисельністю у північно-східній частині (31484 тис. кл/10 см^2) і мінімальною (107 тис. кл/10 см^2) – у південно-західній. Слід зазначити, що влітку 2016 р. представники цих родів зустрічались тільки в північній частині, і їхня чисельність була майже на порядок нижчою, ніж в 2017–2018 рр., а в південній частині вони не були виявлені взагалі.

Отримані нами результати узгоджуються з даними В.І. Щербака по фітопланктону, відповідно до яких найбільш масовий розвиток синьозелених

водоростей у ВО ЧАЕС реєструвався саме в 2017 і 2018 рр., при цьому найбільш інтенсивне «цвітіння» води спостерігалось саме в північно-східній частині водойми.

Таким чином, під час «цвітіння» води у ВО ЧАЕС відмічається седиментація планктонних синьозелених водоростей на поверхню твердих субстратів. При цьому, кількість водоростей, що осіли на тверді субстрати, прямо пропорційна інтенсивності «цвітіння» води. Це підтверджується прямою достовірною кореляцією між чисельністю Cyanobacteria у фітопланктоні[1] та чисельністю планктонних Cyanobacteria у фітоперифітоні ВО ЧАЕС (r = 0,88; p = 0,004) (рис. 3.12).

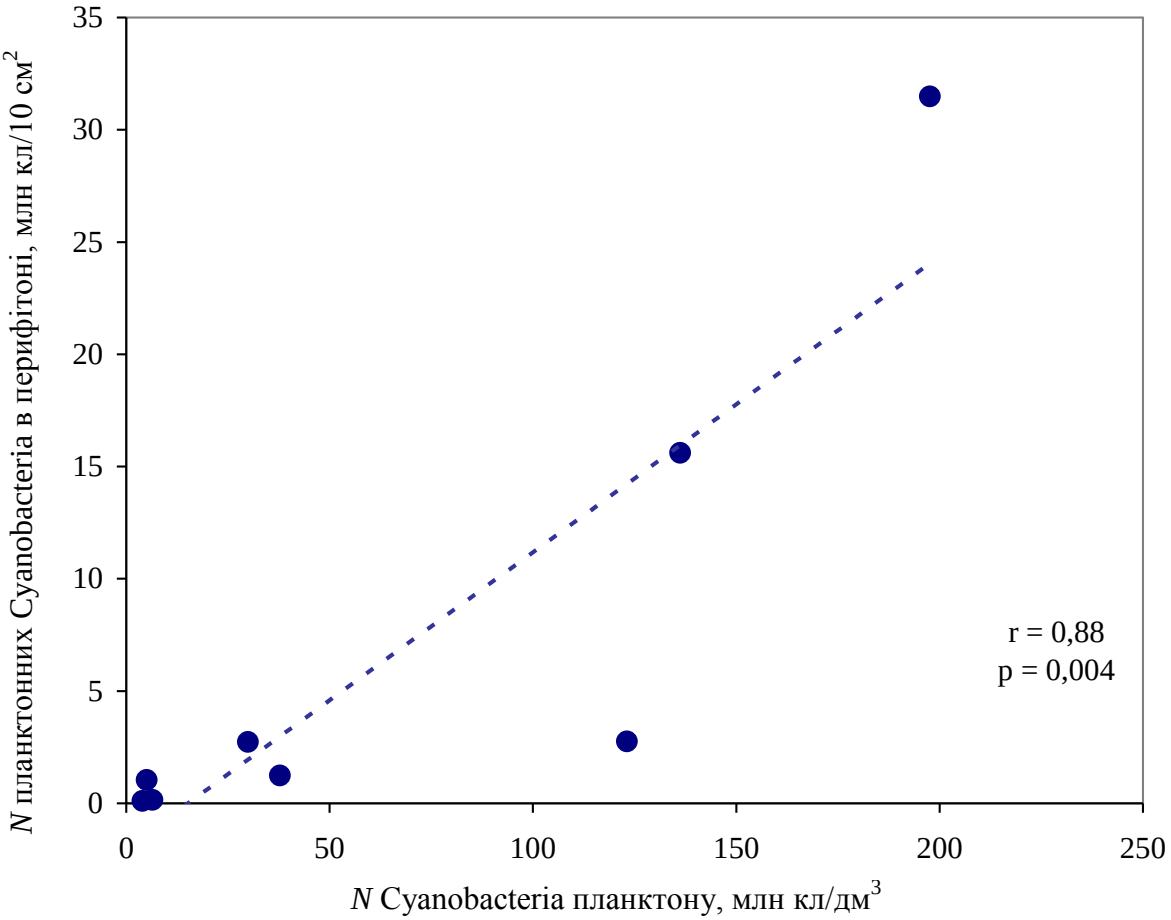


Рис. 3.12. Залежність між чисельністю Cyanobacteria у фітопланктоні та чисельністю планктонних Cyanobacteria у фітоперифітоні ВО ЧАЕС.

[1] Дані щодо чисельності Cyanobacteria у фітопланктоні ВО ЧАЕС були люб'язно надані д. б. н., проф. В.І. Щербаком, за що висловлюємо щиру вдячність.

Необхідно підкреслити, що, на відміну від ВО ЧАЕС, у фітоепіфітоні озер Глибоке і Далеке в літні сезони 2017 і 2018 рр. не було виявлено планктонних агентів «цвітіння» води, а серед синьозелених водоростей виявлені лише типово епіфітні форми з родів *Lyngbya, Tolypothrix, Gloeotrichia, Nostoc.* Це узгоджується з даними В.І. Щербака, відповідно до яких в озерах Глибоке і Далеке не спостерігалось «цвітіння» води синьозеленими водоростями, а основу біомаси фітопланктону формували представники відділу Miozoa.

У фітоперифітоні ВО ЧАЕС на сьогодні частка планктонних агентів «цвітіння» досягає свого максимуму в літній сезон, і влітку 2018 р. в середньому по водоймищу вона складала 14% чисельності і 4% біомаси. Вважаємо, що у випадку значного зростання інтенсивності «цвітіння» води у ВО ЧАЕС у наступні роки може збільшитись кількість клітин і колоній синьозелених водоростей, які осідатимуть на поверхню субстратів. Відповідно, ці планктонні Cyanobacteria можуть не тільки екранувати ценози фітообростань від сонячної радіації, а й створювати конкуренцію за біогенні елементи для типово епіфітних видів.

Віддалені наслідки «цвітіння» води для розвитку фітоперифітону. Встановлено, що «цвітіння» води в літній сезон може мати віддалені в часі наслідки для кількісного розвитку фітоперифітону в осінній сезон. Так, у 2017 і 2018 рр. у північно-східній частині водоймища, де влітку спостерігалось найбільш інтенсивне «цвітіння» води, в осінні сезони водорості обростань характеризувались низьким рівнем розвитку. Це може бути пов’язано з тривалим зниженням прозорості води і відповідним погіршенням світлового, кисневого режиму і якості води у даній частині водоймища. У той же час, у південно-західній частині, де «цвітіння» води влітку було мінімальним, восени чисельність фітообростань була високою. Ця закономірність підтверджується достовірною оберненою залежністю між чисельністю синьозелених водоростей планктону в літній сезон та чисельністю діатомових водоростей – домінуючих компонентів фітоперифітону в осінній сезон ($R^2 = 0,82$) (рис. 3.13).

Важливо, що результати наших досліджень підтверджуються літературними даними. Так, показано [50, 109, 223], що інтенсивність розвитку діатомових і

зелених водоростей у дніпровських, волзьких водосховищах і водоймах Європи знаходиться в оберненій залежності від ступеню розвитку в цих водоймах синьозелених водоростей у часові періоди, що передували проведенню досліджень. Крім погіршення світлових умов, це також пов'язано з тим, що Cyanobacteria пригнічують розвиток водоростей інших відділів метаболітами високої біологічної активності [50].

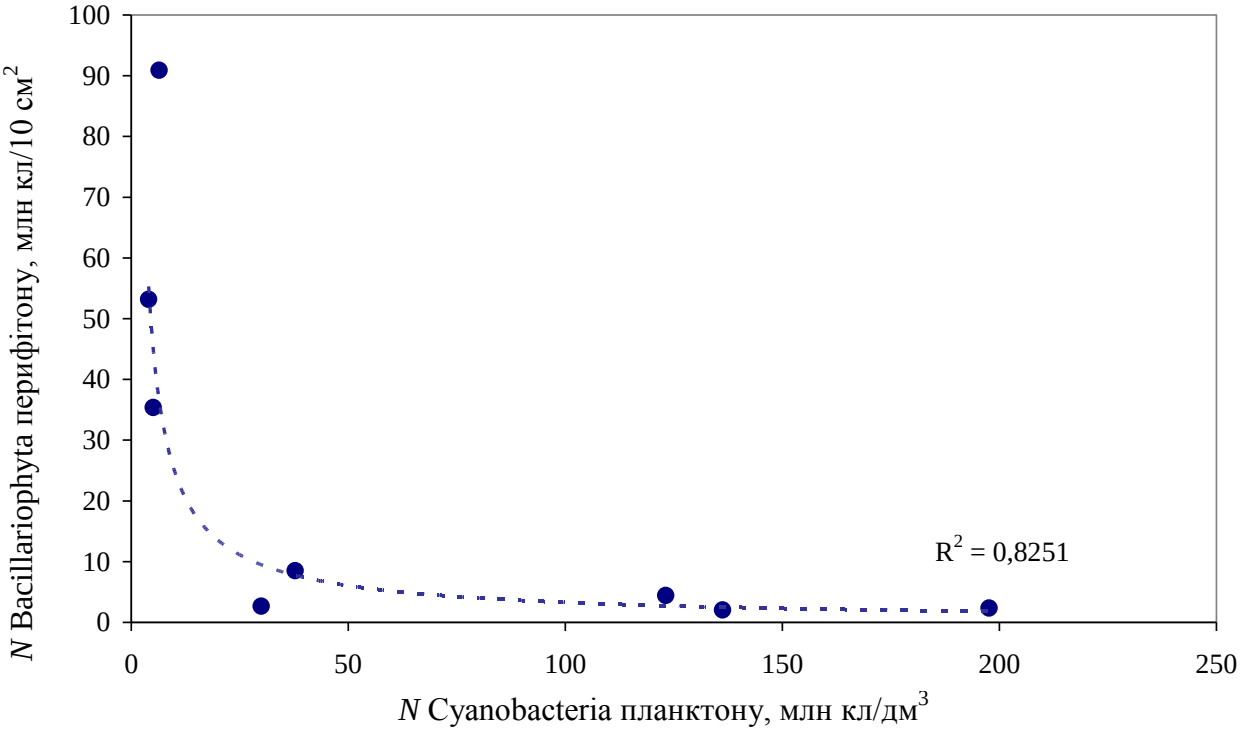


Рис. 3.13. Залежність між чисельністю Cyanobacteria у фітопланктоні в літній сезон та чисельністю Bacillariophyta у фітоперифітоні в осінній сезон у ВО ЧАЕС.

Крім того, закономірність, аналогічну виявленій нами для фітоперифітону ВО ЧАЕС, було встановлено для мікрофітобентосу водойм м. Києва. Показано, що за інтенсивної вегетації фітопланктону та його осідання на дно розвиток бентосних форм водоростей лімітується [31].

Отже, достовірну обернену залежність між чисельністю Cyanobacteria планктону в літній сезон та чисельністю Bacillariophyta перифітону в осінній сезон можна пояснити впливом двох чинників: алелопатичним впливом синьозелених водоростей на діатомові та екрануванням фітоперифітону від сонячної радіації.

Таким чином, встановлено, що під час «цвітіння» води у ВО ЧАЕС планктонні Cyanobacteria осаджуються на поверхню твердих субстратів і стають компонентами фітоперифітону. При цьому кількість синьозелених водоростей, що осіли на тверді субстрати, прямопропорційна інтенсивності «цвітіння» води. Частка планктонних Cyanobacteria у фітоперифітоні досягає максимуму в літній сезон. Віддаленим у часі наслідком цього процесу є зменшення кількості діатомових водоростей у фітоперифітоні в осінній сезон, що зумовлено пригніченням їхнього фотосинтезу через екранування сонячної радіації плівкою синьозелених водоростей.

Вплив зниження рівня на якість води. Було проведено оцінку якості води ВО ЧАЕС за фітоперифітоном і порівняння її з аналогічними даними по озерах Глибоке і Далеке. Для цього було використано індекс сапробності Пантле-Букк у модифікації Сладечека (S_B) і діатомові індекси: трофічний діатомовий індекс (TDI_B), індекс кисневого режиму за Г. Ван Дамом (IO_B), індекс органічного забруднення за Г. Ван Дамом (IS_B) (усі індекси розраховано за біомасою фітоперифітону).

Встановлено, що за всіма розрахованими індексами ВО ЧАЕС характеризується значно гіршою якістю води, ніж природні озера Глибоке і Далеке (рис. 3.14–3.17). Важливим є те, що в межах ВО ЧАЕС найгірша якість води зареєстрована в північно-східній частині, яка на сьогодні є відокремленою водоймою і де, починаючи з 2017 р., спостерігається інтенсивне «цвітіння» води синьозеленими водоростями. Дещо краща екологічна ситуація спостерігається у південній частині ВО ЧАЕС, де «цвітіння» води синьозеленими водоростями є менш інтенсивним.

У цілому ж, ВО ЧАЕС характеризується достовірно вищими величинами індексу сапробності фітоперифітону (1,41–2,35, у середньому 1,92±0,02), ніж природні озера Глибоке і Далеке (1,21–2,10, у середньому 1,62±0,02).

Результати оцінки якості води за фітоперифітоном узгоджуються з аналогічними даними по фітопланктону і свідчать про більш високий рівень забруднення органічними речовинами ВО ЧАЕС, ніж озер зони відчуження [158].

З огляду на те, що найгіршою якістю води характеризується північно-східна частина ВО ЧАЕС, було проаналізовано сезонну і міжрічну динаміку індексу сапробності в цій частині (рис. 3.18). Встановлено, що незважаючи на значні межі коливань індексу сапробності, спостерігається тенденція до поступового погіршення якості води в цій частині водойми в міжрічному аспекті. Наприклад, якщо навесні 2016 р. середній індекс сапробності складав 1,77±0,01, то навесні 2018 р. – вже 2,01±0,07 (див. рис. 3.18). Вважаємо, що це пов’язано зі зниженням рівня води у водоймі.

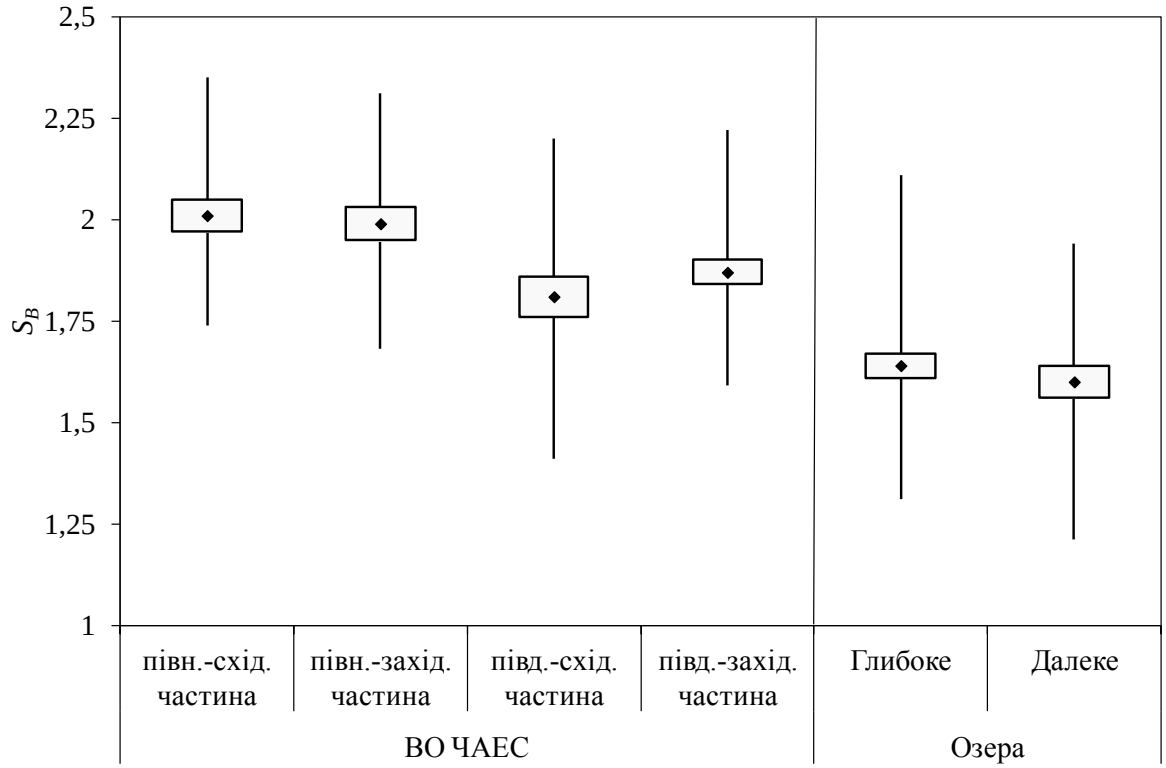


Рис. 3.14. Оцінка якості води ВО ЧАЕС та озер зони відчуження за індексом сапробності Пантле-Букк у модифікації Сладечека. Тут і на рис. 3.15–3.17 точка – середня величина, прямокутник – стандартна помилка, відрізок – межі коливань.

Отже, спрацювання рівня води у ВО ЧАЕС супроводжується «цвітінням» води, зміною «альтернативного стабільного стану» водойми з «режиму прозорої води» до «режиму високої каламутності» та погіршенням якості води.

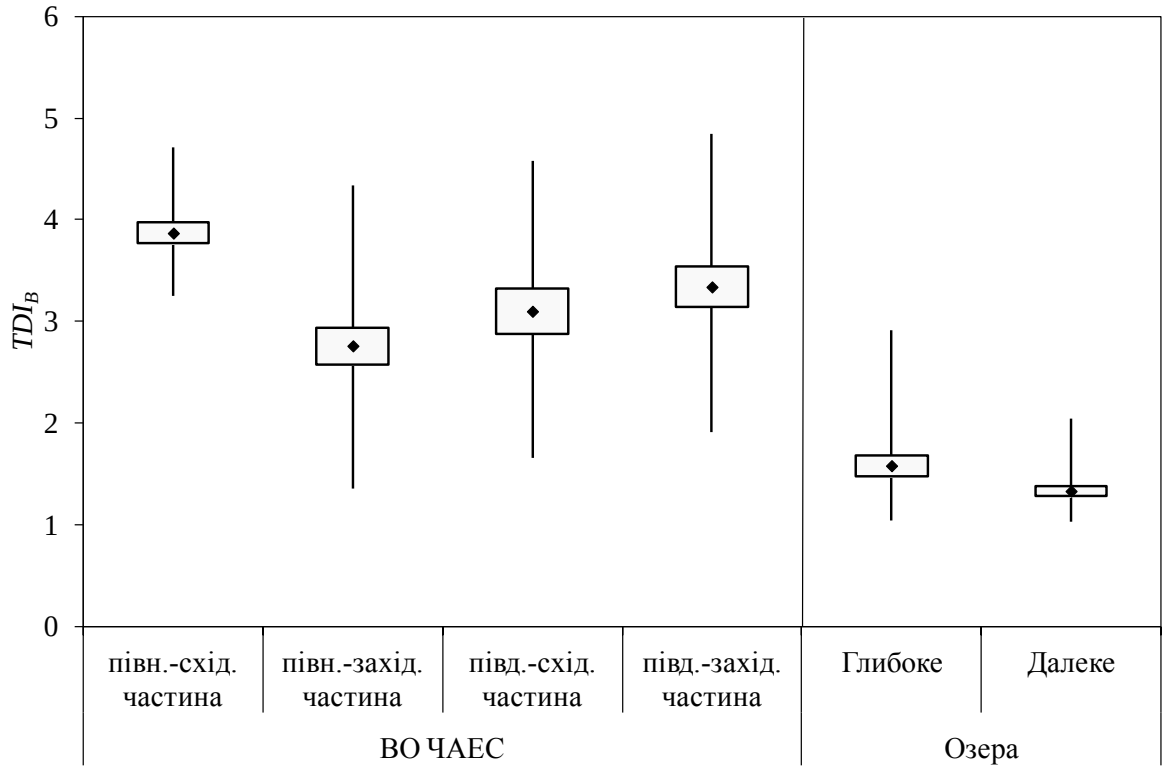


Рис. 3.15. Оцінка якості води ВО ЧАЕС та озер зони відчуження за трофічним діатомовим індексом [225].

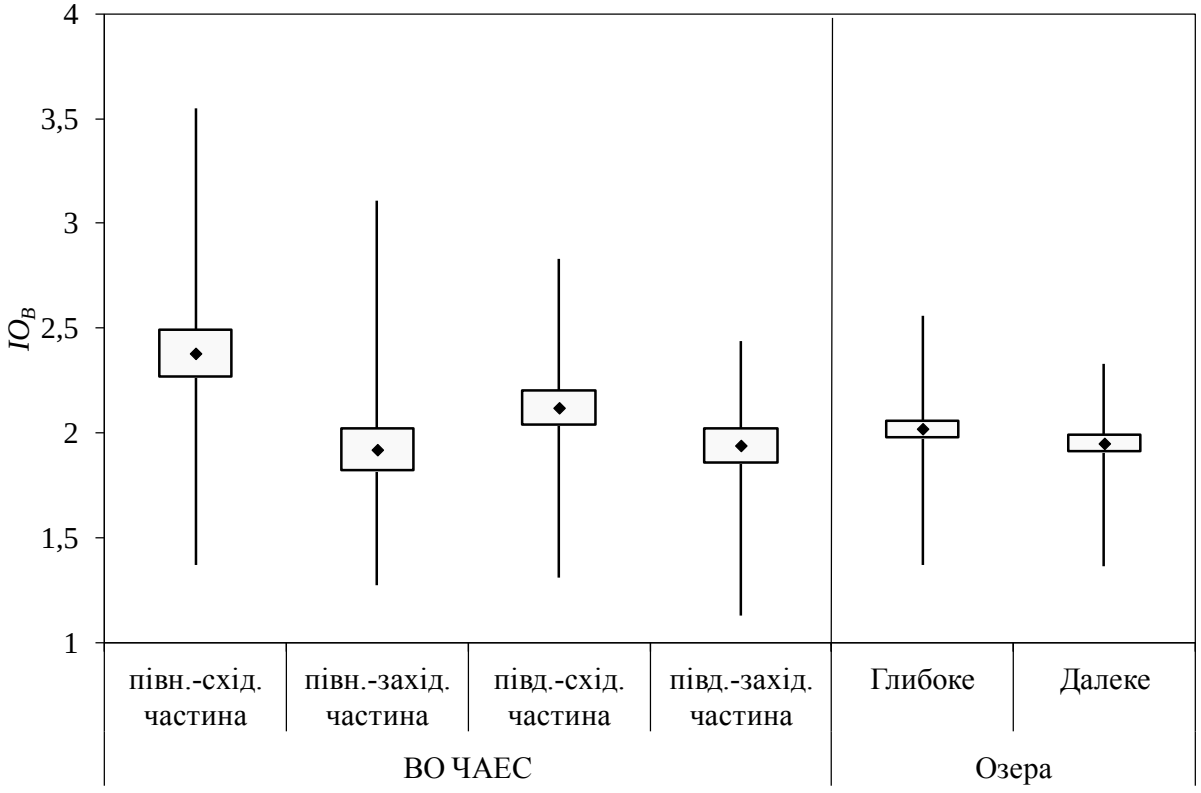


Рис. 3.16. Оцінка якості води ВО ЧАЕС та озер зони відчуження за діатомовим індексом кисневого режиму [321].

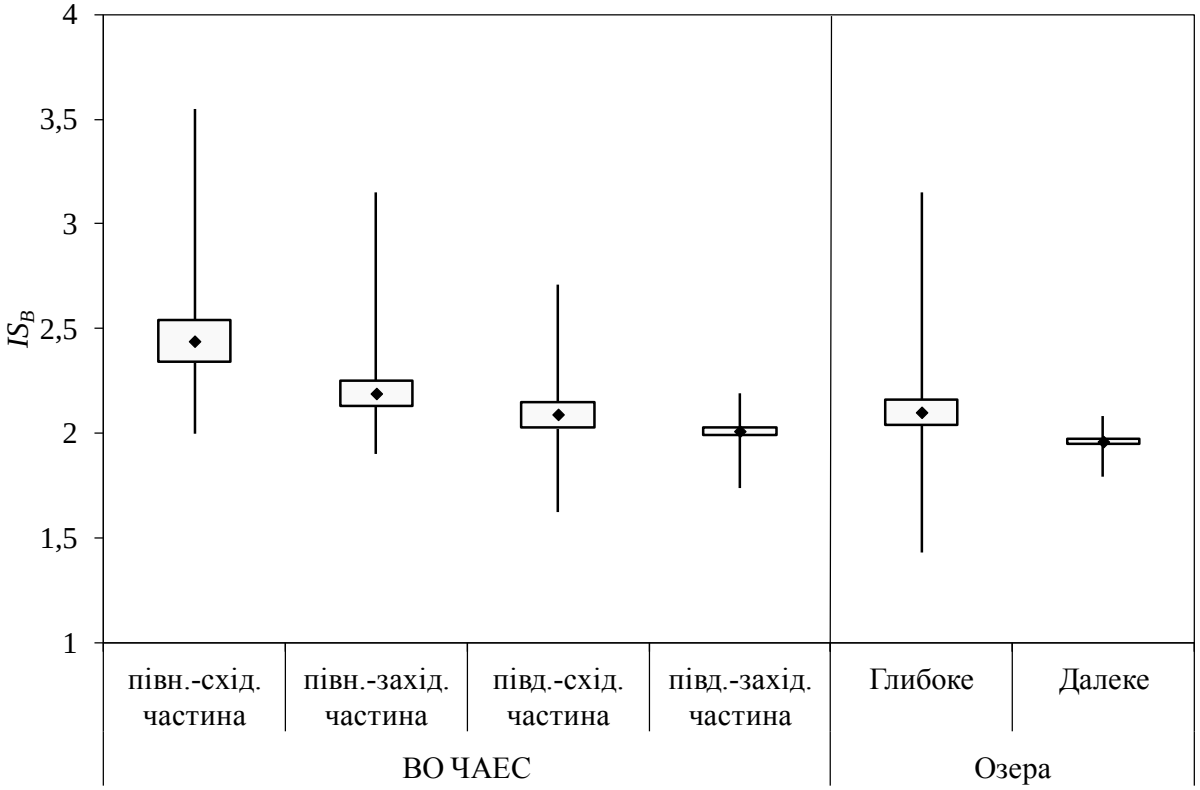


Рис. 3.17. Оцінка якості води ВО ЧАЕС та озер зони відчуження за діатомовим індексом органічного забруднення [321].

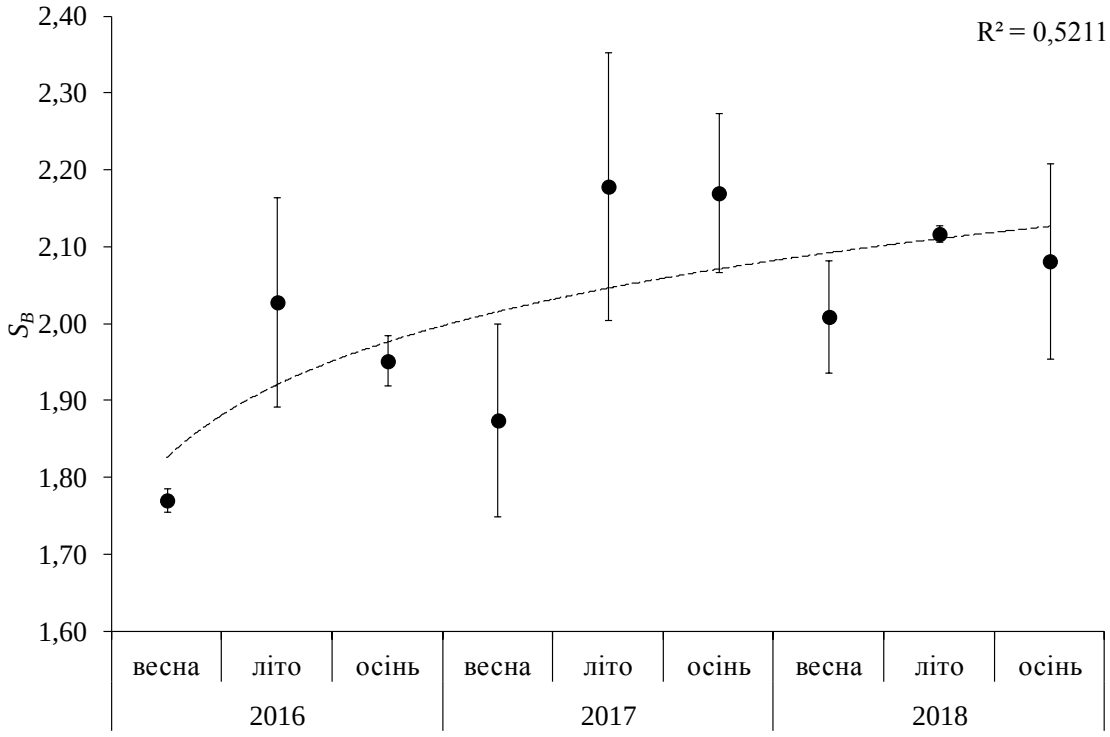


Рис. 3.18. Сезонна і міжрічна динаміка якості води за індексом сапробності Пантле-Букк у модифікації Сладечека в північно-східній частині ВО ЧАЕС. Точка – середня величина, відрізок – стандартна помилка.

* * *

Таким чином, показано, що в сучасних умовах вплив антропогенних чинників на фітоепіфітон водних екосистем басейну Дніпра в найбільшій мірі проявляється в зміні біогенного режиму і співвідношення N:P.

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) фітоепіфітону. Залежність фітоепіфітону від вмісту фосфатів є криволінійною з максимальною продуктивністю за їх вмісту 0,05–0,09 мг Р/дм^3 і зниженням продуктивності при відхиленні вмісту фосфатів від цього діапазону.

Відгуком фітоепіфітону на сучасне зниження співвідношення N:P є адаптація до поглинання атмосферного азоту шляхом збільшення кількісного розвитку представників родини *Rhopalodiaceae* з азотфіксуючими ендосимбіонтами.

Іншим важливим аспектом антропогенного впливу є крупномасштабне спрацювання рівня води, що призводить до суттєвої перебудови структури водоростевих угруповань та значних змін у їхніх кількісних і продукційних показниках. По мірі зниження рівня води у ВО ЧАЕС зменшується видова подібність фітоперифітону його ділянок, що пов’язано з припиненням гідрологічного зв’язку між ними. Гідробіологічні процеси, які відбуваються у ВО ЧАЕС внаслідок зниження рівня води, узгоджуються з концепцією «альтернативних стабільних станів». Інтенсифікація розвитку фітопланктону призвела до зниження прозорості води і зменшення біомаси контурних водоростевих угруповань. Можна стверджувати, що на даний час відбувається перехід водойми з «режиму прозорої води» до «режиму високої каламутності».

Унаслідок цих процесів ВО ЧАЕС характеризується значно гіршою якістю води, ніж природні озера Глибоке і Далеке. У межах ВО ЧАЕС найвищі індекси сапробності відмічені в північно-східній частині, де зареєстроване найінтенсивніше «цвітіння» води синьозеленими водоростями.

РОЗДІЛ 4
ЗВ'ЯЗОК ФІТОЕПІФІТОНУ З БІОТИЧНИМИ ЧИННИКАМИ

4.1. Короткий огляд літератури

Ключовими біотичними чинниками, які впливають на розвиток фітоепіфітону, вважають вплив рослин-субстратів [62, 221, 222, 230, 237]. інтенсивність розвитку фітопланктону [213, 289, 320], виїдання водоростей водними безхребетними [244, 310 та ін.].

Відомо [129], що на сучасному етапі сукцесії Дніпровського каскаду відбувається перерозподіл площ заростей вищих водяних рослин (ВВР) різних екологічних груп, зокрема це стосується гирлових ділянок річок, які впадають у дніпровські водосховища, водойм Нижнього Дніпра. З іншого боку, на сьогодні актуальною глобальною проблемою є збільшення інтенсивності «цвітіння» води [160, 297].

Вплив ВВР на фітоепіфітон розглядається як у зарубіжних, так і у вітчизняних публікаціях. При цьому важливими є два аспекти: архітектура макрофітів (тобто морфологічні характеристики) та їхнє проєктивне покриття. Показано, що види вищих водяних рослин з різною архітектурою характеризуються різним кількісним розвитком фітоепіфітону. Так, вважається [184], що на макрофітах із тонко-розсіченими листковими пластинками біомаса епіфітону буде найбільшою через високе співвідношення поверхні до об'єму у цих рослин. Подібні результати було отримано при порівнянні біомаси фітоепіфітону на семи широко поширених видах вищих водяних рослин із різною архітектурою [237]. На макрофітах із гнучкими стрічкоподібними листками біомаса фітоепіфітону була нижчою, ніж на видах із широколистою або мутовчастою архітектурою. Однак автори підкреслюють, що інші екологічні чинники, такі як вміст біогенних елементів і сезонність, впливали на біомасу фітоепіфітону більшою мірою, ніж архітектура макрофітів. Це підтверджується і більш сучасними роботами. Так, встановлено [332], що вплив рослини-субстрату на кількісний розвиток фітоепіфітону є суттєвішим у водоймах із низьким рівнем

трофності, а в евтрофних умовах на біомасу водоростей обростань більшою мірою діють зовнішні екологічні чинники. Аналогічні результати було отримано дослідниками з Литви [222].

Проєктивне покриття рослин-субстратів також є важливим біологічним чинником, який впливає на надходження сонячної радіації до угруповань водоростей обростань. Відповідно, світловий режим впливає на розвиток фітоепіфітону. Для мезотрофного озера Гульбінас (околиці Вільнюса) встановлено обернену кореляцію між біомасою епіфітних водоростей та щільністю травостою очерету звичайного [221, 222].

Актуальність наших досліджень зумовлена тим, що до теперішнього часу не проводилось системних досліджень залежності між проєктивним покриттям вищих водяних рослин різних екологічних груп та рівнем розвитку фітоепіфітону. Крім того, необхідно враховувати, що надходження сонячної радіації до фітоепіфітону залежить не тільки від проєктивного покриття рослин-субстратів, а і від прозорості води. Відповідно ці два чинника можуть здійснювати синергічний або антагоністичний вплив на фітоепіфітон, що також є маловиченим питанням.

Іншим важливим біотичним чинником, який впливає на розвиток фітоепіфітону, є фітопланктон. Інформаційний пошук показав, що дослідження по взаємодії планктонних і контурних угруповань (бентос, перифітон, епіфітон) в основному проводились на різнотипних озерах [86, 213, 289, 319]. Відомо, що розвиток водоростей різних екологічних груп залежить від інтенсивності сонячної радіації і вмісту біогенних елементів. Проте дані ресурси не однаково доступні в різних екологічних нішах, у результаті чого виникає конкуренція між фітопланктоном і водоростями обростань. У конкуренції за світло фітопланктон має перевагу перед перифітоном, тому що він знаходиться в товщі води і може „перехоплювати” сонячну радіацію до того, як вона досягне перифітону. Часто між біомасою перифітону і біомасою фітопланктону спостерігається „протифазність” [32, 89, 319]. Дослідження взаємозв’язку між перифітоном і фітопланктоном різних озер у градієнті трофності від оліготрофних до евтрофних показало нелінійну залежність між біомасою перифітонних водоростей і

первинною продукцією фітопланктону. Це вказує на те, що в оліготрофних водоймах розвиток перифітону лімітується біогенними елементами, а в евтрофних водоймах – доступною сонячною радіацією, оскільки товща води екранується через інтенсивну вегетацію фітопланктону [213]. Взаємодія між планктонними та контурними угрупованнями водоростей лежить в основі теорії «альтернативних стабільних станів», щодо якої наведено огляд літератури в Розділі 2. Для водойм басейну Дніпра взаємовплив між фітопланктоном та фітоепіфітоном є практично невивченим питанням. Це і визначає актуальність наших досліджень.

4.2. Вплив вищих водяних рослин на фітоепіфітон

Розвиток фітоепіфітону на рослинах-субстратах різних екологічних груп. Вплив типу субстрата на якісні і кількісні показники фітоепіфітону вивчався на прикладі фітоепіфітону Київського водосховища. Було проведено порівняльний аналіз таксономічного багатства і біомаси фітоепіфітону на рослинних субстратах шести видів і трьох екологічних груп: повітряно-водяні, з плаваючим листям і занурені (табл. 4.1).

Із наведеної таблиці видно, що таксономічне багатство фітоепіфітону на занурених рослинах є достовірно вищим (39±3 видів), ніж на повітряно-водяних рослинах (26±3 видів) і рослинах з плаваючим листям (27±2 видів).

Таблиця 4.1

Порівняльна характеристика таксономічного багатства (*n*) і біомаси (*B*) фітоепіфітону Київського водосховища на різних типах рослинних субстратах (за даними 2008–2014 рр.)

Рослини-субстрати	Характеристики фітоепіфітону		
	n, видів	*B*	
		мг/г АСМ	мг/10 см^2
Повітряно-водяні рослини			
Phragmites australis	3–42 26±4	0,01–5,40 1,47±0,54	0,01–1,73 0,47±0,17
Typha angustifolia	3–60 27±5	0,04–38,48 5,58±2,91	0,01–8,03 1,16±0,60
У цілому по повітряно-водяних рослинах	**3–60** **26±3**	**0,01–38,48** **3,70±1,62**	**0,01–8,00** **0,84±0,34**
Рослини з плаваючим листям			
Nuphar lutea	2–47 23±2	0,06–135,74 11,10±5,32	0,01–10,04 0,82±0,39
Trapa natans	9–62 33±3	0,87–49,42 10,80±3,02	0,07–4,10 0,89±0,25
У цілому по рослинах з плаваючим листям	**2–62** **27±2**	**0,06–135,74** **10,99±3,40**	**0,01–10,04** **0,85±0,25**
Занурені рослини			
Potamogeton perfoliatus	12–74 40±3	6,35–175,29 57,86±11,22	0,03–2,80 0,92±0,18
Ceratophyllum demersum	10–52 35±5	4,80–212,78 56,99±27,12	0,09–4,26 1,14±0,54
У цілому по занурених рослинах	**10–74** **39±3**	**4,80–212,78** **57,63±10,59**	**0,03–4,26** **0,92±0,18**

Примітка. Над рискою – межі коливань, під рискою – середні величини.

Це пояснюється такими причинами:

– занурені рослини характеризуються складнішою архітектурою, ніж рослини з плаваючим листям і повітряно-водяні рослини;

– зануреним рослинам притаманне більше співвідношення поверхні до маси, ніж рослинам інших екологічних груп;

– у заростях занурених рослин світлові умови для розвитку фітоепіфітону є більш сприятливими, ніж у заростях рослин з плаваючим листям і занурених

рослин. Це пов’язано з тим, що занурені рослини не мають надводної частини (як повітряно-водяні рослини), а також із тим, що їхні листкові пластинки можуть розташовуватись горизонтально чи діагонально в товщі води, і на них потрапляє більша кількість сонячної радіації [230, 274].

Відповідно занурені рослини являють собою біотоп з більш сприятливими умовами для формування високого таксономічного багатства фітоепіфітону, ніж рослини з плаваючим листям і повітряно-водяні рослини.

Порівняння біомаси фітоепіфітону в розрахунку на одиницю маси рослин-субстратів на рослинах різних екологічних груп показує, що найменша біомаса зареєстрована для фітоепіфітону на повітряно-водяних рослинах (3,70±1,62 мг/г АСМ), більша – для фітоепіфітону на рослинах з плаваючим листям (10,99±3,40 мг/г АСМ) і найбільша – для фітоепіфітону занурених рослин (57,63±10,59 мг/г АСМ). Отже, в перерахунку на одиницю маси рослин-субстратів кількісні показники фітоепіфітону на занурених рослинах є на порядок вищими, ніж на повітряно-водяних. Слід зазначити, що в межах однієї екологічної групи рослин нами не зареєстровано достовірних відмінностей між середніми величинами біомаси фітоепіфітону. Наприклад, у межах екологічної групи рослин із плаваючим листям: на глечиках жовтих середня біомаса фітоепіфітону складала 11,10±5,32 мг/г АСМ, а на водяному горіху плаваючому – 10,80±3,02 мг/г АСМ. Аналогічно, у межах екологічної групи занурених рослин: біомаса фітоепіфітону на рдеснику пронизанолистому становила 57,86±11,22 мг/г АСМ, а на куширі зануреному – 56,99±27,12 мг/г АСМ.

У той же час, при порівнянні біомаси фітоепіфітону на одиницю площі поверхні рослин-субстратів достовірних відмінностей між фітоепіфітоном різних субстратів не спостерігається. Так, на повітряно-водяних рослинах середня біомаса фітоепіфітону складала 0,84±0,34 мг/10 см^2, на рослинах з плаваючим листям – 0,85±0,25 мг/10 см^2 і на занурених рослинах – 0,92±0,18 мг/10 см^2. Так само не зареєстровано достовірних відмінностей у біомасі фітоепіфітону залежно від виду рослин.

Важливо, що аналогічні результати було отримано іншими дослідниками [230]. Так, авторами показано, що фітоепіфітон занурених рослин характеризується достовірно вищим таксономічним багатством, а також біомасою в перерахунку на одиницю маси рослини-субстрату, ніж фітоепіфітон на рослинах інших екологічних груп. У той же час, при розрахунку біомаси фітоепіфітону на одиницю площі рослин-субстратів різниця в біомасі фітоепіфітону на рослинах різних екологічних груп не була такою значимою, як при розрахунку на одиницю маси рослин-субстратів.

Відсутність достовірної відмінності між величинами біомаси фітоепіфітону (в перерахунку на одиницю площі субстрату) на рослинах різних видів і різних екологічних груп свідчить про те, що на кількісний розвиток фітоепіфітону більшою мірою впливають інші екологічні чинники (такі як температура води, прозорість води, гідрологічний режим, вміст біогенних елементів), а вид і екологічна група рослин-субстратів має підпорядковане значення.

Даний висновок підтверджується і результатами порівняння видового складу фітоепіфітону на рослинах різних екологічних груп і в різних частинах Київського водосховища за коефіцієнтом Серенсена. Так, показано, що фітообростання рослин різних екологічних груп в одній частині водосховища характеризувались вищим рівнем подібності, ніж фітообростання однієї екологічної групи рослин в різних частинах водосховища. Більш детально це питання розглянуто в Підрозділі 5.3.

Отже, можна стверджувати, що вплив типу субстрату на кількісний розвиок фітоепіфітону нівелюється впливом інших екологічних чинників. Це підтверджується літературними даними. Так, показано [237], що на біомасу фітоепіфітону більшою мірою впливає сезонність і вміст біогенних елементів, ніж архітектура вищих водяних рослин.

Важливо, що в роботах [222, 332], було доведено, що у водоймах із низьким рівнем трофності вплив рослин-субстратів на розвиток фітоепіфітону є більш значимим, ніж в евтрофних водоймах, де на фітоепіфітон більшою мірою впливають інші екологічні чинники.

З огляду на те, що в басейні Дніпра практично немає оліготрофних водних екосистем, а більшість із них евтрофні, можна стверджувати, що результати наших досліджень узгоджуються з літературними даними, і для кількісного розвитку фітоепіфітону водойм басейну Дніпра тип субстрату має підпорядковане значення порівняно з іншими екологічними чинниками (прозорістю води, вмістом біогенних елементів, гідрологічним режимом, температурою води).

Вплив проєктивного покриття. На основі натурних даних, отриманих на водоймах і водотоках Дніпровського басейну, проаналізовано залежність біомаси фітоепіфітону від проєктивного покриття рослин-субстратів різних екологічних груп.

Фітоепіфітон на повітряно-водяних рослинах. Для фітоепіфітону повітряно-водяних рослин Київського водосховища на прикладі рогозу вузьколистого було встановлено обернену залежність загальної біомаси угруповання від проєктивного покриття заростей рослин-субстратів. Так, при проєктивному покритті рогозу 10–40% біомаса фітоепіфітону складала 0,203–8,016 мг/10 см^2 площі рослин, а при 45–80% – знижувалась до 0,009–1,372 мг/10 см^2. Коефіцієнт лінійної кореляції між цими показниками характеризувався високим рівнем достовірності: r = -0,70 при p = 0,01 і n = 12. Однак графічне відображення отриманих даних показує, що залежність більшою мірою наближена до логарифмічної з коефіцієнтом достовірності апроксимації R^2= 0,74 (рис. 4.1).

При цьому зі збільшенням проєктивного покриття рослин-субстратів відбувалось зниження біомаси водоростей домінуючих відділів: Cyanobacteria, Bacillariophyta, Chlorophyta. Для синьозелених водоростей коефіцієнт кореляції склав -0,64 при p =0,03, для діатомових – -0,65 при p =0,02 і для зелених – -0,75 при p =0,005.

Таку само залежність встановлено для фітоепіфітону на очереті звичайному за даними, отриманими для інших водосховищ Дніпровського каскаду. Найбільші величини біомаси водоростей – 15,131–29,695 мг/10 см^2 зареєстровані при проєктивному покритті очерету 15–30%, а при проєктивному покритті 80–90%

біомаса фітоепіфітону була майже на два порядки нижчою 0,095–0,387 мг/10 см^2. Коефіцієнт лінійної кореляції між цими показниками складав відповідно: r = –0,71; p = 0,009, а при графічному відображенні даних у вигляді логарифмічної залежності коефіцієнт достовірності апроксимації становив R^2= 0,68 (рис. 4.2).

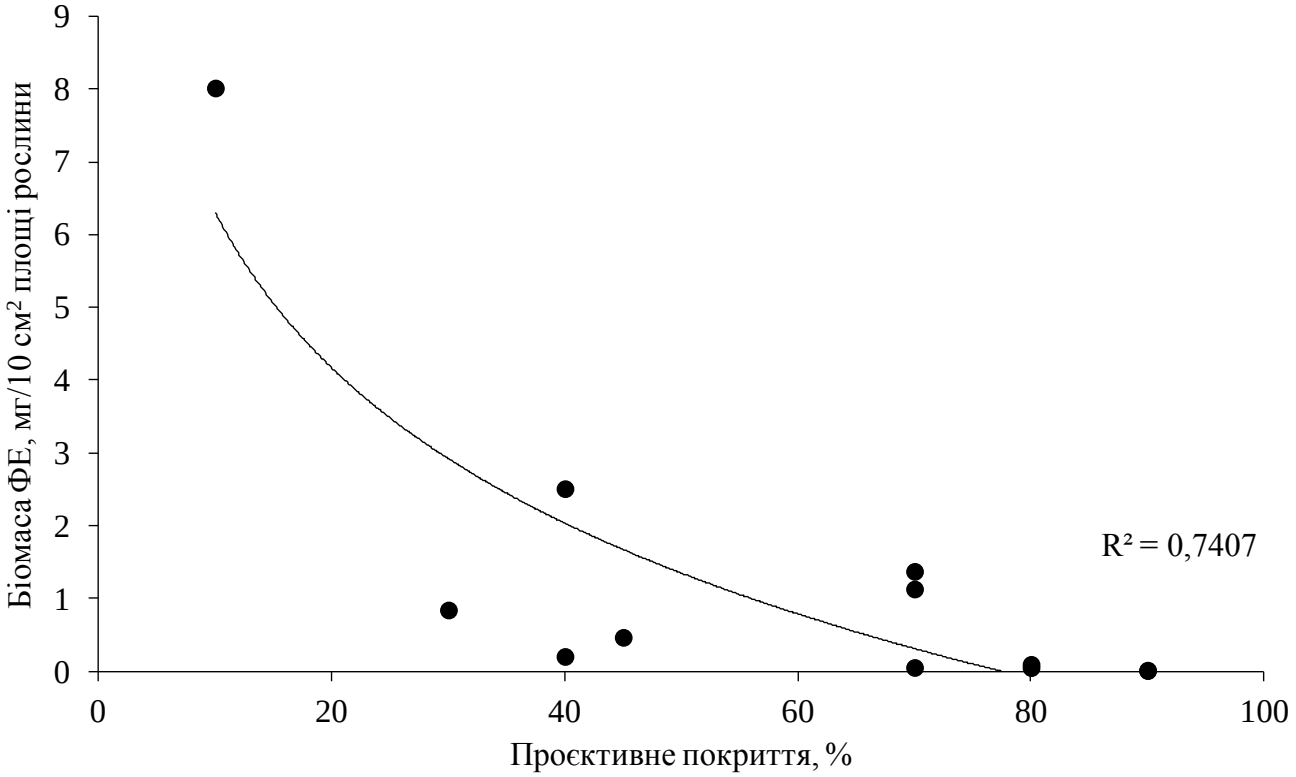


Рис. 4.1. Залежність між проєктивним покриттям рогозу вузьколистого та біомасою фітоепіфітону в Київському водосховищі (літні сезони 2008–2014 рр.). Коефіцієнт лінійної кореляції: r = –0,70; p = 0,01.

Отримані нами результати узгоджуються з літературними даними, зокрема з дослідженнями, проведеними на Ольшанських мілководдях Кременчуцького водосховища [62]. Також достовірна зворотна кореляція між біомасою фітоепіфітону та проєктивним покриттям очерету звичайного була встановлена для озера Гульбінас [221, 222].

Зниження біомаси фітоепіфітону при високому проєктивному покритті рослин-субстратів пояснюється погіршення світлових умов для фотосинтезу фітоепіфітону, а також тим, що вищі водяні рослини можуть здійснювати на водорості алелопатичний вплив [114].

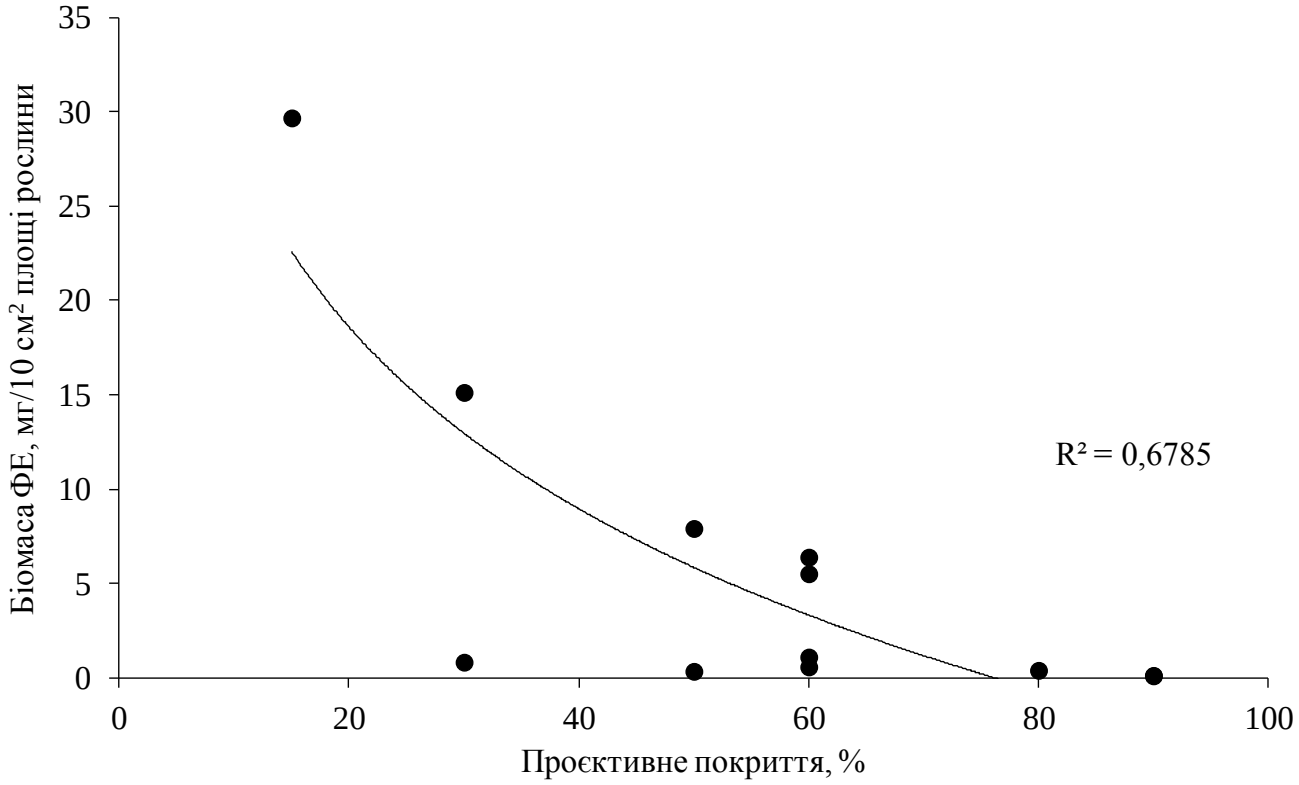


Рис. 4.2. Залежність між проєктивним покриттям очерету звичайного та біомасою фітоепіфітону в каскаді дніпровських водосховищ – від Канівського до Каховського (літо 2017 р.). Коефіцієнт лінійної кореляції: r = –0,71; p = 0,009.

Фітоепіфітон на рослинах із плаваючим листям. Кореляційний аналіз масиву даних по фітоепіфітону рослин з плаваючим листям не виявив достовірної залежності між проєктивним покриттям рослин та біомасою фітоепіфітону. Проте при розгляді даних за окремий період спостережень (літо 2019 р., Київське та Канівське водосховища) таку обернену залежність було встановлено (рис. 4.3). Так, у межах м. Українка проєктивне покриття глечиків жовтих складало 30%, а біомаса фітоепіфітону – 5,490 мг/10 см^2, нижче с. Бортничі при проєктивному покритті 50% біомаса фітоепіфітону була в чотири рази нижчою – 1,381 мг/10 см^2, а на траверзі с. Ровжі і в затоці Собаче гирло при проєктивному покритті 70% і 90% відповідно біомаса фітоепіфітону була вже значно нижчою – 0,258 і 0,214 мг/10 см^2 відповідно.

Фітоепіфітон на занурених рослинах. Аналогічну закономірність встановлено і для занурених рослин на прикладі рдесника пронизанолистого.

Аналіз усього масиву даних не показав достовірної залежності між біомасою фітоепіфітону і проєктивним покриттям рослин, проте для окремих періодів часу така залежність спостерігалась. Наприклад, у літній сезон 2013 р. при проєктивному покритті рдесника пронизанолистого 20% біомаса фітоепіфітону складала 2,055 мг/10 см^2, при проєктивному покритті 30% – 0,794 мг/10 см^2, при 45% – 0,678 мг/10 см^2 і при проєктивному покритті 60% була найменшою – 0,525 мг/10 см^2.

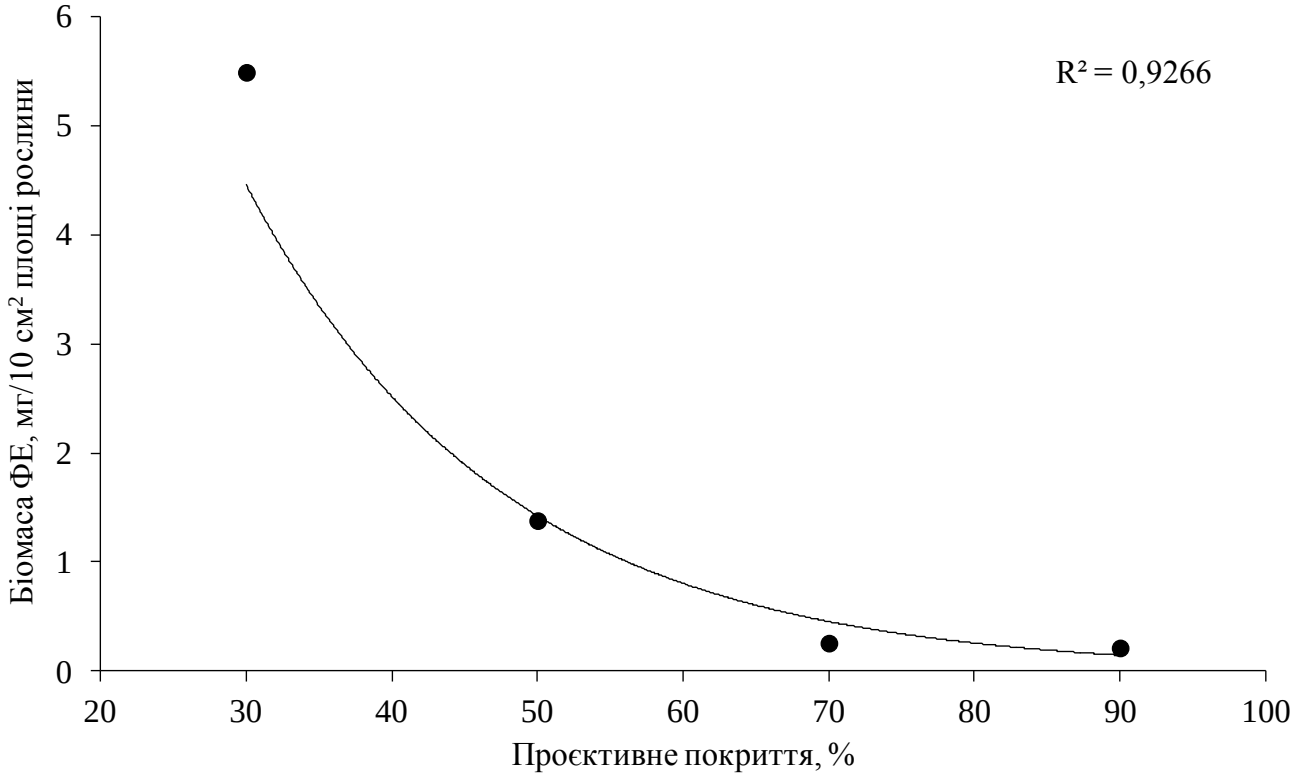


Рис. 4.3. Обернена залежність між проєктивним покриттям глечиків жовтих та біомасою фітоепіфітону в Київському та Канівському водосховищі (літній сезон 2019 р.).

Отже, для фітоепіфітону на повітряно-водяних рослинах спостерігається достовірна обернена залежність біомаси від проєктивного покриття. У той же час для фітоепіфітону рослин з плаваючим листям і занурених рослин такої достовірної залежності не виявлено. Це можна пояснити тим, що зарості повітряно-водяних рослин завдяки розвиненій надводній частині більшою мірою затінюють товщу води, ніж занурені рослини і рослини з плаваючим листям. Так,

повітряно-водяні рослини з простою вертикальною структурою і високою щільністю заростей значно обмежують проникнення світла у водну товщу і, відповідно, розвиток епіфітних водоростей [274]. За літературними даними, у заростях повітряно-водяних рослин частка світла, яка надходить у воду, знаходиться в чіткій оберненій залежності від їхнього проєктивного покриття. Показано [87], що в заростях рогозу вузьколистого з проєктивним покриттям 5–25% на глибину 25 см потрапляє лише 45% сонячної радіації, за проєктивного покриття 26–50% – 20%, а за проєктивного покриття 51–80% – 10% сонячної радіації.

На відміну від повітряно-водяних рослин, занурені рослини, які розвиваються під поверхнею води, пропускають більшу кількість світла у водну товщу [274]. Крім того, листкові пластинки і стебла занурених рослин, на відміну від повітряно-водяних рослин можуть розташовуватись горизонтально в товщі води, тому на них потрапляє більша кількість сонячної радіації.

На рослинах з плаваючим листям фітоепіфітон вегетує на зворотному боці листків, які плавають на поверхні води, і на черешках листків, тобто в такому типі заростей зв’язок між проєктивним покриттям рослин та часткою світла, яка потрапляє до фітоепіфітону, також не буде лінійним.

Відповідно, стверджуємо, що в заростях повітряно-водяних рослин проєктивне покриття є одним із ключових чинників, які визначають кількісний розвиток фітоепіфітону, а в заростях рослин з плаваючим листям і занурених рослин більшого значення набувають інші екологічні чинники.

Комплексний вплив проєктивного покриття рослин-субстратів і прозорості води на фітоепіфітон. Окрім проєктивного покриття рослин-субстратів, іншим важливим чинником, що визначає надходження сонячної радіації до фітоепіфітону, є прозорість води. Тому необхідно проаналізувати сукупну дію цих двох чинників на водорості обростань. З огляду на це, пропонуємо умовну 5-бальну шкалу для оцінки режиму освітлення у заростях за комплексним впливом проєктивного покриття і прозорості води (табл. 4.2).

Таблиця 4.2

Умовна шкала для оцінки режиму освітлення в заростях ВВР

Проєктивне покриття рослин-субстратів		Прозорість води за диском Секкі	
%	бали	м	бали
≤ 20%	5	≥ 1,7 м	5
21–40%	4	1,3–1,6 м	4
41– 60%	3	0,9–1,2 м	3
61– 80%	2	0,5–0,8 м	2
≥ 81%	1	≤ 0,4 м	1

Сумарна кількість балів проєктивного покриття і прозорості води (яка може складати від 2 до 10) є інтегральним показником «режиму освітлення» для станції спостереження. При застосуванні запропонованої шкали до заростей занурених рослин Київського водосховища на прикладі рдесника пронизанолистого було отримано пряму достовірну кореляцію між режимом освітлення та біомасою фітоепіфітону: $r = 0{,}56$; $p = 0{,}02$ (рис. 4.4).

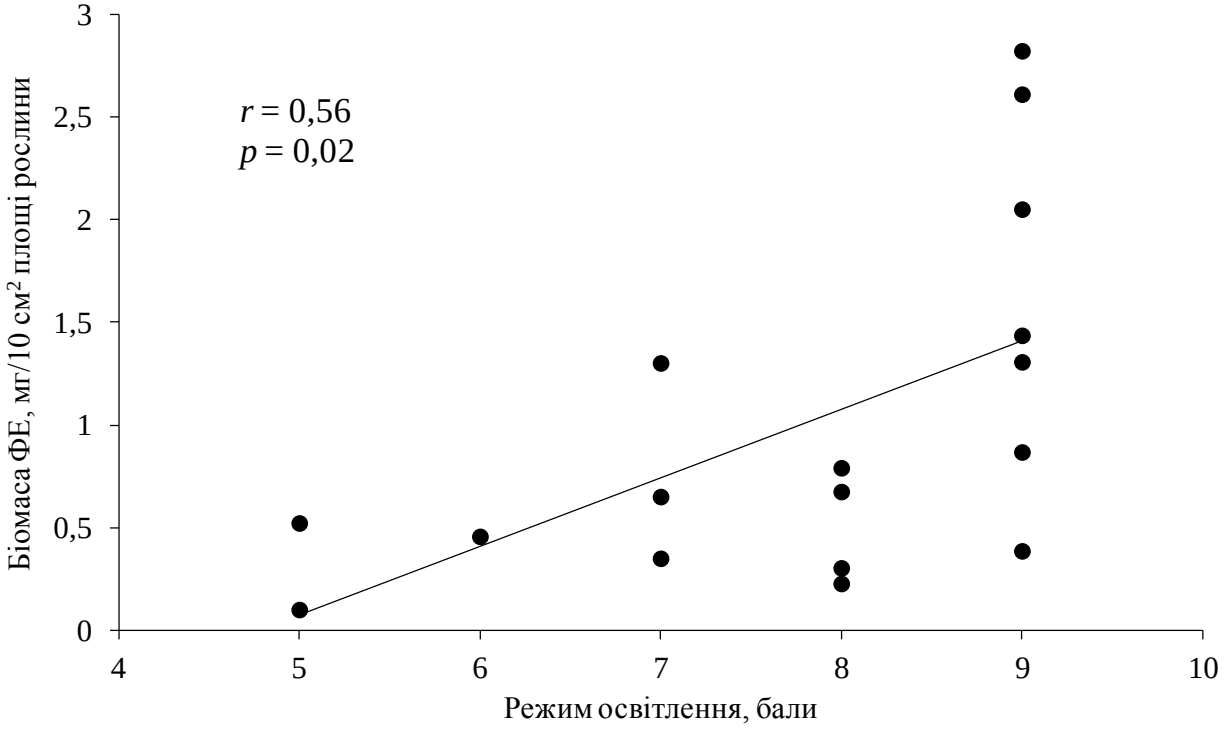


Рис. 4.4. Залежність між режимом освітлення в заростях рдесника пронизанолистого та біомасою фітоепіфітону в Київському водосховищі (літні сезони 2008–2014 рр.).

Аналогічну позитивну залежність між режимом освітлення та біомасою фітоепіфітону відмічаємо і для заростей повітряно-водяних рослин: рогозу вузьколистого (рис. 4.5) та очерету звичайного (рис. 4.6).

Отримані дані щодо залежності біомаси фітоепіфітону на рослинах різних екологічних груп від проєктивного покриття рослин-субстратів, прозорості води і режиму освітлення за умовною шкалою узагальнено в табл. 4.3. Із наведених даних видно, що в заростях повітряно-водяних рослин спостерігається достовірна обернена кореляція між проєктивним покриттям рослин-субстратів та біомасою фітоепіфітону (з достовірністю від 0,009 до 0,01). При застосуванні показника «режим освітлення», у якому крім проєктивного покриття враховується прозорість води, достовірність коефіцієнтів кореляції знижується.

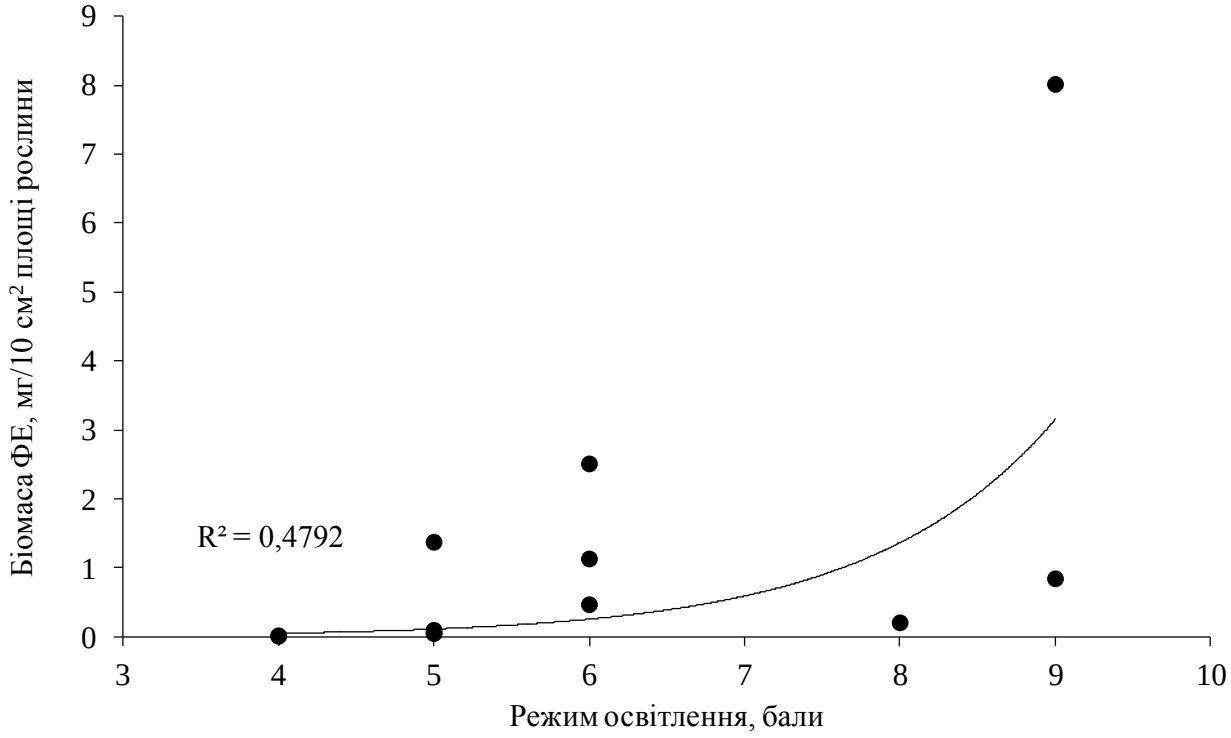


Рис. 4.5. Залежність між режимом освітлення в заростях рогозу вузьколистого та біомасою фітоепіфітону в Київському водосховищі (літні сезони 2008–2014 рр.). Коефіцієнт лінійної кореляції: r = 0,58; p = 0,05.

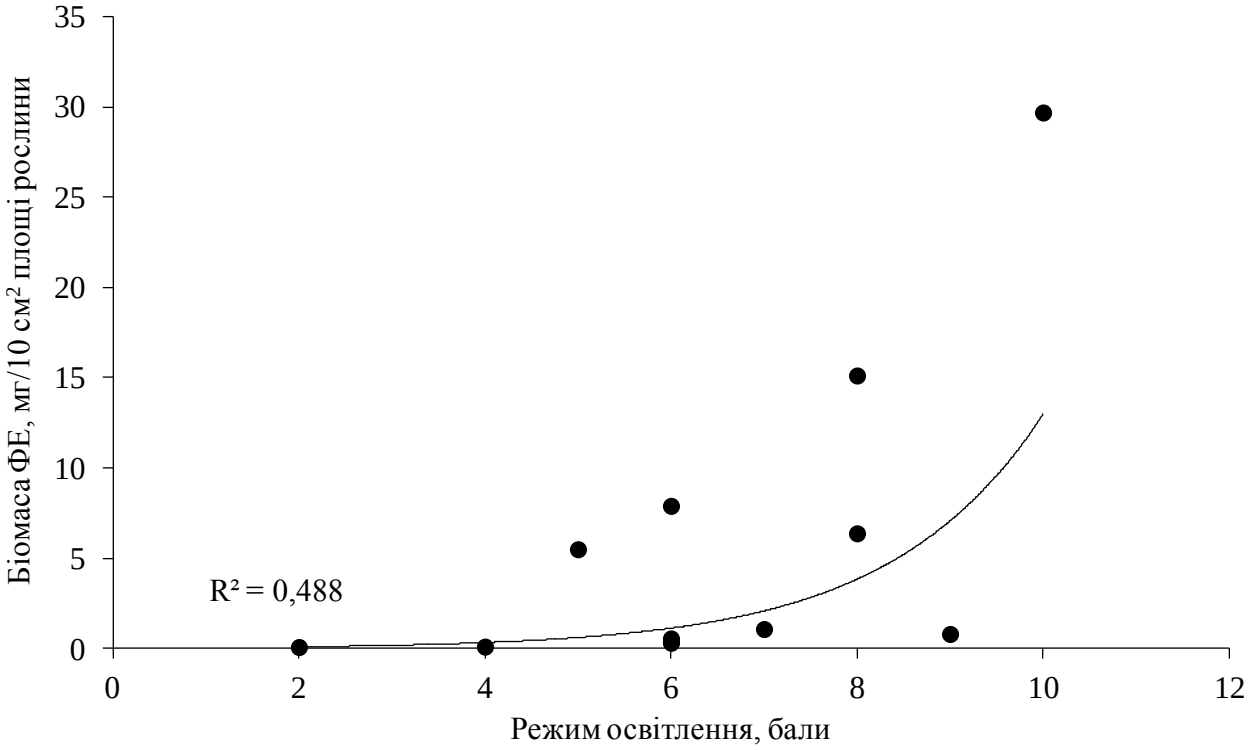


Рис. 4.6. Залежність між режимом освітлення в заростях очерету звичайного та біомасою фітоепіфітону в каскаді дніпровських водосховищ – від Канівського до Каховського (початок осені 2017 р.). Коефіцієнт лінійної кореляції: $r = 0{,}61$; $p = 0{,}03$.

У заростях занурених рослин достовірної кореляції між проєктивним покриттям рослин-субстратів і біомасою фітоепіфітону не виявлено. У той же час, при застосуванні інтегрального показника «режим освітлення» отримуємо достовірну пряму кореляцію з рівнем достовірності 0,02.

Таблиця 4.3

Залежність біомаси фітоепіфітону на рослинах різних екологічних груп від проєктивного покриття рослин-субстратів, прозорості води і режиму освітлення за умовною шкалою

Види рослин	Водосховища каскаду	Кореляція біомаси фітоепіфітону із нижчезазначеними показниками			Домінуючий чинник, що визначає режим освітлення
		проєктивне покриття рослин-субстратів, %	прозорість води, м	режим освітлення за умовною шкалою, бали	
Повітряно-водяні					
Phragmites australis (Cav.) Trin. ex Steud.	Канівське – Каховське	***r* = –0,71; *p* = 0,009**	*r* = 0,50; *p* = 0,10	***r* = 0,61; *p* = 0,03**	проєктивне покриття
Typha angustifolia L.	Київське	***r* = –0,70; *p* = 0,01**	*r* = 0,02; *p* = 0,95	***r* = 0,58; *p* = 0,05**	проєктивне покриття
Занурені					
Potamogeton perfoliatus L.	Київське	*r* = –0,44; *p* = 0,08	*r* = 0,33; *p* = 0,20	***r* = 0,56; *p* = 0,02**	проєктивне покриття та прозорість води

Отримані дані ще раз підтверджують, що в заростях повітряно-водяних рослин режим освітлення і, відповідно, кількісний розвиток фітоепіфітону, визначаються в основному проєктивним покриттям рослин, а в заростях занурених рослин комплексним впливом проєктивного покриття і прозорості води.

4.3. Взаємодія в системі «фітопланктон ↔ фітоепіфітон»

Взаємодія в системі «фітопланктон ↔ фітоепіфітон» в Канівському водосховищі. На основі комплексних натурних досліджень детально розглянуто взаємовплив між фітопланктоном і фітоепіфітоном [337].

За досліджуваний період (2010–2011 рр.) в епіфітоні на комиші озерному (*Scirpus lacustris* L.). було виявлено 140 в. в. т. водоростей, включаючи

номенклатурний тип виду, із 6 відділів: Cyanobacteria, Bacillariophyta, Cryptophyta, Miozoa, Ochrophyta, Charophyta, Chlorophyta, Euglenozoa. Основу флористичного складу формували діатомові (61% від загальної кількості видів і різновидів), зелені (17%) і синьозелені (13%). Частка інших відділів була незначною і не перевищувала 1–4%.

Чисельність фітоепіфітону змінювалась від 291 до 17090 тис. кл/10 $см^2$ площі рослин, а біомаса – від 0,110 до 5,832 мг/10 $см^2$ площі рослин. У літній сезон структуру чисельності визначали діатомові і синьозелені водорості, структуру біомаси – діатомові і зелені. Восени як за чисельністю, так і за біомасою домінували діатомові водорості. Домінуючий комплекс видів протягом дослідженого періоду формували *Melosira varians* C. Agardh, *Cocconeis placentula* Ehrenberg, *Navicula tripunctata* (O.F. Müller) Bory, *Cymbella tumida* (Brébisson) Van Heurck, *Cymbella helvetica* Kützing, *Heteroleibleinia kuetzingii* (Schmidle) Compère, *Cosmarium formosulum* Hoff [337].

Важливою біологічною особливістю фітоепіфітону є те, що його видове багатство, чисельність і біомаса збільшувались від літа до осені, на відміну від фітопланктону, якісні і кількісні показники якого, навпаки, знижувались [337]. Це пояснюється тим, що домінуючим компонентом фітоепіфітону є діатомові водорості, максимум розвитку яких припадає на осінній період.

Відомо [79, 80], що для водоростей обростань важливим лімітуючим чинником є доступний для заселення простір. З одного боку, конкуренція за доступний простір може підтримувати стабільність видової структури на кожному етапі сезонної сукцесії (так званий «інтерактивний механізм»). З іншого боку, гідрологічні умови сприяють міграційному обміну між планктонними і контурними угрупованнями. Водорості, які осідають з товщі води, займають ділянки вільного простору, які утворюються на субстраті, і завдяки цьому в угрупованні обростань може зберігатись відносно стабільне співвідношення видів (так званий «неінтерактивний механізм»). Тому вважається, що подібність видового складу між видовим складом епіфітону і видовим складом фітопланктону може відображати різні закономірності обміну видами в системі

«фітопланктон ↔ фітоепіфітон». Оцінюючи таку подібність на кожному етапі сезонної динаміки можна визначити, яку роль у формуванні структури епіфітону відіграє неінтерактивний механізм (осідання водоростей з планктону).

З огляду на це, проаналізовано сезонну динаміку видового багатства фітопланктону і фітоепіфітону, а також коефіцієнту видової подібності між цими угрупованнями (рис. 4.7).

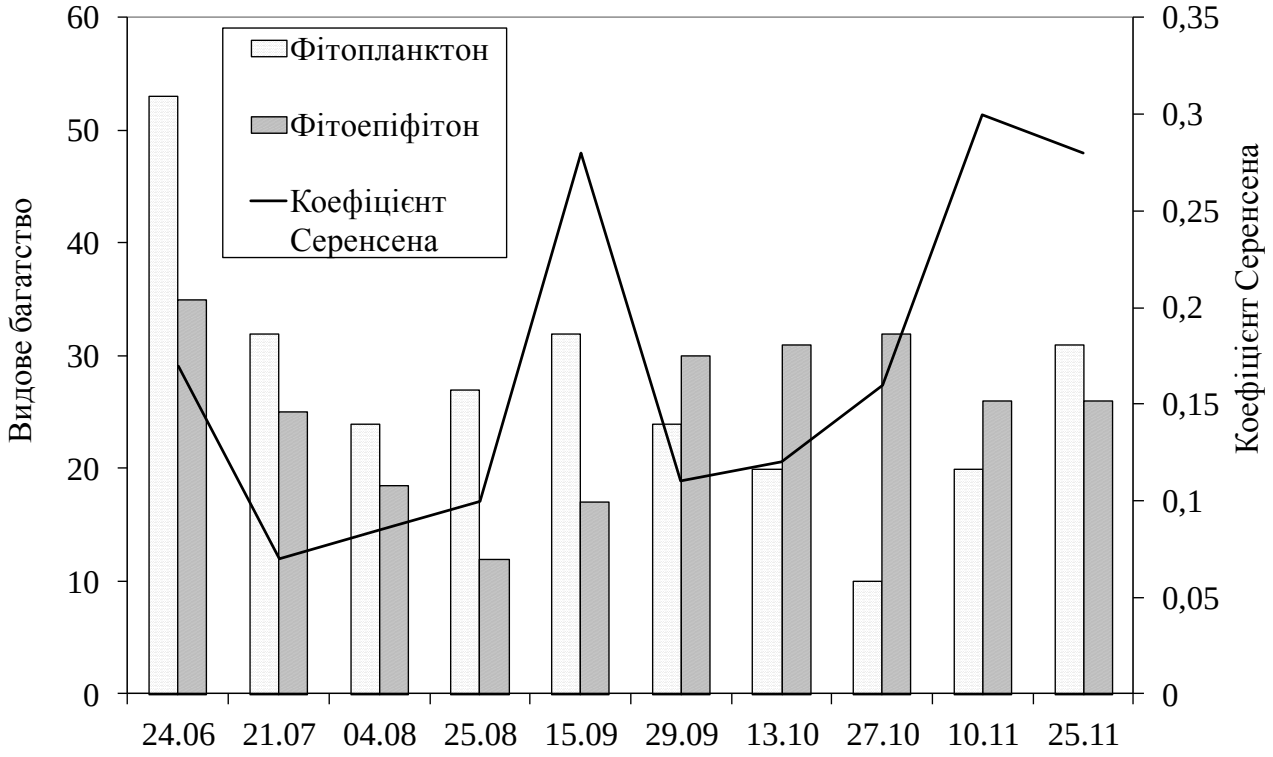


Рис. 4.7. Сезонна динаміка видового багатства в системі «фітопланктон ↔ фітоепіфітон» та коефіцієнту видової подібності Серенсена між фітопланктоном і фітоепіфітоном у річковій частині Канівського водосховища [337].

Встановлено [337], що протягом вегетаційного періоду видове багатство фітопланктону змінювалось від 10 до 53 видів і різновидів, а фітоепіфітону – від 12 до 35. Коефіцієнт видової подібності Серенсена змінювався від 0,07 до 0,30. Максимальне видове багатство як фітопланктону, так і фітоепіфітону спостерігалось наприкінці червня, при цьому коефіцієнт Серенсена складав 0,17. У липні коефіцієнт Серенсена знижувався до 0,07, а у серпні–вересні відбулось його зростання до 0,12–0,28. Такий пік видової подібності в системі

«фітопланктон ↔ фітоепіфітон» може бути пов’язаний з «цвітінням» води синьозеленими водоростями (*Microcystis aeruginosa* (Kützing) Kützing, *Dolichospermum flosaquae* (Brébisson ex Bornet & Flahault) P.Wacklin, L.Hoffmann & J.Komárek) з біомасою до 21,190 мг/дм^3. Завдяки явищу нагону ці види частково осіли на поверхню вищих водяних рослин, і відповідно були зареєстровані в пробах фітоепіфітону. Надалі інтенсивне «цвітіння» води почало екранувати товщу води від сонячної радіації, що призвело до зниження видового багатства і кількісного розвитку фітоепіфітону, особливо його домінуючого компоненту – діатомових водоростей. Після зниження інтенсивності «цвітіння» води і відмирання планктонних синьозелених водоростей, на рослинному субстраті звільнилась певна частка доступного простору, на який почали осідали організми фітопланктону, але представники не синьозелених, а діатомових і зелених водоростей. Дане припущення підтверджується тим, що в цей період у фітоепіфітоні були зареєстровані типово планктонні види *Aulacoseira granulata* (Ehrenberg) Simonsen і *Desmodesmus communis* (E. Hegewald) E. Hegewald, а також тим фактом, що видове багатство фітопланктону було вище, ніж фітоепіфітону (див. рис. 4.7).

Важливо, що результати проведених натурних досліджень підтверджуються літературними даними. Доведено [57], що алохтонні водорості здійснюють суттєвий вплив на фітоперифітон шляхом міграції між суміжними біоценозами (з планктону чи бентосу до перифітону). Зокрема, дуже часто серед алохтонних форм домінують планктонні синьозелені водорості, які викликають «цвітіння» води, а також центричні діатомеї з роду *Aulacoseira.*

Аналогічні результати були отримані і для іншого контурного альгоценозу – фітобентосу. Так, показано [31, 96], що з планктонних організмів на дні частіш за все зустрічаються водорості, які викликають «цвітіння» води: *Aphanizomenon flosaquae, Microcystis aeruginosa,* з діатомових – центричні *Aulacoseira granulata, Stephanodiscuss hantzschii.*

У жовтні при суттєвому зниженні температури води відбувалось зменшення видового багатства і біомаси фітопланктону. Це призводило до збільшення

прозорості води, у результаті чого підвищилось видове багатство фітоепіфітону, яке перевищило цей показник для фітопланктону (див. рис. 4.7). У цей період рівень видової подібності між водоростевими угрупованнями планктону та обростань був низьким. Наприкінці жовтня коефіцієнт Серенсена зростав, і у листопаді було відмічено його другий пік. У даному випадку зростання видової подібності між фітопланктоном і фітоепіфітоном можна пояснити відмиранням вищих водяних рослин та інтенсивним перемішуванням товщі води, що підтверджується і тим, що в цей період у фітопланктоні були зареєстровані види діатомових водоростей, типові для обростань: *Cocconeis placentula* Ehrenberg, *Planothidium lanceolatum* (Brébisson ex Kützing) Lange-Bertalot, *Rhoicosphenia abbreviata* (C. Agardh) Lange-Bertalot [337].

Встановлено, що від 2 до 7 видів були одночасно присутніми в обох угрупованнях, а всього таких спільних видів нараховувалось 16. Вважаємо, що наявність видів, спільних для фітопланктону та фітоепіфітону, пояснюється такими причинами [337]:

1) евритопністю видів, тобто здатністю вегетувати в різних екологічних нішах. Наприклад, *Melosira varians* належить до типово планктонних видів, але може жити і в бентосі, і в перифітоні, де утворює довгі стрічкоподібні колонії;

2) осіданням водоростей з планктону на поверхню вищих водяних рослин. Наприклад, *Dolichospermum flosaquae, Microcystis aeruginosa, Aulacoseira granulata* є видами-домінантами планктону, і їхня присутність у фітоепіфітоні ймовірно зумовлена седиментацією;

3) переходом типово епіфітних видів (*Cocconeis placentula, Rhoicosphenia abbreviata, Planothidium lanceolata, Gomphonella olivacea* (Hornemann) Rabenhorst до планктону завдяки гідродинамічним процесам.

Отже, існує чітко виражена взаємодія в системі «фітопланктон ↔ фітоепіфітон», де фітопланктон впливає на структуру фітоепіфітону, і, навпаки, фітоепіфітон у певні періоди року може впливати на структуру фітопланктону.

Встановлено достовірну обернену кореляцію між індексом Шеннона (H_N) фітопланктону та фітоепіфітону (r = –0,46; p = 0,03; n = 23), яка свідчить про «протифазність» розвитку планктонних та епіфітних угруповань.

«Протифазність» в системі «фітопланктон ↔ фітоепіфітон» підтверджується сезонною динамікою біомаси цих угруповань (рис. 4.8). Максимальні величини біомаси фітопланктону і фітоепіфітону спостерігались у різні сезони: фітопланктону – влітку, фітоепіфітону – восени. Таке неспівпадіння максимумів розвитку водоростевих угруповань можна розглядати як один із механізмів забезпечення енергетичних потреб водної екосистеми автотрофною ланкою у різні сезони року [337].

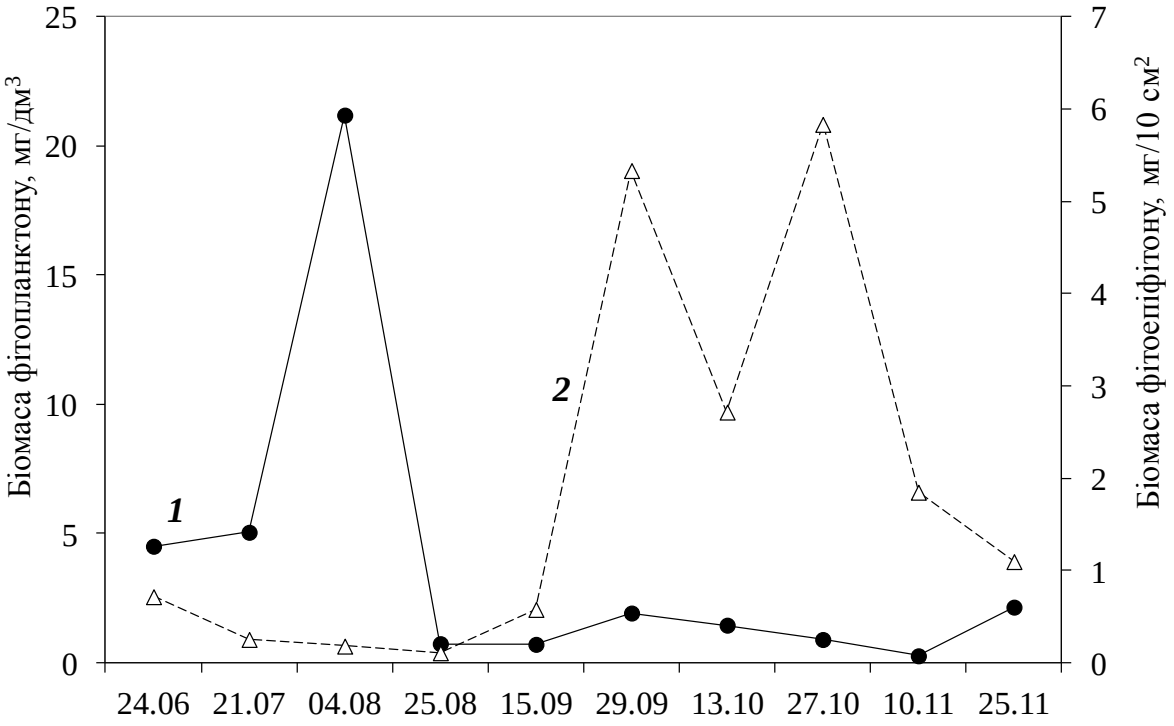


Рис. 4.8. Сезонна динаміка біомаси фітопланктону (*1*) і фітоепіфітону (*2*) у річковій частині Канівського водосховища [337].

Одним із ключових абіотичних чинників, які зумовлюють таку «протифазність», є температура води. Відомо, що різні види, відділи водоростей характеризуються неоднаковими температурними оптимумами. Оскільки таксономічний склад фітопланктону відрізняється від такого фітоепіфітону,

важливо проаналізувати вплив температури води на функціонування системи «фітопланктон ↔ фітоепіфітон».

Кореляційний аналіз показав достовірну позитивну кореляцію між температурою води (у діапазоні від 5 до 27°С) та показниками фітопланктону: кількістю видів (r = 0,70; p <0,0001) та біомасою (r = 0,48; p = 0,003) [337]. У той же час, для фітоепіфітону не відмічено лінійної кореляції цих показників із температурою води (у діапазоні від 5 до 27°С). Це пояснюється тим, що домінуючим відділом фітоепіфітону є діатомові водорості, оптимум розвитку яких припадає на помірні температури (10–20°С), тому взаємозв'язок між температурою води та загальною біомасою фітоепіфітону є не лінійним, а поліноміальним.

Крім того, на величину біомаси фітоепіфітону значною мірою впливає фітопланктон, який при високому рівні розвитку екранує фітоепіфітон. У результаті, динаміка фітопланктону і фітоепіфітону характеризується «протифазністю» [33, 89]. Подібні закономірності екранування товщі води фітопланктоном під час «цвітіння» води було встановлено для ВО ЧАЕС.

Взаємодія між фітопланктоном і фітоепіфітоном у Кардашинському лимані. Дослідження взаємодії між фітопланктоном та фітоепіфітоном було проведено і на прикладі Кардашинського лиману Дніпровсько-Бузької естуарної системи у літній сезон 2017 р. [304]. У цілому, таксономічне багатство водоростей лиману нараховувало 176 в. в. т., включаючи номенклатурний тип виду, із яких 42 в. в. т. водоростей зустрічались як у планктоні, так і в обростаннях, 29 в. в. т. зареєстровані тільки у планктоні, а 105 – тільки в епіфітоні. Коефіцієнт Серенсена для фітопланктону і фітоепіфітону лиману дорівнював 0,38. Тобто видовий склад цих екологічних угруповань суттєво відрізняється, однак частина видів є спільними для планктону та епіфітону.

Із загального списку водоростей планктону й обростань 48% видів були типово планктонними, 21% – літоральними, 18% – бентосними, 9% – видами обростань і 6% – евритопними (рис. 4.9).

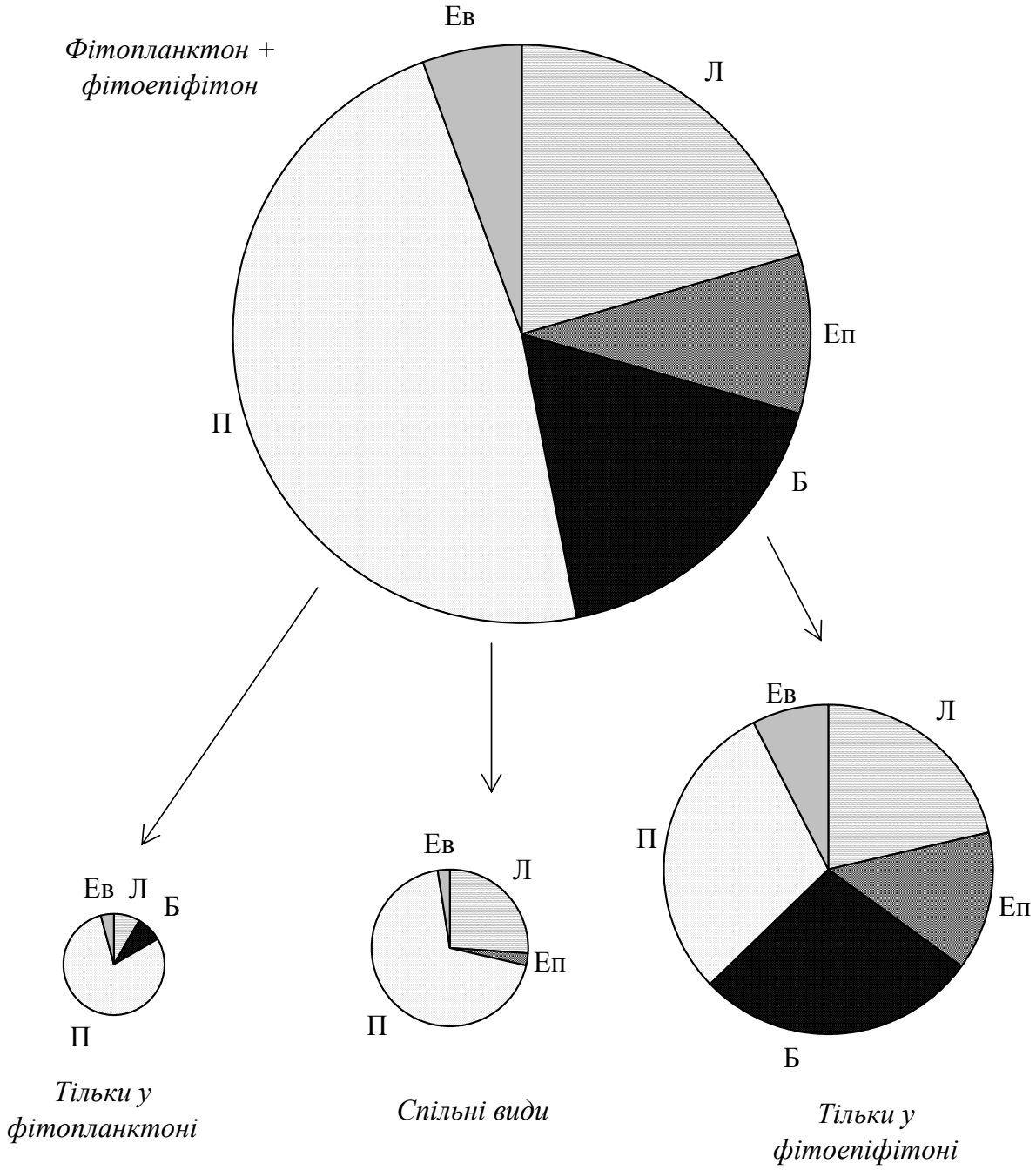


Рис. 4.9. Порівняльний аналіз біотопічної приуроченості водоростей у фітопланктоні і фітоепіфітоні Кардашинського лиману: *Л* – літоральні форми, *О* – форми обростань, *Б* – бентосні форми, *П* – планктонні форми, *Эв* – евритопні форми [304].

Серед видів, які зустрічались тільки в планктоні, домінували типово планктонні форми (79%), а частка інших видів була незначною. Серед видів, які були зареєстровні тільки в епіфітоні, 28% припадало на бентосні форми, 30% – на планктонні, 21% – на літоральні, 14% – на форми обростань і 7% – на евритопні.

Аналіз біотопічної приуроченості спільних видів, відмічених як у планктоні, так і в обростаннях, показав, що серед них домінували планктонні форми (69%).

Отже, наявність спільних видів у фітопланктоні і фітоепіфітоні лиману в основному зумовлена процесом осідання планктонних форм із товщі води на поверхню вищих водяних рослин, що пояснюється його уповільненим водообміном. Цей процес можна розглядати як чинник, який визначає континуальність водоростевих угруповань [304].

4.4. Роль фітоепіфітону в структурі автотрофної ланки природно-штучної водойми Дніпровсько-Бузької естуарної екосистеми

Згідно з концепцією «альтернативних стабільних станів» [286, 288] водні екосистеми характеризуються аквaландшафтами, які часто являють собою мозаїку ділянок із домінуванням різних рослинних угруповань. При цьому водойми можуть мати два альтернативні стабільні стани: домінування вищих водяних рослин (ВВР) і контурних водоростевих угруповань або домінування фітопланктону [213, 214, 216, 320, 323].

Під аквaландшафтами ми розуміємо відносно однорідні за своїм генезисом і мікрокліматом водні об’єкти із закономірно повторюваними ділянками (акваторіями), які тотожні за морфологією рельєфу, грунтами, гідрологічним, гідрохімічним режимом і фіто-, зооценозами [151, 152].

Проблема вивчення альтернативних стабільних станів є особливо актуальною для естуаріїв – динамічних екосистем, які являють собою області інтенсивного обміну речовин і енергії і відрізняються постійними флуктуаціями фізичних, хімічних і біологічних параметрів [273, 249, 266], а також унікальним структурним і функціональним біорізноманіттям [167, 258]. На сьогодні крихка динамічна рівновага різних естуаріїв світу знаходиться під загрозою, зумовленою антропогенним впливом, у тому числі і гідротехнічними роботами [142, 298, 326].

Усе вищевикладене стосується найбільшого річкового естуарію Європи – Дніпровсько-Бузької естуарної системи. У його межах співіснують водойми з різними типами ландшафтів: мілководні, з багатою вищою водяною рослинністю

різних екологічних груп; глибоководні, з невеликими заростями вищих водяних рослин і домінуванням фітопланктону. Поява другого типу водойм зумовлена проведенням у Дніпровсько-Бузькій естуарній системі великомасштабних гідротехнічних робіт з видобутку піску [60]. Водойми, які утворились на місці піщаних кар'єрів, з'єднуються з природними, і в результаті формуються антропогенно-змінені екосистеми з двома підсистемами (природною і штучною). Моделлю такої антропогенно-зміненої екосистеми є природний Кардашинський лиман, з'єднаний із великим штучним піщаним кар'єром. У кожній з підсистем сформувався властивий їй комплекс екологічних чинників, що пов'язано з:

– різницею в морфологічних характеристиках водойм (мілководний – лиман і глибоководний – кар'єр);

– відмінностями температурних, світлових, гідрохімічних умов;

– наслідком впливу специфічного антропогенного чинника на підсистему кар'єра – гідротехнічних робіт;

– часом існування підсистем, оскільки кар'єр – «молодша» підсистема, ніж лиман.

Необхідною умовою для розробки наукових засад збереження естуаріїв, підтримання їхньої стійкості є оцінка стану різнотипних водойм, які входять до їхнього складу. Комплексне дослідження рослинних угруповань дає важливу інформацію про процеси, які протікають в естуаріях світу, дозволяє удосконалити заходи зі збереження їхніх екосистем у міжнародному масштабі [248]. Тому важливими показниками є домінуючі рослинні угруповання автотрофної ланки: фітопланктон, ВВР і фітоепіфітон.

Літературні дані з біорізноманіття природно-штучних водних екосистем у межах естуаріїв дуже нечисленні [326, 327]. Не проводились такі дослідження і для Дніпровсько-Бузької естуарної системи, у тому числі Кардашинського лиману. Опубліковані дані, які стосуються тільки його природної підсистеми [93].

Отже, актуальним є отримання сучасних даних про структуру автотрофних угруповань в природній і штучній підсистемах Кардашинського лиману [304].

Згідно з абіотично-біотичною регуляторною концепцією [339], структура і функціонування угруповань гідробіонтів визначається ієрархією абіотичних і біотичних чинників. Лише коли абіотичні чинники стабілізуються і стають прогнозованими, починають проявлятись біотичні взаємодії. Оскільки автор концепції вважає, що її можна екстраполювати на інші типи прісноводних екосистем [338], ми застосовуємо цю концепцію в нашій роботі і розглядаємо структуру автотрофної ланки природної і штучної водойми в нерозривному зв'язку з абіотичними чинниками [162, 304].

Абіотичні чинники. Аналіз літературних даних [60, 93, 123], а також наші експедиційні дослідження показали, що дані підсистеми суттєво відрізняються за своїми гідроморфологічними характеристиками (табл. 4.4) [304].

Безпосередньо Кардашинський лиман – це природна водойма, в акваторії якої переважають мілководдя (середня глибина 1,5 м, а максимальні глибини – до 2,2 м). Лиман гідрологічно пов'язаний із русловою мережею Дніпра системою проток і єриків. Заповнення лиману водою відбувається через єрик Чайка, меншою мірою – через р. Чайку і систему менших єриків [93].

Таблиця 4.4

Гідроморфологічні характеристики підсистем Кардашинського лиману[1] [119, 162]

Гідроморфологічні характеристики	Підсистеми Кардашинського лиману	
	лиман	піщаний кар'єр
Форма	видовжено-еліпсоїдна, витягнута з північного сходу на південний захід	овальна, витягнута з північного заходу на південний схід
Довжина, км	4,40	2,00
Ширина, км	1,20	1,30
Площа водної поверхні, км^2	5,30	2,62
Об'єм, м^3	$7{,}88 \times 10^6$	$9{,}96 \times 10^6$
Середня глибини, м	≈ 1,5	≈ 3,8
Максимальна глибина, м	≈ 2,2	≈ 6,5
Розподіл глибин за акваторією	< 1,0 м – 12,2% > 1,8 м – 59,2%	Переважають глибини > 3 м, які відмічаються вже на відстані 20 м від берега
Зв'язок із русловою мережею Дніпровсько-Бузької естуарної області	лиман ↔ єрик Чайка, р. Чайка та інші єрики ↔ р. Конка ↔ Нижній Дніпро	кар'єр ↔ р. Чайка ↔ Нижній Дніпро
Період водообміну, діб	15,0 [93] 7,0–12,0 [123]	24,5 [60]

Примітка. [1] – згідно з маршрутними дослідженнями авторів (липень 2017 р.) і літературними даними [60, 93, 123].

На відміну від лиману, штучно створений піщаний кар'єр – більш глибоководна водойма із середньою глибиною 3,8 м, а максимальною – до 6,5 м. Характеризується невеликою літоральною зоною з різким збільшенням глибин. Кар'єр пов'язаний із русловою мережею Дніпра протокою [60].

Підсистема лиману майже в два рази перевищує підсистему кар'єра за площею, але в той же час об'єм кар'єра приблизно в 1,25 разів більший за об'єм лиману, що зумовлено глибоководністю кар'єра (див. табл. 4.4).

Особливості морфологічних, гідрологічних, фізичних і хімічних характеристик двох підсистем – природного лиману і штучного кар'єра – формують відмінності в їхньому біотопічному різноманітті, що в свою чергу відображається на структурі і функціонуванні компонентів автотрофної ланки.

Аналіз температурного режиму показав чітко виражену пряму температурну стратифікацію, яка проявляється в тому, що в лимані температура води поверхневих горизонтів коливалась у межах 26,1–26,6°С, а придонних – 25,2–26,0°С (Δ температур між поверхневим і придонним горизонтом 0,6–0,9°С). У кар'єрі температура в поверхневих горизонтах складала 24,5–26,0°С, а в придонних – 22,4–23,2°С (Δ температур 2,1–2,8°С). Мінералізація води на різних ділянках досліджуваних акваторій коливалась від 0,70 до 1,24 г/дм^3, що вказує на формування прісноводного режиму [304].

Прозорість води (*S*) в лимані і кар'єрі в період наших досліджень статистично достовірно не відрізнялась і складала 0,50–0,60 м. Однак, з огляду на те, що кар'єр є більш глибоководним, ніж лиман, стовп води в ньому характеризується меншою потужністю фотичного шару по відношенню до глибини, ніж у лимані (табл. 4.5).

Таблиця 4.5

Прозорість води (*S*, м) і потужність фотичного шару води (*3S*, м) підсистем Кардашинського лиману влітку 2017 р. [119]

Підсистеми Кардашинського лиману	Середня глибина, м	Прозорість води (*S*, м)	Потужність фотичного шару (*3S*, м)	Частка фотичного шару в стовпі води, %
Лиман	1,50	0,50	1,50	≈ 100%
Піщаний кар'єр	3,80	0,60	1,80	≈ 50%

Оцінка кисневого режиму лиману і кар'єра показала, що абсолютний вміст розчинного кисню і, відповідно, насичення води киснем у лимані було значно вищим, ніж у кар'єрі (табл. 4.6).

Таблиця 4.6

Кисневий режим поверхневих горизонтів Кардашинського лиману влітку 2017 р. [119]

Підсистеми Кардашинського лиману	Станції спостережень	O_2, мг/дм^3	% насичення
Лиман	1	15,30	186
	2	15,81	197
	3	15,91	198
Піщаний кар'єр	4	6,80	85
	5	5,65	70
	6	5,70	71

Компоненти автотрофної ланки. Фітопланктон. На сьогодні фітопланктон Кардашинського лиману характеризується високим таксономічним багатством. В обох підсистемах зареєстровано 88 видів і внутрішньовидових таксонів водоростей, включно з номенклатурним типом виду, які належали до 7 відділів Cyanobacteria, Bacillariophyta, Cryptophyta, Miozoa, Ochrophyta, Chlorophyta, Euglenozoa [304].

Порівняльний аналіз фітопланктону двох підсистем показав, що в лимані його видове багатство вище (70 в. в. т., включаючи номенклатурний тип виду), ніж у піщаному кар'єрі (41). При цьому на станціях спостереження акваторії лиману кількість в. в. т. у пробах складала 28–40, а на станціях спостереження кар'єру була меншою – до 26–29. Біомаса фітопланктону в лимані коливалась у межах 20,08–57,40 г/м^3, і її основу (від 49 до 93%) формували Cyanobacteria. У підсистемі кар'єра біомаса планктонних водоростей була нижчою, ніж у лимані, і складала 4,62–8,52 г/м^3, і, на відміну від лиману, у кар'єрі домінували Chlorophyta (24–50%) і Bacillariophyta (18–25%), а частка Cyanobacteria не перевищувала 9–43% [119].

У цілому, середня біомаса фітопланктону лиману складає 36,09 г/м^3, що характерно для високопродуктивних водойм, і за трофічним статусом він належить до високоевтрофних екосистем.

Підтвердженням високого рівня трофності лиману є літературні дані щодо вмісту у воді біогенних елементів (азоту, фосфору). Так, у літній сезон вміст амонійного азоту складає 0,380 мг N/дм^3, вміст нітратного азоту – 0,090 мг N/дм^3, а вміст фосфору – 0,115 мг P/дм^3 [61].

У піщаному кар'єрі біомаса фітопланктону є значно нижчою і в середньому становить 6,57 г/м^3. У доступній нам літературі не було знайдено даних щодо вмісту біогенних елементів у кар'єрі, але виходячи з результатів досліджень кількісного розвитку фітопланктону, можна зробити висновок, що його трофічний статус є нижчим, ніж трофічний статус лиману [119].

Вищі водяні рослини. Дослідження рослин Нижнього Дніпра було розпочато К. К. Зеровим, продовжено В. М. Клоковим, зокрема, ним зазначено, що у 80-ті рр. XX ст. відсоток заростання Кардашинського лиману складав 31% [41]. Подальші дослідження в 2003–2013 рр. показали, що за минулі роки характер розвитку вищих водяних рослин у лимані змінився: зменшились площі, зайняті *Potamogeton perfoliatus* і збільшились зарості *Nuphar lutea* та *Ceratophyllum demersum* [93].

Натурні дослідження в 2017 р. встановили значні відмінності у видовому складі ВВР і характері заростання двох підсистем [304].

Лиман, завдяки своїй мілководності, характеризується високим видовим багатством вищих водяних рослин. Фітоценози були сформовані такими видами-домінантами: з повітряно-водяних рослин – *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Typha angustifolia* L., *Scirpus lacustris* L., *Juncus conglomeratus* L. (J. Ieersii Marss.); з рослин із плаваючим листям – *Hydrocharis morsus-ranae* L., *Nuphar lutea* (L.) Smith, *Nymphaea alba* L.; із занурених рослин – *Myriophyllum spicatum* L., *Ceratophyllum demersum* L., *Stratiotes aloides* L., *Potamogeton crispus* L., *Vallisneria spiralis* L. [162, 304].

Важливою характеристикою ВВР лиману є чітке формування поясів заростання рослинами різних екологічних груп. Вздовж усієї берегової лінії формується пояс повітряно-водяних рослин, далі розміщуються зарості *Nuphar lutea* і *Nymphaea alba*, а замикаючий пояс утворюють занурені рослини.

Підсистема кар'єра більш глибоководна, відрізняється різким збільшенням глибин, що відобразилось на характері його заростання, яке формується переважно повітряно-водяними рослинами *Phragmites australis* і *Typha angustifolia*, які вегетують вздовж берегового урізу з шириною заростей у межах декількох метрів.

Важливо зазначити, що на сьогодні в природному лимані в масовій кількості вегетує *Stratiotes aloides* L., наявність якого може вказувати на інтенсивні процеси замулення і заболочування цієї водної екосистеми, оскільки цей вид часто зустрічається в замулених біотопах [312]. У той же час, у підсистемі кар'єра цей вид нами виявлено не було, що також підтверджує її піонерний тип.

Згідно з отриманими натурними даними було розраховано площі заростей і запаси сирої і сухої фітомаси (табл. 4.7).

Таблиця 4.7

Характеристика угруповань вищих водяних рослин Кардашинського лиману влітку 2017 р. [119]

Екологічна група	Площа заростей, км^2	Проєктивне покриття, %	Середня сира і суха фітомаса на 1 м^2 заростей, кг/м^2	Запаси сирої і сухої фітомаси	
				на всю акваторію, т	на 1 км^2 акваторії, т/км^2
Підсистема лиману					
Повітряно-водяні	0,1	60%	0,8 0,32	80 32	15 6
З плаваючим листям	0,1	30%	0,4 0,08	40 8	8 1,6
Занурені	1,5	10%	0,1 0,01	150 15	28 2,8
Σ	**1,7**	–	–	**270** **55**	**51** **10,4**
Підсистема піщаного кар'єра					
Повітряно-водяні	0,015	60%	0,8 0,32	12 4,8	4,6 1,8
Σ	**0,015**	–	–	**12** **4,8**	**4,6** **1,8**

Примітка. Над рискою – сира фітомаса, під рискою – суха.

Фітоепіфітон. Фітообростання Кардашинського лиману характеризувались високим таксономічним багатством і були представлені 146 в. в. т., включаючи номенклатурний тип виду, з 8 відділів: Cyanobacteria, Bacillariophyta, Cryptophyta, Miozoa, Ochrophyta, Charophyta, Chlorophyta, Euglenozoa. Основу таксономічного складу формували Bacillariophyta (49%), субдомінантами виступали Chlorophyta (23%) і Cyanobacteria (14%). Порівняльний аналіз фітоепіфітону рослин різних екологічних груп показав, що найбільшу кількість в. в. т. виявлено на занурених рослинах (108), меншу – на рослинах з плаваючим листям (86) і повітряно-водяних (69) (табл. 4.8) [304].

Таблиця 4.8

Таксономічний склад фітоепіфітону Кардашинського лиману на рослинах різних екологічних груп [304].

Відділи	Повітряно-водяні рослини			Рослини з плаваючим листям			Занурені рослини			Усього		
	порядки	роди	в. в. т.*	порядки	роди	в. в. т.*	порядки	роди	в. в. т.*	порядки	роди	в. в. т.*
Cyanobacteria	4 19	7 16	8 12	4 16	10 18	12 14	4 15	12 21	13 12	4 13	18 23	21 14
Bacillariophyta	9 43	19 43	37 54	9 36	23 42	44 51	11 42	23 41	61 56	11 37	26 34	72 49
Cryptophyta	–	–	–	1 4	1 2	3 4	2 8	2 4	3 3	2 7	2 3	4 3
Miozoa	–	–	–	1 4	1 2	1 1	–	–	–	1 3	1 1	1 1
Ochrophyta	1 5	1 2	1 1	3 12	3 5	3 4	1 4	2 4	2 2	3 10	4 5	4 3
Charophyta	2 9	2 5	3 4	1 4	1 2	2 2	1 4	1 1	6 6	2 7	2 3	7 5
Chlorophyta	4 19	13 29	18 26	6 24	16 29	21 24	6 23	14 25	21 19	6 20	21 27	34 23
Euglenozoa	1 5	2 5	2 3	–	–	–	1 4	2 4	2 2	1 3	3 4	3 2
∑	21 100	44 100	69 100	25 100	55 100	86 100	26 100	56 100	108 100	30 100	77 100	146 100

Примітка. Над рискою – кількість таксонів даного відділу, під рискою – % від загальної кількості таксонів; * – включаючи номенклатурний тип виду.

Таксономічне багатство фітоепіфітону кар'єра було значно нижчим і нараховувало всього 52 в. в. т. з 7 відділів.

Біомаса фітоепіфітону в підсистемі лиману коливалась у широких межах – від 1,1 до 1676,61 мг/г АСМ або від 0,36 до 41,92 мг/10 см^2 площі субстрату.

Найменші величини біомаси характерні для фітоепіфітону повітряно-водяних рослин, більші – для фітоепіфітону рослин із плаваючим листям, і

максимальна кількість водоростей обростань спостерігалась на занурених рослинах.

У той же час, у кар'єрі біомаса водоростей обростань характеризувалась меншою гетерогенністю і складала 2,96–7,74 мг/г АСМ або 0,99–1,61 мг/10 см^2 площі субстрату повітряно-водяних рослин [119].

У цілому, за рівнем розвитку фітоепіфітону лиман належить до евтрофних водойм, а кар'єр – до слабкоевтрофних, що збігається з результатом оцінки трофічного статусу за фітопланктоном.

Роль компонентів автотрофної ланки у формуванні потоку енергії. Раніше було оцінено компоненти біотичного балансу за макрозообентосом Кардашинського лиману [1]. У той же час, у доступній нам літературі по лиману і кар'єру не було знайдено матеріалів щодо ролі різних компонентів автотрофної ланки у формуванні потоків енергії, що є першоосновою перетворення сонячної енергії в енергію біотичних компонентів водних екосистем.

У результаті узагальнення отриманих натурних даних було оцінено відсоткову участь досліджених компонентів автотрофної ланки лиману і кар'єра у формуванні потоків енергії. Розрахунки виконували, виходячи з середньої біомаси фітопланктону, ВВР, фітоепіфітону, об'єму і площі Кардашинського лиману. Аналогічні розрахунки наведено і для піщаного кар'єра (табл. 4.9).

Необхідно підкреслити, що кількість енергії, акумульованої фітопланктоном, у лимані в декілька разів більша, ніж у кар'єрі. Однак у відсотковому відношенні частка фітопланктону у формуванні потоків енергії в кар'єрі вище, ніж у лимані. Це може бути пов'язане з тим, що в кар'єрі дуже бідно представлені інші компоненти автотрофної ланки – вищі водяні рослини і фітоепіфітон.

Таблиця 4.9

Роль різних компонентів у структурі автотрофної ланки Кардашинського лиману в одиницях сирої біомаси (тоннах) і одиницях енергії (гігаджоулях) [119]

Компоненти автотрофної ланки	Підсистема лиману			Підсистема кар'єра		
	тонн сирої маси	гігаджоулів	%	тонн сирої маси	гігаджоулів	%
Фітопланктон	284 53	950 179	50	65 25	217 83	84
Вищі водяні рослини	270 51	920 174	47	12 4,6	80 30	16
Фітоепіфітон	15,79 2,98	52,85 9,97	3	0,013 0,005	0,04 0,017	< 0,01
Σ	**569,79 106,98**	**1922,85 362,97**	**100**	**77,013 29,605**	**297,04 113,017**	**100**

Примітка. Над рискою – показники на всю акваторію водойми, під рискою – на 1 км^2.

Отже, у формуванні потоків енергії автотрофної ланки лиману домінують фітопланктон і вищі водяні рослини, а в підсистемі кар'єра простежується домінування фітопланктону, при цьому роль вищих водяних рослин і фітоепіфітону в декілька разів менша.

Наведені результати показують, що, незважаючи на гідрологічний взаємозв'язок, лиман і кар'єр суттєво відрізняються за структурою автотрофної ланки, що зумовлене відмінностями комплексу екологічних чинників.

Вважаємо, що встановлені відмінності у структурі автотрофної ланки значною мірою зумовлені дією таких основних абіотичних чинників: морфологічні й гідрологічні умови, температурний режим, освітленість і потужність фотичного шару, який у лимані охоплює практично всю товщу води, а в кар'єрі – тільки частину водної товщі [304].

Із біотичних чинників – це ступінь заростання акваторії водойм ВВР різних екологічних груп, які в лимані формують чітко виражені рослинні пояси, у той

час як вздовж берегової лінії кар'єра присутній лише вузький пояс повітряно-водяних рослин.

У цілому, завдяки значній потужності фотичної зони в лимані сформувались більш сприятливі умови для фотосинтезу автотрофних компонентів біоти – фітопланктону, вищих водяних рослин, фітоепіфітону. Це підтверджується і результатами дослідження кисневого режиму: в лимані він більш оптимальний, ніж у кар'єрі. Так, вміст кисню в лимані коливався в межах 15,30–15,91 мг O_2/дм^3 і насичення води киснем (за температури води до 26,0°С) досягало 186–198%. У той же час, вміст кисню у кар'єрі становив 5,65–6,80 мг O_2/дм^3 з насиченням води 70–85% [304].

Цікаво, що як у лимані, так і в кар'єрі максимальний вміст кисню було зареєстровано на станціях, найближчих до джерела водообміну: в лимані це ст. 3, найближча до єрика Чайка, через який відбувається основне заповнення лиману водою [93]. У кар'єрі найбільша концентрація кисню спостерігалась на ст. 4, найближчій до протоки, яка з'єднує кар'єр із лиманом і русловою мережею Нижнього Дніпра.

Отже, водообмін позитивно впливає на формування кисневого режиму лиману і кар'єра. З одного боку, це зумовлено надходженням збагачених киснем водних мас із руслової мережі Нижнього Дніпра. З іншого боку, це пояснюється створенням сприятливих умов для фотосинтезу автотрофів (фітопланктону, ВВР, фітоепіфітону), що підтверджується літературними даними [255]. Аналогічну закономірність також було відмічено для заплавних озер р. Вісла – в озерах, гідрологічно пов'язаних із річкою, вміст кисню був суттєво вищим, ніж в ізольованих озерах [191].

Порівняльний аналіз ролі компонентів автотрофної ланки в потоці енергії досліджуваних водойм показав, що в лимані в його формуванні домінують фітопланктон і ВВР, а в кар'єрі простежується повне домінування фітопланктону, і роль ВВР і фітоепіфітону в декілька разів менша.

Виходячи з вищенаведеної концепції «альтернативних стабільних станів», можна зробити висновок, що Кардашинський лиман можна розглядати як модель

«режиму прозорої води». У підсистемі лиману фотична зона охоплює всю водну товщу, і тому спостерігається інтенсивний розвиток як фітопланктону, так і вищих водяних рослин [162, 304].

Підсистема кар'єра є значно «молодшою», ніж підсистема лиману. Днопоглиблювальні роботи було завершено декілька років тому, і, відповідно, з їхнім закінченням почався розвиток ВВР вздовж берегового урізу. Показано [7], що у водоймах озерного типу седиментація планктонних водоростей на дно поступово змінює структуру і характер донних відкладів, представлених після завершення гідротехнічних робіт чистим піском. На сьогодні в структурі автотрофної ланки в кар'єрі домінує фітопланктон, тобто з певним допущенням кар'єр можна розглядати як модель «режиму високої каламутності». Однак не виключено, що в майбутньому по мірі старіння, обміління кар'єра і, відповідно, його заростання, частка вищих водяних рослин і фітоепіфітону у формуванні потоків енергії може збільшуватись і кар'єр може перейти до «режиму прозорої води» [119].

У цілому, досліджувана природно-штучна екосистема Кардашинського лиману може слугувати ілюстрацією абіотично-біотичної регуляторної концепції, згідно з якою структура і функціонування угруповань гідробіонтів визначаються ієрархією абіотичних і біотичних чинників. Тільки коли абіотичні чинники стабілізуються, починають проявлятись біотичні взаємодії. В екосистемі кар'єра, яка досі знаходиться на стадії формування, функціонування автотрофних угруповань визначається в основному абіотичними чинниками (глибина, прозорість води, водообмін тощо). У той же час, у лимані, який є вже сформованою екосистемою, великого значення набувають біотичні чинники (структура автотрофних угруповань, формування поясів водних рослин різних екологічних груп, фотосинтетична аерація товщі води). Наприклад, у лимані насичення води киснем складає 186–190%. Можна стверджувати, що в формуванні кисневого режиму лиману в літній сезон домінує біотичний чинник – фотосинтез водоростей і вищих водяних рослин.

Отже, оцінено роль фітоепіфітону у структурі автотрофної ланки (на прикладі природно-штучної водойми Дніпровсько-Бузької естуарної екосистеми. Показано, що природна підсистема (лиман) і штучна (кар'єр) суттєво відрізняються за комплексом екологічних чинників, таких як морфологічні, гідрохімічні характеристики, температурні і світлові умови, які впливають на роль фітоепіфітону в автотрофній ланці кожного з них.

* * *

Вивчено вплив біотичних чинників (вищих водяних рослин і фітопланктону) на фітоепіфітон, і доведено, що вони мають важливе значення для вегетації фітоепіфітону водних екосистем басейну Дніпра.

Аналіз залежності розвитку фітоепіфітону від екологічної групи рослин-субстратів показав, що фітоепіфітон на занурених рослинах характеризується достовірно вищим таксономічним багатством, ніж на рослинах інших екологічних груп. Це пояснюється складною архітектурою занурених рослин та високим співвідношенням поверхні до маси. У той же час, відсутність достовірної відмінності між величинами біомаси фітоепіфітону в перерахунку на одиницю поверхні рослин різних екологічних груп пов'язано із тим, що в евтрофних водних екосистемах на кількісний розвиток фітоепіфітону більшою мірою впливають інші екологічні чинники, а тип субстрату має підпорядковане значення.

Детально розглянуто взаємозв'язок між фітоепіфітоном та фітопланктоном, які формують динамічну систему. Наявність спільних видів у планктоні та епіфітоні може бути зумовлена: евритопністю цих видів; осадженням водоростей із планктону на поверхню вищих водяних рослин під час «цвітіння» води; переходом видів, типових для обростань, до планктону завдяки гідродинамічним процесам.

Як вищі водяні рослини, 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. 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 трофічного статусу та екологічного стану водних екосистем.

Встановлено, що роль фітоепіфітону в структурі автотрофної ланки водної екосистеми визначається комплексним впливом екологічних чинників, як абіотичних (морфометричні характеристики водойми, потужність фотичної зони), так і біотичних (видове багатство і площі заростань вищих водяних рослин).

На прикладі водойми Дніпровсько-Бузької естуарної екосистеми доведено, що в природній підсистемі (лиман) частка фітоепіфітону в структурі автотрофної ланки є значно більшою, ніж у штучній підсистемі (кар'єр). Це пояснюється тим, що природна підсистема характеризується фотичною зоною, що охоплює всю водну товщу, а також їй притаманне високе видове багатство ВВР, і в цілому вона може розглядатись як модель «режиму прозорої води». Штучна підсистема (кар'єр) є значно «молодшою» і характеризується бідним видовим складом вищих водяних рослин. Фотична зона у ній охоплює лише 50% водної товщі. Усе це призводить до того, що частка фітоепіфітону в структурі автотрофної ланки в штучній підсистемі є значно меншою, ніж у природній.

РОЗДІЛ 5
ЗАКОНОМІРНОСТІ КОНТИНУАЛЬНОСТІ І ДИСКРЕТНОСТІ ФІТОЕПІФІТОНУ РІЗНОТИПНИХ ЕКОСИСТЕМ БАСЕЙНУ ДНІПРА

5.1. Короткий огляд літератури

Не зважаючи на низку досліджень фітоепіфітону водосховищ Дніпровського каскаду [53, 56, 64, 121, 136, 137, 229, 230, 306], як основних водойм басейну Дніпра, поза увагою дослідників залишилось важливе питання: який характер має просторова динаміка фітоепіфітону по поздовжньому профілю водосховищ каскаду в цілому – дискретний чи континуальний. Крім того, не з'ясовані спільності і відмінності континуальності і дискретності фітоепіфітону в головному і внутрішньокаскадних водосховищах.

Щодо найбільшого допливу Дніпра – р. Прип'ять, фрагментарні дані з альгофлори річок, озер, боліт її басейну зустрічаються з кінця XIX – початку XX ст. [40, 232, 343]. Декілька публікацій присвячено вивченню окремих таксономічних груп водоростей регіону Волинського Полісся в цілому: едогонієвих [164], евгленових [2], синьозелених [54, 58], але в них, як правило, точно не вказуються водойми і водотоки, де проводились дослідження. Опублікована робота по таксономічному різноманіттю альгофлори НПП «Прип'ять-Стохід» [59], але просторовий розподіл водоростей у системі «річка – руслові озера – річка» не вивчався. Також відсутні аналогічні роботи по фітоепіфітону заплавних озер.

Варто також зазначити роботи, присвячені сучасному таксономічному складу альгофлори окремих регіонів басейну Дніпра, у рамках яких вивчались і водорості обростань. Так, досліджено різноманіття водоростей водойм і водотоків Київської височинної області [8, 9, 10], Поліського природного заповідника [47], Канівського природного заповідника [69], діатомових водоростей водойм Полісся і Лісостепу [13, 14], діатомових водоростей водойм і водотоків Національного природного парку «Пирятинський» [70]. Що стосується фітоепіфітону водойм м. Києва, вивчалось його таксономічне багатство [76], кількісні характеристики і

продуктивність [125]. Опубліковані роботи по таксономічному складу діатомових водоростей Національного природного парку «Нижньосульський», у тому числі фітоперифітону [71, 236]. Проте просторовий розподіл фітоепіфітону по акваторії Нижньої Сули і Сульської затоки не досліджувався.

Таким чином, аналіз літературних джерел показує, що більшість опублікованих даних по фітоепіфітону басейну Дніпра стосуються в основному таксономічного складу. Недостатньо вивченими залишаються кількісні характеристики фітоепіфітону, структура домінуючого комплексу. Крім того, практично відсутні дані по закономірностям континуальності і дискретності фітоепіфітону у водоймах і водотоках дніпровського басейну.

5.2. Континуальність і дискретність фітоепіфітону різнотипних водойм і водотоків басейну Дніпра

Оцінку континуальності і дискретності фітоепіфітону різнотипних водойм і водотоків басейну Дніпра неможливо проводити без вивчення його загальної таксономічної характеристики.

З огляду на це було узагальнено власні натурні матеріали по фітоепіфітону досліджуваних водних екосистем басейну Дніпра, отримані впродовж 2008–2019 рр. Крім того, до аналізу було включено матеріали, отримані в ході колективного дослідження з виявлення нових таксонів діатомових водоростей у фітоепіфітоні каскаду дніпровських водосховищ і Нижнього Дніпра, результати якого опубліковано [198, 207, 302].

У цілому за досліджуваний період у фітоепіфітоні басейну Дніпра 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, Bacillariophyta, Cryptophyta, Miozoa, Ochrophyta, Charophyta, Chlorophyta, Euglenozoa (табл. 5.1). Повний список видів міститься в електронній базі данних Excel, яка є доповненням до цієї роботи.

Таблиця 5.1

Таксономічний склад фітоепіфітону водойм і водотоків басейну Дніпра (натурні дані 2008–2019 рр.)

Відділи	Класи	Порядки	Родини	Роди	Види (в. в. т.*)	Визначено до роду
CYANO-BACTERIA	Cyanophyceae	*Nostocales*	6	13	24	1
		Chroococcales	3	7	13	–
		Oscillatoriales	4	11	23	4
		Spirulinales	1	1	2	–
		Synechococcales	6	22	31	1
		Pleurocapsales	2	2	2	–
Σ	**1**	**6**	**22**	**56**	**95**	**6**
BACILLA-RIOPHYTA	Coscinodisco-phyceae	*Melosirales*	1	1	1	–
		Aulacoseirales	1	1	5 (6)	–
		Paraliales	1	1	1	–
		Rhizosoleniales	1	1	1	–
	Mediophyceae	*Thalassiosirales*	2	2	2	–
		Stephanodiscales	1	4	10	1
		Chaetocerotales	1	1	1	–
	Bacillariophyceae	*Fragilariales*	2	8	23 (24)	–
		Tabellariales	1	4	7	–
		Licmophorales	1	4	11	1
		Eunotiales	1	1	14	–
		Mastogloiales	2	2	6	1
		Cymbellales	4	9	60 (62)	3
		Cocconeidales	2	6	19 (21)	1
		Naviculales	8	18	70 (73)	–
		Thalassiophysales	1	1	8	1
		Bacillariales	1	4	34 (40)	1
		Rhopalodiales	1	2	7 (8)	–
		Surirellales	1	3	8	1
	Bacillariophyta classis incertae sedis	*Bacillariophyta ordo incertae sedis*	1	2	2	–
Σ	**4**	**20**	**34**	**75**	**290 (306)**	**1–**
CRYPTO-PHYTA	Cryptophyceae	*Cryptomonadales*	1	1	7	1
		Pyrenomonadales	1	1	1	–
Σ	**1**	**2**	**2**	**2**	**8**	**1**

Продовження табл. 5.1

Відділи	Класи	Порядки	Родини	Роди	Види (в. в. т.)	Визначено до роду
MIOZOA	Dinophyceae	*Gymnodiniales*	1	1	1	–
		Gonyaulacales	1	1	1	–
		Thoracosphaerales	1	2	2	–
		Amphidiniales	1	1	1	1
		Peridiniales	5	7	10	1
Σ	**1**	**5**	**9**	**12**	**15**	**2**
OCHRO-PHYTA	Eustigmato-phyceae	*Goniochloridales*	1	2	3	–
	Chrysophyceae	*Chromulinales*	2	7	23	3
	Synurophyceae	*Synurales*	2	2	7	1
	Xanthophyceae	*Mischococcales*	3	3	3	–
		Tribonematales	1	1	7	1
Σ	**4**	**5**	**9**	**15**	**43**	**5**
CHARO-PHYTA	Klebsormidio-phyceae	*Klebsormidiales*	2	2	4	–
	Zygnemato-phyceae	*Zygnematales*	2	3	6	2
		Desmidiales	4	10	66	2
Σ	**2**	**3**	**8**	**15**	**76**	**4**
CHLORO-PHYTA	Chlorodendro-phyceae	*Chlorodendrales*	1	1	1	–
	Trebouxiophyceae	*Chlorellales*	3	15	27 (28)	1
		Microthamniales	1	1	1	–
		Prasiolales	1	1	2	1
		Trebouxiophyceae ordo incertae sedis	1	1	2	–
	Chlorophyceae	*Chlamydomonadales*	5	12	22	1
		Oedogoniales	1	1	3	2
		Sphaeropleales	10	38	80 (88)	2
		Chaetophorales	1	3	7	1
	Ulvophyceae	*Cladophorales*	1	1	1	–
		Ignatiales	1	1	2	–
		Ulotrichales	2	4	8	1
Σ	**4**	**12**	**28**	**79**	**156 (165)**	**9**
EUGLENO-ZOA	Entosiphonea	*Entosiphonida*	1	1	1	–
	Peranemea	*Natomonadida*	1	2	4 (30)	1
	Euglenophyceae	*Euglenida*	2	6	27	1
Σ	**3**	**3**	**4**	**9**	**32 (35)**	**2**
Усього	**20**	**56**	**116**	**263**	**715 (743)**	**39**

Примітка. * – включаючи номенклатурний тип виду.

На рівні відділів основу таксономічного складу фітоепіфітону формували Bacillariophyta (41% від загальної кількості видів), Chlorophyta (22%), Cyanobacteria (13%) і Charophyta (10%).

На рівні класів домінуюча роль належала Bacillariophyceae (38% від загальної кількості видів), Chlorophyceae (13%), Cyanophyceae (13%) і Zygnematophyceae (10%).

На рівні порядків домінували Sphaeropleales (12%), Naviculales (10%), Desmidiales (9%), Cymbellales (8%) і Bacillariales (5%).

На рівні родин ядро флористичної структури фітоепіфітону формували Desmidiaceae (7%), Bacillariaceae, Scenedesmaceae, Gomphonemataceae, Naviculaceae (по 5%) і Cymbellaceae (3%).

До числа родів, представлених найбільшою флористичною часткою, входили: Cosmarium (5%), Nitzschia (4%), Navicula (3%), Gomphonema (3%), Cymbella, Desmodesmus, Eunotia, Closterium (по 2%).

Таким чином, фітоепіфітон різнотипних водойм і водотоків басейну Дніпра характеризується високим таксономічним багатством, а його основу формують діатомові, зелені, синьозелені і харові водорості.

Аналіз розподілу фітоепіфітону по окремих водних екосистемах дозволив виявити ознаки як континуальності, так і дискретності.

Так, континуум проявляється у тому, що у всіх досліджуваних водоймах і водотоках основу флористичного багатства фітоепіфітону формують Bacillariophyta (від 38 до 77%), Chlorophyta (від 8 до 25%) і Cyanobacteria (від 8 до 17%) (табл. 5.2).

Таблиця 5.2

Таксономічний і флористичний склад фітообростань водних екосистем басейну Дніпра (дані 2008–2019 рр.)

Відділи	Верхня Прип'ять[1]	Озера зони відчуження	ВО ЧАЕС	Київське вдсх.	Канівське вдсх.	Кременчуцьке вдсх.			Кам'янське вдсх.	Дніпровське вдсх.	Каховське вдсх.	Нижній Дніпро		
						основна акваторія	НПП «Нижньо-сульський»	усього				основне русло	Кардашинський лиман	усього
Cyanobacteria	14 8	47 16	60 17	58 13	34 11	14 9	37 14	39 12	20 14	13 10	16 10	31 13	21 14	36 12
Bacillariophyta	121 71	110 38	138 40	181 42	165 55	125 77	110 43	164 51	102 69	98 77	108 65	144 60	72 49	157 54
Cryptophyta	1 1	6 2	6 2	7 2	4 1	1 1	5 2	5 2	–	1 1	–	5 2	4 3	7 2
Miozoa	–	9 3	7 2	5 1	2 1	–	2 1	2 1	–	–	–	2 1	1 1	3 1
Ochrophyta	6 4	18 6	15 4	18 4	12 4	–	8 3	8 2	1 1	–	–	4 2	4 3	8 3
Charophyta	11 6	26 9	28 8	46 11	18 6	8 5	14 5	20 6	7 5	4 3	16 10	7 3	7 5	13 4
Chlorophyta	14 8	55 19	79 23	110 25	61 20	14 9	66 26	69 21	17 12	12 9	24 15	43 18	34 23	60 21
Euglenozoa	4 2	15 5	13 4	9 2	3 1	1 1	16 6	16 5	–	–	1 1	3 1	3 2	5 2
Σ	171 100	286 100	346 100	434 100	299 100	163 100	258 100	323 100	147 100	128 100	165 100	239 100	146 100	289 100

Примітка. Над рискою – кількість видів і внутрішньовидових таксонів даного відділу, під рискою – частка даного відділу від загальної кількості видів і внутрішньовидових таксонів; «*» – частка відділу менше 1%; 1 – Верхня Прип'ять, включно з допливами і озерами.

У той же час, виявлено й ознаки дискретності, що проявляється у співвідношенні відділів у флористичній структурі.

Із наведеної таблиці видно, що в замкнених водоймах, таких як ВО ЧАЕС і озера зони відчуження, спостерігається підвищена частка відділів Miozoa, Euglenozoa, Cryptophyta, Ochrophyta. Вважаємо, що це пов'язано із тим, що серед представників цих відділів переважають планктонні форми. Відповідно, у непроточних водоймах, за відсутності значної динаміки водних мас, ці види можуть осідати із планктону на поверхню твердих субстратів.

Cyanobacteria характеризувались найвищим таксономічним багатством і найвищою флористичною часткою у ВО ЧАЕС, а також в озерах зони відчуження.

В усіх досліджених водоймах і водотоках на першому місці за кількістю видів знаходились Bacillariophyta. Проте слід зауважити, що їхня флористична частка суттєво відрізнялась по окремих водних екосистемах, і відповідно до цього водні екосистеми можна розділити на дві групи. Так, у Верхній Прип'яті, Канівському, Кременчуцькому (в основній акваторії), Кам'янському, Дніпровському, Каховському водосховищах і Нижньому Дніпрі їхня частка складала 55–77%. У той же час, в озерах зони відчуження, ВО ЧАЕС, Київському водосховищі, НПП «Нижньосульський», Кардашинському лимані вона була меншою – 38–49%. Одне з можливих пояснень полягає в тому, що в першій групі водних екосистем переважали прируслові мілководдя, які характеризувались більшою проточністю, ніж у другій групі водойм. Особливо це характерно для Кам'янського і Дніпровського водосховищ, які є водосховищами руслового типу, Нижнього Дніпра, який являє собою незарегульовану ділянку річки, Верхньої Прип'яті. Відомо, що серед діатомових водоростей є багато типово епіфітних видів, які міцно прикріплюються до поверхні субстрату і можуть отримувати конкурентну перевагу в умовах більш високої проточності.

У другій групі водних екосистем представлені водойми з менш інтенсивною динамікою водних мас. Це непроточні водойми: ВО ЧАЕС, озера зони відчуження, і водойма уповільненого водообміну – Кардашинський лиман. Відповідно у цих водоймах формуються сприятливі умови для розвитку не тільки

міцно прикріплених діатомових, а й інших відділів, зокрема зелених водоростей. До цієї групи також потрапило Київське водосховище. Це можна пояснити тим, що значна частина заростих мілководь Київського водосховища зосереджена в річково-озерній частині, де переважають притерасні чи приострівні мілководдя, захищені від вітро-хвильового впливу [64].

Континуально-дискретний характер розподілу фітоепіфітону також спостерігається на рівні провідних родин і родів (табл. 5.3). Так, континуальність проявляється в тому, що в усіх досліджуваних водних екосистемах найбільшою флористичною часткою представлені родини Bacillariaceae (4–13%), Gomphonemataceae (4–14%), Cymbellaceae (3–7%), Naviculaceae (5–10%), і роди Nitzschia (3–12%), Gomphonema (2–8%), Cymbella (2–6%), Navicula (3–8%).

Дискретність проявляється в тому, що фітоепіфітон кожної дослідженої водойми чи водотоку має свої локальні особливості. Так, особливістю фітоепіфітону Верхньої Прип’яті є висока частка родини Eunotiaceae (7%) і роду Eunotia (7%). Це пов’язано з тим, що Верхня Прип’ять характеризується заболоченістю водозбору, а види з родини Eunotiaceae часто розвиваються у водних екосистемах з низькою величиною pH. Як особливість фітоепіфітону Київського водосховища відмічаємо, що найбільшою кількістю видів у ньому представлена родина Desmidiaceae (8%) і рід Cosmarium (7%). Цікаво, що високу частку родини Desmidiaceae і роду Cosmarium також зареєстровано для озер зони відчуження. Це пов’язано з тим, що як Київське водосховище, так і озера Глибоке і Далеке знаходяться в природній зоні Полісся, для якої характерне високе видове багатство десмідієвих водоростей. Особливістю середньокаскадних і нижньокаскадних водосховищ (Кременчуцького, Кам’янського, Дніпровського, Каховського) і Нижнього Дніпра є домінування родини Gomphonemataceae, а на рівні родів – Gomphonema, Nitzschia.

Таблиця 5.3

Флористична частка (%) провідних родин і родів у фітообростаннях водних екосистем басейну Дніпра

Таксони	Верхня Прип'ять[1]	Озера зони відчуження	ВО ЧАЕС	Київське вдсх.	Канівське вдсх.	Кременчуцьке вдсх.			Кам'янське вдсх.	Дніпровське вдсх.	Каховське вдсх.	Нижній Дніпро		
						основна акваторія	НПП «Нижньо-сульський»	усього				основне русло	Кардашинський лиман	усього
Провідні родини														
Bacillariaceae	13	4	7	6	10	6	8	7	6	6	8	7	8	7
Gomphonemataceae	8	5	4	6	9	14	4	8	9	10	10	8	8	7
Eunotiaceae	7	3	1	1	1	2	3	2	2	2	–	–	1	1
Cymbellaceae	6	3	3	4	4	7	3	4	7	6	6	6	5	5
Naviculaceae	5	5	5	6	7	10	5	7	8	6	7	6	5	6
Fragilariaceae	5	2	1	2	3	4	2	2	3	5	4	3	3	3
Ulnariaceae	5	2	2	2	2	3	3	2	4	4	4	3	4	3
Achnanthidiaceae	4	2	2	2	3	4	2	2	5	5	4	4	3	3
Desmidiaceae	2	7	4	8	4	5	2	4	3	2	8	2	4	3
Dinobryaceae	1	3	1	1	2	–	1	1	–	–	–	–	1	–
Провідні роди														
Nitzschia	12	3	6	5	8	6	7	6	6	6	7	7	6	6
Eunotia	7	3	1	1	1	2	3	2	2	2	–	–	1	1
Gomphonema	6	3	2	3	5	8	3	5	5	8	7	4	6	4
Cymbella	5	3	2	3	3	7	3	3	5	6	5	6	5	5
Navicula	4	3	3	4	5	8	4	5	7	6	7	5	4	4
Fragilaria	4	2	1	2	3	3	2	2	3	5	3	3	3	2
Cosmarium	2	6	4	7	4	5	1	3	2	2	8	1	4	3

Більш детальний аналіз континуальності і дискретності фітоепіфітону басейну Дніпра було проведено за допомогою коефіцієнту видової подібності Серенсена (рис. 5.1). Дендрограму побудовано на основі узагальнення натурних даних, отриманих на водоймах і водотоках басейну Дніпра. Суттєвих відмінностей у типах субстратів чи інших умовах відбору проб між досліджуваними водними екосистемами не було, отже проведення порівняльного аналізу є можливим. Із наведеного рисунку чітко видно, що дендрограма розділяється на декілька кластерів:

I. До першого кластеру увійшла екосистема Верхньої Прип'яті із допливами Стохід і Коростинка, русловими озерами Люб'язь, Нобель і заплавним озером Омит. Даний кластер відділяється від решти водойм на рівні коефіцієнта Серенсена менш ніж 0,50, отже можна стверджувати, що екологічні умови Верхньої Прип'яті суттєво відрізняються від решти досліджуваних водних екосистем, що проявляється в специфічності видового складу фітоепіфітону. Це пов'язано із тим, що дана водна екосистема знаходиться в Поліській природній зоні і характеризується специфічними особливостями, такими як значна заболоченість водозбору, високий вміст гумінових речовин і заліза у воді, низький показник pH тощо. Важливою особливістю Верхньої Прип'яті також є низький рівень антропогенного впливу на її водойми і водотоки, оскільки частина її басейну знаходиться в межах Національного природного парку «Прип'ять-Стохід».

II. Другий кластер сформувала водна екосистема р. Дніпро, до нього увійшли всі водосховища Дніпровського каскаду та незарегульована ділянка Нижнього Дніпра.

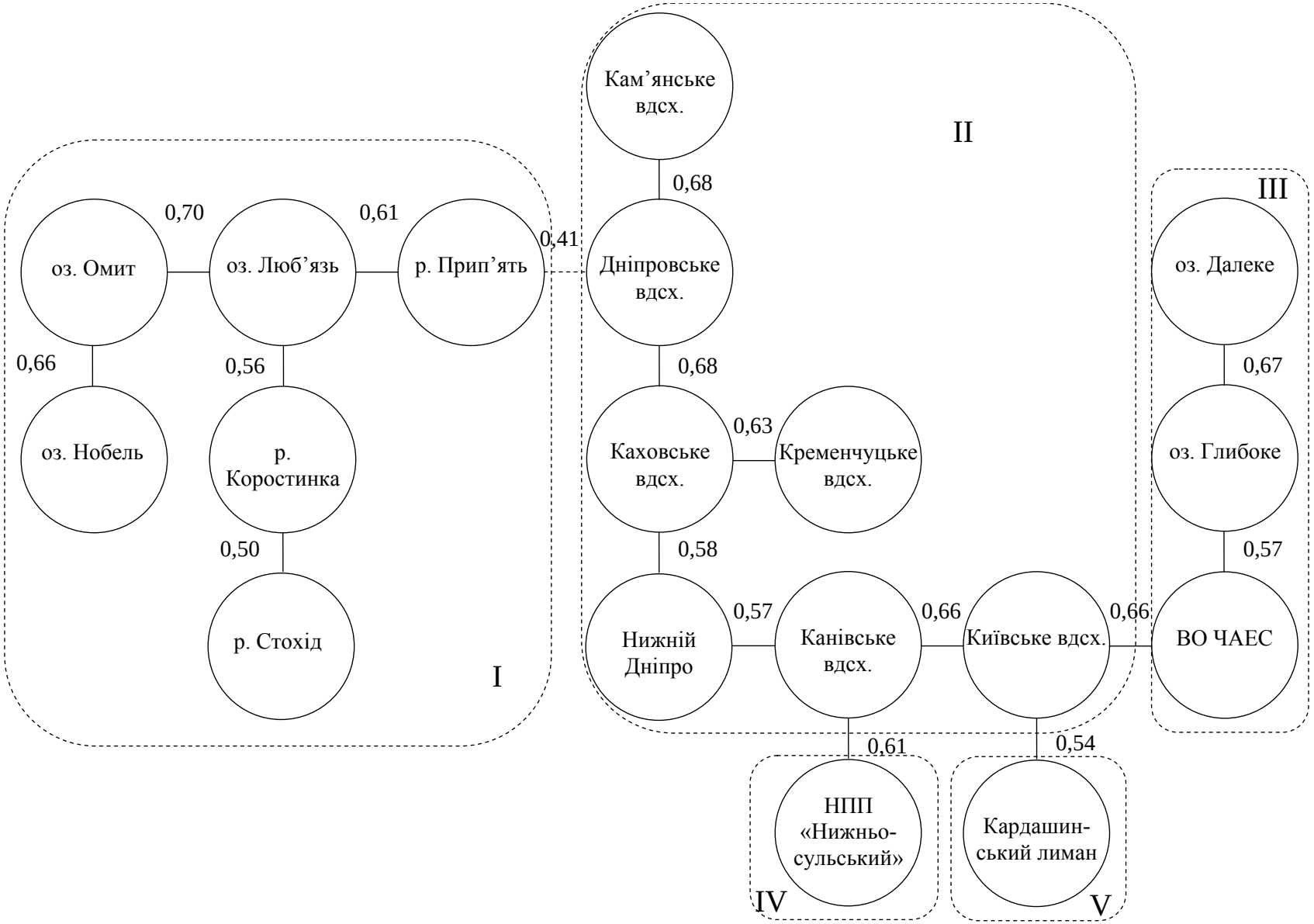


Рис. 5.1. Кластерний аналіз подібності видового складу фітообростань водних екосистем басейну Дніпра за коефіцієнтом Серенсена: *I*–*V* – див. пояснення у тексті.

III. У третій кластер об’єднались озера зони відчуження – Глибоке і Далеке і Водоймище-охолоджувач ЧАЕС. Об’єднання цих водойм в один кластер пояснюється їх близьким географічним розташуванням, а також тим, що усі ці водойми є заплавними озерами р. Прип’ять. Слід відмітити, що рівень подібності між озерами Глибоке і Далеке є вищим, ніж між озерами і ВО ЧАЕС.

IV. В окремий четвертий кластер виділився фітоепіфітон акваторії НПП «Нижньосульський», що свідчить про унікальність його видового складу, порівняно з водосховищами каскаду.

V. Фітоепіфітон Кардашинського лиману також утворив окремий п’ятий кластер, що свідчить про специфічність його гідробіологічного режиму.

Таким чином, аналіз таксономічного складу фітоепіфітону басейну Дніпра свідчить про континуально-дискретний характер його розподілу. Континуальність пов’язана із географічним розташуванням, гідрологічним зв’язком між водоймами і водотоками чи їх генезисом. Локальна дискретність пояснюється специфічними екологічними умовами конкретних водойм і водотоків: морфометричними характеристикам, гідрологічним, гідрохімічним режимом, впливом населених пунктів (м. Київ, м. Дніпро тощо).

Нові для України види, виявлені у фітоепіфітоні водосховищ Дніпровського каскаду методом електронної мікроскопії. Дослідження таксономічного складу фітоепіфітону дніпровських водосховищ показало, що у фітообростаннях вищих водяних рослин різних екологічних груп значна роль належить діатомовим водоростям [113, 155]. Але при цьому визначення їхньої родової і, особливо, видової приналежності за допомогою світлової мікроскопії, навіть із застосуванням діатомової смоли та імерсійного об’єктива, є досить складним. Для більш точного визначення таксономічного складу діатомових водоростей у дніпровському фітоепіфітоні необхідне використання електронної мікроскопії, яка, порівняно зі світловою, дозволяє проводити більш тонкий діагностичний аналіз діатомей, особливо їх дрібноклітинних форм.

В узагальнюючій роботі по прісноводним і морським діатомовим водоростям України наводиться 1163 таксони видового і внутрішньовидового

рангу зі 154 родів, у тому числі з 95, представники яких зустрічаються в прісноводних водоймах і водотоках [168]. Надалі цей список було розширено за рахунок таксонів Bacillariophyta, нових для флори України і науки із родів *Actinocyclus* Ehrenb., *Achnanthes* Bory, *Amphora* Ehrenb., *Aneumastus* D.G.Mann et Stickle, *Brachysira* Kütz., *Caloneis* P.T.Cleve, *Cymatopleura* W.Sm., *Cymbella* C. Agardh, *Cymbopleura* (Krammer) Krammer, *Encyonema* Kütz., *Eunotia* Ehrenb., *Fragilaria* Lyngb., *Frustulia* Rabenh., *Gomphonema* Ehrenb., *Navicula* Bory, *Opephora* P.Petit, *Placoneis* Mereschk., Plagiotropsis Pfitzer, *Planothidium* Round et Bukht., *Psammothidium* Bukht. et Round, *Pseudostaurosira* D.M.Williams et Round, *Puctistriata* D.M.Williams et Round, *Stauroneis* Ehrenb. [8, 13, 14, 47, 69, 76, 82, 317]. Низку форм діатомових водоростей було визначено тільки до родового рангу (*Cocconeis* Ehrenb., *Fragilaria*, *Navicula*, *Punctastriata*, *Sellaphora* Mereschk., *Stauroneis*) [76].

Застосування скануючої і трансмісійної електронної мікроскопії [20, 146, 84] дозволило значно розширити список центричних планктонних діатомей Київського і Канівського водосховищ. Наприклад, уперше для планктону верхньокаскадних водосховищ були виявлені дрібноклітинні центричні солонуватоводні форми з родів *Thalassiosira* P.T.Cleve і *Skeletonema* Greville. Необхідно підкреслити, що сучасна адвентизація дніпровської альгофлори добре корелює зі встановленою Л.О. Журавльовою [111] стійкою тенденцією до збільшення мінералізації дніпровської води.

З огляду на це, було проведено комплексне дослідження разом з д.б.н. С.І. Генкалом та д. б. н., проф. В.І. Щербаком, результати цього дослідження опубліковано [198, 302]. Матеріалом для цієї роботи послугували проби фітоепіфітону з усіх водосховищ Дніпровського каскаду і Нижнього Дніпра, відібрані в 2016–2018 рр.

Застосування нових методів – трансмісійної та скануючої електронної мікроскопії паралельно зі світловою мікроскопією дозволило уточнити видовий склад діатомових водоростей Дніпровського каскаду і Нижнього Дніпра.

У результаті дослідження у фітоепіфітоні Дніпровського каскаду і Нижнього Дніпра було виявлено 133 види діатомових водоростей, представлених 138 внутрішньовидовими таксонами, які належали до 43 родів, 25 родин, 15 порядків і 3 класів. На рівні родин найбільшим видовим багатством характеризувались Fragilariaceae, Cymbellaceae, Gomphonemataceae, Naviculaceae, Catenulaceae. На рівні родів найбільшою кількістю видів були представлені: Cymbella, Gomphonema, Navicula, Amphora і Nitzschia.

При цьому 15 видів і внутрішньовидових таксонів виявились новими для флори України, а 7 форм було визначено тільки до роду. Нові для України види належали до класу Bacillariophyceae, а види, визначені тільки до роду, – до класів Bacillariophyceae і Fragilariophyceae [302, 198].

Повний список видів, виявлених у результаті цього комплексного дослідження із зазначенням нових видів для флори України представлено в Додатку Б.

Нижче наведено короткі діагнози нових видів і форм, визначених до роду, їх синоніми, екологічні характеристики, дані щодо поширення.

Achnanthidium jackii Rabenhorst (*Achnanthes biasolettiana* var. *jackii* (Rabenhorst) Cleve-Euler, *A.linearis* var. *jackii* (Rabenhorst) Grunow, A. *jackii* (Rabenhorst) Tempere et Peragallo, *A.minutissima* var. *jackii* (Rabenhorst) Lange-Bertalot). Стулка довжиною 19,3 мкм, шириною 4,2 мкм, рисок 22 в 10 мкм. Прісноводний, широко поширений вид [21, 22, 235]. Вид було виявлено в Нижньому Дніпрі [302].

Amphora indistincta Levkov. Стулка довжиною 14,3 мкм, шириною 4,3 мкм, рисок 25 у 10 мкм. Прісноводно-оліготрофний вид, часто зустрічається в епілітичних та епісамонних угрупованнях, у річках і озерах, широко поширений у Європі [247]. Вид було виявлено в Кременчуцькому водосховищі [302].

Amphora micra Levkov. Стулки довжиною 12,7–15 мкм, шириною 3,6–4 мкм, рисок 16–18 у 10 мкм. Прісноводно-оліготрофний вид, Європа [247]. Вид було виявлено в Дніпровському водосховищі і Нижньому Дніпрі [302].

Amphora species. Стулка довжиною 45,7 мкм, шириною 10 мкм, рисок 12 у 10 мкм. Таксон було знайдено в Канівському водосховищі [302].

Aneumastis species. Стулка довжиною 55,5 мкм, шириною 20 мкм, рисок 9 у 10 мкм. Таксон було виявлено в Дніпровському водосховищі [302].

Cymbella neogena (Grunow) Krammer (Syn.: *C.gastroides* var. *neogena* Grunow, *C. aspera* var. *neogena* (Grunow) Cleve). Стулка довжиною 100 мкм, шириною 31 мкм, рисок 8 у 10 мкм. Прісноводний вид, надає перевагу водоймам із помірною мінералізацію, широко поширений у Європі [234]. Вид було виявлено в Кременчуцькому водосховищі [302].

Cymbella cf. *subhimalaspera* Jütter et Van de Vijver. Стулки довжиною 88–109 мкм, шириною 26–29,4 мкм, рисок 8 у 10 мкм. *C. subhimalaspera* має меншу ширину стулки (18–26 мкм) [234]. Прісноводний вид, який зустрічається в оліготрофних і мезотрофних озерах, ймовірно широко поширений у Центральній Азії [72]. Вид було виявлено в Каховському водосховищі і Нижньому Дніпрі [302].

Cymbella species. Стулки довжиною 111–127 мкм, шириною 17–19 мкм, рисок 8–9 у 10 мкм. Таксон було виявлено в Кременчуцькому водосховищі і Нижньому Дніпрі [302].

Encyonema caespitosum var. *maxima* Krammer. Стулка довжиною 47 мкм, шириною 15,7–17 мкм, рисок 7 у 10 мкм. Прісноводний вид, Європа [233]. Різновид було виявлено в Київському водосховищі і Нижньому Дніпрі [302].

Encyonema perelginense Krammer. Стулка довжиною 55,5 мкм, шириною 17,8 мкм, рисок 5 у 10 мкм. Прісноводний вид, зустрічається в оліготрофних і слабко-ацидних водоймах, Голарктика [72]. Вид виявлено в Канівському водосховищі [302].

Gomphonema pala Reichardt. Стулки довжиною 73,5 мкм, шириною 17,6 мкм, рисок 9 у 10 мкм. Прісноводний вид, оліготрофні алкалінні водойми, має широке поширення [72]. Вид виявлено в Каховському водосховищі [302].

Gomphonema species 1. Стулка довжиною 53 мкм, шириною 8,9 мкм, рисок 6 у 10 мкм. Таксон знайдено в Київському, Канівському і Кременчуцькому водосховищах [302].

Gomphonema species 2. Стулки довжиною 55,5 мкм, шириною 11 мкм, рисок 7 у 10 мкм. Таксон знайдено в Київському, Канівському і Кременчуцькому водосховищах [302].

Gomphonema supertergestinum Reichardt. Стулки довжиною 53,3–75,5 мкм, шириною 13,3–16,6 мкм, рисок 6–8 у 10 мкм. Прісноводний вид, Європа. Вид виявлено в Канівському і Кременчуцькому водосховищах [302].

Halamphora cf. *subholsatica* (Krammer) Levkov (Syn.: *Amphora subholsatica* Krammer). Стулки довжиною 34,4–51,4 мкм, шириною 7,2–7,8 мкм, рисок 16–18 у 10 мкм. *H. subholsatica* має меншу кількість рисок у 10 мкм (14–15) [247]. Оліготрофні і мезогалінні водойми, має широке поширення [72]. Вид знайдено в Кременчуцькому, Дніпровському водосховищах і Нижньому Дніпрі [302].

Halamphora thermalis (Hustedt) Levkov. Стулки довжиною 18,6–20,7 мкм, шириною 5,7–6 мкм, рисок 18–20 у 10 мкм. Прісноводні – злегка солонуваті водойми, Європа [247]. Вид знайдено в Нижньому Дніпрі [302].

Navicula catalanogermanica Lange-Bertalot et Hofmann. Стулки довжиною 25,7–30 мкм, шириною 7,5–7,8 мкм, рисок 9–10 у 10 мкм. Оліготрофні – мезотрофні водойми, ймовірно широко поширений вид, Європа, Західний Сибір [240, 22]. Вид виявлено в Кременчуцькому і Каховському водосховищах [302].

Navicula cf. *vaneei* Lange-Bertalot. Стулка довжиною 64,4 мкм, шириною 14,4, рисок 8 у 10 мкм. *N.* v*aneei* має меншу ширину стулки (11–13 мкм) [240]. Водойми із помірно-високою мінералізацією, Європа, Північно-Західний Сибір, оліготрофні водойми [21, 22, 240]. Вид виявлено в Кременчуцькому водосховищі [302].

Navicula vekhovii Lange-Bertalot et Genkal. Стулка довжиною 51 мкм, шириною 10 мкм, рисок 9 у 10 мкм. Прісноводно-солонуватоводний вид, Європа, Західний Сибір [22]. Вид виявлено в Кременчуцькому водосховищі [302].

Nitzschia cf. *rectirobusta* Lange-Bertalot (Syn.: *N.recta* var. *robusta* Hustedt). Стулка довжиною 109 мкм, шириною 10 мкм, фібул 6, рисок 24 в 10 мкм. *N. rectirobusta* має меншу ширину стулки (6–7 мкм), більшу кількість фібул і рисок у 10 мкм (відповідно 7–8 і 28–32) [72]. Прісноводні водойми з різною мінералізацією, Голарктика [72]. Вид виявлено в Канівському водосховищі [302].

Nitzschia species. Стулка довжиною 37 мкм, шириною 6 мкм, фібул 10 у 10 мкм, рисок 20 у 10 мкм. Таксон виявлено в Канівському водосховищі [302].

Ulnaria species. Стулка довжиною 255 мкм, шириною 10,7 мкм, рисок 7 у 10 мкм. Вид виявлено в Київському водосховищі [302].

Найбільшу кількість нових видів і форм, визначених до роду, зареєстровано в Кременчуцькому (10), Канівському (7) водосховищах і в Нижньому Дніпрі (5). Більше всього нових таксонів зафіксовано в родах *Amphora* (3), *Cymbella* (3), *Gomphonema* (4) і *Navicula* (3). Для флори України для цих родів наведено відповідно 66, 37, 24 і 102 види і різновиди [168]. Однак, багато таксонів з урахуванням останніх систематичних досліджень змінили свій родовий ранг, особливо представники родів *Amphora, Navicula*, і були переведені до інших родів*: Cavinula, Chamaepinnularia, Eolimna, Halamphora, Kobayasiella, Parlibellus, Prestauroneis, Pseudofallacia, Sellaphora* [72, 241]. У ході дослідження виявлено 7 форм із родів *Amphora, Aneumastus, Cymbella, Gomphonema, Nitzschia, Ulnaria*, визначених тільки до роду. Низку таких форм діатомових водоростей із родів *Cocconeis, Fragilaria, Navicula, Punctastriata, Sellaphora, Stauroneis* було зареєстровано іншими дослідниками [76], що свідчить про потенційно високе таксономічне багатство Bacillariophyta у водоймах і водотоках України і визначає актуальність і необхідність подальших досліджень як пенатних, так і центричних діатомових водоростей у планктоні, бентосі, перифітоні [302].

Таким чином, у фітоепіфітоні дніпровських водосховищ і Нижнього Дніпра вперше виявлено 15 видів і різновидів діатомових водоростей із класу Bacillariophyceae і родів *Achnanthidium, Amphora, Cymbella, Encyonema, Gomphonema, Halamphora, Navicula, Nitzschia*, які є новими для альгофлори

України. Сім форм із родів *Amphora, Aneumastus, Cymbella, Gomphonema, Nitzschia, Ulnaria* визначено до роду.

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 [141]. Отже, можна стверджувати, що фітоепіфітон відіграє важливу роль у формуванні біорізноманіття басейну Дніпра. Це дозволяє використовувати його у якості репрезентативного біоіндикатора якості води та екологічного стану (потенціалу) водних екосистем басейну Дніпра.

5.3. Фітоепіфітон в системі «річка – руслове озеро – річка»

Просторовий розподіл фітоепіфітону в системі «річка – заплавно-руслове озеро – річка» вивчали на прикладі гідроекосистеми Верхньої Прип'яті, яка включає ділянки річок Прип'ять, Стохід, Коростинка руслові озера Люб'язь, Нобель, заплавне озеро Омит, у літній сезон 2009 р. Частину результатів комплексних досліджень опубліковано [151, 153, 150, 154, 300].

Таксономічне багатство, кількісні характеристики, індекс Шеннона. Фітоепіфітон лотичних і лентичних екосистем НПП «Прип'ять-Стохід» представлений 171 в. в. т. водоростей, включаючи номенклатурний тип виду, із 7 відділів. Основу таксономічного складу фітообростань формували Bacillariophyta (71%), інші відділи водоростей характеризувались значно меншими флористичними частками: Chlorophyta – 8%, Charophyta – 6%, Cyanobacteria – 8%, Ochrophyta – 4% і Cryptophyta – 1%.

Показано, що фітоепіфітон досліджуваної гідроекосистеми характеризується просторовою гетерогенністю [300]. Так, на ділянці р. Прип'ять вище оз. Люб'язь таксономічне багатство фітоепіфітону нараховувало 30 в. в. т., включаючи номенклатурний тип виду, а чисельність і біомаса відповідно становили 322 тис. кл/10 $см^2$ і 0,388 мг/10 $см^2$. Індекс Шеннона за біомасою вказував на полідомінантну структуру домінуючого комплексу і складав 3,90 біт/мг (табл. 5.4).

Таблиця 5.4

Таксономічне багатство і кількісні характеристики фітоепіфітону в системі «річка – руслове озеро – річка», у річках Коростинка, Стохід та озері Омит у літній сезон 2009 р.

Річкові ділянки і руслові озера	*n*, в. в. т.	Cyanobacteria, %	Bacillariophyta, %	Charophyta, %	Chlorophyta, %	*N*, тис. кл/10 см^2	*B*, мг/10 см^2	H_B, біт/мг	Домінуючий комплекс
р. Прип'ять вище оз. Люб'язь	30	3	83	7	7	322	0,388	3,90	*Melosira varians* C.Agardh 19% *Eunotia bilunaris* (Ehrenberg) Schaarschmidt 14% *Epithemia adnata* (Kützing) Brébisson 10% *Closterium leibleinii* Kützing ex Ralfs 10%
р. Коростинка вище оз. Люб'язь	51	4	84	10	*	205	0,213	3,39	*Melosira varians* 27% *Cosmarium pseudopyramidatum* P. Lundell 19% *Eunotia bilunaris* 12% *Encyonema elginense* (Krammer) D.G.Mann 8%
оз. Люб'язь	62	2	87	6	3	578	0,865	3,76	*Eunotia monodon* Ehrenberg 20% *Melosira varians* 15% *Tabellaria fenestrata* (Lyngbye) Kützing 7% *Epithemia adnata* 7%
р. Прип'ять нижче оз. Люб'язь	18	*	99	*	*	87	0,074	3,29	*Melosira varians* 23% *Eunotia monodon* 18% *Fragilariforma virescens* (Ralfs) D.M.Williams & Round 14% *Eunotia bilunaris* 11%

Продовження табл. 5.4

Річкові ділянки і руслові озера	*n*, в. в. т.	Cyanobacteria, %	Bacillariophyta, %	Charophyta, %	Chlorophyta, %	*N*, тис. кл/10 см^2	*B*, мг/10 см^2	H_B, біт/мг	Домінуючий комплекс
р. Стохід, вище впадіння в р. Прип'ять	33	*	79	3	9	91	0,101	1,97	*Tribonema viride* Pascher 79% *Melosira varians* 5% *Eunotia monodon* 5%
р. Прип'ять вище оз. Нобель	33	*	97	*	2	194	0,234	3,29	*Cocconeis placentula* Ehrenberg 25% *Melosira varians* 14% *Encyonema elginense* 11% *Eunotial bilunaris* 10% *Eunotia monodon* 9%
оз. Нобель	65	*	95	3	2	3602	3,732	4,08	*Cymbella cymbiformis* C.Agardh 19% *Encyonema elginense* 12% *Gomphonema acuminatum* Ehrenberg 9% *Tabellaria flocculosa* (Roth) Kützing 6% *Cosmarium reniforme* (Ralfs) W.Archer 6%
оз. Омит	62	8	79	6	6	3905	0,277	3,36	*Epithemia turgida* (Ehrenberg) Kützing 12% *Fragilariforma virescens* 10% *Ulothrix aequalis* Kützing 9% *Ulothrix zonata* (F.Weber & Mohr) Kützing 9% *Epithemia adnata* 8%

Примітка. *n* – таксономічне багатство для ділянки в цілому; *N* – середня чисельність; *B* – середня біомаса; H_B – середній індекс Шеннона за біомасою; «*» – частка даного відділу менше 1%.

Для фітоепіфітону меліорованої р. Коростинка таксономічне багатство нараховувало 51 в. в. т. (включаючи номенклатурний тип виду) чисельність і біомаса відповідно складали 205 тис. кл/10 $см^2$ 0,213 мг/10 $см^2$, індекс Шеннона (H_B) – 3,39 біт/мг. Необхідно зауважити, що досить високе таксономічне багатство і індекс Шеннона, зареєстровані для фітоепіфітону р. Коростинка, підтверджують висновок, раніше сформульований для фітопланктону, про те, що в результаті інтенсивних біологічних процесів дренажні канали не є «мертвими водоймами», у яких відсутнє функціонування водоростей [51]. Аналогічну закономірність було встановлено і для меліорованих витоків р. Прип'ять, водоростеві угруповання планктону і обростань яких характеризувались значним таксономічним і кількісним різноманіттям, що вказує на процеси поступового природного відновлення антропогенно порушених річкових екосистем [143].

При переході від річки до руслового оз. Люб'язь спостерігалось зростання таксономічного багатства, чисельності і біомаси фітоепіфітону майже вдвічі, порівняно з ділянкою р. Прип'ять вище озера. Такі зміни в характеристиках фітоепіфітону пояснюються декількома причинами:

1) Зменшенням швидкості течії при переході від лотичних умов до лентичних;

2) Зміною гідрохімічних умов. Показано, що зміна гідрологічного режиму на озерній ділянці порівняно з річковою призводить до посилення внутрішньоводоймових гідрохімічних процесів, зниження мінералізації води та збільшення вмісту біогенних елементів [151];

3) Високим біопродукційним потенціалом і самоочисною здатністю за рахунок розвитку біоти. Так, за даними [300] біомаса фітопланктону на ділянці р. Прип'ять вище оз. Люб'язь складала 0,35 $г/м^3$, а в оз. Люб'язь зростала до 13,03 $г/м^3$. Відомо [140], що розвиток планктонних водоростей із біомасою до 40 $г/м^3$ – це повністю контрольований екосистемою процес, який призводить до формування високого біопродукційного потенціалу, інтенсифікації фотоаерації водної товщі, процесів самоочищення і до поліпшення якості води. Це підтверджується тим, що в оз. Люб'язь вміст розчинного кисню був удвічі

більшим (11,0 мг O_2/дм^3), ніж на ділянці р. Прип'ять вище озера (4,5 мг O_2/дм^3) [300]. Відповідно, значний біопродукційний потенціал, збалансованість продукційно-деструкційних процесів фітопланктону і висока якість води створюють сприятливі умови для вегетації гідробіонтів інших екологічних груп, у тому числі фітоепіфітону. При цьому біомаса фітопланктону 13,03 г/м^3 є не настільки високою, щоб створювати перешкоду для проникнення сонячної радіації у товщу води. Отже в системі «річка – руслове озеро – річка» не спостерігається явища «протифазності» фітопланктону і фітоепіфітону, яке було зареєстровано нами для Канівського водосховища чи для Водоймища-охолоджувача ЧАЕС.

На ділянці р. Прип'ять нижче оз. Люб'язь таксономічне багатство, чисельність і біомаса фітоепіфітону суттєво знижуються – до 18 в. в. т., 87 тис. кл/10 см^2 і 0,074 мг/10 см^2. Слід зазначити, що ці величини є не тільки меншими ніж в оз. Люб'язь, але й меншими, ніж на ділянці р. Прип'ять вище оз. Люб'язь (див. табл. 5.4). Одним із пояснень може бути те, що на ділянці річки вище озера відбувається уповільнення швидкості течії, а на ділянці нижче озера – навпаки, її прискорення з відповідним збільшенням турбулентності водних мас, а це в свою чергу призводить до посилення механічного й абразивного впливу на водорості обростань [244]. Цікаво, що структура домінуючого комплексу залишилась полідомінантною, про що свідчить індекс Шеннона (H_B = 3,29 біт/мг), хоча й нижчий, ніж на вищерозташованих ділянках.

Важливим є те, що закономірності просторового розподілу фітоепіфітону в системі «р. Прип'ять – оз. Люб'язь – р. Прип'ять» мали як спільності, так і відмінності з аналогічними закономірностями, встановленими для фітопланктону [300]. Спільною рисою було збільшення таксономічного багатства і кількісних показників водоростевих угруповань в оз. Люб'язь порівняно з річковою ділянкою вище озера. Проте було виявлено і суттєву відмінність. Так, на ділянці річки нижче озера кількість видів, чисельність і біомаса фітопланктону зберігались практично на тому ж рівні, що і в озері [300], а аналогічні показники фітоепіфітону значно зменшувались. Це пов'язано з тим, що фітопланктон

ділянки р. Прип’ять нижче озера формується під впливом фітостоку оз. Люб’язь, отже планктонним угрупованням системи властива континуальність. У той же час, організми фітоепіфітону через прикріплений спосіб життя характеризуються більшою інертністю, ніж вільноплаваючі планктонні організми, отже вплив фітостоку озера на фітоепіфітон нижчерозташованої ділянки річки є значно менш вираженим. Отже, угрупованням фітообростань системи властива більша просторова дискретність, ніж фітопланктону.

Необхідно підкреслити, що аналогічна закономірність просторової динаміки фітоепіфітону в системі «р. Прип’ять – оз. Люб’язь – р. Прип’ять» спостерігалась також наприкінці листопада 2009 р. Незважаючи на те, що видове багатство, чисельність і біомаса фітоепіфітону в цей період були дуже низькими, крива розподілу цих показників корелювала з аналогічною кривою для літнього сезону. Так, восени на ділянці р. Прип’ять вище оз. Люб’язь таксономічне багатство фітоепіфітону на очереті звичайному нараховувало 7 в. в. т., чисельність і біомаса відповідно складали 57 тис. кл/10 см^2 і 0,009 мг/10 см^2. В оз. Люб’язь фітоепіфітон був представлений 8 в. в. т., а його чисельність і біомаса порівняно з вищерозташованою лотичною ділянкою зросли більш ніж удвічі – до 132 тис. кл/10 см^2 і 0,022 мг/10 см^2. На річковій ділянці нижче озера якісні і кількісні показники фітоепіфітону знижувались до 5 в. в. т, 3 тис. кл/10 см^2 і 0,005 мг/10 см^2, тобто були навіть меншими, ніж на ділянці річки вище озера.

Повертаючись до літнього фітоепіфітону (див. табл. 5.4), зазначимо, що подібні закономірності характеризували розподіл фітоепіфітону в системі «р. Прип’ять – руслове оз. Нобель». На ділянці р. Прип’ять вище оз. Нобель таксономічне багатство, чисельність і біомаса фітоепіфітону становили 33 в. в. т., 194 тис. кл/10 см^2 і 0,234 мг/10 см^2 відповідно, індекс Шеннона (H_B) – 3,29 біт/мг. В оз. Нобель його таксономічне багатство зросло вдвічі – до 65 в. в. т., а кількісні показники – більш ніж на порядок – до 3602 тис. кл/10 см^2 і 3,732 мг/10 см^2. Індекс Шеннона перевищував 4 біт/мг.

Схожу тенденцію можна було спостерігати в системі «р. Стохід – заплавно-руслове оз. Омит». Так, якісні, кількісні показники і індекс Шеннона (H_B) фітоепіфітону в озері були вищими, ніж у річці (див. табл. 5.4).

Екологічне різноманіття. Враховуючи високе біотопічне різноманіття системи «річка – руслове озеро – річка», важливо також оцінити просторову динаміку екологічного різноманіття фітоепіфітону. З цією метою було проаналізовано, як змінюються частки типово-планктонних і типово-епіфітних видів по поздовжньому профілю гідроекосистеми (рис. 5.2).

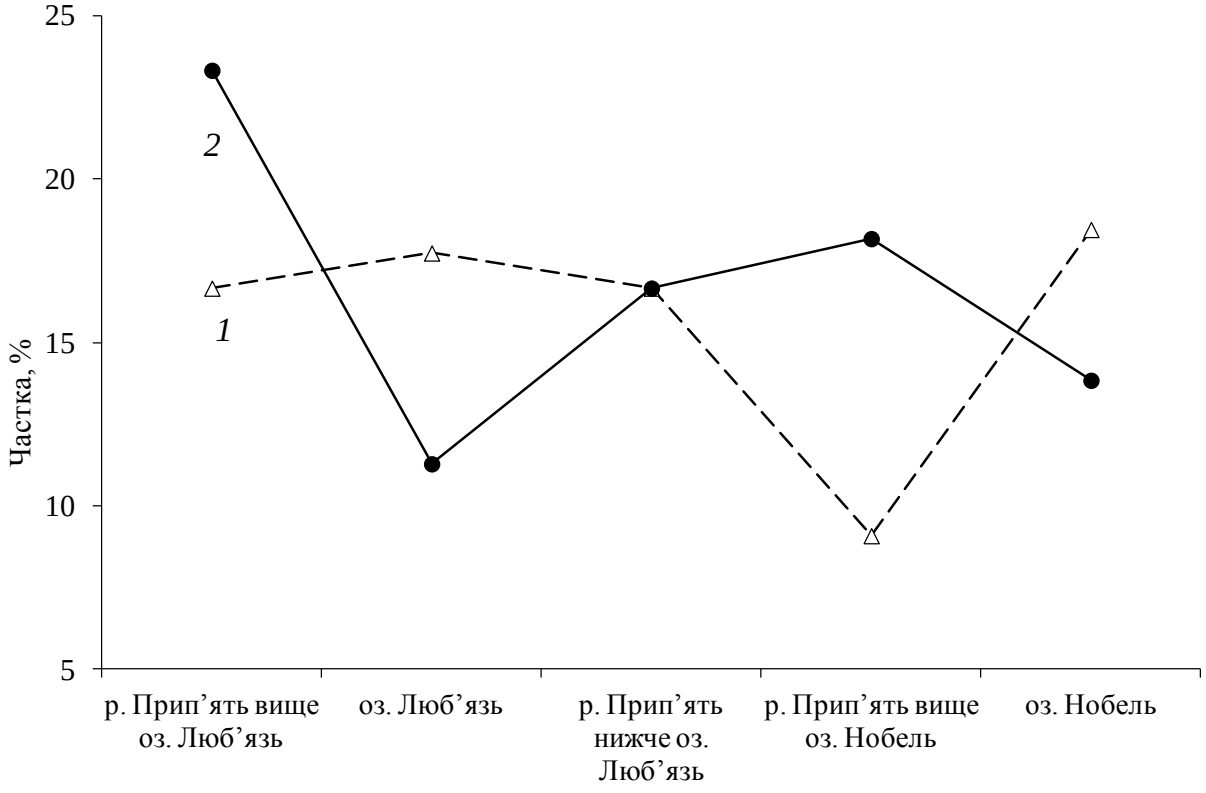


Рис. 5.2. Зміна частки типово-планктонних (*1*) і типово-епіфітних (*2*) видів у фітоепіфітоні в системі «річка – руслове озеро – річка».

На ділянці р. Прип'ять вище оз. Люб'язь частка типово-епіфітних видів перевищувала частку типово-планктонних. Це пояснюється тим, що швидкість течії тут досить висока і типово-епіфітні види, які характеризуються гетерополярною будовою і міцно прикріплюються до субстрату, мають більшу конкурентну перевагу в обростаннях. В оз. Люб'язь спостерігалась протилежна закономірність – частка планктонних форм перевищувала частку епіфітних форм.

Це зумовлено зменшенням швидкості течії і осіданням планктонних форм із товщі води.

На ділянці р. Прип'ять нижче оз. Люб'язь частка типово-епіфітних форм знову зростала і практично дорівнювала частці типово-планктонних форм. Вище оз. Нобель частка типово-епіфітних видів продовжувала зростати і перевищила частку типово-планктонних форм. Однак в оз. Нобель відбувалась перебудова структури фітоепіфітону зі збільшенням частки планктонних видів і зменшенням – епіфітних, тобто структура фітоепіфітону була аналогічною такій в оз. Люб'язь. Таким чином, із вищенаведеного рис. 5.2 чітко можна спостерігати просторову дискретність, зумовлену різноманіттям гідрологічних умов у системі «річка – руслове озеро – річка». У лотичних умовах у фітоепіфітоні переважають типово-епіфітні види, які мають конкурентну перевагу за високої швидкості течії. У той же час, у лентичних умовах суттєво зростає роль типово-планктонних видів, які осідають на поверхню вищих водяних рослин із товщі води.

Незважаючи на чіткі ознаки просторової дискретності фітоепіфітону в системі «річка – руслове озеро – річка», встановлено і його континуальність, яка проявилась у структурі домінуючого комплексу. Так, із табл. 5.4 видно, що ділянка не відзначалась специфічним складом видів-домінантів, серед якого були б відсутні види з інших ділянок системи. Одним із пояснень такої континуальності можуть бути кліматичні і гідрохімічні особливості, спільні для Поліського регіону України, зокрема високий вміст заліза і низький рівень pH у водоймах і водотоках регіону, що пояснюється значною заболоченістю водозбору. Даний висновок підтверджується присутністю в домінуючому комплексі діатомей із роду *Eunotia* та харових водоростей з родів *Cosmarium, Closterium*, які як правило розвиваються у водних екосистемах із низьким показником pH.

Ще одним поясненням може бути низький рівень антропогенного впливу на водні екосистеми Верхньої Прип'яті, що пов'язано з їх розташуванням у межах НПП «Прип'ять-Стохід» [150]. Це підтверджується знаходженням у домінуючому комплексі таких видів діатомових водоростей як *Tabellaria fenestrata, T. flocculosa, Fragilariforma virescens*, які належать до *χ*- та *o*-сапробів. Відповідно

індекс сапробності Пантле–Букк у модифікації Сладечека в середньому для екосистеми Верхньої Прип’яті складає 1,35±0,10.

Цікаво, що подібний склад домінуючого комплексу спостерігався також і в озерах льодовикового походження, гідрологічно не пов’язаних із річками Прип’ять, Стохід та їхніми заплавно-русловими озерами. Зокрема, в оз. Ніговищі домінували *Cocconeis placentula, Eunotia monodon, Gomphonema acuminatum, Tabellaria fenestrata, Ulothrix zonata,* а в оз. Сосне – *Epithemia turgida, Fragilariforma virescens, Tabellaria fenestrata, Tabellaria flocculosa, Oedogonium sp.* [149].

Оцінка якості води в системі «річка – руслове озеро – річка». Оцінку якості води в системі «річка – руслове озеро – річка» проводили за трьома діатомовими індексами:

– за трофічним діатомовим індексом (TDI_B) [225];

– за індексом органічного забруднення (IS_B) [321];

– за індексом кисневого режиму (IO_B) [321];

Трофічний діатомовий індекс змінювався від 1,82 до 2,64 і був значно нижчим, ніж у водосховищах дніпровського каскаду і Водоймищі-охолоджувачі ЧАЕС (див. Розділ 3, Розділ 7). Максимуми цього індексу зареєстровано для меліорованої річки Коростинка (2,64), а також для ділянок р. Прип’ять вище оз. Люб’язь (2,53) та Нобель (2,45) (рис. 5.3). Найнижчі його величини спостерігались в оз. Люб’язь (1,82), а також на ділянці р. Прип’ять нижче оз. Люб’язь (2,17).

Діатомовий індекс органічного забруднення коливався від 1,74 (в оз. Нобель) до 2,38 (у р. Коростинка), тобто від олігосапробної до β-мезосапробної зони [321] (див. рис. 5.3). Із наведеного графіка чітко видно, що суттєве зниження цього індексу (тобто суттєве поліпшення якості води) спостерігається в заплавно-руслових озерах Люб’язь (1,88) та Нобель (1,74), порівняно з ділянками р. Прип’ять вище даних озер (2,17 і 2,06 відповідно). Важливим є те, що низька величина цього індексу зберігається і на ділянці р. Прип’ять нижче оз. Люб’язь (1,83). Це підтверджує раніше сформульований

висновок про оздоровчий вплив заплавно-руслових озер на екосистему р. Прип’ять, зумовлений інтенсифікацією процесів самоочищення та поліпшенням якості води [51].

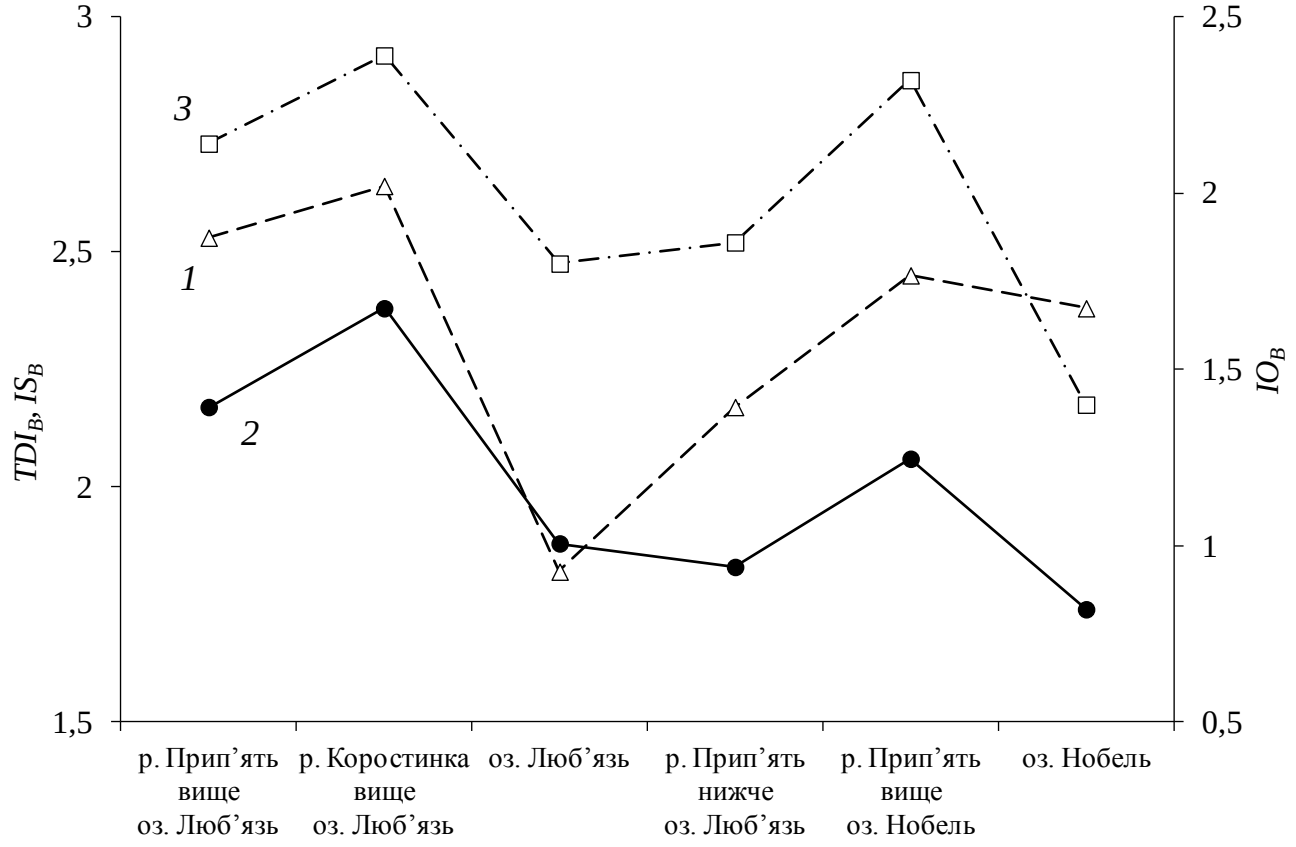


Рис. 5.3. Просторова динаміка якості води в системі «річка – руслове озеро – річка» за трофічним діатомовим індексом (TDI_B, *1*), діатомовим індексом органічного забруднення (IS_B, *2*) та індексом кисневого режиму (IO_B, 3) фітоепіфітону.

Аналогічний просторовий розподіл був характерний для індексу кисневого режиму. У цілому індекс коливався від 1,40 (в оз. Нобель) до 2,39 (у р. Коростинка), що відповідає водним екосистемам з високим вмістом розчинного кисню (75–100%) [321] (див. рис. 5.3). Графік показує, що найоптимальніший кисневий режим спостерігався в озерах Люб’язь і Нобель, а також на ділянці р. Прип’ять нижче оз. Люб’язь. Це свідчить про те, що в озерах більш інтенсивно протікають процеси фотосинтетичної аерації, ніж на вищерозташованих ділянках р. Прип’ять, що зумовлено більшою біомасою водоростевих угруповань (як

планктону, так і епіфітону) в озерах. Щодо р. Прип’ять нижче оз. Люб’язь – біомаса фітоепіфітону на цій ділянці є низькою, проте оптимальний кисневий режим формується завдяки фітопланктостоку з озера.

Отже, аналіз просторової динаміки низки наведених діатомових індексів у системі «річка – руслове озеро – річка» показав, що найгірша якість води притаманна антропогенно зміненій р. Коростинка. У той же час, найкраща якість води спостерігається в заплавно-руслових озерах Люб’язь та Нобель і на ділянці р. Прип’ять нижче оз. Люб’язь. Це свідчить про оздоровчий вплив руслових озер на екосистему річки, що раніше було встановлено для фітопланктону [51].

Оцінка ступеню замулення в системі «річка – руслове озеро – річка». Ступінь замулення ділянок системи «річка – руслове озеро – річка» було оцінено за часткою рухливих форм діатомових водоростей (сумарною часткою родів *Navicula, Nitzschia, Surirella*) у біомасі фітоепіфітону. Представники цих родів можуть вільно пересуватись по поверхні мулу, тому вважається, що збільшення їхньої частки в обростаннях твердих субстратів свідчить про замулення водного об’єкту. Цей показник використовується в світовій практиці поряд із іншими біологічними показниками екологічного стану водних екосистем [187, 189, 238, 262].

Встановлено, що на ділянках досліджуваної системи «річка – руслове озеро – річка» частка рухливих видів у біомасі фітоепіфітону змінювалась від 3% до 12% (рис. 5.4).

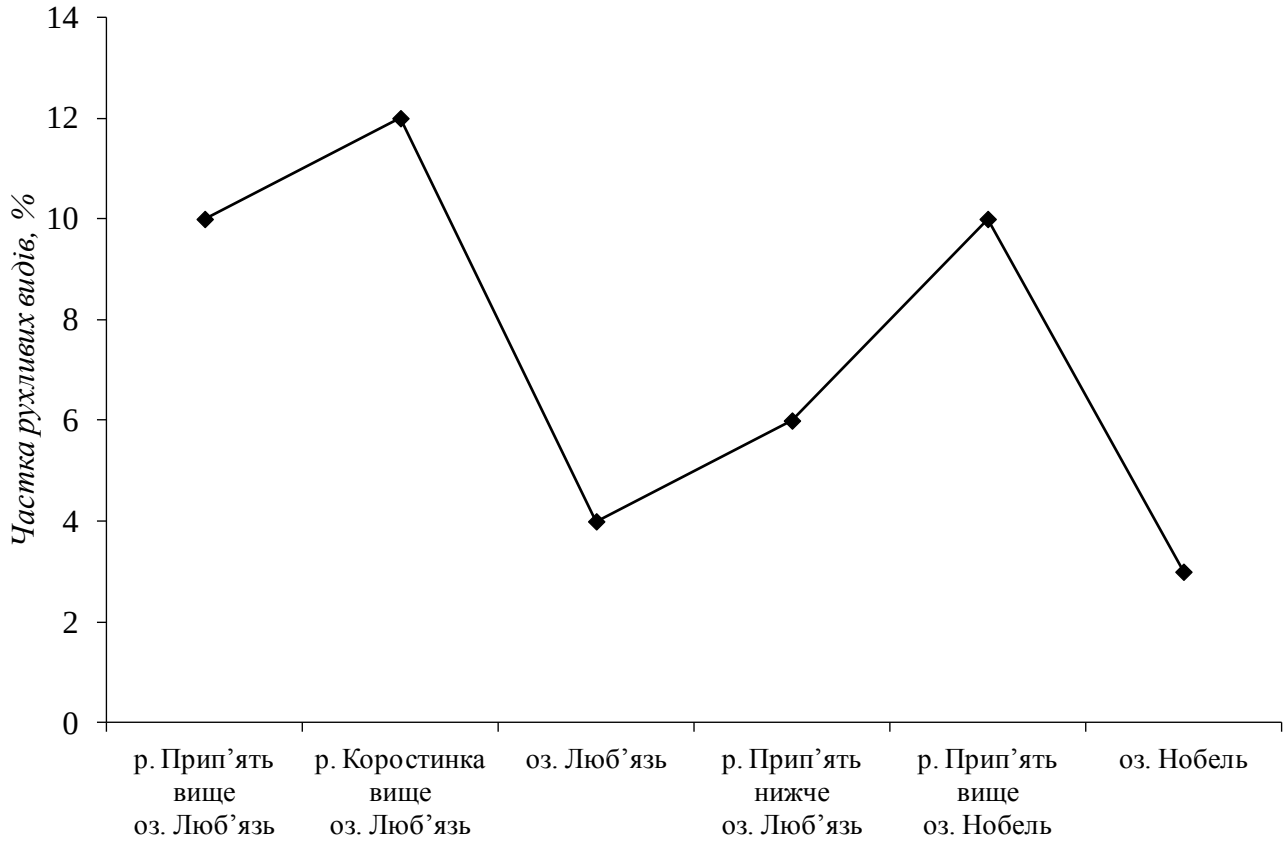


Рис. 5.4. Оцінка ступеню замулення в системі «річка – руслове озеро – річка» за часткою рухливих видів у фітоепіфітоні.

Найбільшу частку рухливих видів (12%) зареєстровано в антропогенно зміненій р. Коростинка, а це свідчить, що річці притаманний найбільший ступінь замулення. Найменшою часткою рухливих видів характеризувався фітоепіфітон озер Люб'язь та Нобель – 4% і 3% відповідно, отже, рівень замулення в озерах є найнижчим. Однією з причин низького рівня замулення в озерах може бути заростання мілководь повітряно-водяною рослинністю, яка захищає береги озер від розмивання під дією хвиль. Крім того, це може пояснюватись високою інтенсивністю процесів самоочищення в озерах і збалансованістю продукційно-деструкційних процесів. Також звертає на себе увагу той факт, що на ділянці р. Прип'ять нижче оз. Люб'язь частка рухливих видів у фітоепіфітоні є майже вдвічі меншою, ніж на ділянці річки вище озера. Це є ще одним підтвердженням оздоровчого впливу руслових озер на екосистему р. Прип'ять [151].

Таким чином, встановлено, що просторовому розподілу фітоепіфітону в системі «річка – руслове озеро – річка» властиві ознаки як дискретності, так і континуальності.

Дискретність проявилась у збільшенні таксономічного багатства, чисельності, біомаси фітоепіфітону в русловому озері Люб'язь порівняно з вищерозташованою ділянкою річки. Це зумовлено зменшенням швидкості течії, зміною гідрохімічних умов та високим біопродукційним потенціалом і збалансованістю продукційно-деструкційних процесів фітопланктону. На ділянці р. Прип'ять нижче оз. Люб'язь таксономічне багатство, чисельність і біомаса фітоепіфітону суттєво знижуються, що пояснюється збільшенням швидкості течії при переході від лентичних умов до лотичних.

Аналогічна закономірність встановлена для озера Нобель. Так, в озері Нобель, порівняно із вищерозташованою ділянкою р. Прип'ять, таксономічне багатство фітоепіфітону збільшується майже вдвічі, а його кількісні показники – майже на порядок. Суттєво зростає і індекс Шеннона (H_B).

Іншим проявом дискретності в системі «річка – руслове озеро – річка» є переважання типово-епіфітних видів у лотичних умовах (ділянки р. Прип'ять) і типово-планктонних видів у лентичних умовах (озера Люб'язь і Нобель).

Континуальність проявилась у структурі домінуючого комплексу. Це може пояснюватись гідрохімічними особливостями, спільними для Поліського регіону України, зокрема низьким рівнем pH у водоймах і водотоках регіону, що підтверджується присутністю в домінуючому комплексі представників родів *Eunotia, Closterium, Cosmarium*. Ще однією причиною є низький рівень антропогенного впливу на водні екосистеми НПП «Прип'ять-Стохід», на користь чого свідчить присутність у домінуючому комплексі χ- та *o*-сапробів.

Оцінка якості води за діатомовими індексами фітоепіфітону показала, що руслові озера Люб'язь та Нобель і ділянка р. Прип'ять нижче оз. Люб'язь характеризуються кращою якістю води і меншим ступенем замулення, ніж інші ділянки гідроекосистеми. Це свідчить про оздоровчий вплив руслових озер на екосистему річки, що раніше було встановлено для фітопланктону.

5.4. Особливості розподілу фітоепіфітону в системі «лотичні умови – лентичні умови» в головному та внутрішньокаскадному дніпровських водосховищах

Київське водосховище. Таксономічний і флористичний склад. Фітоепіфітон головного в каскаді Київського водосховища вивчався нами в літні сезони 2008–2009, 2011–2016 рр. у рамках комплексних експедицій Інституту гідробіології НАН України. Узагальнення натурних даних, отриманих упродовж цього періоду, показало, що на сьогодні таксономічний склад фітоепіфітону представлений 410 в. в. т. водоростей із 8 відділів (табл. 5.5). Основу таксономічного складу формують Bacillariophyta (38%), Chlorophyta (27%), Cyanobacteria (14%), Charophyta (11%). Аналіз літературних даних показав, що аналогічне співвідношення відділів у флористичній структурі фітоепіфітону Київського водосховища було зареєстровано іншими дослідниками в літні сезони 2010–2013 рр. [229].

Найбільше таксономічне багатство водоростей обростань спостерігалось у річково-озерній частині водосховища (315 в. в. т., включаючи номенклатурний тип виду), а найменше – у річковій частині (160) (див. табл. 5.5). Такий характер просторового розподілу фітоепіфітону зумовлений низкою екологічних чинників:

1. Зниженням швидкості течії при переході від лотичних умов (річкова частина) до лотично-лентичних умов (річково-озерна частина).

Таблиця 5.5

Дискретність і континуальність таксономічного і флористичного складу фітоепіфітону різних рослинних субстратів Київського водосховища (за даними 2008–2016 рр.)

Відділи	Річкова частина (*n* = 23)				Річково-озерна частина (*n* = 76)				Озерна частина (*n* = 50)				**Усього по водосховищу**
	повітряно-водяні	з плаваючим листям	занурені	**усього**	повітряно-водяні	з плаваючим листям	занурені	**усього**	повітряно-водяні	з плаваючим листям	занурені	**усього**	
Cyanobacteria	6 10	11 10	7 7	**15 9**	20 12	35 15	31 14	**42 13**	21 13	22 16	44 18	**50 17**	**58 14**
Bacillariophyta	35 58	61 57	63 62	**85 53**	92 53	114 48	98 43	**130 41**	81 50	68 49	107 43	**124 41**	**158 38**
Cryptophyta	1 2	1 1	2 2	**3 2**	2 1	4 2	6 3	**6 2**	2 1	2 1	5 2	**5 2**	**7 2**
Miozoa	–	–	1 1	**1 1**	1 1	2 1	1 *	**2 1**	2 1	1 1	1 *	**3 1**	**4 1**
Ochrophyta	1 2	1 1	2 2	**3 2**	7 4	8 3	8 4	**15 5**	5 3	5 4	4 2	**8 3**	**18 5**
Charophyta	–	4 4	5 5	**9 6**	7 4	20 8	28 12	**35 11**	15 9	5 4	21 8	**27 9**	**46 11**
Chlorophyta	16 27	28 26	21 21	**42 26**	41 24	54 23	52 23	**80 25**	35 22	34 24	62 25	**79 26**	**110 27**
Euglenozoa	1 2	1 1	–	**2 1**	3 2	3 1	4 2	**5 2**	–	2 1	4 2	**5 2**	**9 2**
Σ	60 100	107 100	101 100	**160 100**	173 100	240 100	228 100	**315 100**	161 100	139 100	248 100	**301 100**	**410 100**

Примітка. Над рискою – кількість видів і внутрішньовидових таксонів даного відділу, під рискою – частка даного відділу від загальної кількості видів і внутрішньовидових таксонів; «*» – частка відділу менше 1%; *n* – кількість проб.

2. Річково-озерна частина водосховища є екотонною зоною, де відбувається перехід від лотичних умов до лентичних, що суттєво збільшує біотопічне різноманіття. Це підтверджує те, що екотонним зонам притаманне максимальне біорізноманіття.

3. На формування таксономічного багатства водоростей річково-озерної частини водосховища значний вплив здійснює фітостік р. Тетерів.

Континуальність флористичного складу проявилась у тому, що на всіх ділянках водосховища домінуючими відділами виступають Cyanobacteria, Bacillariophyta і Chlorophyta. У той же час, на фоні континуальності спостерігалась дискретність, яка проявилась у зміні в співвідношенні цих провідних відділів. Так, частка діатомових водоростей у річковій частині водосховища складала 53%, а в озерно-річковій та озерній частинах зменшувалась до 41%. У той же час, значно підвищувалась частка синьозелених водоростей – від 9% у річковій частині до 13% у річково-озерній і 17% в озерній частині.

Це пояснюється тим, що зниження швидкості течії є сприятливим чинником для розвитку синьозелених водоростей [23, 155]. Крім того, в озерній частині водосховища в період «цвітіння» води може відбуватись осідання типово планктонних форм синьозелених водоростей. Це підтверджується тим, що в епіфітоні озерної частини водосховища зареєстровані типово планктонні види з родів *Dolichospermum, Aphanizomenon, Microcystis, Merismopedia, Chroococcus.* У той же час діатомові водорості, особливо з родів *Cymbella, Gomphonema, Achnanthes, Cocconeis, Rhoicosphenia,* представники яких міцно прикріплюються до поверхні субстрату, отримують конкурентну перевагу в умовах високої швидкості течії на річковій ділянці.

Найбільше багатство харових водоростей спостерігалось у річково-озерній частині водосховища, що може пояснюватись впливом р. Тетерів, водозбірна територія якого є значно заболоченою.

Інтерес представляє порівняння результатів наших досліджень з даними, отриманими на інших рівнинних водосховищах Євразійського континенту. За літературними даними, таксономічне багатство водоростей обростань різних

субстратів у деяких рівнинних водосховищах (на Волзі, Єнісеї, Ангарі, Обі тощо) складає від 88 до 402 в. в. т. (включаючи номенклатурний тип виду) (табл. 5.6).

Таблиця 5.6

Таксономічне багатство водоростей обростань крупних рівнинних водосховищ Євразійського континенту [113]

Водосховище	Субстрат	В.в.т.	Cyanobacteria, %	Bacillariophyta, %	Chlorophyta + Charophyta, %	Посилання
Водосховища Верхньої Волги	вищі водяні рослини, галька	159	11	57	28	[32]
Рибинське водосховище (Волга)	дерев'яні бруски, предметне скло	402	12	65	18	[32]
	вищі водяні рослини, галька	153	19	41	35	[89]
Іванківське водосховище (Волга)	вищі водяні рослини	144	18	28	46	[65]
Красноярське водосховище (Єнісей)	твердий субстрат	88	10	59	28	[24]
Район формування Богучанського водосховища (Ангара)	бакени, дерево, предметне скло	130	22	53	25	[163]
Верхня Обь включно з Новосибірським водосховищем	бакени, опори мостів, дерево	211	*	78	*	[74]
Зейське водосховище (Зея – лівий доплив Амура)	каміння і гілки дерев	207	5	42	46	[88]
Київське водосховище (Дніпро)	вищі водяні рослини	410	14	38	38	наші дані

Примітка. «*» – дані відсутні. Наші дані по Київському водосховищу оновлено за матеріалами 2015 і 2016 рр.

Домінують переважно діатомові водорості, а субдомінантами виступають зелені й синьозелені. Отже, можна стверджувати, що різноманіття фітоепіфітону

Київського водосховища є високим, а його структура (діатомово-зелено-синьозелена) є типовою для фітообростань крупних рівнинних водосховищ Євразійського континенту [113].

Видове багатство проб фітоепіфітону коливалось у широких межах – від 2 до 71 в. в. т., і в середньому по водосховищу складало 31±2. У річковій частині цей показник змінювався від 3 до 41 в. в. т. і в середньому становив 20±2 в. в. т., у річково-озерній частині – від 2 до 74 в. в. т. (у середньому 35±2 в. в. т.) і в озерній частині – від 9 до 56 в. в. т. (у середньому 30±1 в. в. т.). Таким чином, найбільше видове багатство фітоепіфітону спостерігалось у річково-озерній частині, а найменше – у річковій.

Індекс Шеннона (H_B) коливався від 0,10 до 4,38 біт/мг і в середньому по водосховищу дорівнював 2,61±0,08 біт/мг, а це вказує на те, що структура домінуючого комплексу переважно була полідомінантною. У річковій частині водосховища індекс Шеннона змінювався від 0,71 до 3,79 біт/мг і в середньому дорівнював 2,22±0,20 біт/мг, у річково-озерній частині коливався в межах 0,10–4,38 біт/мг (у середньому 2,70±0,12 біт/мг) і в озерній – від 0,59 до 4,38 біт/мг (у середньому 2,66±0,12 біт/мг). Отже, спостерігалась тенденція до збільшення цього показника при переході від річкової частини до річково-озерної та озерної.

Подібність видового складу. Ступінь подібності видового складу фітоепіфітону рослин різних екологічних груп і різних частин Київського водосховища було оцінено за допомогою коефіцієнта Серенсена (K_S). Встановлено, що водоростеві угруповання в межах однієї частини водосховища характеризувались вищим рівнем подібності, ніж у межах однієї екологічної групи рослин [113]. Наприклад, якщо розглядати певну частину водосховища, зокрема річково-озерну, то K_S для обростань занурених рослин і рослин із плаваючим листям становить 0,74, для обростань занурених рослин і повітряно-водяних рослин – 0,68 і для обростань повітряно-водяних рослин і рослин із плаваючим листям – 0,70.

У той же час, якщо розглядати фітоепіфітон лише на одній екологічній групі рослин, наприклад, на рослинах із плаваючим листям, то K_S між річковою і

річково-озерною частиною становить 0,51, між річково-озерною і озерною частиною – 0,59, і між річковою і озерною частиною – 0,48. Аналогічна закономірність спостерігалась і для занурених рослин: K_S між річковою і річково-озерною частиною становить 0,58, між річково-озерною і озерною частиною – 0,68, і між річковою і озерною частиною – 0,50. На основі отриманих даних проведено кластерний аналіз видової подібності фітоепіфітону рослин різних екологічних груп і різних частин Київського водосховища (рис. 5.5).

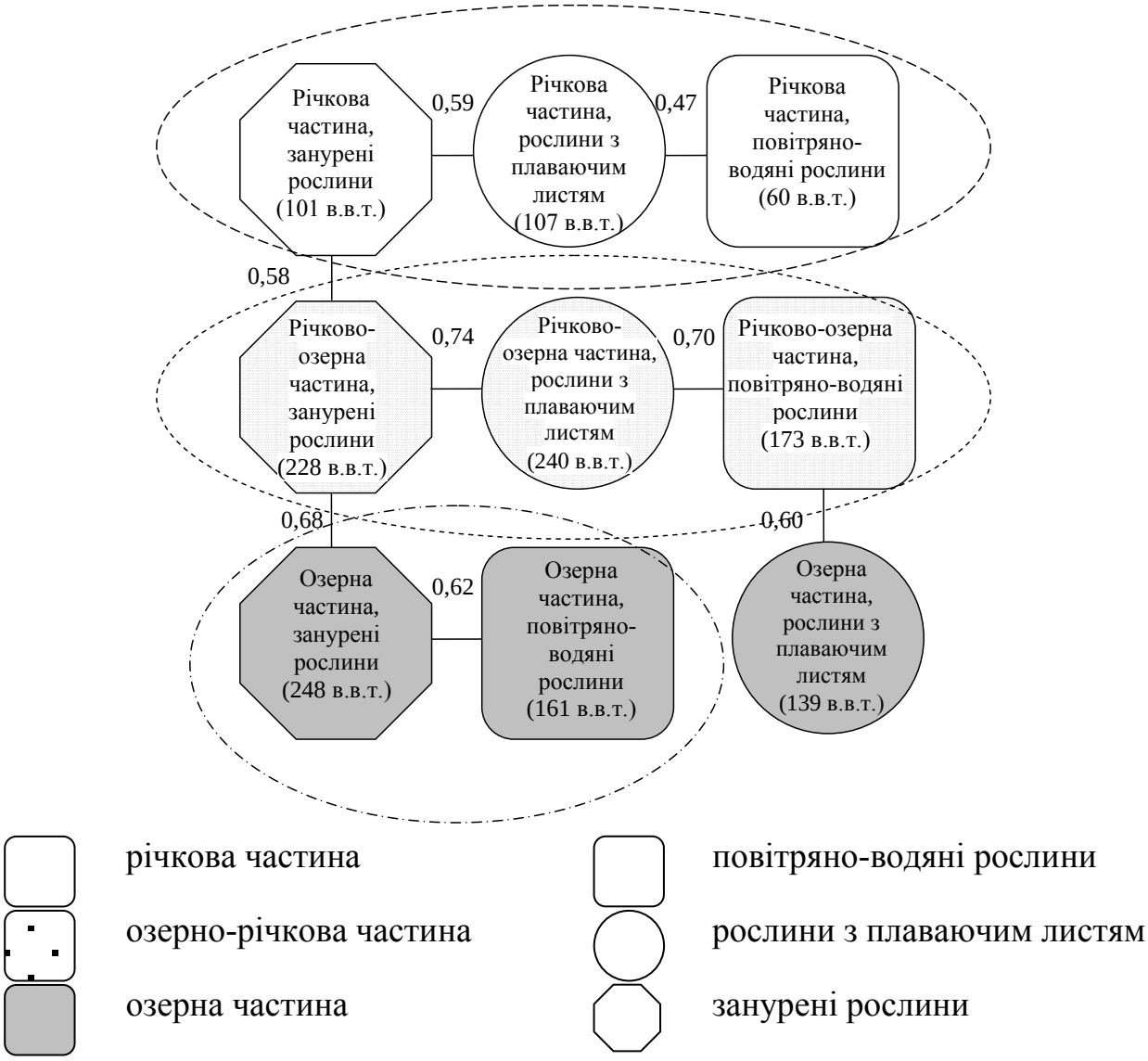


Рис. 5.5. Дендрограма подібності видового складу фітоепіфітону рослин різних екологічних груп і різних частин Київського водосховища за коефіцієнтом Серенсена[1].

[1] Дендрограму побудовано вручну за методом найближчого кореляційного шляху [139].

Із рисунку чітко видно, що дендрограма розділилась на три кластери:

1) річкова частина;

2) річково-озерна частина;

3) озерна частина.

При цьому порядок розміщення цих трьох кластерів на дендрограмі відповідає їхньому географічному розташуванню, а отже це вказує на континуальність (поступові зміни) видового складу фітоепіфітону по поздовжньому профілю Київського водосховища.

Важливим є те, що водоростеві угруповання об'єднуються в кластери не за екологічними групами рослин-субстратів, а за частинами водосховища. Тобто фітообростанням, які вегетують в спільних гідрологічних умовах, але на рослинах різних екологічних груп, притаманний вищий ступінь подібності, ніж фітообростанням, які розвиваються на одній екологічній групі рослин, але в різних гідрологічних умовах. Отже, на фоні континуальності фітоепіфітону проявляється дискретність, зумовлена відмінностями у гідрологічному режимі різних ділянок водосховища. Можна стверджувати, що у формуванні дискретності фітоепіфітону гідрологічні умови (лотичні або лентичні) відіграють важливішу роль, ніж екологічна група рослин-субстратів.

Кількісні характеристики. Дискретність кількісного розвитку фітоепіфітону Київського водосховища проаналізовано на прикладі літніх сезонів 2008–2014 рр. [113]. Узагальнення багаторічних натурних даних щодо біомаси водоростей обростань на домінуючих видах вищих водяних рослин показало, що біомаса водоростей змінювалась у широкому діапазоні навіть у межах одного виду рослини-субстрату (табл. 5.7, 5.8).

Необхідність наведення чисельності і біомаси фітоепіфітону як на одиницю маси, так і на одиницю площі рослин-субстратів зумовлена тим, що різні види рослин характеризуються різною величиною відношення площі поверхні до маси (*S/m*). Найменша величина *S/m*-співвідношення притаманна повітряно-водяним рослинам із циліндричними стеблами, більша величина – рослинам із плаваючим

листям, і найбільша – зануреним рослинам, особливо тим, які мають тонко-розсічені листкові пластинки.

Згідно з нашими розрахунками, відношення *S/m* для очерету звичайного в середньому складає 12 см^2/г сирої маси рослин (30 см^2/г АСМ), для рогозу вузьколистого – 19 см^2/г сирої маси (48 см^2/г АСМ), для глечиків жовтих – 27 см^2/г сирої маси (135 см^2/г АСМ), для водяного горіху плаваючого – 24 см^2/г сирої маси (120 см^2/г АСМ), а для рдесника пронизанолистого – 62 см^2/г сирої маси (620 см^2/г АСМ)

Таблиця 5.7

Розподіл біомаси фітоепіфітону на рослинах різних екологічних груп у Київському водосховищі на одиницю площі рослин-субстратів (узагальнені дані за 2008–2014 рр.) [113]

Рослини-субстрати	Біомаса фітоепіфітону, мг/10 см^2			
	Річкова частина	Річково-озерна частина	Озерна частина	Середня по водосховищу
Очерет звичайний	0,18*	0,01–0,14 0,07±0,07	0,02–1,73 0,61±0,22	0,01–1,73 0,47±0,17
Рогіз вузьколистий	0,01–0,09 0,04±0,02	0,05–8,00 1,55±0,94	2,50*	0,01–8,03 1,16±0,60
У середньому по повітряно-водяних рослинах	0,01–0,18 0,07±0,03	0,01–8,00 1,26±0,76	0,02–2,50 0,82±0,29	0,01–8,00 0,84±0,34
Глечики жовті	0,01–0,36 0,12±0,07	0,01–10,04 1,14±0,56	0,01–0,08 0,04±0,04	0,01–10,04 0,82±0,39
Водяний горіх плаваючий	0,07–0,47 0,28±0,07	0,41–4,05 1,60±0,49	0,20–0,91 0,49±0,13	0,07–4,10 0,89±0,25
У середньому по рослинах із плаваючим листям	0,01–0,47 0,19±0,05	0,01–10,04 1,27±0,42	0,01–0,91 0,36±0,12	0,01–10,04 0,85±0,25
Рдесник пронизанолистий	–	0,14–2,04 1,06±0,35	0,10–2,80 0,88±0,21	0,10–2,80 0,92±0,18
У середньому по занурених рослинах	–	0,14–2,04 1,06±0,35	0,10–2,80 0,88±0,21	0,10–2,80 0,92±0,18
У середньому по всіх рослинах	0,01–0,47 0,16±0,04	0,01–10,04 1,24±0,32	0,01–2,80 0,74±0,14	0,01–10,04 0,86±0,16

Примітка. Тут і в табл. 5.8: «*» – відібрано лише одну пробу; «–» – проби не відбирали.

Таблиця 5.8

Розподіл біомаси фітоепіфітону на рослинах різних екологічних груп у Київському водосховищі на одиницю сирої і абсолютно сухої маси рослин-субстратів (узагальнені дані за 2008–2014 рр.) [113]

Рослини-субстрати	Річкова частина		Річково-озерна частина		Озерна частина		У середньому	
	B, мг/г сирої маси	*B*, мг/г АСМ	*B*, мг/г сирої маси	*B*, мг/г АСМ	*B*, мг/г сирої маси	*B*, мг/г АСМ	*B*, мг/г сирої маси	*B*, мг/г АСМ
Очерет звичайний	0,23*	0,57*	0,01–0,18 0,09±0,08	0,01–0,45 0,23±0,22	0,03–2,16 0,76±0,27	0,08–5,40 1,90±0,68	0,01–2,16 0,59±0,21	0,01–5,40 1,47±0,54
Рогіз вузьколистий	0,02–0,18 0,08±0,04	0,04–0,45 0,20±0,09	0,10–15,39 2,98±1,80	0,25–38,48 7,45±4,50	4,82*	12,04*	0,01–15,39 2,23±1,16	0,04–38,48 5,58±2,91
У середньому по повітряно-водяних рослинах	0,02–0,23 0,11±0,04	0,04–0,57 0,28±0,10	0,01–15,39 2,40±1,47	0,01–38,48 6,00±3,68	0,03–4,82 1,21±0,51	0,08–12,04 3,02±1,28	0,01–15,39 1,48±0,65	0,01–38,48 3,70±1,62
Глечики жовті	0,03–0,97 0,33±0,18	0,16–4,85 1,67±0,89	0,01–27,15 3,08±1,50	0,06–135,74 15,42±7,51	0,02–0,21 0,12±0,10	0,08–1,06 0,58±0,49	0,01–27,15 2,22±1,06	0,06–135,74 11,10±5,32
Водяний горіх плаваючий	0,17–1,15 0,68±0,16	0,87–5,73 3,42±0,81	1,00–9,88 3,91±1,19	5,02–49,42 19,55±5,95	0,49–2,22 1,19±0,33	2,44–11,08 5,95±1,63	0,17–9,88 2,16±0,60	0,87–49,42 10,80±3,02
У середньому по рослинах з плаваючим листям	0,03–1,15 0,49±0,13	0,16–5,73 2,46±0,64	0,01–27,15 3,31±1,12	0,06–135,74 16,57±5,60	0,02–2,22 0,88±0,30	0,08–11,08 4,42±1,50	0,01–27,15 2,20±0,68	0,06–135,74 10,99±3,40
Рдесник пронизанолистий	–	–	0,87–12,74 6,61±2,19	8,69–127,43 66,15±21,89	0,64–17,53 5,51±1,34	6,36–175,29 55,10±13,42	0,64–17,53 5,79±1,12	6,35–175,29 57,86±11,22
Кушир занурений	0,48–6,09 3,29±2,81	4,80–60,98 32,89±28,09	1,20–21,28 6,67±3,72	11,96–212,78 66,63±37,21	–	–	0,48–21,28 5,70±2,71	4,80–212,78 56,99±27,12
У середньому по занурених рослинах	0,48–6,09 3,29±2,81	4,80–60,98 32,89±28,09	0,87–21,28 6,64±2,04	8,69–212,78 66,39±20,35	0,64–17,53 5,51±1,34	6,36–175,29 55,10±13,42	0,48–21,28 5,76±1,06	4,80–212,78 57,63±10,59

При розрахунку на 1 г сирої маси рослин-субстратів біомаса фітоепіфітону на занурених рослинах була майже в 5 разів вища, ніж на повітряно-водяних (1,48 і 5,76 мг/г сирої маси відповідно), а при розрахунку на 1 г абсолютно сухої маси – більш ніж у 10 разів (3,70 і 57,63 мг/г сирої маси відповідно) (див. табл. 5.8). Це пояснюється тим, що занурені рослини характеризуються більшою величиною *S/m*, ніж повітряно-водяні.

У той же час, при розрахунку на 10 $см^2$ рослини-субстрату, біомаса фітоепіфітону на рослинах різних екологічних груп достовірно не відрізнялась. Так, у середньому по водосховищу біомаса фітообростань на повітряно-водяних рослинах складала 0,84 мг/10 $см^2$, на рослинах із плаваючим листям – 0,85 мг/10 $см^2$ і на занурених – 0,92 мг/10 $см^2$ (див. табл. 5.7).

Порівняння біомаси фітоепіфітону в різних частинах Київського водосховища дозволило встановити його просторову дискретність. Так, у річково-озерній і озерній частинах біомаса водоростей обростань, незважаючи на її значні коливання, була достовірно вищою, ніж у річковій частині. Наприклад, на повітряно-водяних рослинах у річковій частині біомаса фітоепіфітону складала 0,07±0,03 мг/10 $см^2$, у річково-озерній частині – 1,26±0,76 мг/10 $см^2$, і в озерній частині – 0,82±0,29 мг/10 $см^2$ (див. табл. 5.4). Це пояснюється зниженням швидкості течії при переході від лотичних умов до лентичних [113, 115].

Звертає на себе увагу, що в озерній частині біомаса фітоепіфітону є дещо нижчою, порівняно з річково-озерною. Це можна пояснити наступним:

1. Мілководдя озерної частини в основному є прирусловими і знаходяться під значним вітро-хвильовим впливом, на відміну від притерасних чи приострівних мілководь річково-озерної частини, які більш захищені від вітру і хвиль.

2. В озерній частині водосховища в літній сезон спостерігається найбільш інтенсивне «цвітіння» води, а на мілководдях часто відмічаються явища нагону синьозелених водоростей із відповідним екрануванням товщі води.

Оцінка запасів фітоепіфітону. На основі отриманих даних нами було оцінено запаси фітоепіфітону Київського водосховища [113] (табл. 5.9).

Таблиця 5.9

Запаси біомаси фітоепіфітону Київського водосховища в літній сезон (усереднені дані за липень–серпень 2008–2014 рр.) [113]

Частини водосховища	Екологічні групи рослин	Середня біомаса фітоепіфітону, мг/г АСМ	Запаси фітоепіфітону на всю акваторію	
			тон сирої речовини	ГДж
Річкова	повітряно-водяні	0,28±0,10	3,584	11,98
	із плаваючим листям	2,46±0,64	1,501	5,02
	занурені	32,89±28,09	7,861	26,29
	Усього	–	12,946	43,29
Річково-озерна	повітряно-водяні	6,00±3,68	229,500	767,45
	із плаваючим листям	16,57±5,60	64,623	216,10
	занурені	66,39±20,35	7,970	26,65
	Усього	–	302,093	1010,20
Озерна	повітряно-водяні	3,02±1,28	4,681	15,65
	занурені	55,10±13,42	95,378	318,93
	Усього	–	100,059	334,59
∑		–	415,098	1388,08

Примітки: 1. Дані із запасів фітомаси ВВР, використані для розрахунку запасів фітоепіфітону, люб'язно надано к. б. н., с. н. с. К.М. Цапліною; 2. «–» – дані відсутні.

За даними К.М. Цапліної [127], запаси фітомаси повітряно-водяних рослин у річковій частині водосховища складають 25,600 тис. тон абсолютно сухої речовини, у річково-озерній – 76,500 тис. тон і в озерній – 3,100 тис. тон; запаси рослин із плаваючим листям у річковій частині – 0,610 тис. тон і в річково-озерній – 3,900 тис. тон; запаси занурених рослин у річковій частині – 0,239 тис. тон, у річково-озерній – 0,120 тис. тон і в озерній – 1,731 тис. тон. Виходячи з цих даних, було оцінено приблизні запаси фітоепіфітону Київського водосховища. Для

повітряно-водяних рослин було прийнято, що фітомаса їхньої підводної частини, яка слугує субстратом для фітоепіфітону, складає 50% від загальної.

Показано, що на сучасному етапі розвитку Київського водосховища у літній період запаси водоростей обростань складають 415,098 тон сирої речовини або 1388,08 ГДж на всю акваторію водосховища (див. табл. 5.9). Аналіз просторового розподілу запасів фітоепіфітону показав, що більша частина запасів (73%) зосереджена в річково-озерній частині, 24% – в озерній і 3% – у річковій. У річковій частині основна частка запасів фітоепіфітону формується на повітряно-водяних і занурених рослинах, у річково-озерній частині – на повітряно-водяних і рослинах із плаваючим листям, а в озерній – на занурених.

У перерахунку на одиницю площі заростей вищих водяних рослин (150 км^2) запаси фітоепіфітону становлять 2,77 г/м^2, або 9,28 кДж/м^2, на одиницю площі мілководь (314 км^2) – 1,32 г/м^2 і на одиницю площі акваторії всього Київського водосховища (922 км^2) – 0,45 г/м^2, або 1,50 кДж/м^2 [113].

Біопродукційний потенціал фітоепіфітону Київського водосховища. На основі отриманих даних проведено оцінювання біопродукційного потенціалу фітоепіфітону Київського водосховища. За нашими обчисленнями, запаси біомаси фітоепіфітону становлять 1,32 г/м^2 мілководь або 0,45 г/м^2 усієї акваторії водосховища, *P/B*-коефіцієнт у середньому дорівнює 0,46±0,14. Енергетичний еквівалент 1 г кисню було прийнято за 14,67 кДж [49]. Отже, валова первинна продукція фітоепіфітону становить 11,87 кДж/м^2 мілководь за добу, або 4,05 кДж/м^2 акваторії за добу; чиста – 8,90 і 3,05 відповідно. У перерахунку на вегетаційний період вищих водяних рослин, які є субстратом для водоростей обростань (190 діб), валова продукція фітоепіфітону становить 2257 кДж/м^2 мілководь за вегетаційний сезон, або 769 кДж/м^2 акваторії за вегетаційний сезон, чиста –1693 і 581 відповідно.

З огляду на те, що запаси біомаси фітоепіфітону на всю акваторію Київського водосховища становлять 415,098 тонн сирої речовини або 1388,08 ГДж, можна розрахувати, що за добу фітоепіфітон водосховища продукує

191 тонну кисню (2801,97 ГДж енергії), а за вегетаційний сезон – 36290 тонн кисню (532374,30 ГДж енергії).

Для більш наочного представлення біопродукційного потенціалу фітоепіфітону можна порівняти його чисту первинну продукцію за рік із потребами людини в кисні. Враховуючи, що за рік одна людина споживає приблизно 400 кг кисню [46], можна зробити висновок, що кількість кисню, яку фітоепіфітон тільки одного Київського водосховища виділяє в процесі фотосинтезу за вегетаційний сезон, дорівнює річній потребі в кисні близько 90 тис. людей.

Внутрішньокаскадне Кременчуцьке водосховище. Таксономічний склад. Фітоепіфітон внутрішньокаскадного (Кременчуцького) водосховища вивчали в рамках багаторічних досліджень на акваторії НПП «Нижньосульський», матеріали яких частково представлені у монографії [155] та статтях [52, 112, 156].

У цілому за період досліджень в епіфітоні Нижньої Сули, Сульської затоки і прилеглої ділянки Кременчуцького водосховища було виявлено 258 в. в. т., включаючи номенклатурний тип виду, з 8 відділів. Основу таксономічного складу формували Bacillariophyta (43%), Chlorophyta (26%) і Cyanobacteria (14%). Аналіз просторового розподілу фітоепіфітону показав, що йому притаманні як ознаки континуальності, так і ознаки дискретності. Таксономічне багатство збільшувалось по поздовжньому профілю гідроекосистеми: від річкової ділянки (лотичні умови) до річково-озерної (лотично-лентичні умови) і озерно-острівної (лентичні умови). При цьому така закономірність спостерігалась в усі вегетаційні сезони (табл. 5.10).

Таблиця 5.10

Дискретність і континуальність таксономічного складу фітоепіфітону Нижньої Сули і Сульської затоки Кременчуцького водосховища в межах НПП «Нижньосульський» [155]

Відділи	Річкова ділянка					Річково-озерна ділянка						Озерно-острівна ділянка					
	1	2	4	5	**усього**	1	2	3	4	5	**усього**	1	2	3	4	5	**усього**
Cyanobacteria	2 4	6 8	3 19	2 6	**11** **10**	3 5	10 11	4 11	2 5	–	**14** **10**	5 5	21 18	10 14	18 21	9 13	**35** **17**
Bacillariophyta	40 83	50 70	8 50	33 94	**77** **70**	41 72	60 65	31 84	29 74	33 92	**85** **59**	67 71	54 45	45 62	39 46	47 66	**91** **44**
Cryptophyta	1 2	3 4	–	–	**4** **4**	1 2	2 2	–	–	–	**3** **2**	2 2	2 2	–	–	–	**3** **1**
Miozoa	–	–	–	–	**–**	–	–	–	–	–	**–**	1 1	–	–	1 1	–	**2** **1**
Ochrophyta	1 2	1 1	–	–	**2** **2**	1 2	2 2	–	–	–	**2** **1**	1 1	3 3	–	2 2	–	**5** **2**
Charophyta	–	–	–	–	**–**	2 4	3 3	2 5	1 3	–	**7** **5**	1 1	6 5	2 3	–	–	**8** **4**
Chlorophyta	3 6	7 10	5 31	–	**12** **11**	7 12	12 13	–	1 3	3 8	**21** **15**	16 17	28 23	16 22	24 29	14 20	**57** **28**
Euglenozoa	1 2	4 6	–	–	**4** **4**	2 4	4 4	–	6 15	–	**11** **8**	1 1	6 5	–	–	1 1	**6** **3**
Σ	48 100	71 100	16 100	35 100	**110** **100**	57 100	93 100	37 100	39 100	36 100	**143** **100**	94 100	120 100	73 100	84 100	71 100	**207** **100**

Примітка. Над рискою – кількість видів і внутрішньовидових таксонів даного відділу, під рискою – частка даного відділу від загальної кількості видів і внутрішньовидових таксонів; 1 – весна, 2 – середина літа, 3 – пізнє літо, 4 – середина осені, 5 – пізня осінь.

Отже, результати натурних досліджень переконливо показують, що найвище таксономічне багатство водоростевих угруповань зареєстровано в лентичних умовах.

Континуальність проявилась у тому, що на всіх ділянках акваторії домінували три відділи: Bacillarophyta, Chlorophyta, Cyanobacteria. У той же час, на фоні континуальності спостерігались ознаки дискретності – у тому, що при переході від лотичних умов до лентичних змінювалась не тільки кількість видів, але й флористична структура фітоепіфітону. Так, частка діатомових водоростей знижувалась від 70% на річковій ділянці до 59% на річково-озерній і до 44% на озерно-острівній. У той же час, частка синьозелених водоростей, навпаки, по поздовжньому профілю гідроекосистеми зростала – від 10% на річковій і річково-озерній ділянці до 17% на озерно-острівній. Те саме характерне і для зелених водоростей – збільшення флористичної частки від 11% на річковій ділянці і 15% на річково-озерній ділянці до 28% на озерно-острівній ділянці [155].

Можна зробити висновок, що просторовий розподіл фітоепіфітону у внутрішньокаскадному водосховищі має аналогічний континуально-дискретний характер, як і в головному водосховищі. Як у Київському водосховищі, так і в акваторії НПП «Нижньосульський» континуальність проявляється в домінуванні трьох основних відділів на усіх досліджуваних ділянках. При цьому перше місце за кількістю видів зберігають діатомові водорості, друге – зелені і третє – синьозелені. Дискретність проявляється підвищенням таксономічного багатства від лотичних умов до лентичних і зміною флористичної структури (зменшенням частки Bacillariophyta і збільшенням – Cyanobacteria).

Кількісні характеристики. Біомаса фітоепіфітону характеризувалась значними коливаннями в просторі і часі. На річковій ділянці вона коливалась від 0,043 до 1,024 мг/10 см^2 і в середньому для ділянки складала 0,262±0,131 мг/10 см^2. У весняний сезон біомаса становила 0,132–0,212 мг/10 см^2 площі рослин (рис. 5.6), її основу формували діатомові водорості (87–98%): *Melosira varians, Ulnaria ulna* (Nitzsch) Compère, *Encyonema elginense, Navicula radiosa* Kützing, *Navicula tripunctata* (O.F.Müller) Bory. У літній сезон

спостерігалось зростання біомаси до 0,099–1,024 мг/10 см^2 (рис. 5.7). Домінували діатомові – 68–88% (*Rhoicosphenia abbreviata, Cocconeis placentula, Epithemia adnata, E. turgida*), у значно меншій кількості зустрічались синьозелені і зелені водорості. Із настанням осені біомаса знижувалась до 0,042–0,271 мг/10 см^2 (рис. 5.8). В середині осені частка діатомових водоростей знижувалась і зростала частка зелених, а пізно восени спостерігалось домінування діатомових водоростей, таких як *Amphora ovalis* (Kützing) Kützing, *Cymbella lanceolata* (C.Agardh) C.Agardh, *Fragilariforma virescens, Gomphonella olivacea, Nitzschia gracilis* Hantzsch [155].

На річково-озерній ділянці біомаса фітоепіфітону була значно вище: від 0,008 до 5,304 мг/10 см^2 (у середньому 1,236±0,449 мг/10 см^2). Навесні біомаса складала 0,131–0,390 мг/10 см^2, поступово підвищуючись за поздовжнім профілем ділянки (див. рис. 5.6). Провідна роль у формуванні біомаси належала діатомовим (67–96%) *Melosira varians* і *Ulnaria ulna*, субдомінантами виступали зелені і синьозелені. У літній сезон біомаса зросла майже на порядок – до 1,360–2,701 мг/10 см^2 (див. рис. 5.7), але структура біомаси практично не змінилась – домінували діатомові водорості (*Melosira varians, Ulnaria ulna, Rhoicosphenia abbreviata, Rhopalodia gibba, Epithemia adnata*) а субдомінантами були нитчасті зелені водорості з роду *Oedogonium* [155].

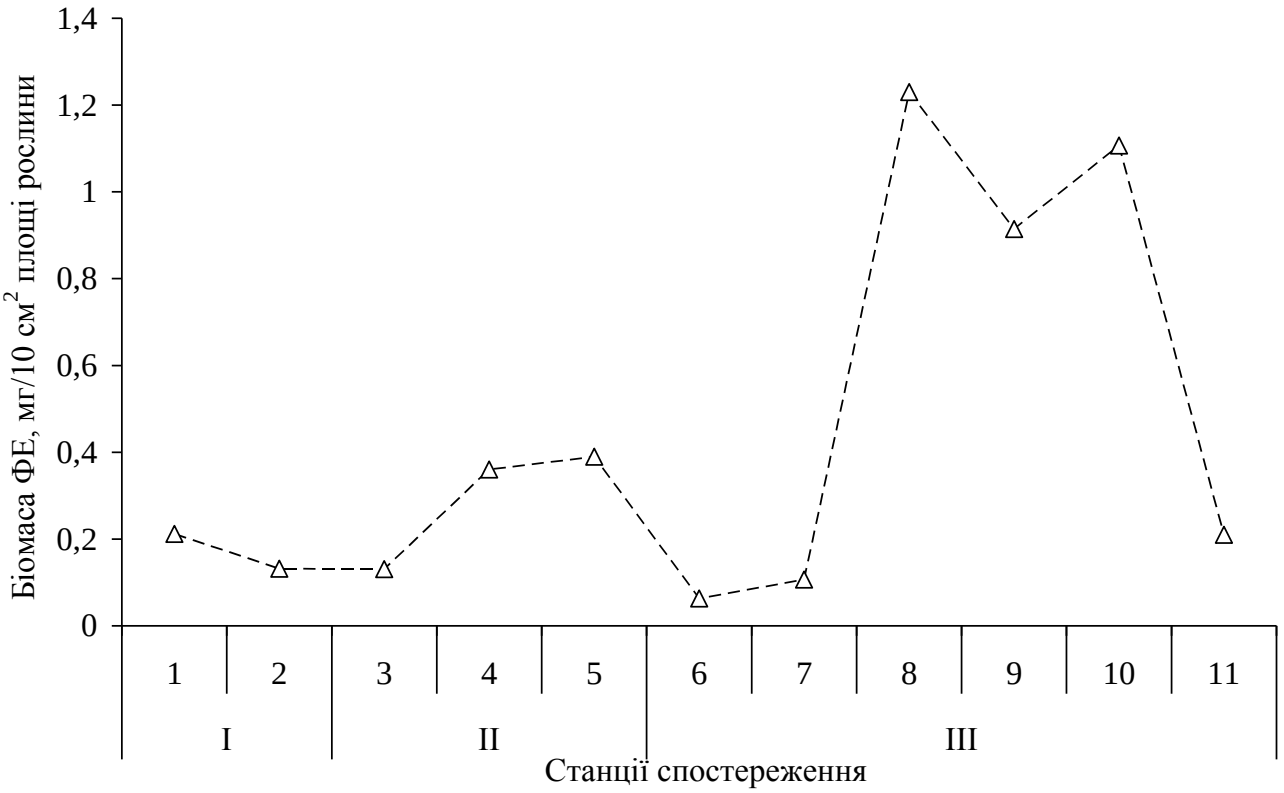


Рис. 5.6. Просторова динаміка біомаси фітоепіфітону акваторії НПП «Нижньосульський» у весняний сезон. Тут і на рис. 5.7–5.8: I – річкова ділянка, II – річково-озерна ділянка, III – озерно-острівна ділянка; 1–11 – станції спостереження [155].

Практично на цьому ж рівні залишалась вегетація водоростевих угруповань упродовж усього літа. Восени межі коливань біомаси складали 0,554–5,304 мг/10 см^2, а її основу формували діатомеї *Rhopalodia gibba* та *Epithemia adnata* [155].

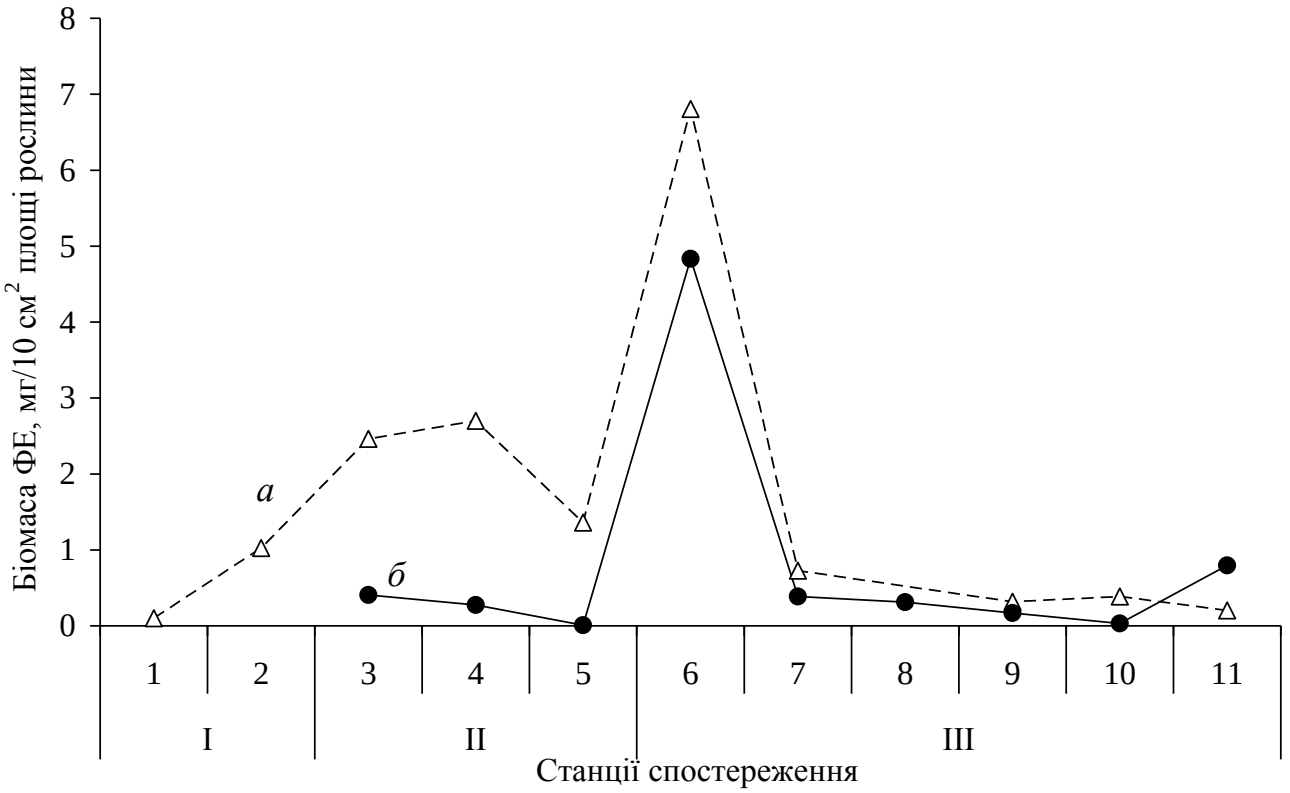


Рис. 5.7. Просторова динаміка біомаси фітоепіфітону акваторії НПП «Нижньосульський» у літній сезон: *а* – середина літа, *б* – пізнє літо [155].

При переході до озерно-острівної ділянки відмічається дискретність – саме тут в усі вегетаційні сезони реєструється найвища біомаса фітоепіфітону: 0,030–16,201 мг/10 см^2 (у середньому 2,236±0,819 мг/10 см^2). Навесні біомаса змінювалась від 0,063 до 1,230 мг/10 см^2 (див. рис. 5.6). Низькі кількісні показники відмічені в лівому рукаві русла Сули на траверзі с. Погребняки, а найвищі – в нижній частині проточно-острівної акваторії на траверзі с. Лящівка. Склад видів домінантів на даній ділянці акваторії практично був аналогічним домінуючому комплексу вищерозташованих ділянок [155].

Влітку біомаса фітообростань збільшилась до 0,203–6,805 мг/10 см^2 (див. рис. 5.7). Домінуюча роль належала діатомовим (20–82%), субдомінантами виступали синьозелені (10–37%) і зелені (10–50%). У пізньолітній період фітоепіфітон характеризувався значним діапазоном коливань біомаси – від 0,030 до 4,834 мг/10 см^2. Домінували діатомові (43–99%) і зелені водорості (6–50%). В середині осені біомаса становила 0,040–16,201 мг/10 см^2, а пізно восени – 0,077–

15,705 мг/10 см^2, при цьому від 45 до 99% формували діатомові водорості (див. рис. 5.8). З літа до пізньої осені видами-домінантами, які формували найбільшу частку біомаси на даній ділянці, були *Epithemia adnata* і *Rhopalodia gibba.* Як особливість домінуючого комплексу даної ділянки відмічаємо присутність у ньому синьозелених водоростей: *Potamolinea aerugineocaerulea* (Gomont) M.D.Martins & L.H.Z.Branco, *Anabaena sphaerica* Bornet & Flahault [155].

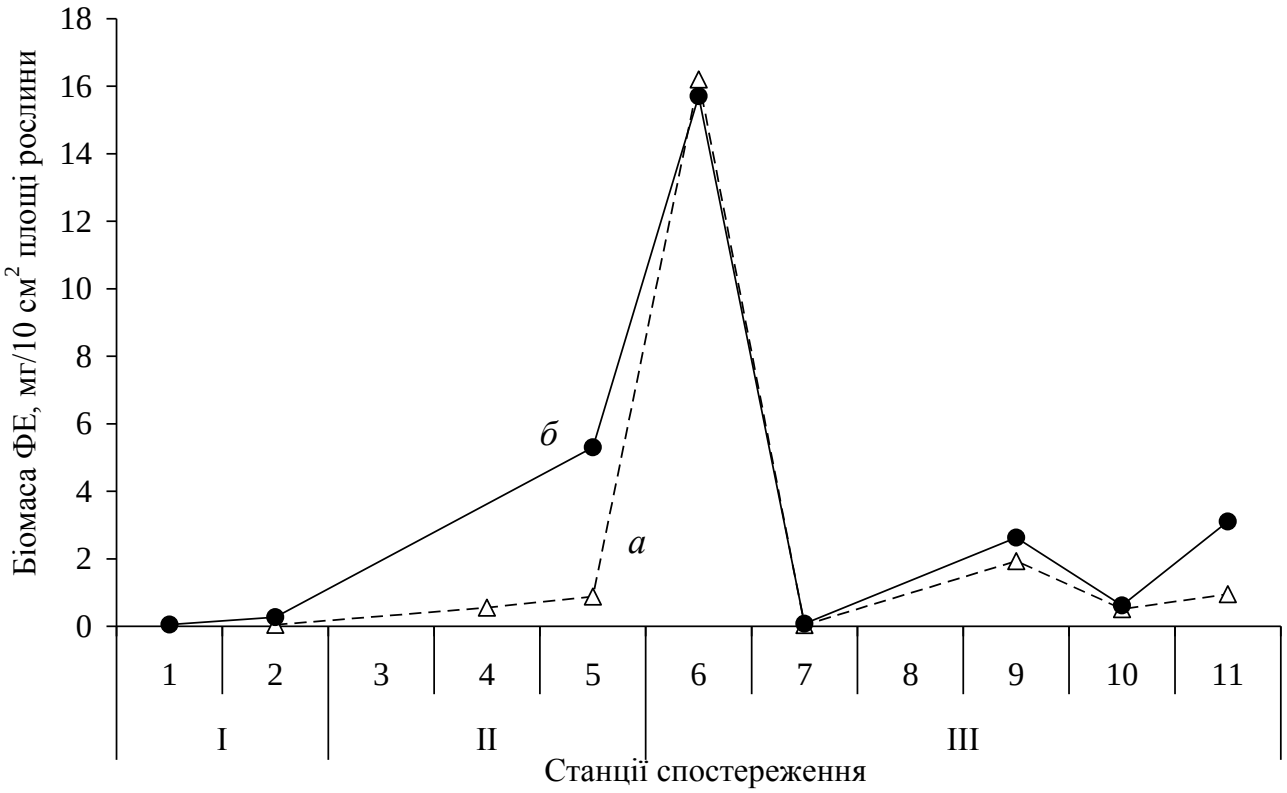


Рис. 5.8. Просторова динаміка біомаси фітоепіфітону акваторії НПП «Нижньосульський» в осінній сезон: *а* – середина осені, *б* – пізня осінь [155].

Із наведених вище рис. 5.7–5.8 чітко видно, що в літній і осінній сезони на озерно-острівній ділянці пік біомаси фітоепіфітону спостерігався на Станції 6 (траверз урочища Чубарів ліс), тобто на самому початку цієї ділянки. Далі, за поздовжнім профілем гідроекосистеми (Станції 7–11) біомаса фітообростань була суттєво нижчою. Причому у весняний сезон такої закономірності не спостерігалось (див. рис. 5.6). Це можна пояснити тим, що влітку і восени в нижній частині НПП «Нижньосульський», особливо на траверзі сіл Лящівка, Дем'янівка, насосної станції спостерігалось «цвітіння» води синьозеленими

водоростями, при цьому прозорість води могла знижуватись до 0,20–0,30 м. Відповідно світлові умови для розвитку фітоепіфітону були несприятливими. У той же час у верхній частині озерно-острівної ділянки (на траверзі урочища Чубарів ліс) такого інтенсивного «цвітіння» води не спостерігалось, оскільки фітопланктон у цій частині акваторії переважно формується під впливом фітопланктостоку з вищерозташованої річково-озерної ділянки. Отже можна стверджувати, що частина акваторії Сульської затоки на траверзі урочища Чубарів ліс характеризується найоптимальнішими умовами для розвитку фітоепіфітону, що з одного боку пов'язано з гідрологічним чинником – лентичними умовами, а з іншого боку – з біологічним чинником – відсутністю «цвітіння» води. Важливо, що аналогічну закономірність було встановлено і для Київського водосховища – найбільш сприятливі умови для розвитку фітоепіфітону було зареєстровано в річково-озерній частині, де швидкість течії є значно меншою, порівняно з річковою частиною, проте рівень «цвітіння» води значно нижчий, ніж в озерній частині.

Важливим є той факт, що на всіх досліджуваних ділянках акваторії НПП «Нижньосульський» у домінуючому комплексі фітоепіфітону присутні види з родів *Epithemia* і *Rhopalodia.* Як відомо, у клітинах цих видів присутні ендосимбіонти, які здатні фіксувати атмосферний азот в умовах низького співвідношення N:P. Розрахунки, опубліковані в монографії [155], показали, що для р. Сули N:P співвідношення складає від 6,6 до 13,5, а для Сульської затоки – від 2,1 до 4,7. З огляду на те, що оптимальне N:P співвідношення для фотосинтезу водоростей близьке до 15, можна стверджувати, що в акваторії НПП «Нижньосульський» цей показник є нижчим за оптимальний. Отже, представники родів *Epithemia* і *Rhopalodia* з ендосимбіонтами отримують конкурентну перевагу в альгофлорі парку. Цей факт ще раз підтверджує високу біоіндикаційну значимість цих видів для оцінки співвідношення азоту і фосфору у воді.

Екологічне різноманіття. Екологічне різноманіття фітоепіфітону в акваторії НПП «Нижньосульський» характеризується континуальністю: частка типово-планктонних форм зростає більш ніж у півтора рази, а частка типово-епіфітних

форм зменшується, також майже в півтора рази (рис. 5.9). Так, якщо біля північної межі акваторії парку частка планктонних форм становить 27%, а частка типово-епіфітних – 14%, то біля південної межі це співвідношення вже становить 47% і 9%. Це зумовлено зміною гідрологічного режиму при переході від річки до затоки, зокрема зменшенням швидкості течії і турбулентності водних мас.

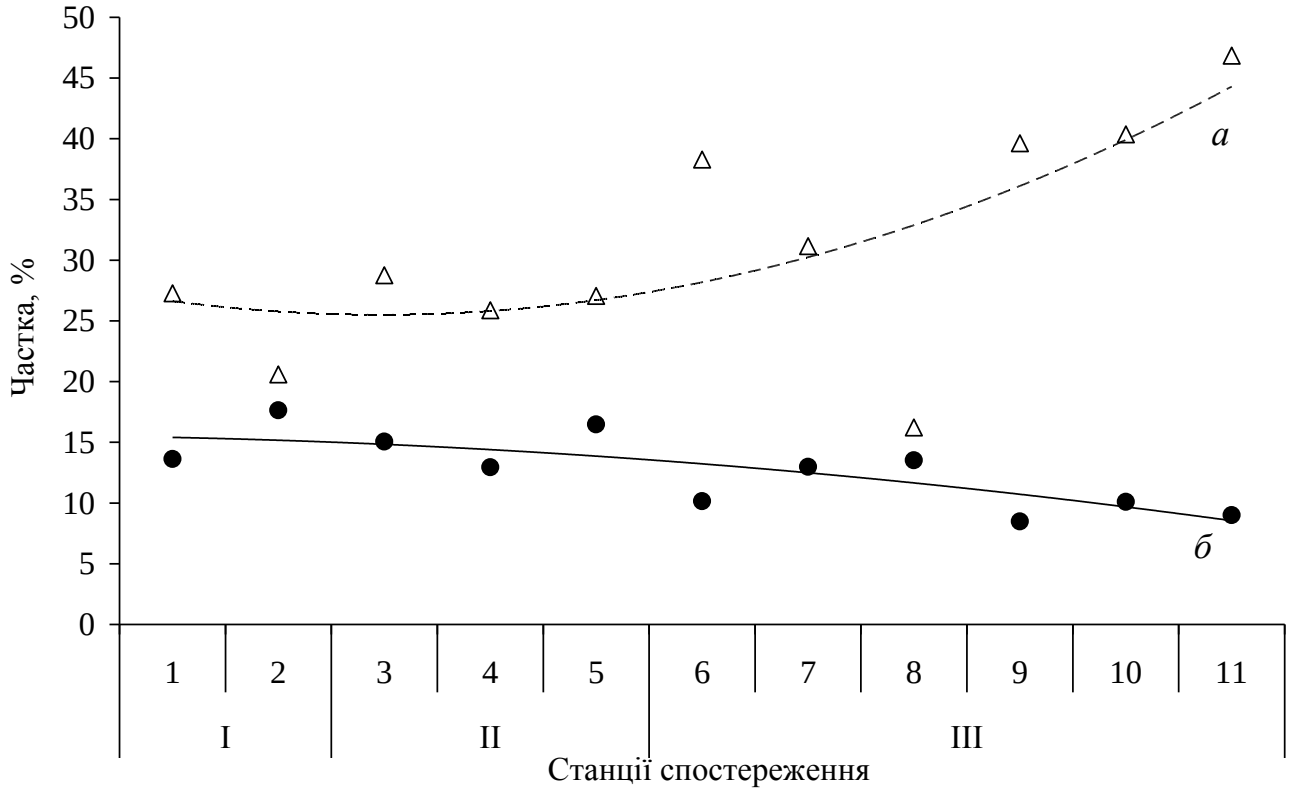


Рис. 5.9. Зміна частки типово-планктонних (*а*) і типово-епіфітних (*б*) видів у фітоепіфітоні по профілю акваторії НПП «Нижньосульський» [116].

Цікаво, що аналогічний аналіз екологічного різноманіття для системи «річка – руслове озеро – річка» (див. попередній підрозділ, рис. 5.2) показав протилежну закономірність – дискретний розподіл. Так, у річці домінували типово епіфітні форми, при переході до руслового озера спостерігалось різке збільшення частки планктонних форм, які перевищували частку епіфітів, а при переході від озера до річки частка епіфітів знову суттєво збільшувалась, а планктонних форм – зменшувалась. Це пов’язано із тим, що в системі «річка – руслове озеро – річка» спостерігається чітке розмежування лотичних і лентичних умов, в той час як у

допливі водосховища (акваторії НПП «Нижньосульський») гідрологічні умови змінюються більш поступово.

Також звертає на себе увагу той факт, що в р. Прип'ять частка епіфітних форм перевищувала частку планктонних (див. рис. 5.2), а в р. Сула, навпаки, частка планктонних форм була вищою (див. рис. 5.9). Це може пояснюватись тим, що р. Прип'ять є природним водотоком, а на досліджуваній ділянці р. Сула спостерігається підпір водами Кременчуцького водосховища. Відповідно швидкість течії у р. Сула може бути меншою, ніж у р. Прип'ять, що призводить до більшої седиментації планктонних форм на поверхню вищих водяних рослин.

Отже, на прикладі Київського водосховища та акваторії НПП «Нижньосульський» Кременчуцького водосховища встановлено основні закономірності континуальності і дискретності фітоепіфітону в системі «лотичні умови – лентичні умови».

Спільною ознакою континуальності для головного (Київського) і внутрішньокаскадного (Кременчуцького) водосховищ є домінування трьох відділів Bacillariophyta, Chlorophyta, Cyanobacteria зі збереженням постійного рангового місця за кількістю видів по всьому поздовжньому профілю екосистеми.

Спільною ознакою дискретності є те, що при переході від лотичних умов до лентичних умов збільшується таксономічне багатство і біомаса водоростей обростань, у структурі фітоепіфітону знижується частка Bacillariophyta і зростає – Cyanobacteria.

У дискретному розподілі фітоепіфітону по акваторії рівнинного водосховища гідрологічні умови (лотичні або лентичні) відіграють важливішу роль, ніж екологічна група рослин-субстратів.

У той же час, важливою відмінністю в дискретності фітоепіфітону головного і внутрішньокаскадного водосховищ є те, що в головному водосховищі найоптимальніші умови для розвитку фітоепіфітону формуються в річково-озерній частині, а у внутрішньокаскадному водосховищі – на початку озерно-острівної ділянки. Це пояснюється сукупною дією декількох чинників:

– гідрологічним режимом, близьким до лентичного;

– формуванням екотонної зони з високим біотопічним різноманіттям;

– захищеністю приострівних мілководь від вітро-хвильового впливу;

– відсутністю екранування товщі води плівкою планктонних синьозелених водоростей.

5.5. Континуальність і дискретність фітоепіфітону Дніпровського каскаду і Нижнього Дніпра

Дослідження континуальності і дискретності дніпровського фітоепіфітону проведено на водосховищах Дніпровського каскаду у вересні 2017 р. Також у порівняльному аспекті використані дані по Київському водосховищу, отримані в 2016 р., і Нижньому Дніпру, отримані у 2018 р.

Таксономічний склад. У цілому для досліджених водосховищ (Канівське – Каховське) у вересні 2017 р. було ідентифіковано 211 в. в. т. водоростей, включаючи номенклатурний тип виду, із 7 відділів. Найбільш різноманітно були представлені Bacillariophyta (52%), як субдомінанти виступали Chlorophyta (18%), Cyanobacteria (17%) і Charophyta (10%). Розподіл таксономічного складу фітоепіфітону по водосховищах каскаду представлено в табл. 5.11.

Таблиця 5.11

Континуальність і дискретність таксономічного складу фітоепіфітону водосховищ Дніпровського каскаду восени 2017 р.

Відділи	Водосховища Дніпровського каскаду				
	Канівське	Кременчуцьке	Кам'янське	Дніпровське	Каховське
Cyanobacteria	16 21	14 11	20 16	13 13	16 12
Bacillariophyta	52 67	84 69	78 63	68 69	78 58
Cryptophyta	2 3	1 1	–	1 1	–
Ochrophyta	1 1	–	1 1	–	–
Charophyta	1 1	8 7	7 6	4 4	16 12
Chlorophyta	6 8	14 11	17 14	12 12	24 18
Euglenozoa	–	1 1	–	–	1 1
∑	78 100	122 100	123 100	98 100	135 100

Примітка. Над рискою – кількість видів і внутрішньовидових таксонів даного відділу, під рискою – частка даного відділу від загальної кількості видів і внутрішньовидових таксонів

Із наведених даних видно континуально-дискретний характер розподілу фітоепіфітону по Дніпровському каскаду. Ознаки континуальності полягають у тому, що у всіх водосховищах домінують Bacillariophyta, Chlorophyta і Cyanobacteria, при цьому найбільшою кількістю видів представлені діатомові водорості (від 58% у Каховському водосховищі до 69% у Дніпровському і Кременчуцькому). У той же час, на фоні континуальності спостерігаються прояви дискретності. Так, звертає на себе увагу той факт, що фітоепіфітон Канівського і Дніпровського водосховищ представлений значно меншою кількістю видів, ніж фітоепіфітон Кременчуцького, Кам'янського і Каховського водосховища. Це може бути пов'язано із тим, що Канівське і Дніпровське водосховища характеризуються вищим рівнем антропогенного навантаження, пов'язаним із впливом промислових міст: м. Київ, м. Українка, м. Кам'янське, м. Дніпро.

Іншим проявом дискретності є те, що в Канівському водосховищі зареєстровано найбільшу серед усіх водосховищ частку синьозелених водоростей (21%). Особливістю Каховського водосховища було найвище серед усіх водосховищ багатство зелених і харових водоростей (18% і 12% відповідно).

Оцінка континуальності і дискретності фітоепіфітону дніпровських водосховищ і Нижнього Дніпра за коефіцієнтом Серенсена показала, що найвищий рівень видової подібності спостерігається між фітоепіфітоном Кам'янського і Дніпровського водосховищ (0,72) і між фітоепіфітоном Дніпровського і Каховського водосховищ (0,70) (рис. 5.10).

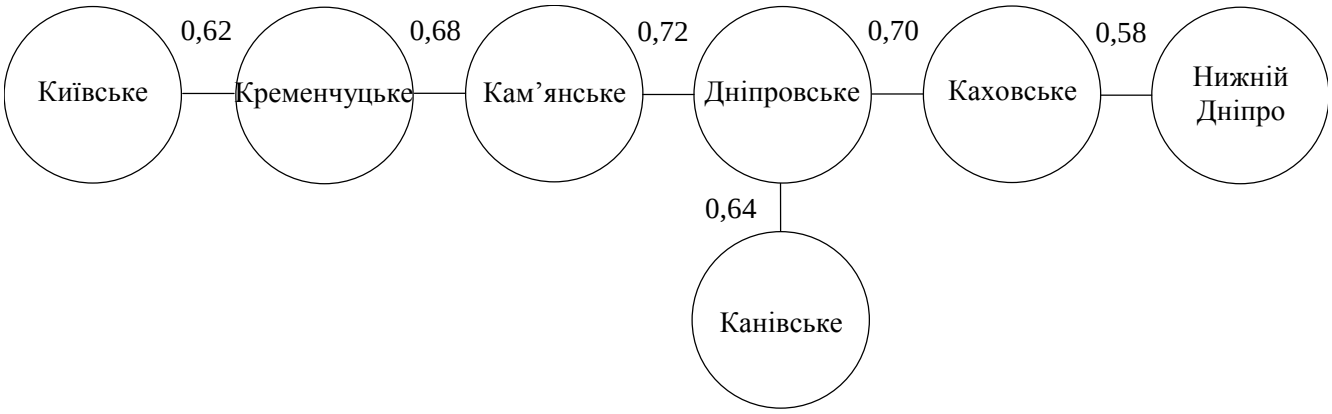


Рис. 5.10. Дендрограма подібності видового складу фітоепіфітону водосховищ Дніпровського каскаду і Нижнього Дніпра за коефіцієнтом Серенсена.

Наведена дендрограма чітко показує, що просторовий розподіл видового складу фітоепіфітону Дніпровського каскаду має характер континууму з проявами локальної дискретності.

Континуум проявляється в тому, що водоростеві угруповання Київського, Кременчуцького, Кам'янського, Дніпровського, Каховського водосховища і Нижнього Дніпра закономірно розташувались на дендрограмі саме в такій послідовності, в якій відповідні водосховища розміщені в Дніпровському каскаді (див. рис. 5.10). Це свідчить про поступові зміни видового складу фітоепіфітону від Київського водосховища до Нижнього Дніпра, зумовлені змінами

гідрологічних, гідрохімічних, кліматичних умов від Північної України (зона Полісся) до Центральної України (лісостепова зона) і Південної України (степова зона).

Встановлена закономірність не суперечить концепції річкового континууму. Відповідно до цієї концепції по поздовжньому профілю річкової екосистеми спостерігається безперервний градієнт абіотичних чинників, і реакцією біоти на такий градієнт абіотичних чинників є просторовий континуум структурно-функціональних характеристик [324].

Однак слід зауважити, що концепцію річкового континууму було розроблено для природних незарегульованих річок, а розподілу водоростевих угруповань у зарегульованих річках, таких як Дніпро, притаманні складніші закономірності. Саме тому, на вищенаведеній дендрограмі проявляються ознаки локальної дискретності, яка виражається в тому, що водоростеві угруповання Канівського водосховища «не узгоджуються» із загальною картиною континуальності і 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). Однією з причин такої подібності може бути антропогенне навантаження на ділянки Канівського і Дніпровського водосховищ. На Канівському водосховищі є ділянки, які знаходяться під впливом промислових міст Київ, Українка, а на Дніпровському водосховищі – ділянки, на яких впливають м. Кам’янське і м. Дніпро. Підтвердженням цього висновку можуть слугувати величини трофічного діатомового індексу (TDI_B) (див. Розділ 7). Високі величини індексу TDI_B були зареєстровані в Канівському водосховищі нижче м. Українка (3,38) і на вході в Переяславську затоку (3,49) та в Дніпровському водосховищі на вході в Самарську затоку (нижче м. Дніпро) (3,47).

Також це підтверджується і сапробіологічним аналізом якості води за індексмо Пантле-Букк у модифікації Сладечека, відповідно до якого на ділянках водосховищ у межах впливу міських агломерацій спостерігалось підвищення індексів сапробності. Наприклад, у верхній частині Дніпровського водосховища

індекс сапробності складав 1,64, а в межах впливу місто Дніпро – 1,84. Нижче м. Дніпро індекс сапробності знижувався до 1,69.

Локальна дискретність фітоепіфітону, зумовлена негативним впливом великих міст, підтверджується результатами досліджень, проведеними влітку 2019 р. на Київському і Канівському водосховищі. Було здійснено порівняльний аналіз фітоепіфітону на ділянках Київського водосховища, які характеризуються низьким рівнем антропогенного навантаження (траверз с. Ровжі і траверз с. Толокунь), і на ділянках Канівського водосховища в межах впливу м. Київ і м. Українка. У результаті встановлено зменшення кількісних показників розвитку фітоепіфітону на ділянках у межах впливу міської інфраструктури. Так, на ділянках із низьким антропогенним впливом чисельність фітоепіфітону становила 3877–4425 тис. кл/10 см^2, а на ділянках у межах міст вона була майже втричі нижчою – 1128–1514 тис. кл/10 см^2. Подібна закономірність характерна і для біомаси фітоепіфітону: на ділянках із низьким антропогенним впливом – 0,846–1,683 г/м^2 площі рослини-субстрату, а на ділянках у межах міст – 0,595–0,942 г/м^2 площі рослин-субстратів.

Отже, просторовому розподілу фітоепіфітону по Дніпровському каскаду притаманна континуальність з ознаками дискретності, зумовленої локальним антропогенним впливом. Важливо, що аналогічна закономірність встановлена для фітопланктону: на ділянках Дніпровського каскаду, які знаходяться під впливом великих промислових комплексів, спостерігалось зниження біопродукційного потенціалу фітопланктону та погіршення його сапробіологічних показників [141].

Очевидно, що показники просторового континууму і дискретності фітоепіфітону Дніпровського каскаду можуть слугувати репрезентативним індикатором для оцінки впливу антропогенного чинника на біоту.

Кількісні характеристики. Кількісні показники фітоепіфітону у період досліджень коливались у широкому діапазоні: чисельність – від 159 до 158514 тис. кл/10 см^2, а біомаса – від 0,011 до 72,121 мг/10 см^2 площі рослини.

Встановлено чітко виражену континуальність, яка проявилась у поступовому зростанні чисельності і біомаси фітоепіфітону по поздовжньому

профілю Дніпровського каскаду. Так, у Канівському водосховищі чисельність фітообростань змінювалась у межах 159–1260 тис. кл/10 см^2 площі рослини (у середньому складала 580±212 тис. кл/10 см^2). У Кременчуцькому водосховищі межі коливань чисельності становили вже 614–15614 тис. кл/10 см^2 (у середньому 5403±1833 тис. кл/10 см^2), у Кам'янському водосховищі – 215–39791 тис. кл/10 см^2 (у середньому 10908±3544 тис. кл/10 см^2), у Дніпровському водосховищі – 8639–80841 тис. кл/10 см^2 (у середньому 34795±8109 тис. кл/10 см^2). Найвищу чисельність фітоепіфітону зареєстровано в Каховському водосховищі – 13779–158514 тис. кл/10 см^2 (у середньому 63935±17267 тис. кл/10 см^2). Отже, від Канівського водосховища до Каховського збільшуються як середні, так і максимальні величини чисельності водоростевих угруповань обростань.

У Нижньому Дніпрі чисельність фітоепіфітону (за даними на кінець серпня) складала 1248–29680 тис. кл/10 см^2 (у середньому 11999±4145 тис. кл/10 см^2). Отже, спостерігається дискретність у кількісному розвитку фітоепіфітону – суттєве зниження його чисельності у Нижньому Дніпрі, порівняно з вищерозташованим Каховським водосховищем. Це може бути пов'язано зі збільшенням швидкості течії на незарегульованій ділянці річки у порівнянні з водосховищами каскаду.

Аналогічну закономірність встановлено і для біомаси фітоепіфітону (рис. 5.11). Так, якщо у Канівському водосховищі біомаса становила 0,011–1,093 мг/10 см^2 (у середньому 0,400±0,182 мг/10 см^2), то в Каховському водосховищі – 1,798–72,121 мг/10 см^2 (у середньому 19,886±7,189), тобто була практично на два порядки вищою. У Нижньому Дніпрі біомаса фітообростань становила 0,232–35,655 мг/10 см^2 (у середньому 7,455±5,665 мг/10 см^2), отже, відмічалась аналогічна дискретність, як і для чисельності.

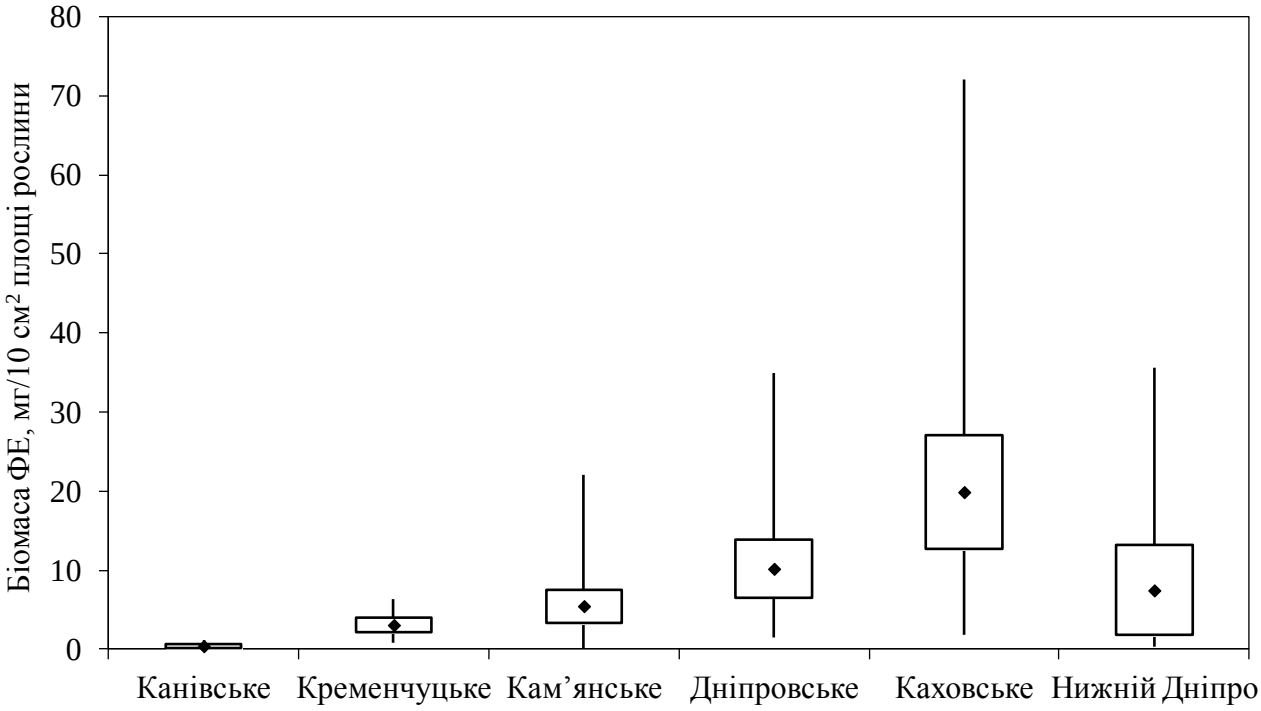


Рис. 5.11. Розподіл біомаси фітоепіфітону у водосховищах Дніпровського каскаду у вересні 2017 р.

Зростання кількісних показників фітоепіфітону по поздовжньому профілю Дніпровського каскаду можна пояснити збільшенням трофічного статусу водосховищ у напрямку з півночі на південь: від евтрофних лісостепових водосховищ до евтрофних-гіпертрофних степових водосховищ [141]. Відразу виникає питання: чому в даному випадку не спостерігається явища «протифазності» між фітопланктоном та фітоепіфітоном? Тобто чому у високотрофних нижньокаскадних водосховищах (Дніпровському, Каховському) не відбувається пригнічення розвитку фітоепіфітону через інтенсивний розвиток фітопланктону?

Відповідь на дане питання полягає в тому, що Дніпровське водосховище є водосховищем руслового типу, а представлені дані по Каховському водосховищу стосуються річкової частини. Вважаємо, що досить висока проточність води у даній частині Дніпровського каскаду перешкоджає утворенню значних нагонних масивів синьозелених водоростей, які б могли екранувати товщу води від сонячної радіації. Це підтверджується даними з прозорості води. Під час наших

досліджень прозорість води у Дніпровському водосховищі складала 1,2–2,2 м, а у річковій частині Каховського водосховища – 2,6–2,8 м. Нагін синьозелених водоростей у цій частині каскаду був зареєстрований нами на мілководній ділянці на траверзі с. Олексіївка (Дніпровське водосховище) але він носив локальний і тимчасовий характер.

Таким чином, стверджуємо, що синергізм значного вмісту біогенних елементів і низької частоти нагонних явищ сприяє формуванню оптимальних умов для вегетації фітоепіфітону у Дніпровському водосховищі і річковій частині Каховського водосховища.

Для більш детального аналізу просторового розподілу фітоепіфітону у водосховищах каскаду на рис. 5.12 наведено його біомасу по конкретним станціям спостереження.

Рис. 5.12. Континуальність і дискретність біомаси фітоепіфітону у водосховищах Дніпровського каскаду у вересні 2017 р. Тут і на рис. 5.14: 1 – нижче м. Українка, 2 – м. Ржищів, 3 – вхід у Переяславську затоку, 4 – Ольшанські мілководдя, 5 – вхід у Цибульницьку затоку, 6 – м. Кременчуг, 7 – нижче р. Псел, 8 – с. Дерiївка, 9 – с. Бородаївка, 10 – нижче р. Коноплянка, 11 – вхід у Самарську затоку, 12 – с. Олексіївка, 13 – с. Кушугум, 14 – с. Біленьке.

Із представленого рисунку видно, що в цілому для каскаду спостерігається вищеописана тенденція до поступового зростання біомаси від Канівського до Каховського водосховища, тобто просторовий континуум. Проте, такий більш детальний аналіз дозволив виявити локальні прояви дискретності фітоепіфітону. Наприклад, у Канівському водосховищі від річкової до озерної частини відбувається зниження середньої біомаси фітообростань: від 0,569 мг/10 см^2 нижче м. Українка до 0,292 мг/10 см^2 на вході в Переяславську затоку. Причому при переході до річкової частини Кременчуцького водосховища біомаса фітоепіфітону зростає майже на порядок – до 2,664 мг/10 см^2 у середньому.

Подібну закономірність відмічаємо і для Кам'янського водосховища: від його верхньої частини (в межах м. Кременчуг) до нижньої частини (траверз с. Бородаївка) середня біомаса фітоепіфітону поступово знижується від 11,351 до 1,009 мг/10 см^2. При переході до верхньої частини Дніпровського водосховища біомаса водоростей знову збільшується майже на порядок – до 12,750 мг/10 см^2 у середньому.

Отже, у Канівському і Кам'янському водосховищах найменшу біомасу фітоепіфітону зареєстровано в нижній частині. Пояснити це можна тим, що під час проведення наших досліджень на Дніпровському каскаді у вересні 2017 р. спостерігалось інтенсивне «цвітіння» води синьозеленими водоростями. При цьому найбільша інтенсивність «цвітіння» води спостерігалась у нижніх частинах водосховищ, крім того було відмічено і явища нагону [159]. Це призводило до погіршення світлових умов у товщі води і пригнічення розвитку фітоепіфітону. Зниження біомаси фітоепіфітону внаслідок інтенсивного «цвітіння» води та явищ нагону також може вважатись проявом локальної дискретності.

Важливо, що зниження біомаси фітоепіфітону в нижній (озерній) частині було встановлено нами і для Київського водосховища. Проте, слід підкреслити, що в Київському водосховищі максимальна біомаса фітоепіфітону була зареєстрована в середній (річково-озерній) частині, а в Канівському і Кам'янському водосховищах – у верхній (річковій) частині. Така різниця може

бути зумовлена положенням водосховищ у каскаді – головне чи внутрішньокаскадне.

У річковій частині головного в каскаді Київського водосховища швидкість течії є відносно високою, тому фітоепіфітон характеризується низьким рівнем розвитку. При переході до річково-озерної частини гідрологічні умови наближуються до лентичних, це сприятливо впливає на розвиток фітоепіфітону. Уповільнення швидкості течії також призводить і до збільшення вегетації фітопланктону, у тому числі «цвітіння» води. Проте рівень розвитку фітопланктону в річково-озерній частині Київського водосховища є не настільки високим, аби перешкоджати проникненню сонячної радіації до фітоепіфітону. Це підтверджується величинами прозорості води під час наших досліджень – 1,4–1,6 м.

У той же час, у внутрішньокаскадних Канівському і Кам'янському водосховищах значний підпір вод спостерігається вже починаючи з верхньої частини. Так, якщо у річковій частині Київського водосховища швидкість течії досягає 0,8–0,9 м/с [35], то у річковій частині Канівського водосховища значно менша – 0,2–0,5 м/с. Отже, у річковій частині внутрішньокаскадного водосховища гідрологічні умови є більш сприятливими для розвитку фітоепіфітону, ніж у річковій частині головного водосховища. Крім того, рівень «цвітіння» води у внутрішньокаскадних водосховищах є вищим, оскільки «цвітіння» води формується не тільки автохтонним фітопланктоном, але й фітостоком з вищерозташованих водосховищ. Враховуючи, що найменша інтенсивність «цвітіння» води у внутрішньокаскадному водосховищі спостерігається в річковій частині, саме в цій частині будуть формуватись найсприятливіші умови для розвитку фітоепіфітону в період «цвітіння» води.

Отже, розподіл біомаси фітоепіфітону Дніпровського каскаду має характер континууму з поступовим градієнтом її підвищення по поздовжньому профілю каскаду. На фоні загального континууму спостерігаються локальні прояви дискретності – зниження біомаси фітоепіфітону в нижніх частинах водосховищ,

що зумовлено явищами нагону планктонних синьозелених водоростей та погіршенням світлових умов для розвитку водоростей обростань.

Ще одним важливим проявом дискретності є зниження біомаси фітоепіфітону в межах впливу великих міст (м. Київ, м. Українка, м. Горішні Плавні, м. Херсон) (див. рис. 5.12).

Індекс Шеннона (H_B) змінювався у широких межах – від 0,69 до 4,76 біт/мг. Аналіз просторового розподілу індексу Шеннона по Дніпровському каскаду показав тенденцію до його поступового підвищення від Канівського водосховища (0,69–3,67 біт/мг, у середньому 2,54±0,44 біт/мг) до Каховського водосховища (3,06–4,76 біт/мг, у середньому 4,16±0,17 біт/мг) і Нижнього Дніпра (3,16–4,42 біт/мг, у середньому 3,87±0,19 біт/мг) (рис. 5.13).

Подібну закономірність встановлено і при більш детальному аналізі просторової динаміки індексу Шеннона (рис. 5.14).

Отже, індекс Шеннона характеризувався аналогічною континуальністю, як і біомаса фітоепіфітону, – цей показник поступово зростав по поздовжньому профілю Дніпровського каскаду. Це свідчить про те, що збільшення біомаси відбувається не за рахунок масового розвитку одного-двох видів, а за рахунок збільшення видового багатства і рівномірного підвищення біомаси багатьох видів. Із цього можна зробити висновок про високу стійкість фітоепіфітону дніпровських водосховищ до варіабельності умов навколишнього середовища. Можна стверджувати, що підтримання континууму є біологічним механізмом стійкості водоростевих угруповань як до зміни гідрологічних, гідрохімічних умов по поздовжньому профілю Дніпровського каскаду, так і до локального негативного впливу великих міст.

Рис. 5.13. Мінімальні, максимальні і середні величини індексу Шеннона фітоепіфітону у водосховищах Дніпровського каскаду у вересні 2017 р.

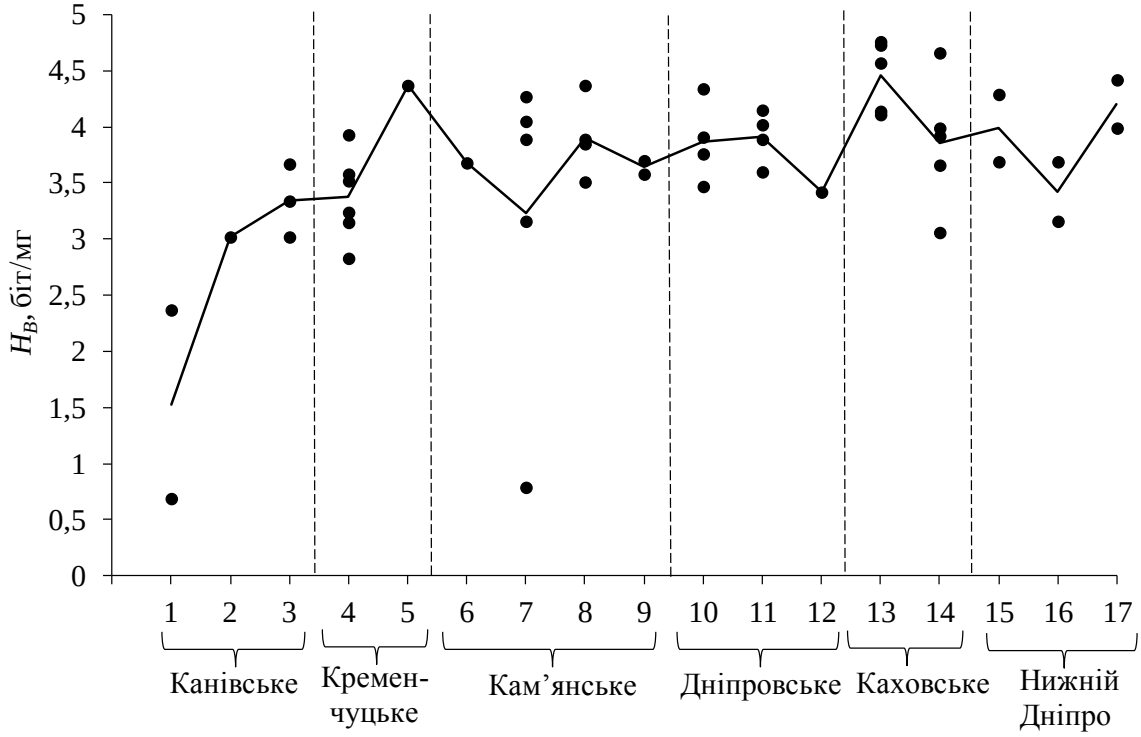


Рис. 5.14. Просторова динаміка індексу Шеннона у водосховищах Дніпровського каскаду у вересні 2017 р.

* * *

Встановлено закономірності континуальності і дискретності фітоепіфітону у водоймах і водотоках басейну Дніпра.

У цілому за досліджуваний період у фітоепіфітоні басейну Дніпра 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. Комплексне дослідження із застосуванням електронної мікроскопії дозволило виявити 15 видів і внутрішньовидових таксонів діатомових водоростей, нових для флори України.

Аналіз таксономічного складу фітоепіфітону басейну Дніпра свідчить про континуально-дискретний характер його розподілу. Континуальність пов’язана із географічним розташуванням і гідрологічним зв’язком між досліджуваними водними екосистемами та їх генезисом. Локальна дискретність пояснюється специфічними екологічними умовами конкретних водойм і водотоків.

Вперше показано, що в розподілі фітоепіфітону в системах «річка – руслове озеро – річка» дискретність проявляється в зростанні таксономічного багатства і кількісних показників в озері, порівняно з вищерозташованою ділянкою річки, і в зниженні цих показників на ділянці нижче озера, що пов’язано зі зміною гідрологічних умов від лотичних до лентичних і навпаки. Континуальність виражається в домінуванні типових для Полісся видів – десмідієвих водоростей та діатомей з роду *Eunotia*.

Розподіл фітоепіфітону по Дніпровському каскаду має характер континууму, який проявляється в поступових змінах видового складу, зростанні чисельності, біомаси, індексу Шеннона у відповідь на градієнт абіотичних чинників від верхньокаскадних водосховищ до Нижнього Дніпра. Ознаки дискретності проявляються в локальному зниженні кількісних показників фітоепіфітону, зумовленому впливом міських агломерацій та явищами нагону планктонних Cyanobacteria.

РОЗДІЛ 6
РЕАКЦІЯ ФІТОЕПІФІТОНУ НА ВПЛИВ КЛІМАТИЧНИХ ЗМІН

6.1. Короткий огляд літератури

З кожним роком збільшується кількість даних, які свідчасть про сучасні зміни клімату, як у регіональному, так і в глобальному масштабі. На сьогодні найбільш значимі кліматичні зміни проявляються у підвищенні температурних показників. Так, доведено, що починаючи з 80-х рр. минулого століття і до теперішнього часу на всій території України спостерігається статистично значуще підвищення як денної, так і нічної температури повітря [97].

Одним із найважливіших наслідків кліматичних змін для водойм і водотоків басейну Дніпра є підвищення температури повітря і, відповідно, 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 [122].

Взаємозв’язок між кліматичними змінами і характеристиками водоростей обростань на сьогодні є маловивченим. Опубліковано ряд робіт, присвячених дослідженню впливу температури на фітоперифітон [179, 180, 190, 192, 242, 264, 309, 330, 333], проте викладені результати суттєво відрізняються і однозначних висновків щодо цього питання немає.

Існує точка зору [272], що відгук водоростевого угруповання на підвищення температури відрізняється від відгуків на органічне чи токсичне забруднення, коли багато видів елімінується і домінують 1–2 види. Автор припускає, що аномальне підвищення температури може виникати в природі, і види в процесі еволюції виробили спосіб подолання цих несприятливих умов на короткі проміжки часу, на відміну від забруднення, яке більш непередбачуване, і до якого у гідробіонтів менше адаптаційних здібностей.

У деяких роботах відмічено пряму позитивну кореляцію між температурою води і біомасою фітоперифітону [314, 330]. Однак більшість авторів стверджують, що залежність між температурою води і перифітоном має більш складний, часто

криволінійний, характер і визначається таксономічною структурою угруповання, а домінування певного таксону в свою чергу залежить від його температурного оптимуму [242, 243, 264, 333].

Ступінь «процвітання» популяцій виду в залежності від інтенсивності впливу температурного чинника має вигляд кривої толерантності дзвоноподібної форми. У межах діапазону толерантності виділяється зона оптимуму [272].

У цілому й незалежно від будь-яких інших параметрів навколишнього середовища, діатомові водорості класифікуються як форми, що розвиваються у прохолодний сезон, в той час як зелені і синьозелені водорості характерні для вищих температур [179, 192, 242, 297, 336].

У літературі є дані про те, що для розвитку більшості діатомових водоростей у природних водоймах оптимальним є температурний діапазон 10–20°С [206]. У роботах по фітопланктону Київського і Канівського водосховищ [297, 336] наводяться такі оптимальні температури для розвитку різних відділів водоростей: діатомові і зелені 22,0–23,0°С, синьозелені – вище 25°С.

Експериментальні дослідження угруповань перифітону кам’яних субстратів Женевського озера [242] показали, що при підвищенні температури води з 18°С до 24°С і 28°С відбувалось зниження біомаси перифітону, і автори пояснили це тим, що температура води вище 21°С негативно впливала на розвиток діатомових водоростей. Крім того, при підвищенні температури води змінювалась структура діатомового угруповання – збільшувалась частка дрібноклітинних видів, що в свою чергу призвело до зменшення біомаси. Висловлено думку про те, що високі температури води можуть бути сприятливими для розвитку дрібноклітинних, піонерних і високо конкурентозданих видів.

Специфічний температурний інтервал толерантності властивий не тільки різним відділам, а і різним видам у межах одного відділу і навіть різним популяціям одного виду з різних біогеографічних регіонів [309].

Температура води – це один із чинників, що регулює функціонування екосистеми, здійснюючи безпосередній вплив на первинну продукцію водоростей. Показано [192], що первинна продукція фітоперифітону експоненційно

збільшується з температурою, при цьому одночасно відбувається „зсув” у домінуванні таксономічних груп водоростей – від діатомових до зелених і синьозелених. Важливо, що ступінь зміни водоростевого угруповання з підвищенням температури води залежить під початкової температури водного середовища, при цьому підвищення температури від 25°С до 30°С зазвичай викликає більш суттєві зміни в структурі перифітону, ніж коли початкова температура водного середовища менша від 25°С. Відмічено, що у більшості природних угруповань перифітону температура води зрідка виступає лімітуючим чинником для первинної продукції водоростей, але вона зумовлює верхню межу первинної продукції, коли інші чинники знаходяться в діапазоні оптимуму [192].

Вважається, що за умови коли біогенні елементи, мікроелементи і сонячна радіація не є лімітуючими чинниками, збільшення інтенсивності фотоситезу під впливом температури призводить до прискорення росту клітин водоростей і накопичення їхньої біомаси. Швидкість накопичення біомаси є найбільшою при оптимальній температурі і зменшується при відхиленні температури від оптимальної, причому таке зменшення є більш різким при наближенні до верхньої межі інтервалу толерантності, ніж до його нижньої межі [243, 333].

При підвищенні температури води збільшується інтенсивність дихання фітоперифітону [228, 256]. Вплив температури на дихання водоростей залежить від швидкості течії і концентрації розчинених газів (O_2 і CO_2), а при високій біомасі перифітону температура здійснює опосередкований вплив на метаболізм угруповання, змінюючи швидкість дифузії O_2 і CO_2 через водоростевий мат.

Крім того, температура може здійснювати опосередкований вплив на розвиток водоростей. Біомаса фітоперифітону залежить від взаємодії багатьох чинників, таких як інтенсивність сонячної радіації, вміст біогенних елементів і виїдання водоростей мирними безхребетними [281]. Показано, що від температури води може залежати потреба в освітленості для росту деяких видів водоростей [190], оптимальне співвідношення вмісту азоту і фосфору [257]. Через те, що температура та інші екологічні чинники здійснюють на водорості змішаний вплив, часто дуже важко інтерпретувати результати польових досліджень.

Таким чином, проводилась низка експериментальних і польових досліджень із визначення впливу температури води на водорості, однак на сьогодні щодо цього питання досі не сформовано одностайної точки зору. Крім того, важливо, що для водойм басейну Дніпра подібні дослідження проводились лише для фітопланктону. Тому вивчення відгуку фітоепіфітону на підвищення температури води, як важливої складової глобальних кліматичних змін в сучасних умовах, набуває особливої актуальності.

6.2. Кількісний розвиток фітоепіфітону залежно від температури води

Дослідження відгуку фітоепіфітону на підвищення температури води, як основного показника кліматичних змін, проведені на прикладі Київського та Канівського водосховищ за таких температурних умов: на Київському водосховищі – 20,9–28,0°С (літні сезони 2008, 2009, 2011–2016 рр.), на Канівському водосховищі – 5,0–27,0°С (весна, літо, осінь 2008–2011 рр. і літній сезон 2017 р.).

Узагальнивши натурні дані, отримані в літній сезон на Київському водосховищі (діапазон температур 20,9–28,0°С), ми побудували графік залежності між біомасою фітоепіфітону на рдеснику пронизанолистому та температурою води [293] (рис. 6.1).

За температури води 20–22°С біомаса фітоепіфітону складала 0,64–1,24 мг/10 см^2 площі рослини-субстрату, за температури 23–24°С – досягала 2,68 мг/10 см^2 площі рослини. При більш високих температурах (25–26°С) біомаса становила 0,22–1,36 мг/10 см^2 площі рослини, а за екстремально високої температури для верхньокаскадних водосховищ (більше 27,0°С) [297] біомаса водоростей фітообростань була найменшою – 0,29 мг/10 см^2 площі рослини. Отже, можна зробити висновок, що максимальні показники біомаси водоростей фітообростань спостерігались в інтервалі температури води 23–24°С [293].

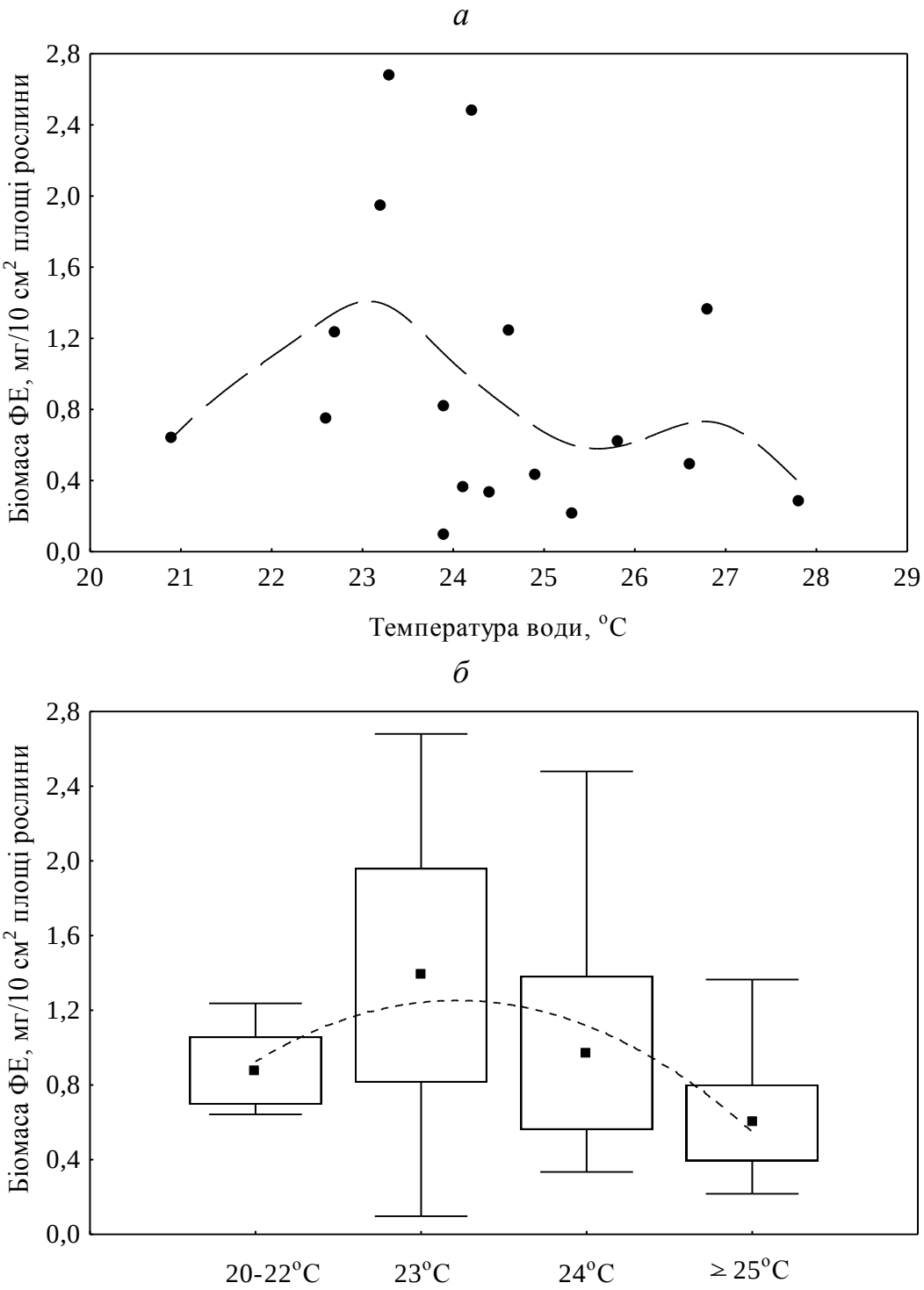


Рис. 6.1. Залежність біомаси фітоепіфітону (ФЕ) на рдеснику пронизанолистому в Київському водосховищі у літній сезон від температури води: а – вихідні дані, б – біомаса, узагальнена за діапазонами температур (точка – середня величина, прямокутник – стандартна помилка, відрізок – межі коливань) [293].

У той же час спостереження на стаціонарній станції моніторингу в Канівському водосховищі, які охоплювали триваліший часовий період (з травня по листопад) і, відповідно, ширший діапазон температур (у межах від 8,2 до 25,4°С), показали, що динаміка біомаси фітоепіфітону характеризувалась двома піками: за температури води близько 14–15°С і 23–24°С (рис. 6.2). Це вказує на те, що за різних температур води розвиваються угруповання з різним видовим складом або з різним співвідношенням основних відділів (діатомові, зелені, синьозелені).

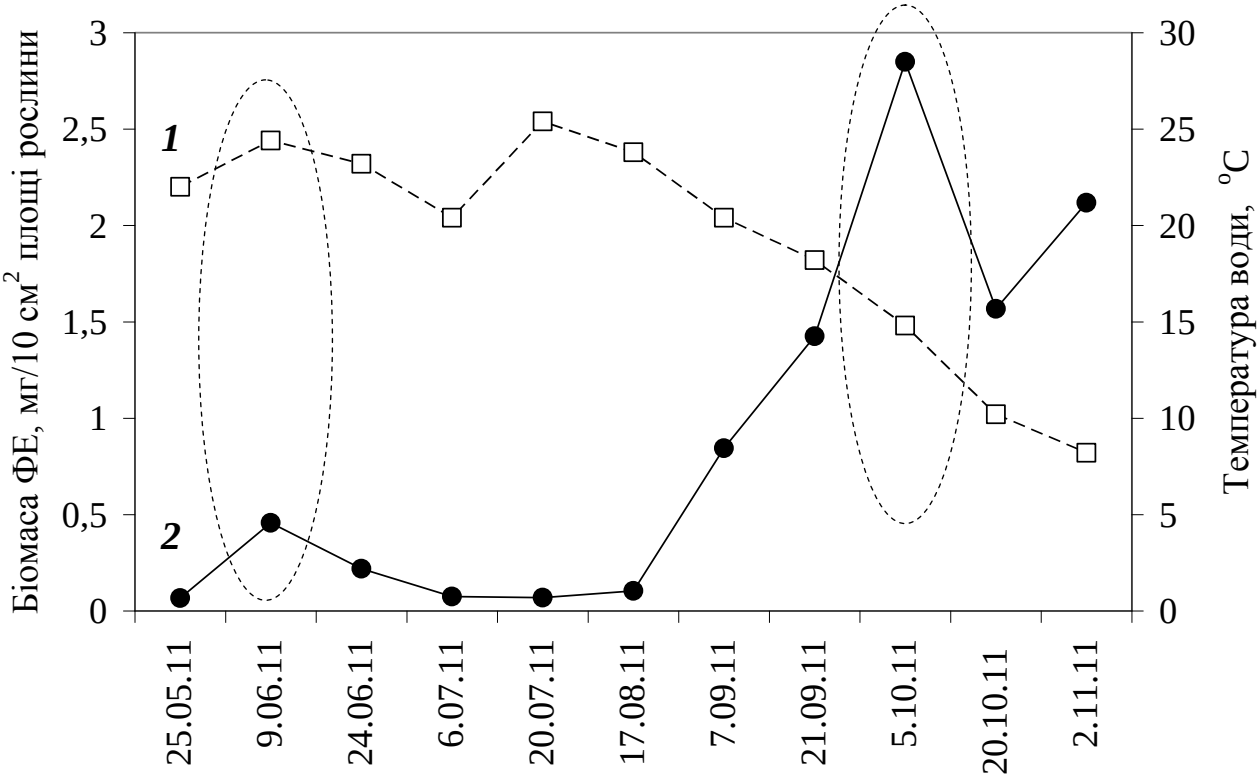


Рис. 6.2. Динаміка температури води (1) і біомаси фітоепіфітону на рдеснику пронизанолистому (2) на Київській ділянці річкової частини Канівського водосховища: еліпси – піки розвитку фітоепіфітону при 24°С і 15°С [293].

Припущення про існування різних угруповань, кожне з яких розвивається за певних температур води, підтверджується результатами кластерного аналізу [293]. Дендрограма подібності видового і кількісного складу угруповань фітоепіфітону за коефіцієнтом Брея-Кертіса розділилась на два кластери: перший

– угруповання, зареєстровані при температурі води від 8 до 18°С (весняно-осінні) і другий – угруповання, які розвиваються при температурі води від 20°С і вище (літні) (рис. 6.3).

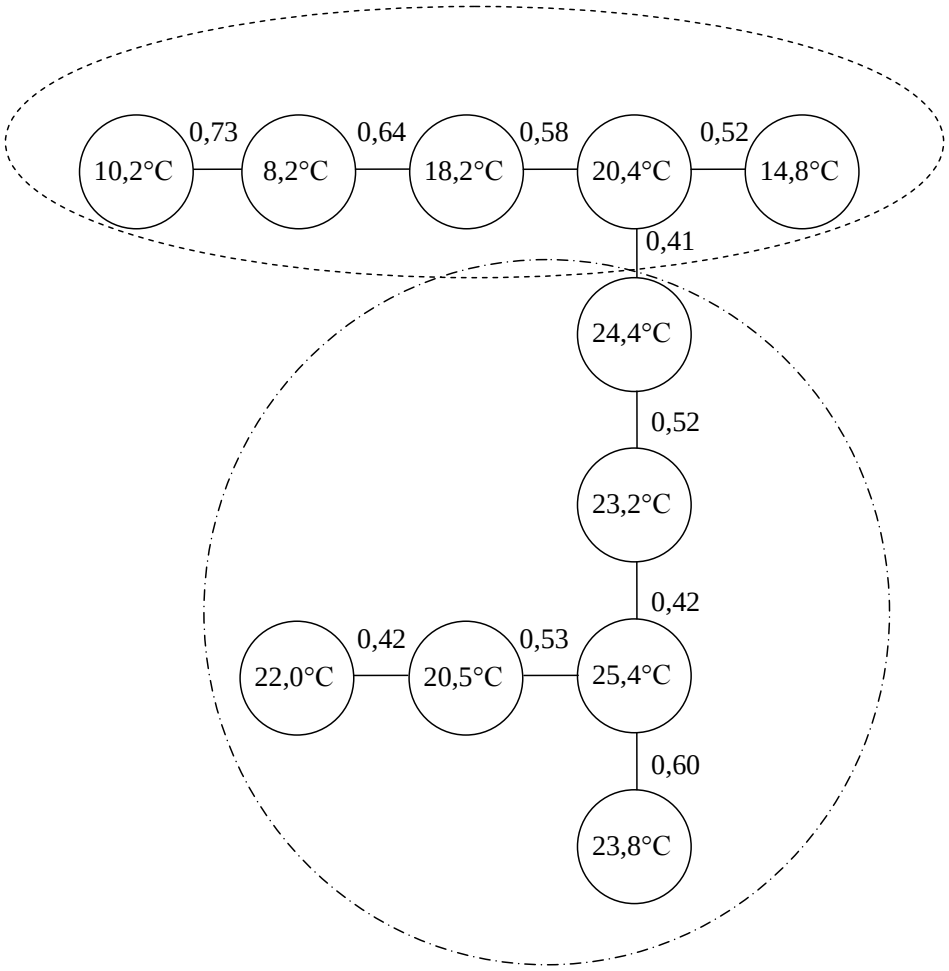


Рис. 6.3. Дендрограма подібності угруповань фітоепіфітону на рдеснику пронизанолистому на Київській ділянці річкової частини Канівського водосховища за різних температур води за коефіцієнтом Брея-Кертіса [113].

Отже, залежність біомаси фітоепіфітону від температури води є нелінійною, що узгоджується з літературними даними. Так, багато авторів [179, 180, 190, 192, 242, 264] підкреслюють, що взаємозв’язок між температурою води і фітоперифітоном носить криволінійний характер і визначається таксономічною структурою угруповання, а домінування певного таксону, в свою чергу, залежить від його температурного оптимуму. При цьому зі зміною температури води змінюється і структура угруповання.

6.3. Зміни структури фітоепіфітону в умовах підвищеної температури води

Відомо [179, 192], що діатомові водорості є більш холодолюбними, а зелені і синьозелені – більш теплолюбними. Для фітопланктону дніпровських водосховищ показано [336, 297], що діатомові і зелені водорості досягають максимальних біомас за температур води близько 22,0–23,0°С, а синьозелені – $\geq$ 25°С.

З огляду на це, було проаналізовано залежність флористичної частки водоростей різних відділів у фітоепіфітоні[1] Канівського водосховища від температури води на прикладі літніх сезонів 2008–2011 і 2017 рр. Порівнювані літні сезони характеризувались різним температурним режимом. Так, у 2008 р. температура води на мілководдях водосховища коливалась від 17,0 до 21,0°С і в середньому складала 19,5°С; у 2009 р. – від 20,0 до 23,0°С (у середньому 21,7°С); у 2010 р. від 22,0 до 27,0°С (у середньому 24,0°С); у 2011 р. – від 20,4 до 25,4°С (у середньому 23,4°С); і в 2017 р. – від 20,1 до 25,0°С (у середньому 22,5°С).

Із наведених даних видно, що більш висока температура води спостерігалась у 2010, 2011 і 2017 рр., а менш висока – у 2008 і 2009 рр. Тому для більш зручного порівняння даних, отриманих у різні за температурним режимом роки, було використано умовне позначення „менш теплі роки” (2008 і 2009) і „більш теплі роки” (2010, 2011, 2017). Отримані натурні показники температури води узгоджуються з даними Центральної геофізичної обсерваторії України по температурі повітря [130]. Так, літні сезони 2010, 2011 і 2017 рр. характеризувались більшими відхиленнями температури повітря від

[1] Слід відмітити, що флористична частка діатомових водоростей у формуванні видового складу фітоепіфітону є значно більшою, ніж у фітопланктоні, а частки зелених і синьозелених водоростей – відповідно, значно меншими [337]. Тому, для отримання більш репрезентативних результатів, ми аналізували сумарну частку синьозелених і зелених водоростей як більш теплолюбних форм і частку діатомових водоростей як більш холодолюбних форм.

середньобагаторічної норми (+5,0°С; +2,0°С; +2,4°С відповідно[1]), ніж 2008 і 2009 рр. (+1,7°С відповідно). Найтеплішим було літо 2010 р., коли відхилення температури повітря від середньобагаторічної норми досягло +5,0°С.

Встановлено, що в роки з різним температурним режимом частка різних відділів водоростей була неоднаковою. Так, у „менш теплі" роки частка діатомових водоростей складала 85–95%, а сумарна частка синьозелених і зелених – 5–12%. У той же час, у „більш теплі" роки частка діатомових водоростей знижувалась до 59–72%, а сумарна частка синьозелених і зелених водоростей, навпаки, зростала до 28–36%. При цьому, в найтеплішому 2010 р. частка діатомових водоростей була 59%, а сумарна частка зелених і синьозелених досягла 32% [161] (рис. 6.4 *а*).

Виявлено достовірну обернену залежність між флористичною часткою діатомових водоростей і температурою води в діапазоні 19,5–24,0°С (r = –0,98; p = 0,004) і достовірну пряму залежність між сумарною часткою зелених і синьозелених водоростей і температурою води (r = 0,93; p = 0,02) [161] (рис. 6.4 *б*).

[1] Оскільки на Офіційному сайті Центральної геофізичної обсерваторії України представлені дані щодо відхилень температури повітря не за літній сезон у цілому, а по місяцях, нами були усереднені наведені відхилення за три літні місяці.

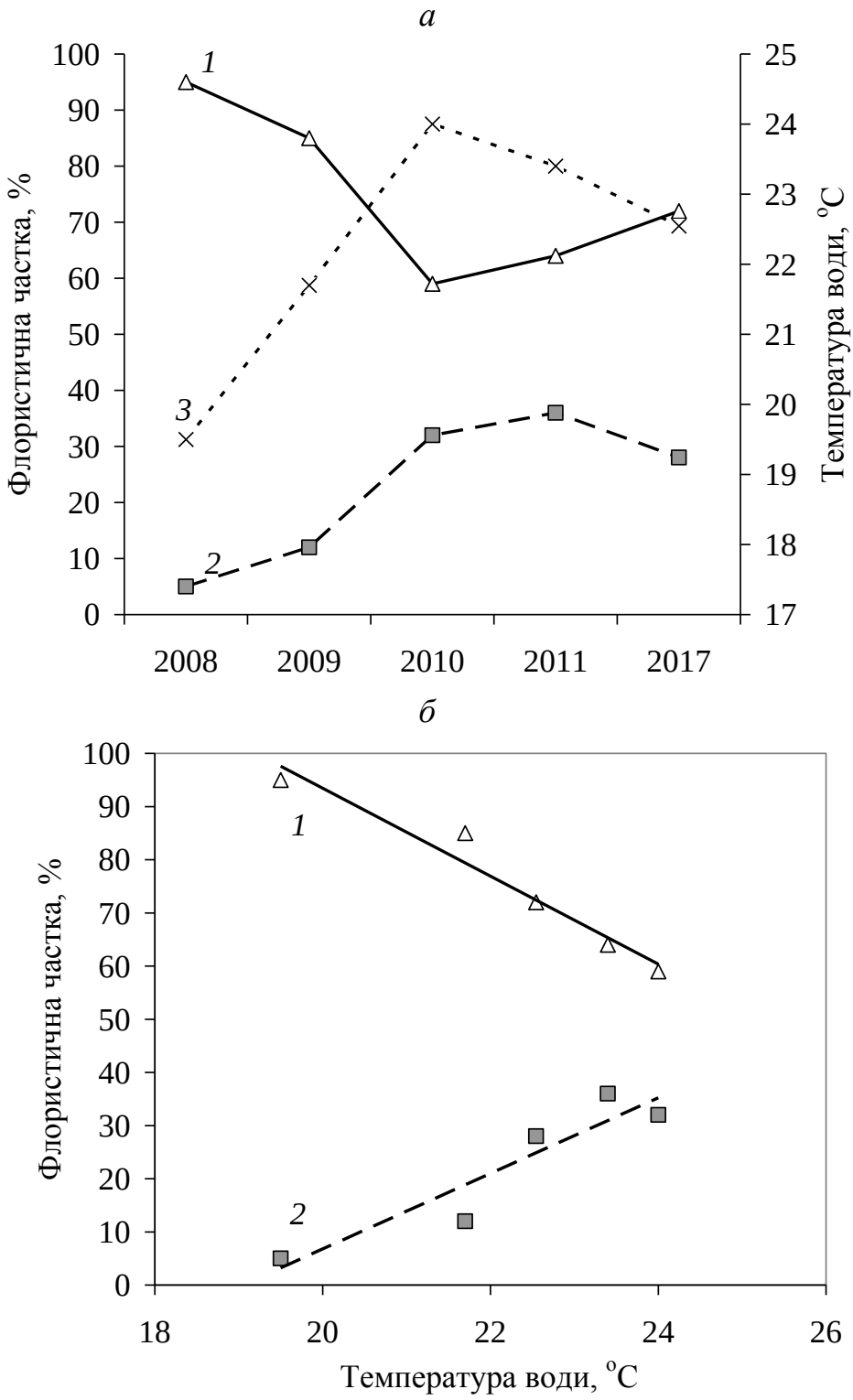


Рис. 6.4. Вплив температури води на флористичну структуру фітоепіфітону на комиші озерному в Канівському водосховищі в літній сезон: а – міжрічна динаміка частки діатомових водоростей (1), сумарної частки зелених і синьозелених водоростей (2) і середньої температури води (3); б – залежність між температурою води та частками діатомових (1); зелених і синьозелених (2) водоростей.

Із наведеного графіка видно, що коли середня температура води за період спостережень становить 19–20°С, розвиваються майже монодомінантні діатомові угруповання, а при її підвищенні частка діатомових водоростей поступово знижується. При цьому частка більш теплолюбних зелених і синьозелених водоростей, навпаки, зростає, оскільки вони отримують конкурентну перевагу в умовах підвищеної температури води.

Отже, можна стверджувати, що флористична структура фітоепіфітону з високим ступенем достовірності відображає інтегральну картину температурних умов конкретного року і може бути використана як репрезентативний показник для моніторингу впливу кліматичних змін на біоту.

Проаналізовано залежність між температурою води і співвідношенням відділів у чисельності та біомасі фітоепіфітону. Матеріалом слугували 23 проби фітоепіфітону, відібрані із комишу озерного на київській ділянці Канівського водосховища в літній сезон. Встановлено достовірну обернену кореляцію між часткою чисельності діатомових водоростей і температурою води ($r = –0{,}54$; $p = 0{,}008$) (рис. 6.5 *а*) і достовірну пряму кореляцію між сумарною часткою чисельності синьозелених і зелених водоростей і температурою води ($r = 0{,}53$; $p = 0{,}009$) [161] (рис. 6.5 *б*).

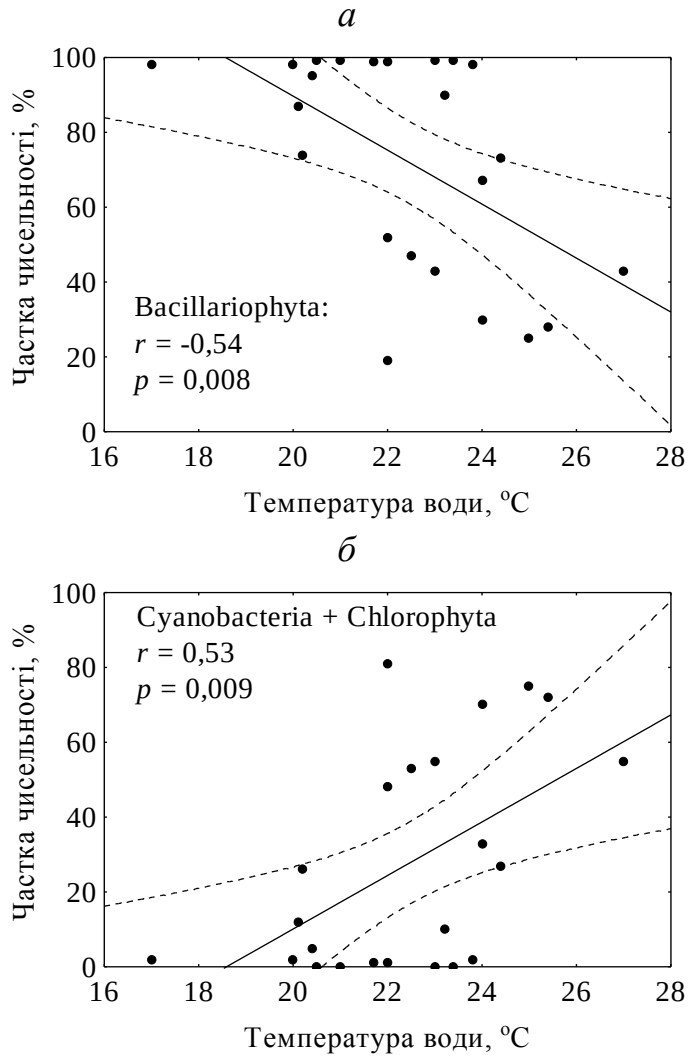


Рис. 6.5. Достовірна кореляція між температурою води і часткою чисельності діатомових (а), сумарною часткою синьозелених і зелених (б) водоростей.

Аналогічний кореляційний аналіз для структури біомаси фітоепіфітону виявив достовірну обернену залежність між часткою біомаси діатомових водоростей і температурою води ($r = –0,44$; $p = 0,04$) (рис. 6.6 *а*), а також достовірну пряму кореляцію між сумарною часткою синьозелених і зелених водоростей і температурою води ($r = 0,47$; $p = 0,02$) [161] (рис. 6.6 *б*).

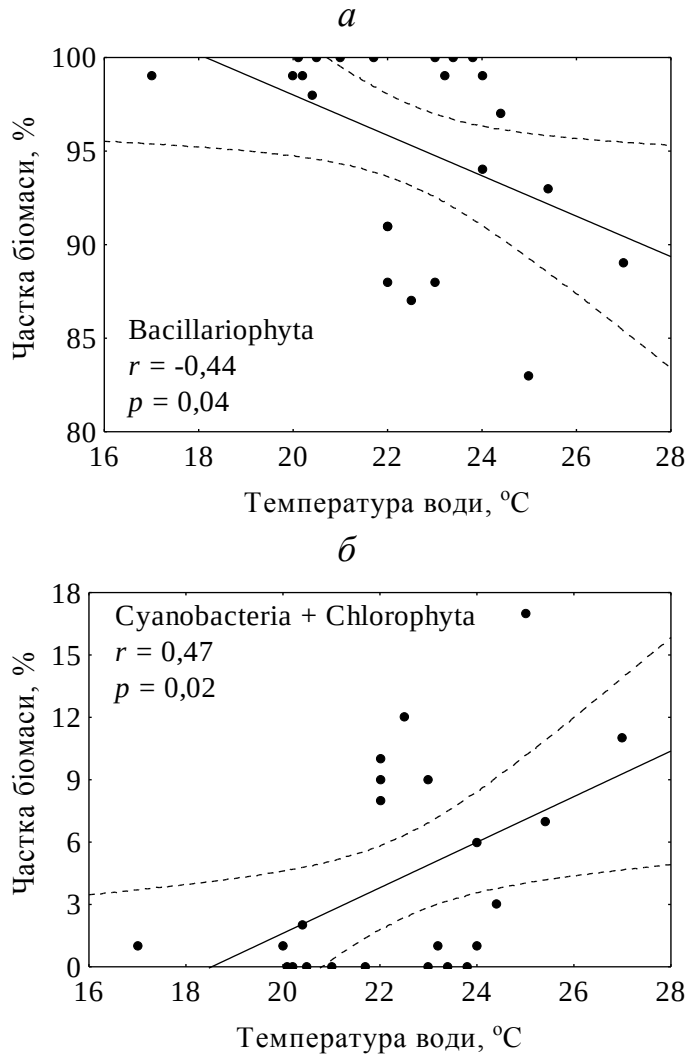


Рис. 6.6. Достовірна кореляція між температурою води і часткою біомаси діатомових (а), сумарною часткою синьозелених і зелених (б) водоростей.

Подібна закономірність встановлена нами і для Київського водосховища. При цьому аналізувались дані за липень 2008, 2012–2015 рр. (табл. 6.1). У липні 2008 р. температура води на мілководдях Київського водосховища коливалась від 23,4 до 24,8°С і в середньому складала 24,1°С; у 2012 р. – від 23,9 до 27,8°С (у середньому 24,8°С), в 2013 р. – від 20,9 до 26,6°С (у середньому 23,6°С), в 2014 р. – від 23,3 до 28,0°С (у середньому 26,0°С) і в 2015 р. – від 20,5 до 24,6°С (у середньому 22,0°С). Аналогічно, як і для Канівського водосховища, для більш зручного порівняння даних ми використовуємо умовне позначення „менш теплі роки” і „більш теплі роки”. Отже, виходячи із середньої температури води на мілководдях водосховища під час експедиційних досліджень, 2008, 2013 і

2015 роки можна умовно віднести до „менш теплих”, а 2012 і 2014 роки – до „більш теплих”. Наші вимірювання температури води узгоджуються з даними Центральної геофізичної обсерваторії України, згідно з якими липень 2012 і липень 2014 рр. характеризувалися найбільшими відхиленнями температури повітря від середньобагаторічних: +4,3°С і 2,8°С [130].

Таблиця 6.1

Багаторічна динаміка біомаси фітоепіфітону на занурених рослинах (рдеснику пронизанолистому і гребінчастому) в Київському водосховищі при різних температурах літніх сезонів

Роки	*t*°С води на зарослих мілководдях	Біомаса і її структура				
		Біомаса, мг/10 см^2	Cyano-bacteria, %	Bacillario-phyta, %	Chloro-phyta, %	Тип угруповання*
2008	23,4–24,8 24,1±0,1	0,10–2,61 1,09±0,57	1–7 3±2	83–99 92±3	1–9 5±2	1
2012	23,9–27,8 24,8±0,5	0,30–0,87 0,50±0,12	1–3 2±1	58–86 76±7	9–39 21±7	2
2013	20,9–26,6 23,6±0,6	0,52–2,05 1,01±0,35	2–6 4±1	85–95 88±2	2–10 7±2	1
2014	23,3–28,0 26,0±0,5	0,23–2,83 1,29±0,57	2–21 8±4	65–84 75±4	13–23 16±2	2
2015	20,5–24,6 22,0±0,4	1,88–35,74 13,75±7,96	1–4 2±1	82–99 90±4	1–16 8±4	1

Примітка. Над рискою – межі коливань, під рискою – середні значення. * – тип угруповання обростань залежно від співвідношення відділів у біомасі: 1 – угруповання з переважанням діатомових водоростей (82–99% біомаси), 2 – діатомово-зелено-синьозелене угруповання (діатомові – 58–86%, зелені – до 39%, синьозелені – до 21%).

Аналіз структури біомаси фітоепіфітону на рдеснику пронизанолистому в Київському водосховищі (див. табл. 6.1) дозволяє виділити два типи угруповань:

1. Угруповання, які розвивались у „менш теплі” роки (2008, 2013 і 2015) – з часткою діатомових водоростей від 82 до 99%, зелених – від 1 до 16%, синьозелених – від 1 до 7%;

2. Угруповання, які розвивались у „більш теплі” роки (2012 і 2014): частка діатомових – від 58 до 86%, зелених – від 9 до 39%, синьозелених – від 1 до 21%.

Узагальнені й усереднені дані по співвідношенню відділів у біомасі фітоепіфітону Київського водосховища в „менш теплі” і „більш теплі” роки представлені на рис. 6.7.

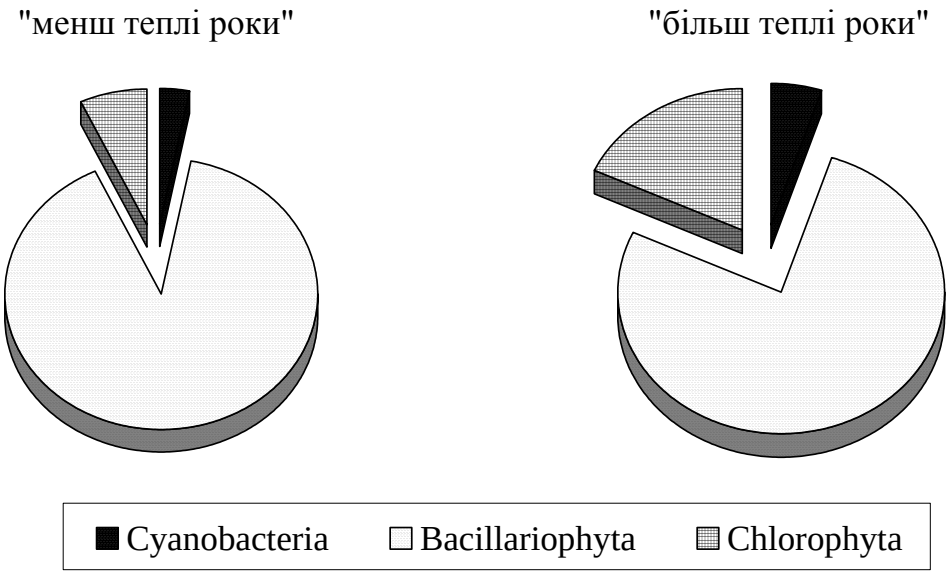


Рис. 6.7. Співвідношення відділів у біомасі фітоепіфітону занурених рослин Київського водосховища в літній сезон у роки з різним температурним режимом[1].

Порівняння середніх величин, проілюстрованих на рис. 6.7, та оцінка достовірності їх різниці за *t*-критерієм Стьюдента показали наступне:

– середня частка діатомових водоростей у „більш теплі” роки (76%±4%) є достовірно нижчою, ніж у „менш теплі” (90%±2%) (*t*-критерій = 3,79; *p* = 0,001);

– середня частка зелених водоростей у „більш теплі” роки (18%±3%) є достовірно вищою, ніж у „менш теплі” (7%±2%) (*t*-критерій = -3,45; *p* = 0,003);

– щодо частки синьозелених водоростей, різниця середніх величин між „більш теплими” і „менш теплими” роками була недостовірною (5%±2% і 3%±1%) (*t*-критерій = -0,85; *p* = 0,406). Проте максимальні її показники у „більш теплі” роки були значно вищими, ніж у „менш теплі”.

[1] На рисунку представлено усереднені дані. Величини стандартної помилки вказано далі по тексту.

Таким чином, незалежно від водосховища (Канівське чи Київське), у „більш теплі” роки, порівняно з „менш теплими”, у фітоепіфітоні спостерігалось зниження частки діатомових водоростей і збільшення – зелених і синьозелених.

Важливим є те, що отримані нами дані узгоджуються з результатами досліджень фітопланктону – як Канівського [336], так і Київського водосховища [297].

Можна стверджувати, що зміна структури фітоепіфітону зі зменшенням частки діатомових водоростей і збільшенням – зелених і синьозелених є важливим механізмом адаптації водоростевих угруповань до кліматичних змін.

6.4. Вплив підвищеної температури води на продукційні характеристики фітоепіфітону

Важливою характеристикою фітоепіфітона, яка може бути використана для оцінки реакції водоростевих угруповань на кліматичні зміни, є первинна продукція. Згідно з літературними даними [192], інтенсивність первинної продукції фітоперифітону експоненційно зростає з підвищенням температури, при цьому одночасно відбувається “зсув” у домінуванні таксономічних груп водоростей від діатомових до зелених і синьозелених. У той же час, у більшості природних угруповань фітоперифітону температура води встановлює верхню межу продукції, коли дія інших чинників (вміст біогенних елементів, мікроелементів, освітленість) оптимальна [192].

Багаторічні натурні дослідження продукційних характеристик фітоепіфітону проводились в озерній частині Київського водосховища на правобережному мілководді (траверз с. Глібівка) і лівобережному мілководді (траверз с. Ровжі). Слід відмітити, що діапазони температур води, за яких проводили спостереження, на даних станціях дещо відрізнялись: на правобережному мілководді – від 21,0 до 26,4°С, а на лівобережному – від 20,9 до 23,2°С (табл. 6.2).

Таблиця 6.2

Продукційні характеристики та структура біомаси фітоепіфітону занурених рослин Київського водосховища за різних температур води

Мілководдя	*t* води, °С	Рік, рослина-субстрат	*A*, мг O_2/10 см^2 × добу	*R*[1], мг O_2/10 см^2 × добу	*A*/*R* × добу	*B*, мг/10 см^2	Cyanobacteria : Bacillariophyta : Chlorophyta, % біомаси
Правобережне мілководдя на траверзі с. Глібівка	21,0	2015 р., *Potamogeton pectinatus* L.	3,52±0,22	3,38±1,88	1,04	14,44	<1:98:2
	24,6	2016 р., *Potamogeton pectinatus* L.	6,13±1,5	5,50±0,87	1,11	13,59	<1:95:4
	25,6	2008 р., *Potamogeton pectinatus* L.	0,22±0,08	1,41±0,11	0,16	0,90	2:98:<1
	26,4	2012 р., *Potamogeton perfoliatus* L.	0,13±0,07	1,90±0,05	0,07	0,46	2:58:39
Лівобережне мілководдя на траверзі с. Ровжі	20,9	2013 р., *Potamogeton perfoliatus* L.	0,41±0,09	0,71±0,15	0,58	0,68	6:85:10
	21,3	2015 р., *Potamogeton pectinatus* L.	0,31±0,14	1,18±0,14	0,26	2,10	4:82:15
	22,7	2012 р., *Potamogeton perfoliatus* L.	1,42±0,11	1,91±0,11	0,74	0,87	<1:86:14
	23,1	2009 р., *Potamogeton perfoliatus* L.	0,53±0,07	0,89±0,12	0,59	1,44	<1:91:9
	23,2	2014 р., *Potamogeton perfoliatus* L.	1,25±0,08	0,99±0,13	1,26	2,83	5:71:23

[1] Деструкцію органічних речовин визначали для всього угруповання епіфітону, включаючи зоофітос і бактеріоепіфітон

Така різниця в температурному режимі, ймовірно, пов'язана з гідрологічними особливостями досліджуваних мілководь та з гідрометеорологічними умовами.

Продукційні характеристики фітоепіфітону змінювались у широких межах: валова первинна продукція – від 0,13 до 6,13 мг O_2/10 $см^2$ × добу, деструкція органічних речовин – від 0,71 до 5,50 мг O_2/10 $см^2$ × добу, співвідношення продукційно-деструкційних процесів (*A/R*) – від 0,07 до 1,26 (див. табл. 6.2).

Аналіз залежності валової первинної продукції від температури води показав наступне. На правобережному мілководді, в діапазоні температур води 21,0–26,4°С, набільша інтенсивність валової первинної продукції спостерігалась за температури близько 24±0,5°С (рис. 6.8). За вищих температур (25–26°С) інтенсивність фотосинтезу знижувалась. Це пояснюється тим, що домінуючим компонентом фітоепіфітону є діатомові водорості, а температура 25–26°С виходить за межі їх оптимуму. Крім того, за такої високої температури спостерігалось „цвітіння" води планктонними синьозеленими водоростями, які екранували товщу води від сонячної радіації.

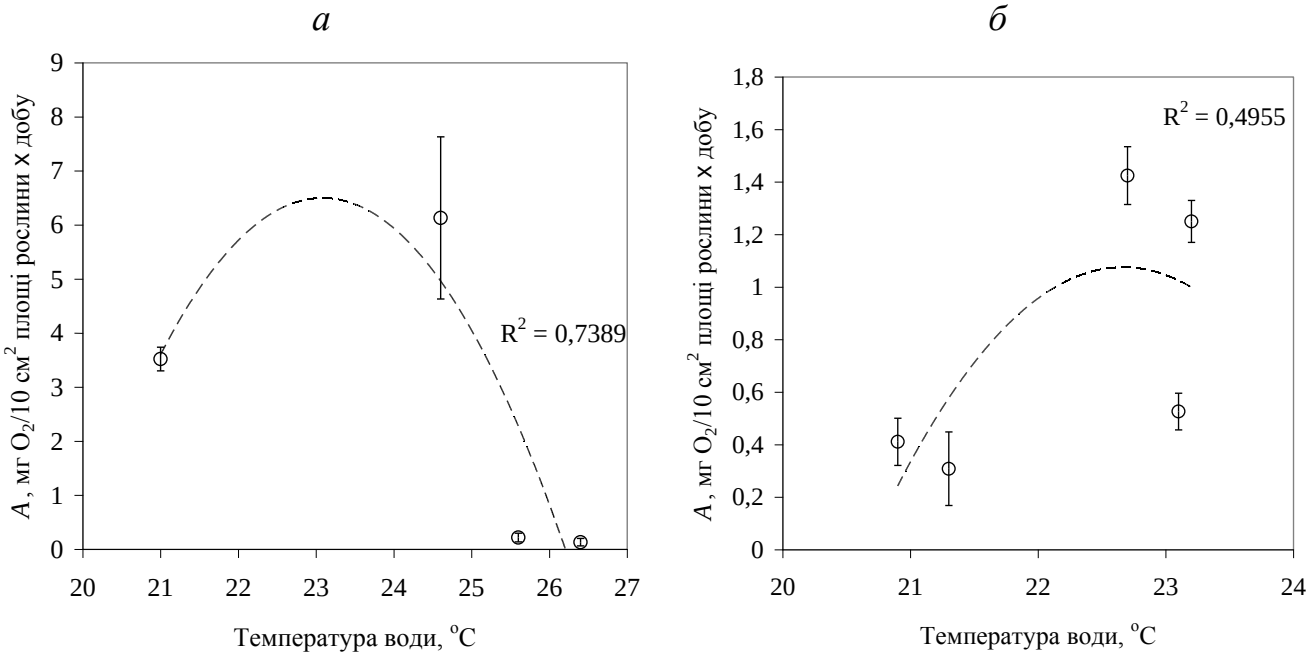


Рис. 6.8. Залежність валової первинної продукції фітоепіфітону на занурених рослинах Київського водосховища від температури води: а – траверз с. Глібівка, б – траверз с. Ровжі.

На лівобережному мілководді водосховища, в температурному діапазоні 20,9–23,2°С, найвища інтенсивність валової первинної продукції спостерігалась за температури в межах 22–23°С (див. рис. 6.8).

Отже, в цілому, валова первинна продукція характеризувалась криволінійною залежністю від температури води з максимальною інтенсивністю за температури води 22–24°С, що підтверджується літературними даними [243, 333]. У перерахованих роботах відмічено, що зменшення інтенсивності первинної продукції водоростей обростань при відхиленні температури води від оптимуму більш різко проявляється при наближенні до верхньої межі інтервалу толерантності, ніж до його нижньої межі. Подібну закономірність можна прослідкувати і за нашими даними (див. рис. 6.8). Так, із наведеного на рис. 6.8 *а* графіка видно, що при температурі води нижче оптимального діапазону інтенсивність валової первинної продукції складає 3,52 мг O_2/10 $см^2$ × добу, а при температурі води вище оптимального діапазону – вона є значно нижчою – 0,13–0,22 мг O_2/10 $см^2$ × добу.

Аналогічний розподіл відмічаємо для співвідношення продукційно-деструкційних процесів. Найвищі показники *A/R* спостерігались в інтервалі температур 22–24°С, а за температури 25–26°С і вище це співвідношення суттєво знижувалось (рис. 6.9).

Встановлена закономірність пояснюється двома різними біологічними механізмами:

– зниженням інтенсивності валової продукції при зростанні температури води;

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

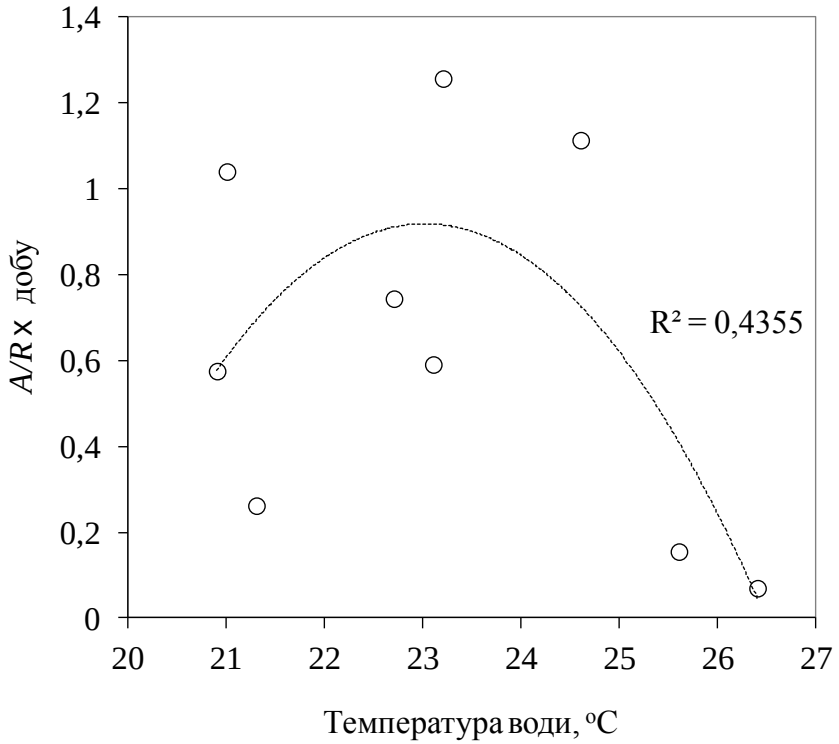


Рис. 6.9. Залежність *A/R*-співвідношення у фітоепіфітоні на занурених рослинах від температури води в Київському водосховищі.

Інформативними функціональними показниками водоростевих угруповань є питома первинна продукція (*P/B*-коефіцієнт × добу) і співвідношення деструкції і біомаси (*R/B* × добу), які відповідно характеризують добову інтенсивність потоку енергії або деструкції на одиницю біомаси угруповання.

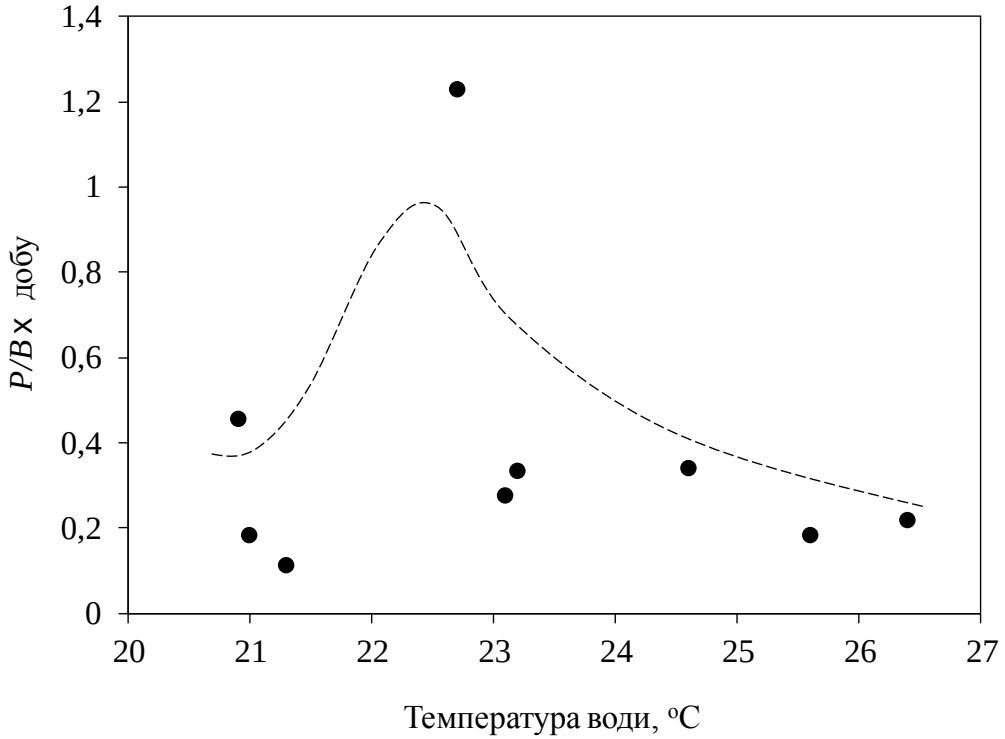
Встановлено, що *P/B*-коефіцієнти фітоепіфітону характеризувались криволінійною залежністю від температури води з максимумом за температури близько 23°С (рис. 6.10 *а*).

При аномально високих температурах води (більше 25–26°С) *P/B*-коефіцієнти суттєво знижувались.

Співвідношення деструкції і біомаси при підвищенні температури води виявляло тенденцію до лінійного зростання і досягало максимуму за найвищої температури 26,4°С (див. рис. 6.10 *б*). Це може пояснюватись тим, що в процесі деструкції (на відміну від первинної продукції) беруть участь не тільки водорості, а й інші компоненти біоценозу обростань – бактерії, мікробезхребетні, і при

підвищенні температури води збільшується інтенсивність дихання всього угруповання.

а



б

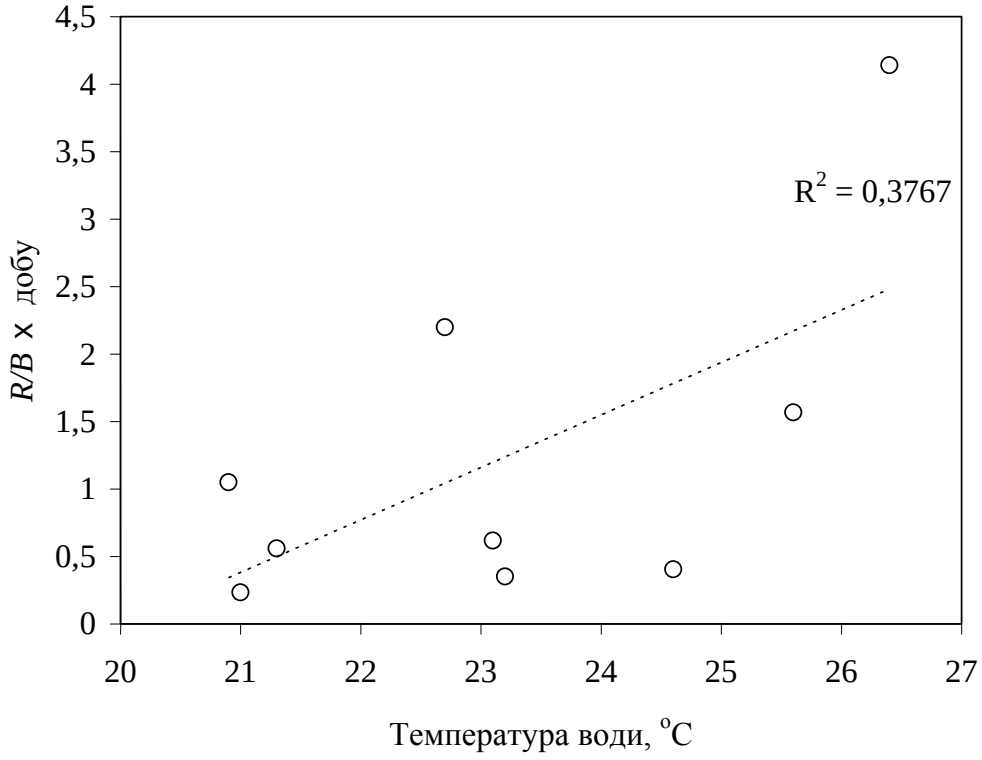


Рис. 6.10. Залежність питомої продукції фітоепіфітону (*P/B* × добу) та питомої деструкції (*R/B* × добу) від температури води.

Порівняння наших даних із результатами аналогічних досліджень фітопланктону Київського водосховища, показали, що питома продукція для фітопланктону досягала максимальних значень (1,69–1,99) за температури води 24,4–26,6°С [297], а для фітоепіфітону (1,23) – за температури близько 23,0°С (див. рис. 6.10 *а*). Пояснюється це відмінностями в структурі фітопланктону і фітоепіфітону. Так, показано [297], що за високих температур (24,4–26,6°С) основу біомаси фітопланктону формують синьозелені (39–76%) і зелені водорості (8–43%), а роль діатомових знижується, що забезпечує стійкість автотрофної ланки і підтримання балансу продукційно-деструкційних процесів у водній товщі.

У той же час, в момент постановки наших дослідів із визначення первинної продукції фітоепіфітону частка синьозелених водоростей в обростаннях не перевищувала 5%, а зелених – 39%, тобто домінуючим відділом залишались діатомові водорості (58–98%) (див. табл. 6.2), для яких температура води 26°С не є оптимальною. Пояснюватись це може тим, що період життя водоростей складає від декількох днів до декількох тижнів, і тому структура фітоепіфітону ще «не встигла» перебудуватись у відповідь на підвищення температури води.

З огляду на вищевикладене, цікаво проаналізувати, наскільки впливає структура біомаси фітоепіфітону на його відгук на підвищення температури води. З цією метою ми порівняли інтенсивність валової первинної продукції фітоепіфітону в угрупованнях з різним співвідношенням діатомових, синьозелених і зелених водоростей[1] за різних температур води.

Встановлено, що за температури води 21±0,5°С найвища інтенсивність первинної продукції (3,5 мг O_2/10 $см^2$ × добу) спостерігалась при монодомінуванні діатомових водоростей (> 95% біомаси). А в угрупованнях, де частка діатомових водоростей становила 82–85%, а сумарна частка синьозелених та зелених – 15–18%, інтенсивність первинної продукції була нижчою (0,31–0,41 мг O_2/10 $см^2$ × добу) (рис. 6.11).

[1] Частка інших відділів у біомасі порівнюваних угрупованнях була незначною (не більше 3–5%) і не враховувалась.

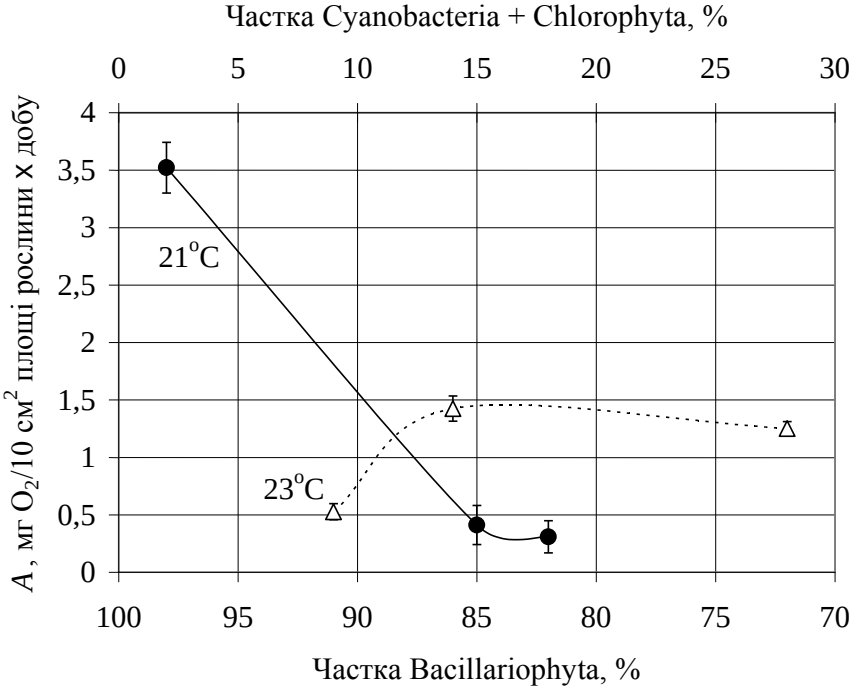


Рис. 6.11. Залежність інтенсивності валової первинної продукції фітоепіфітону Київського водосховища від структури його біомаси за температури 21°С і 23°С.

У той же час за температури води 23°С спостерігалась інша закономірність. При монодомінуванні діатомових водоростей (>90%) інтенсивність первинної продукції становила всього 0,53 мг O_2/10 $см^2$ × добу. В угрупованнях, де частка діатомових складала 71–86%, а сумарна частка синьозелених та зелених – 14–23%, інтенсивність первинної продукції була майже втричі вищою – до 1,25–1,42 мг O_2/10 $см^2$ × добу. Це може вказувати на те, що за температури близько 21°С конкурентну перевагу мають діатомові угруповання, а при підвищенні температури до 23°С – діатомово-зелено-синьозелені.

За аномально високих температур води (> 25–27°С) спостерігалось зниження інтенсивності первинної продукції фітоепіфітону, що було зумовлено зниженням як абсолютної кількості, так і функціональних показників діатомових водоростей.

6.5. Зв’язок між температурою води та індексом сапробності

Вперше для фітоепіфітону встановлено, що показником, який чутливо реагує на підвищення температури води, є індекс сапробності Пантле-Букк у модифікації Сладечека. Так, аналіз багаторічної динаміки індексу сапробності фітоепіфітону на комиші озерному в літній сезон в Канівському водосховищі з 2008 по 2017 рр. показав, що піки індексу сапробності реєструвались у 2010 і в 2017 рр. і співпадали з максимумами температури води і повітря (рис. 6.12).

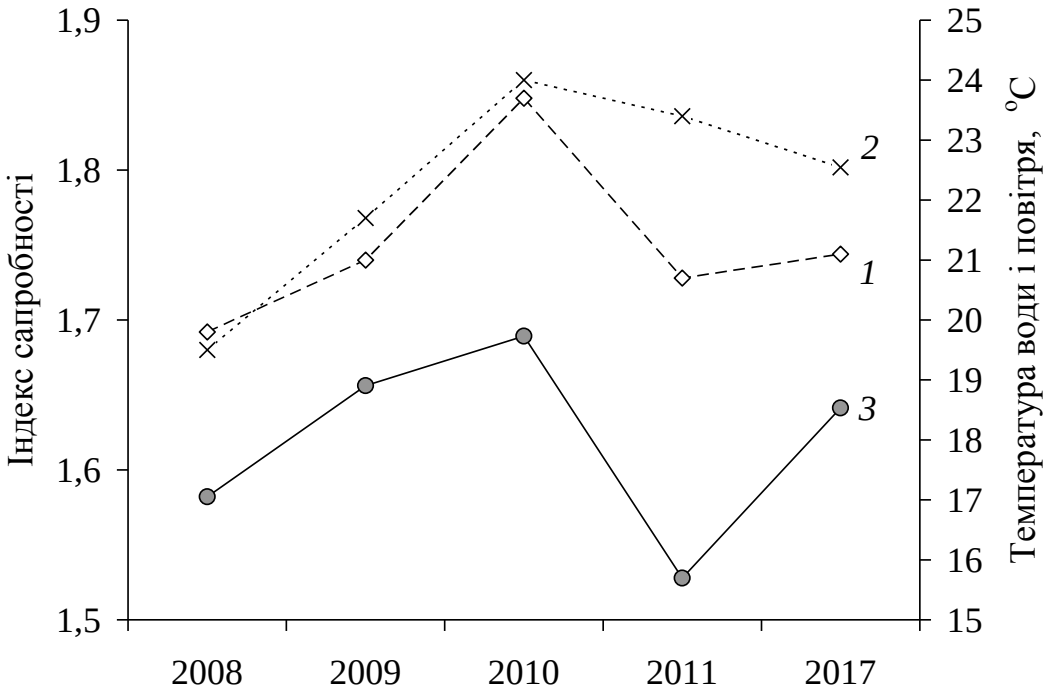


Рис. 6.12. Міжрічна динаміка середньої температури повітря в літній сезон (за даними ЦГО [130]) (1), середньої температури води (2) та індексу сапробності Пантле-Букк у модифікації Сладечека за фітоепіфітоном на київській ділянці Канівського водосховища (3).

Крім того, за даними Центральної геофізичної обсерваторії України зазначені роки характеризувались найбільшими відхиленнями від середньобагаторічних температур повітря за літній період (у 2010 р. – +5,0°С, у 2017 р. – 2,4°С) [130]. Збільшення індексу сапробності при підвищенні температури води може пояснюватись тим, що при підвищенні температури

зростає інтенсивність деструкції, і у воді збільшується кількість легкоокиснюваних органічних речовин.

* * *

Таким чином, з'ясовано основні закономірності реакції фітоепіфітону Київського і Канівського водосховищ на кліматичні зміни, зокрема на підвищення температури води.

Між температурою води і біомасою фітоепіфітону спостерігалась складна нелінійна залежність. Піки біомаси водоростей реєструвались при температурі води 14,0–15,0°С і 22,0–24,0°С. Це вказує на те, що за різних температур води розвивались угруповання водоростей обростань із різним видовим складом. При підвищенні температури води знижувалась частка діатомових водоростей і зростала частка зелених та синьозелених.

Валова первинна продукція фітоепіфітону, *A/R*-співвідношення, добові *P/B*-коефіцієнти виявляють криволінійну залежність від температури води з максимальними показниками при 22–24°С. При значному підвищенні температури води (до 25–26°С і вище) спостерігається зниження інтенсивності валової первинної продукції водоростей обростань, що зумовлено як безпосереднім впливом високої температури на фітоепіфітон, так і зниженням прозорості води через екранування водної товщі планктонними синьозеленими водоростями.

Деструкція органічних речовин епіфітоном на одиницю біомаси (*R/B*-співвідношення) при підвищенні температури води зростала, що пояснюється збільшенням інтенсивності дихання всього угруповання обростань (бактеріо-, фіто-, зооепіфітону) зі зростанням температури.

Важливим підсумком проведених досліджень є узагальнення багаторічних натурних матеріалів по фітоепіфітону і вибір його найбільш репрезентативних показників, які чутливо реагують на зміну температури води. До них належать:

– співвідношення діатомових, зелених і синьозелених водоростей;

– інтенсивність валової первинної продукції;

– співвідношення продукційно-деструкційних процесів (*A/R*);

– питома продукція (*P/B*-коефіцієнти);

– індекс сапробності Пантле-Букк у модифікації Сладечека.

Очевидно, що встановлені закономірності є важливими механізмами, що забезпечують адаптацію водоростевих угруповань до сучасних змін клімату. Отримані нами дані узгоджуються з результатами дослідження фітопланктону [297], а це дозволяє стверджувати, що зазначені механізми є спільними для водоростевих компонентів автотрофної ланки – фітоепіфітону і фітопланктону, і можуть бути використані для моніторингу впливу кліматичних змін на біоту.

РОЗДІЛ 7
АПРОБАЦІЯ ЄВРОПЕЙСЬКИХ ПІДХОДІВ ДО ОЦІНКИ СТАНУ ВОДНИХ ЕКОСИСТЕМ БАСЕЙНУ ДНІПРА ЗА ФІТОЕПІФІТОНОМ

7.1. Короткий огляд літератури

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 стану екосистем згідно з вимогами ВРД 2000/60/ЄС [3, 4]. У якості біологічних дескрипторів у даній системі найбільш детально представлені донні безхребетні і вищі водяні рослини. Проте розробці таких методик для фітоепіфітону приділялась недостатня увага.

У світовій практиці водорості, які вегетують на субстратах, широко застосовуються для оцінки екологічного стану масивів поверхневих вод [6, 147, 148, 189, 200, 226, 227, 229, 265, 278, 299, 313]. Це зумовлено тим, що вони ведуть прикріплений спосіб життя і відображають характеристики якості води саме тієї ділянки, де вони живуть. Відповідно до Водної Рамкової Директиви, один із біологічних елементів якості річок і озер – це «інша водна флора». До складу «іншої водної флори» входить фітобентос, який у свою чергу складається з макрофітів та мікрофітобентосу [195]. У якості показників фітобентосу для оцінки екологічного стану як правило використовують таксономічний склад і чисельність [195].

З 2019 р. в Україні набув чинності новий «Порядок здійснення державного моніторингу вод» (Постанова Кабінету Міністрів України № 758 від 19.09.2018 р.), згідно з яким одним із біологічних складових моніторингу поверхневих вод є мікрофітобентос. У якості показників мікрофітобентосу, що контролюються як базові в процесі моніторингу, застосовують кількість видів, кількість родин і чисельність [5, 101].

На сьогодні в багатьох європейських країнах (Австрії, Бельгії, Німеччині, Естонії, Іспанії, Франції, Ірландії, Люксембурзі, Нідерландах, Польщі, Швеції, Великій Британії) у якості біологічного елемента «мікрофітобентос» використовують діатомові індекси [227]. Це зумовлено такими причинами:

– діатомові індекси є інтегральними показниками, у яких враховується як таксономічний склад, так і кількісний розвиток (чисельність, біомаса) водоростей;

– існує низка розроблених методів, які було стандартизовано Європейським комітетом зі стандартизації [202, 203];

– на сьогодні добре вивчено залежність між діатомовими індексами та гідрохімічними показниками [225, 227].

Важливо зауважити, що в європейських нормативних документах з оцінки екологічного стану водних об’єктів немає розмежування між бентосними та перифітонними водоростевими угрупованнями, і всі водорості, які живуть у поверхневих водах на субстраті, у тому числі на вищих водяних рослинах, позначаються загальним терміном – мікрофітобентос [195]. Підкреслюється, що при оцінці стану водних об’єктів за водоростевими угрупованнями на макрофітах, порівняльні дослідження за можливості мають базуватись на пробах, зібраних з одних і тих самих видів макрофітів (або екологічної групи або морфологічно подібних видів) [175].

Більшість діатомових індексів грунтується на застосуванні формули індексу сапробності Зелінки-Марвана [340], і відмінності між різними індексами в основному полягають у кількості задіяних таксонів (видів і різновидів, родів, інших таксономічних одиниць) і значеннях індивідуальних індексів чутливості до забруднення та індикаторної ваги.

Крупномасштабні дослідження з використанням діатомових індексів проводились у Франції [278], Великій Британії [224, 225, 227] і Фінляндії [200]. Розрахунок діатомових індексів базується на аутекологічних списках, які зокрема було створено у Франції [278], Німеччині [239], Нідерландах [321]. До найбільш поширених діатомових індексів, які використовуються в різних країнах світу належать *IPS* (індекс чутливості до забруднення), *IBD* (біологічний діатомовий

індекс), *EPI-D* (індекс евтрофування-забруднення), *TDI* (трофічний діатомовий індекс) і багато інших.

Також розроблені діатомові індекси, адаптовані під специфічні гідробіологічні параметри конкретної країни, наприклад: *PDI* (*Pampean Diatom Index*) – використовується для оцінки якості води річок в Аргентині [207], *Di-CH* (*Swiss Diatom Index*) – для оцінки якості води в Швейцарії [265], *IO-index* – індекс, адаптований для моніторингу річок у Польщі [313].

У Сполучених Штатах Америки також використовують такі досить прості в обчисленні показники як видове багатство цимбелоїдних таксонів – *Cymbella richness* (показник знижується при погіршенні стану екосистем) і відсоток рухливих форм діатомових водоростей *Navicula, Nitzschia, Surirella* (показник зростає при замуленні) [187, 189, 238, 262].

За величиною діатомового індексу, як біологічного елемента якості, кожен з ідентифікованих масивів поверхневих вод (МПВ) відносять до одного з п’яти класів екологічного стану, залежно від ступеню відхилення від «референційного стану». Якщо МПВ характеризується «не більш ніж незначним відхиленням від референційного стану», його екологічний стан визначається як «добрий» [224].

В Україні методику діатомових індексів було апробовано А.А. Кривендою для оцінки якості води озер Шацького національного природного парку [68]. Що стосується водних об’єктів басейну Дніпра, – Л.П. Ярмошенко за результатами дослідження мікрофітобентосу Канівського водосховища було зроблено висновок про те, що діатомові індекси можуть бути застосовані для оцінки якості води рівнинних водосховищ. Цей висновок ґрунтувався на тому, що зі списку діатомових водоростей, виявлених у мікрофітобентосі верхньої частини Канівського водосховища, 86 були індикаторами, рекомендованими в методиці діатомових індексів [166]. Також проводились дослідження з використанням родового діатомового індексу фітоепіфітону для ставів дендропарку Олександрія [305].

У той же час, компаративна оцінка екологічного стану або екологічного потенціалу МПВ за діатомовими індексами відповідно до вимог ВРД залишається

практично не апробованою в Україні. Крім того, відкритим залишається питання, наскільки репрезентативно діатомові індекси відображають стан екосистем дніпровських водосховищ та інших водойм і водотоків басейну Дніпра з різним ступенем антропогенного навантаження, зокрема, наскільки достовірно вони корелюють із гідрохімічними показниками. Не менш актуальним завданням є встановлення референційних значень діатомових індексів для різних типів водойм і водотоків у басейні Дніпра, які можуть мати практичне застосування для компаративної оцінки екологічного стану (потенціалу) цих МПВ в аспекті імплементації ВРД в Україні.

7.2. Апробація деяких діатомових індексів фітоепіфітону для оцінки стану екосистем дніпровських водосховищ

На основі натурних даних по фітоепіфітону Дніпровського каскаду було розраховано низку діатомових індексів та оцінено їхню репрезентативність як показників стану екосистем дніпровських водосховищ.

Було розглянуто такі індекси: трофічний діатомовий індекс (*TDI*) [225]; індекс кисневого режиму (*IO*)[1] [321]; індекс органічного забруднення (*IS*) [321]; видове багатство цимбелоїдних таксонів (сумарна кількість видів з родів *Cymbella*, *Encyonema*, *Encyonopsis*, *Reimeria*) [187, 189, 215, 238, 262]. Індекси *TDI*, *1/IO*, *IS* було розраховано на основі видового складу і біомаси діатомових водоростей фітоепіфітону.

Було проаналізовано залежність значень цих діатомових індексів від гідрохімічного режиму на прикладі дніпровських водосховищ від Канівського до Каховського. Натурні дані по фітоепіфітону було отримано під час комплексної гідроекологічної екпедиції у вересні 2017 р. Діатомові індекси, наведені по тексту і представлені на рисунках, являють собою усереднені величини по декільком пробам для кожної станції спостереження. Гідрохімічні показники було взято з

[1] Індекс кисневого режиму (*IO*) змінюється від 1 (постійно високий вміст кисню, близько 100% насичення) до 5 (дуже низький вміст кисню, близько 10% насичення) [321], тобто присвоєні йому значення є обернено-пропорційними вмісту кисню.

відкритого джерела – офіційного Інтернет-порталу «Моніторинг та екологічна оцінка водних ресурсів України» Державного агентства водних ресурсів України [92]. Враховуючи, що водоростеві угруповання можуть відображати гідрохімічний режим за тривалий період (за декілька тижнів до відбору проб) [100], ми використали усереднені гідрохімічні дані за літо 2017 р.

Трофічний діатомовий індекс (TDI_B). На ділянках дніпровських водосховищ, які розглядаються, індекс TDI_B коливався від 2,71 до 3,49, що за класифікацією [225], відповідає водоймам із вмістом фосфатів від 0,01 до 0,3 мг Р/дм^3. Аналіз просторової динаміки трофічного діатомового індексу (рис. 7.1) показав, що його піки реєструвались на тих ділянках Дніпровського каскаду, які знаходяться під суттєвим антропогенним впливом:

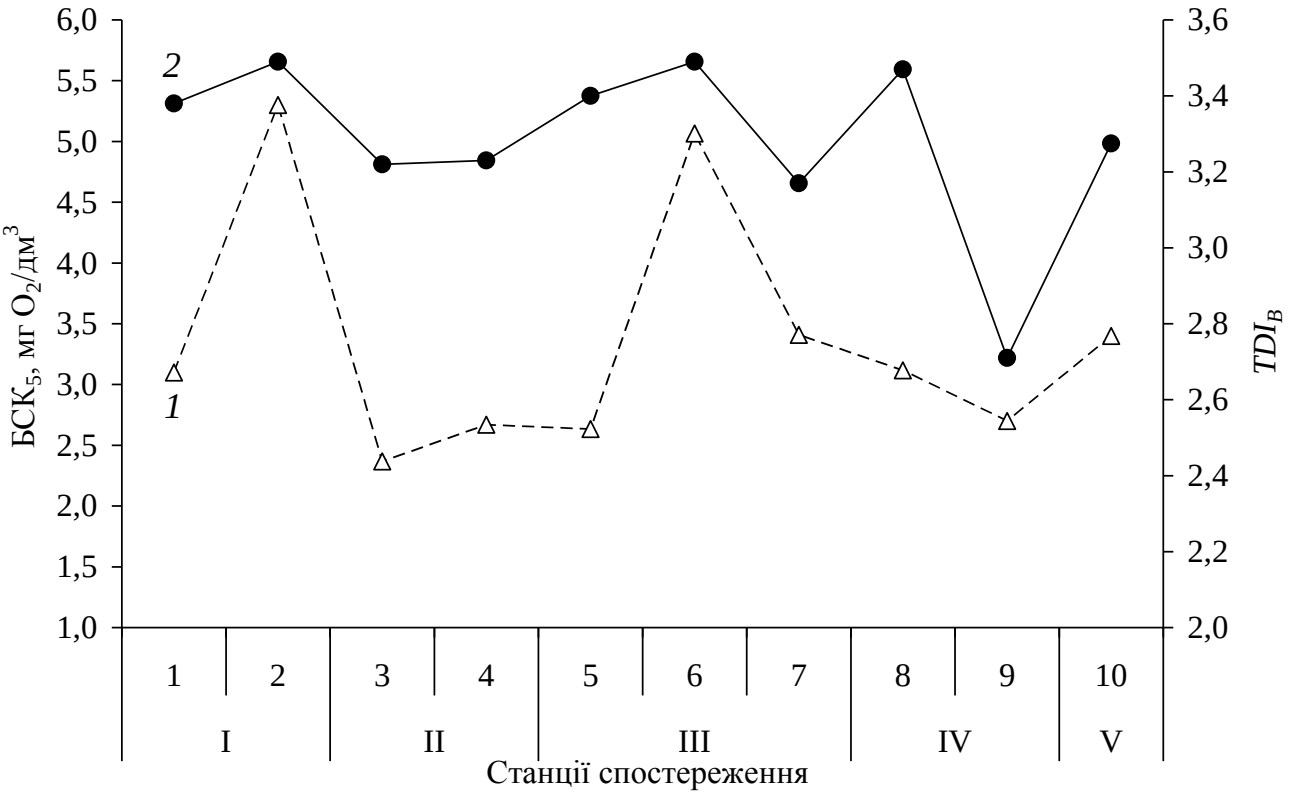


Рис. 7.1. Просторова динаміка $БСК_5$ (*1*) і трофічного діатомового індексу TDI_B (*2*) фітоепіфітону дніпровських водосховищ. Тут і на наступних аналогічних рисунках: I – Канівське водосховище, II – Кременчуцьке, III – Кам'янське, III – Дніпровське, IV – Каховське; 1 – нижче м. Українка, 2 – вхід у Переяславську затоку, 3 – Ольшанські мілководдя, 4 – вхід у Цибульницьку затоку, 5 – порт

м. Кременчуг, 6 – нижче р. Псел, 7 – с. Бородаївка, 8 – вхід у Самарську затоку, 9 – с. Олексіївка, 10 – верхня частина Каховського водосховища.

– Канівське водосховище в районі м. Українка (ст. 1);

– Канівське водосховище на вході в Переяславську затоку (ст. 2). Ділянка знаходиться під впливом м. Переяслав;

– Кам'янське водосховище в межах м. Кременчуг (порт) (ст. 5);

– Кам'янське водосховище нижче впадіння р. Псел (ст. 6). Ділянка знаходиться під впливом промислового міста Горішні Плавні (Комсомольськ);

– Дніпровське водосховище на вході в Самарську затоку (ст. 8). Ділянка знаходиться під впливом м. Дніпро.

Мінімальні значення трофічного діатомового індексу відмічені на ділянках, які знаходяться поза межами впливу великих промислових міст. Зокрема, це:

– Кременчуцьке водосховище на вході в Цибульницьку затоку (ст. 4);

– Кам'янське водосховище в районі с. Бородаївка (ст. 7);

– Дніпровське водосховище в районі с. Олексіївка (ст. 9).

Таким чином, стверджуємо, що трофічний діатомовий індекс фітоепіфітону може слугувати біологічним показником антропогенного впливу на екосистеми дніпровських водосховищ. Це підтверджується гідрохімічними показниками, опублікованими Державним агентством водних ресурсів України, зокрема, даними по біохімічному споживанню кисню (див. рис. 7.1). Так, з рисунку видно, що мінімуми і максимуми $БСК_5$ і TDI_B співпадають. Виняток становить ст. 8 (Дніпровське водосховище на вході в Самарську затоку), де реєструвався пік трофічного діатомового індексу, проте $БСК_5$ було невисоким. Однак це можна пояснити тим, що діатомові індекси, і трофічний діатомовий індекс у тому числі, відображають не один конкретний гідрохімічний параметр, а інтегральну характеристику якості води [227], як важливого елементу стану екосистеми водосховища.

Аналогічна ситуація спостерігається і при співставленні просторової динаміки трофічного діатомового індексу з динамікою сумарного вмісту сполук азоту (рис. 7.2).

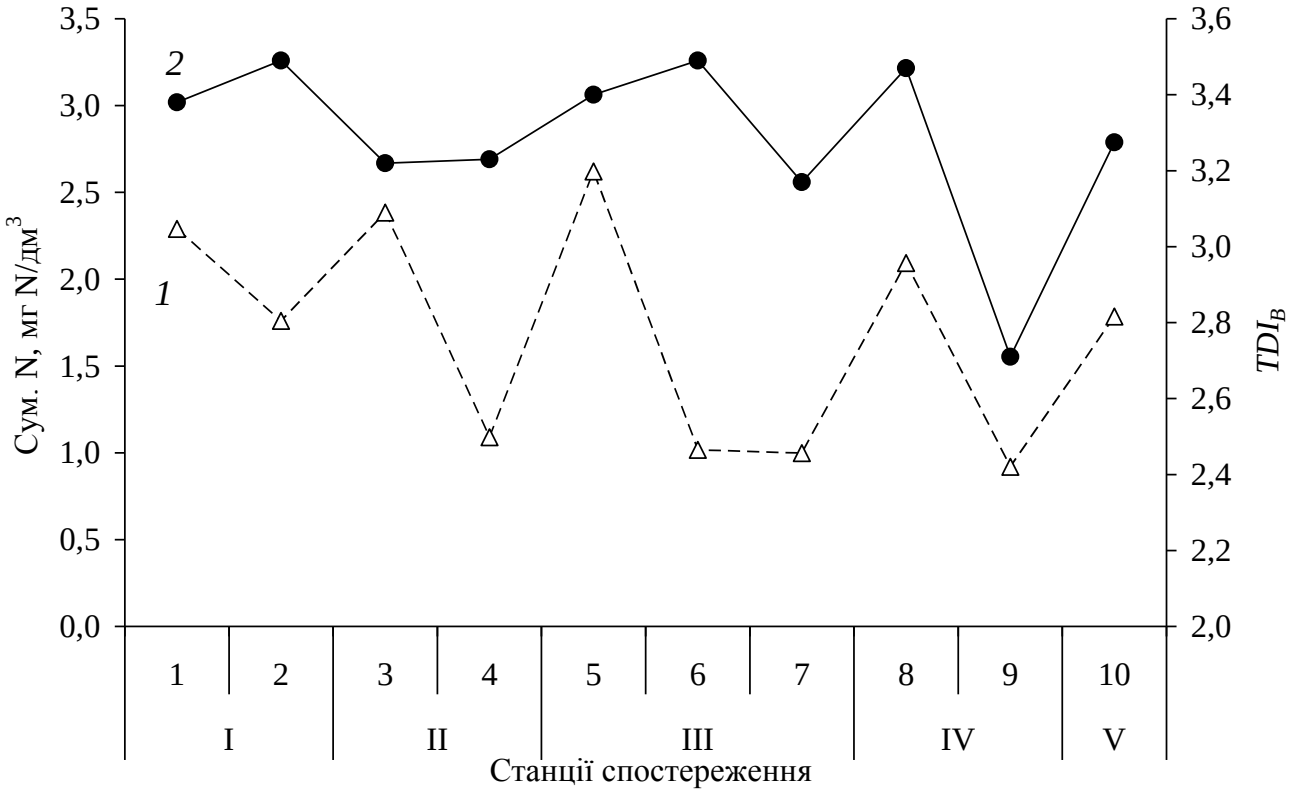


Рис. 7.2. Просторова динаміка сумарного вмісту сполук азоту (*1*) і трофічного діатомового індексу TDI_B (*2*) фітоепіфітону дніпровських водосховищ.

Цікаві результати отримані при співставленні динаміки трофічного діатомового індексу і вмісту розчиненого у воді кисню (рис. 7.3). У просторовому аспекті між цими двома показниками встановлено «протифазність»: мінімуми TDI_B реєструвались на ділянках з найвищим вмістом кисню, а максимуми, навпаки, – на ділянках з найнижчим вмістом кисню. Дана закономірність математично підтверджується достовірною оберненою кореляцією ($r = –0{,}80$; $p = 0{,}005$). Така залежність може пояснюватись тим, що вміст розчиненого у воді кисню тісно пов’язаний із вмістом органічних речовин у воді: при підвищенні вмісту органічних речовин кисень витрачається на їх окиснення і відповідно його концентрація у воді знижується.

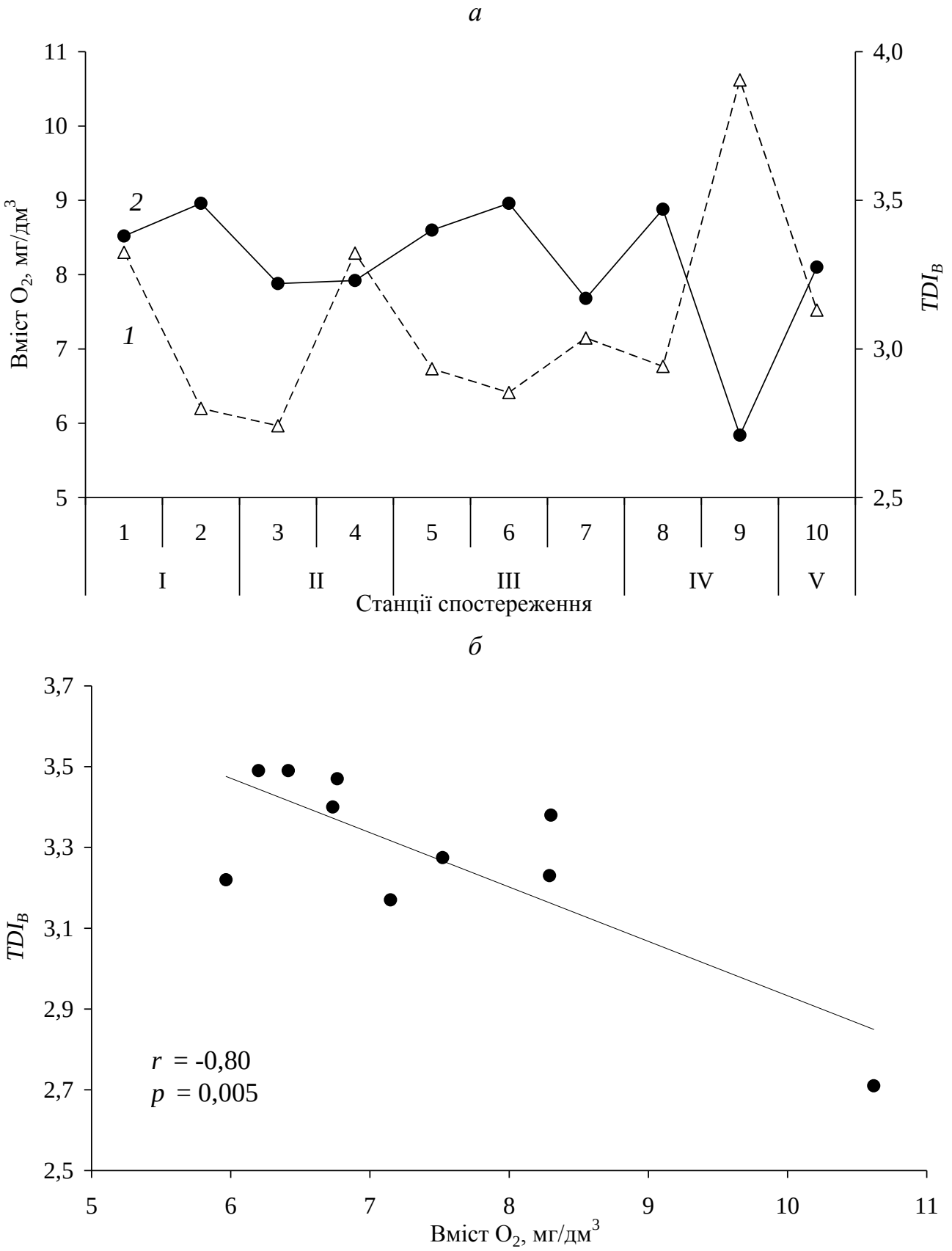


Рис. 7.3. Просторова динаміка вмісту розчиненого у воді кисню (*1*) і трофічного діатомового індексу TDI_B (*2*) фітоепіфітону дніпровських водосховищ (*а*) і достовірна обернена кореляція між цими показниками.

Проведено критичний аналіз, наскільки величини TDI_B узгоджуються із результатами комплексної оцінки якості води за гідрохімічними показниками відповідно до «Методики екологічної оцінки якості поверхневих вод за відповідними категоріями», розробленої в Інституті гідробіології НАН України [90]. Із цією метою проаналізовано низку гідрохімічних показників (вміст розчинного у воді кисню, завислих речовин, амонійного, нітратного, нітритного і сумарного азоту, фосфатів та величину $БСК_5$), оприлюднених Державним агентством водних ресурсів України. За цими гідрохімічними показниками було визначено категорії якості води відповідно до «Методики екологічної оцінки…», і надалі ці категорії було усереднено для кожної станції спостереження. У цілому динаміка TDI_B узгоджується з динамікою якості води за «Методикою екологічної оцінки…» (рис. 7.4).

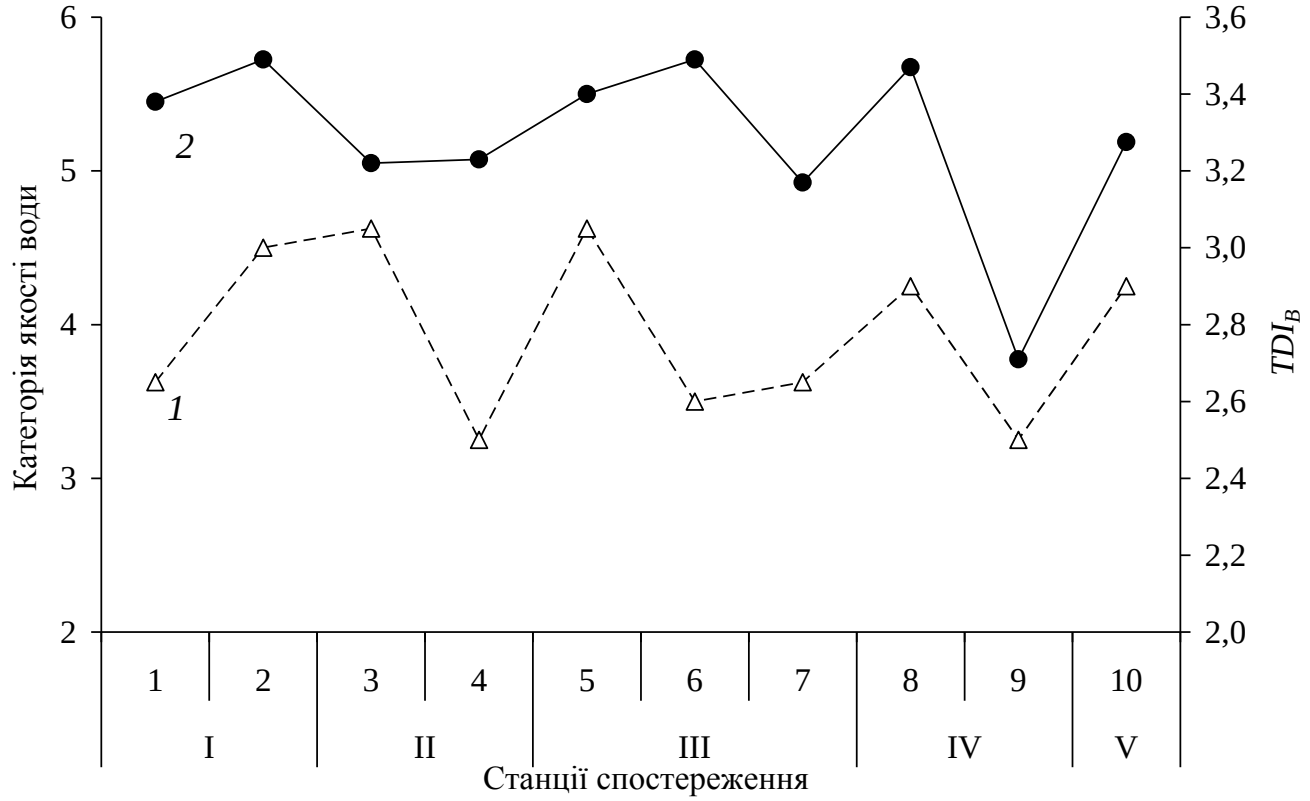


Рис. 7.4. Просторова динаміка категорій якості води відповідно до «Методики екологічної оцінки…» (*1*) і трофічного діатомового індексу TDI_B (*2*) фітоепіфітону дніпровських водосховищ.

Отже, трофічний діатомовий індекс репрезентативно відображає якість води як важливу складову екологічного стану (потенціалу) МПВ, узгоджується з результатами оцінки відповідно до «Методики екологічної оцінки якості поверхневих вод за відповідними категоріями» і може бути використаний як доповнення до традиційних методів оцінки стану водойм і водотоків басейну Дніпра.

Автори-розробники трофічного діатомового індексу М. Келлі та Б.А. Уайтон [225] зазначають, що TDI_B прямо корелює із вмістом фосфатів у воді. Отримані межі коливань TDI_B для дніпровських водосховищ (2,71–3,49 балів) відповідають вмісту фосфатів від 0,01 до 0,3 мг Р/дм^3 [225]. Це узгоджується з даними, опублікованими Державним агентством водних ресурсів України, відповідно до яких вміст фосфатів на даних станціях спостереження складав 0,06–0,42 мг Р/дм^3. У той же час, достовірної кореляції між цими двома показниками у просторовому аспекті не було встановлено. Це може бути пов’язано зі специфікою біогенного режиму дніпровських водосховищ, який суттєво відрізняється від такого у річках Великої Британії, для яких цей індекс було розроблено. Зокрема, причина може бути у високому вмісті фосфору у дніпровських водосховищах. Проте динаміка індексу TDI_B добре узгоджується з іншими гідрохімічними показниками, такими як $БСК_5$, сумарний вміст сполук азоту і концентрація розчинного у воді кисню.

Індекс кисневого режиму (IO_B) [321] змінювався від 1,97 (індикація високого вмісту кисню – від 75% до 100% насичення) до 2,59 (індикація помірного вмісту кисню – близько 50% насичення) (рис. 7.5). У цілому індекс IO_B репрезентативно віддзеркалює просторову динаміку кисневого режиму[1]. Так, на станціях, де середній вміст розчинного у воді кисню був нижчим за 7 мг O_2/дм^3, індекс IO_B складав 2,15–2,59, а на станціях, де середній вміст кисню перевищував 7 мг O_2/дм^3, індекс IO_B становив 1,97–2,30.

[1] Слід зауважити, що на офіційній Інтернет-сторінці «Моніторинг та екологічна оцінка водних ресурсів України» Державного агентства водних ресурсів України [92] розміщені дані лише по абсолютному вмісту кисню, а показників насичення води киснем не наведено, тому було проведено співставлення динаміки індексу IO_B з динамікою абсолютного вмісту кисню.

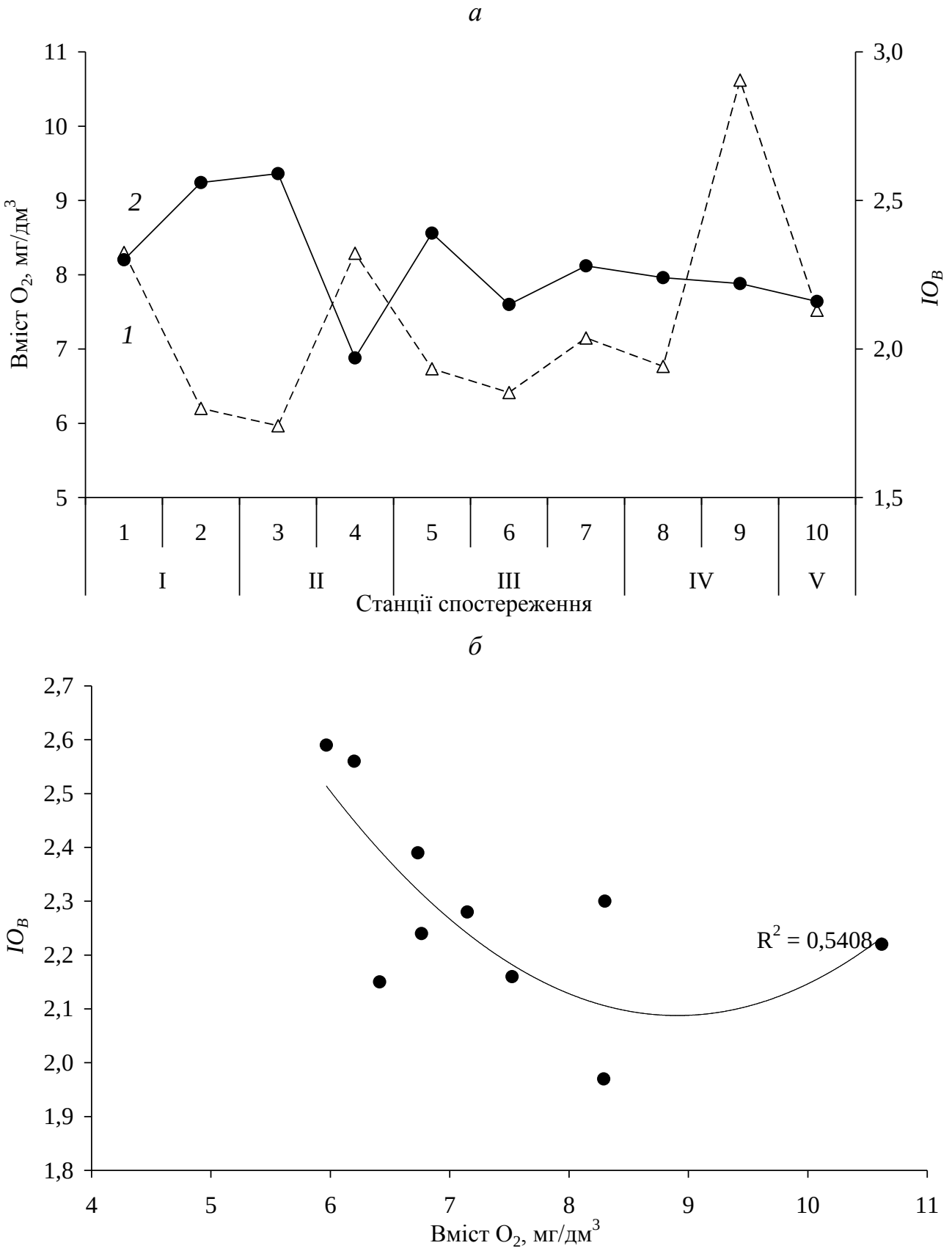


Рис. 7.5. Просторова динаміка вмісту розчиненого у воді кисню (*1*) і індексу кисневого режиму IO_B (*2*) фітоепіфітону дніпровських водосховищ (*а*) і графік залежності між цими показниками.

Необхідно звернути увагу на графік залежності між вмістом розчиненого у воді кисню та індексом IO_B (див. рис. 7.5 *б*). За вмісту у воді кисню 6–8 мг O_2/дм^3 між цими двома показниками спостерігається обернена залежність. Якщо розрахувати коефіцієнт кореляції саме для цього діапазону, він буде достовірним і дорівнюватиме: $r = –0,69$; $p = 0,04$.

У той же час, при підвищенні вмісту кисню до 10,62 мг O_2/дм^3 (крайня права точка на графіку рис. 7.5 *б*), індекс IO_B зростає до 2,22, тобто вказує не на поліпшення, а навпаки, на погіршення кисневого режиму. Таку невідповідність можна пояснити тим, що в літній сезон, за температури води 20–22°С рівноважна концентрація кисню у воді становить 8,67–9,02 мг O_2/дм^3 [81]. Тобто вміст у воді кисню 10,62 мг O_2/дм^3 вказує на кисневе перенасичення водної товщі (близько 117–122%), що, як правило, характерно для поверхневих горизонтів під час «цвітіння» води планктонними синьозеленими водоростями. Утворення плівки «цвітіння» на поверхні води погіршує світлові і кисневі умови у більш глибоких горизонтах, де вегетують вищі водяні рослини із фітоепіфітоном. Крім того, на мілководдях може спостерігатись явище нагону із відмиранням водоростевих клітин і деструкцією великої кількості органічної речовини, що також погіршує кисневі умови. Дане припущення підтверджується тим, що вищезазначений показник вмісту кисню (10,62 мг O_2/дм) реєструвався в Дніпровському водосховищі в районі с. Олексіївка (див. рис. 7.5 *а*, ст. 9), і саме на цій станції під час експедиції нами було відмічено значний нагін синьозелених водоростей на мілководді. Плівка «цвітіння» вкривала всю літораль, і водоростева маса мала блакитний колір, що вказує на відмирання і руйнуваня клітин водоростей. Відповідно це і призвело до зниження вмісту розчиненого кисню.

Таким чином, індекс IO_B можна використовувати як інформативний біологічний показник при оцінці кисневого режиму дніпровських водосховищ. Перевагою даного індексу є те, що він може віддзеркалювати погіршення кисневих умов під час явищ нагону синьозелених водоростей.

Крім того, встановлено достовірну пряму залежність між вмістом завислих речовин у воді та індексом IO_B ($r = 0,70$; $p = 0,02$), тобто чим більша кількість

зависів у воді, тим гірші кисневі умови відображає індекс IO_B (рис. 7.6). Також індекс IO_B достовірно корелював із категоріями якості води відповідно до «Методики екологічної оцінки…» (r = 0,74 p = 0,01) (рис. 7.7).

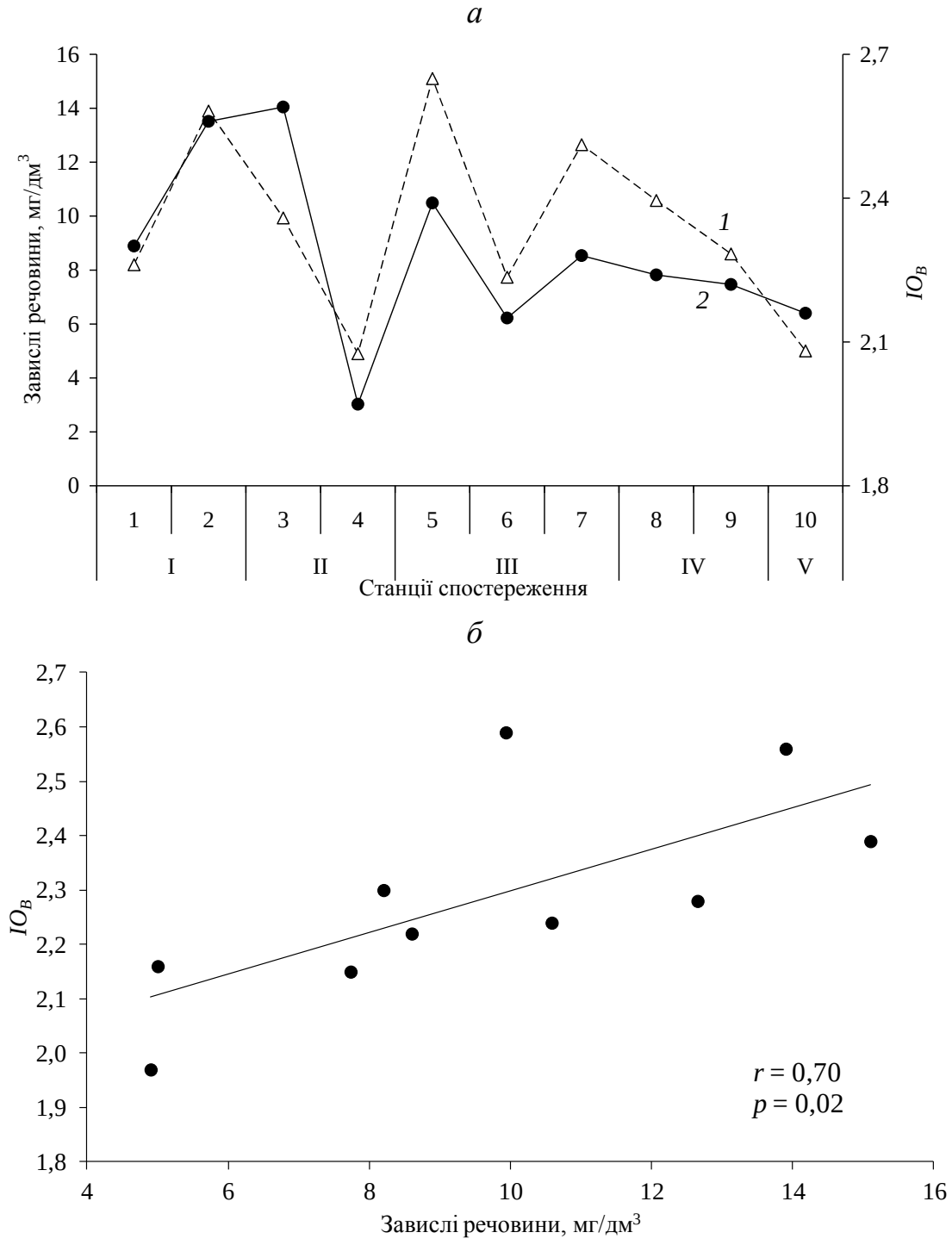


Рис. 7.6. Просторова динаміка вмісту завислих речовин (*1*) і індексу кисневого режиму IO_B (*2*) фітоепіфітону дніпровських водосховищ (*а*) і графік залежності між цими показниками.

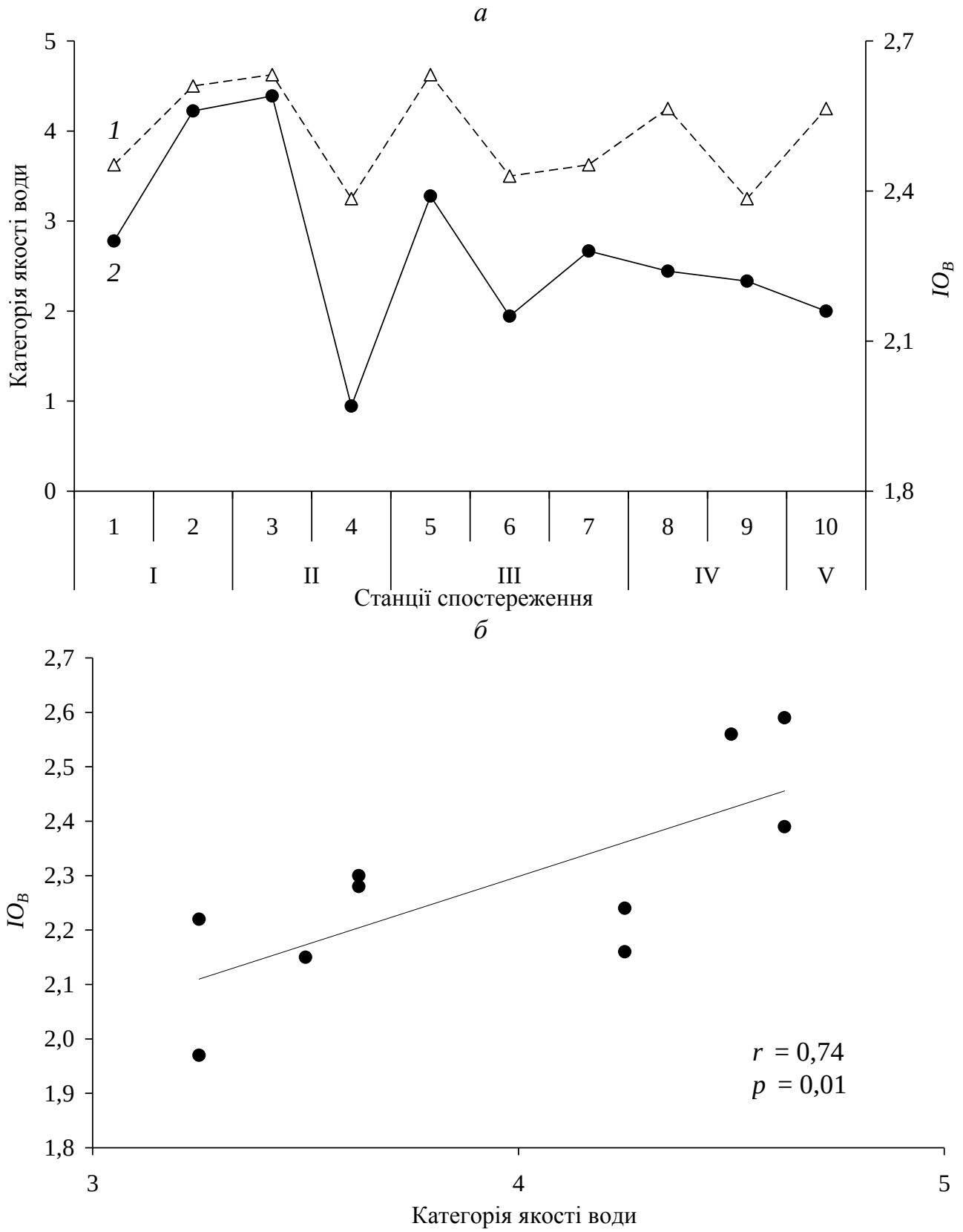


Рис. 7.7. Просторова динаміка категорій якості води відповідно до «Методики екологічної оцінки…» (*1*) і індексу кисневого режиму IO_B (*2*) фітоепіфітону дніпровських водосховищ (*а*) і достовірна пряма залежність між цими показниками (*б*).

Індекс органічного забруднення (IS_B) [321]. Репрезентативним показником стану екосистем дніпровських водосховищ виявився індекс IS_B. У цілому індекс змінювався від 2,00 до 2,73, тобто від β-мезосапробної до α-мезосапробної зони згідно з класифікацією, наведеною в роботі [321]. Найнижчу величину цього індексу зареєстровано для Цибульницької затоки, а найвищу – для ділянки Кам'янського водосховища в межах м. Кременчуг. Було зареєстровано достовірну пряму кореляцію між індексом IS_B та вмістом фосфатів ($r = 0{,}75$ $p = 0{,}01$) (рис. 7.8), а також між індексом IS_B та середньою категорією якості води відповідно до «Методики екологічної оцінки…» ($r = 0{,}67$ $p = 0{,}03$) (рис. 7.9).

Отже, діатомові індекси (трофічний діатомовий індекс, індекс кисневого режиму, індекс органічного забруднення) є надійними індикаторами якості води, як важливого елементу стану екосистем дніпровських водосховищ.

Видове багатство цимбелоїдних таксонів (сумарна кількість видів з родів *Cymbella, Encyonema, Encyonopsis, Reimeria*) [187, 189, 238, 262]. Розглядаючи просторову динаміку цього показника, ми враховували проби фітоепіфітону, відібрані з одного виду рослини-субстрата – очерету звичайного. Станції спостережень, на яких зарості очерету були відсутні, виключались із аналізу. Це зумовлено тим, що екологічна група рослин-субстратів є одним із чинників, який впливає на видове багатство фітоепіфітону (як загальне, так і окремих таксономічних груп), і це може знижувати достовірність отриманих результатів.

Встановлено, що видове багатство цимбелоїдних таксонів змінювалось від 0 (м. Українка) до 7 видів (Цибульницька затока) і характеризувалось оберненою кореляцією з $БСК_5$ (рис. 7.10). Якщо виключити із розрахунків станцію 1 (м. Українка), де на момент відбору проб не було виявлено цимбелоїдних таксонів, кореляція буде достовірною ($r = –0{,}79$; $p = 0{,}03$).

Таким чином, динаміка розглянутих діатомових індексів чітко ілюструє, що водоростеві угруповання здатні відображати якість води та стан водної екосистеми за тривалий період до відбору проб [100].

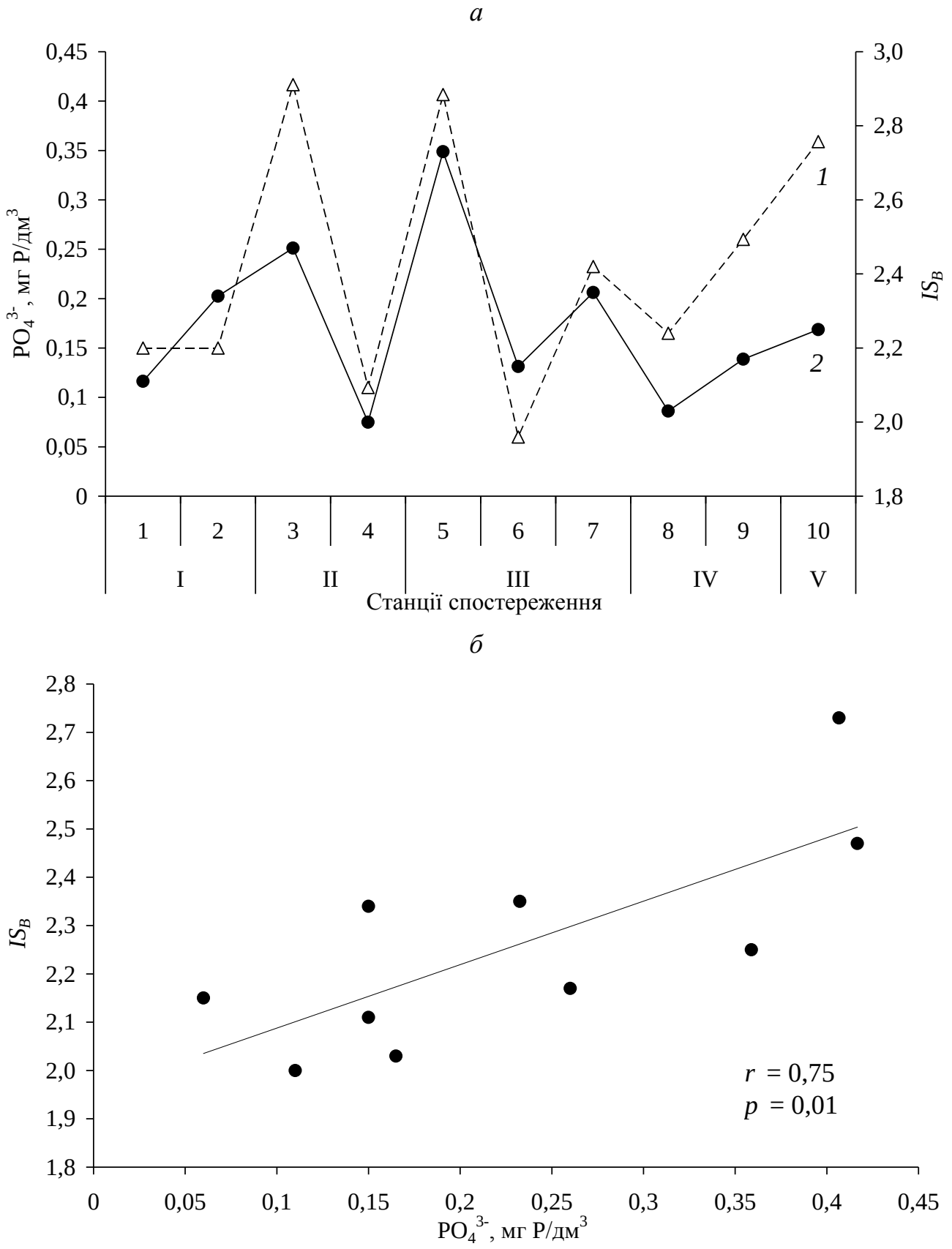


Рис. 7.8. Просторова динаміка вмісту фосфатів (*1*) і індексу органічного забруднення IS_B (*2*) фітоепіфітону дніпровських водосховищ (*а*) і достовірна пряма залежність між цими показниками (*б*).

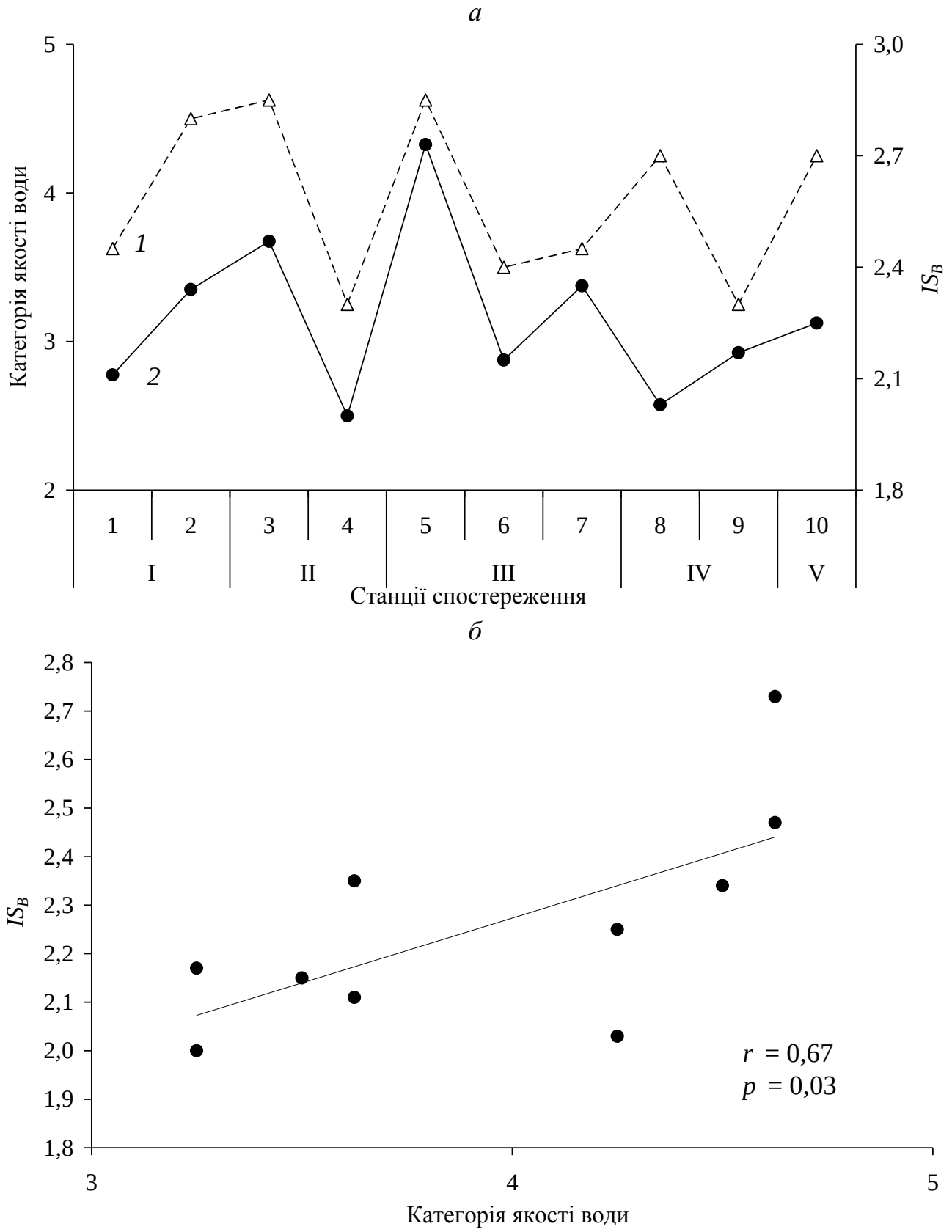


Рис. 7.9. Просторова динаміка категорій якості води відповідно до «Методики екологічної оцінки…» (*1*) і індексу органічного забруднення IS_B (*2*) фітоепіфітону дніпровських водосховищ (*а*) і достовірна пряма залежність між цими показниками (*б*).

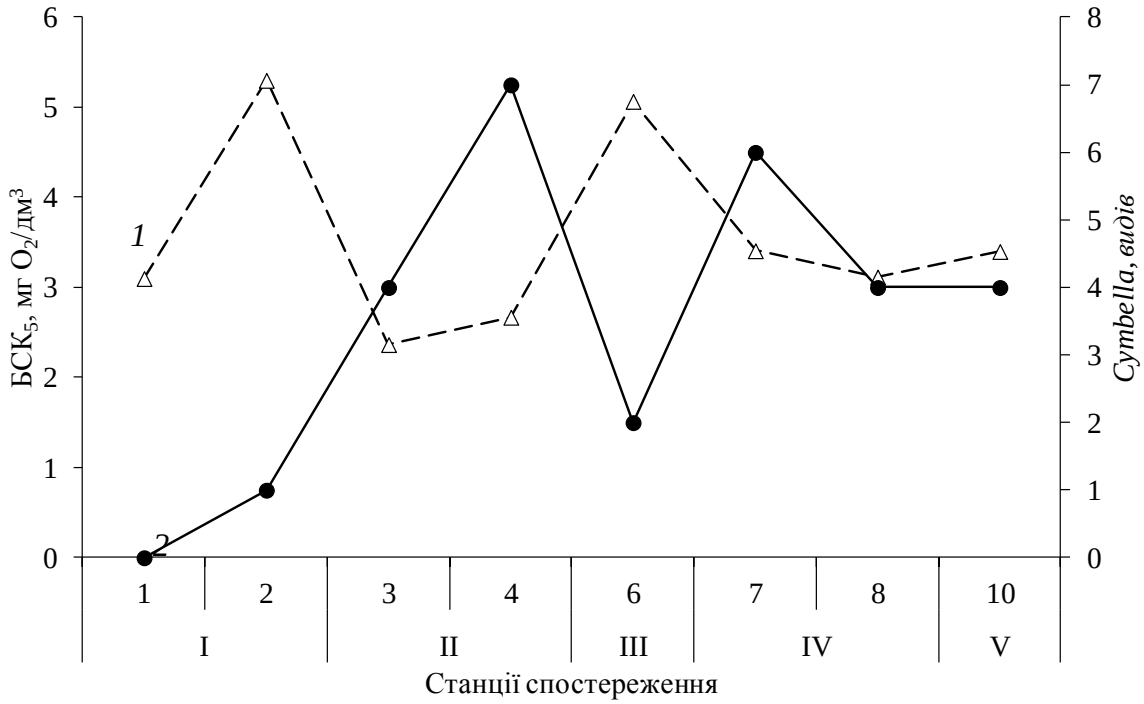


Рис. 7.10. Просторова динаміка $БСК_5$ (*1*) і видового багатства цимбелоїдних таксонів (*2*) у фітоепіфітоні дніпровських водосховищ.

Слід зауважити, що в умовах басейну Дніпра деякі діатомові індекси не завжди корелюють з тими гідрохімічними показниками, для індикації яких було створено ці індекси (наприклад, не було виявлено достовірної кореляції між трофічним діатомовим індексом та вмістом фосфатів). Це пов’язано зі специфікою гідрохімічного режиму дніпровських водосховищ, порівняно з тими водоймами і водотоками, для яких індекси було початково розроблено (річками Великої Британії, озерами Голандії тощо). Але не зважаючи на це, діатомові індекси дають цінну інформацію про інтегральний стан водойми і ступінь антропогенного впливу. При цьому репрезентативність оцінки стану водної екосистеми за діатомовими індексами підвищується при комплексному використанні декількох індексів.

На основі проаналізованих гідрохімічних показників Державного агентства водних ресурсів України та розрахованих діатомових індексів 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, коли в оцінці стану водної екосистеми враховуються чинники антропогенного впливу, гідрохімічні і гідробіологічні показники [67].

У якості ділянок з умовами, наближеними до природних, було обрано Цибульницьку затоку, а також траверз с. Олексіївка. Так, Цибульницька затока характеризується відсутністю чітко виражених джерел антропогенного впливу (на березі знаходиться лісовий масив). За даними Державного агентства водних ресурсів України діляці притаманні: нижчий вміст органічних речовин і біогенних елементів, порівняно з іншими ділянками водосховищ, найменша кількість завислих речовин і оптимальний кисневий режим. Відповідно, діатомові індекси фітоепіфітону на цій ділянці вказують на найкращу якість води і, відповідно, стан екосистеми, порівняно з іншими ділянками. Тому величини діатомових індексів фітоепіфітону на цій ділянці було умовно прийнято за перший клас (табл. 7.1).

Надалі для трьох діатомових індексів (*TDI, IO, IS*) кожної ділянки було розраховано коефіцієнти екологічної якості – *Ecological Quality* Ratio (*EQR*), які представляють співвідношення між значеннями біологічних параметрів, що спостерігаються стосовно даного МПВ, і значеннями цих параметрів за еталонних умов, застосовних для цього масиву.

Якщо в застосованому індексі низькі величини відповідають «відмінному» екологічному стану, і, навпаки, високі величини – «дуже поганому» екологічному стану (як в індексі сапробності Пантле-Букк та використаних індексах TDI_B, IO_B, IS_B), цей індекс необхідно інвертувати (тобто «дзеркально відобразити») для того, аби високі величини індексу відповідали високому показнику *EQR*. Це можна зробити або просто помінявши чисельник та знаменник, або за допомогою такої формули:

$$EQR = (max - O)/(max - E), \text{ де}$$

EQR (*Ecological Quality Ratio*) – коефіцієнт екологічної якості;

max – максимальне можливе значення застосованого діатомового індексу (у використаних нами індексах TDI_B, IO_B, IS_B цей показник дорівнює 5);

O (*Observed*) – зареєстрована величина діатомового індексу на даній станції;

E (*Expected*) – величина діатомового індексу на референційній ділянці або на ділянці з умовами, наближеними до природних [226].

Після перетворення діатомових індексів на *EQR*, величини *EQR* було усереднено для кожної станції спостереження.

Показник *EQR* змінюється від 0 до 1. Значення 1 відповідає «відмінному» екологічному стану (референційні умови). У різних країнах Європи застосовуються різні підходи для встановлення граничних значень *EQR* між «відмінним» і «добрим» екологічним станом, між «добрим» і «задовільним» і т. д. – від простого поділу шкали *EQR* до більш екологічно обгрунтованих і складних методик. Такі граничні значення суттєво відрізняються залежно від країни. Наприклад, в Австрії межа між «відмінним» і «добрим» екологічним станом встановлюється на рівні *EQR* =0,70, а між «добрим» і «задовільним» – на рівні *EQR* =0,42. У той же час у Бельгії межа між «відмінним» і «добрим» екологічним станом дорівнює 0,94, а між «добрим» і «задовільним» – 0,72 [226].

В оцінці стану дніпровських водосховищ необхідно враховувати, що вони вважаються «кандидатами в істотно змінені масиви поверхневих вод» [18]. З огляду на це, коли каскад водосховищ розглядається як МПВ, слід застосовувати термін «екологічний потенціал». У той же час, коли ми говоримо про конкретне водосховище або його ділянку безвідносно до МПВ, більш коректним є вживання терміну «стан екосистеми». Також потрібно підкреслити, що на сьогодні на дніпровському каскаді практично немає ділянок, де антропогенний вплив був би повністю відсутній. Тому стан ділянки з умовами, наближеними до природних (Цибульницької затоки), було оцінено не як «відмінний» (*High*), а як «добрий» (*Good*). Відповідно, показник *EQR* для Цибульницької затоки дорівнював 1. Для решти станцій спостережень розраховані показники *EQR* коливались від 0,84 до 0,96. Нами було розділено отриманий діапазон *EQR*, і величину 0,95 було умовно прийнято за межу між «добрим» і «задовільним» станом, а величину 0,85 – за межу між «задовільним» і «поганим» станом. Досліджувані ділянки було розташовано в таблиці в ранжируваному порядку за зниженням *EQR* (див. табл. 7.1).

Таблиця 7.1

Оцінка стану екосистем дніпровських водосховищ за діатомовими індексами фітоепіфітону

Стан екосистеми	Ділянки	Гідрохімічні дані[1, 2]						Діатомові індекси						
								TDI_B		IO_B		IS_B		Середній *EQR*
		$БСК_5$, 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]	абсолютна величина	*EQR* (TDI_B)	абсолютна величина	*EQR* (IO_B)	абсолютна величина	*EQR* (IS_B)	
Добрий (Good)	Цибульницька затока	2,7 (4)	8,3 (1)	0,42 (4)	0,62 (4)	0,11 (5)	3,3	3,23	1,00	1,97	1,00	2,00	1,00	1,00
	с. Олексіївка	2,7 (4)	10,6(1)	0,39 (4)	0,50 (3)	0,26 (6)	3,3	2,71	1,00	2,19	0,93	2,17	0,94	0,96
Задовільний (Moderate)	верхня частина Каховського вдсх.	3,4 (4)	7,5 (3)	0,38 (4)	1,48 (6)	0,36 (7)	4,2	3,28	0,97	2,16	0,94	2,25	0,92	0,94
	с. Бородаївка	3,4 (4)	7,2 (3)	0,29 (3)	0,67 (4)	0,23 (6)	3,6	3,17	1,00	2,28	0,90	2,35	0,88	0,93
	м. Українка	3,1 (4)	8,3 (1)	0,15 (2)	2,10 (6)	0,15 (5)	3,6	3,38	0,92	2,3	0,89	2,11	0,96	0,92
	Самарська затока	3,1 (4)	6,8 (4)	0,33 (4)	1,72 (6)	0,17 (5)	4,2	3,47	0,86	2,24	0,91	2,03	0,99	0,92
	нижче р. Псел	5,1 (5)	6,4 (4)	0,30 (3)	0,69 (4)	0,06 (4)	3,5	3,49	0,85	2,15	0,94	2,15	0,95	0,91
	Ольшанські мілководдя	2,4 (4)	6,0 (5)	0,45 (4)	1,90 (6)	0,42 (7)	4,6	3,22	1,00	2,59	0,80	2,47	0,84	0,88
	Переяславська затока	5,3 (5)	6,2 (4)	1,10 (6)	0,60 (4)	0,15 (5)	4,5	3,49	0,85	2,56	0,81	2,34	0,89	0,85
Поганий (Poor)	порт м. Кременчуг	2,6 (4)	6,7 (4)	0,49 (4)	2,10 (6)	0,41 (7)	4,6	3,4	0,90	2,39	0,86	2,73	0,76	0,84

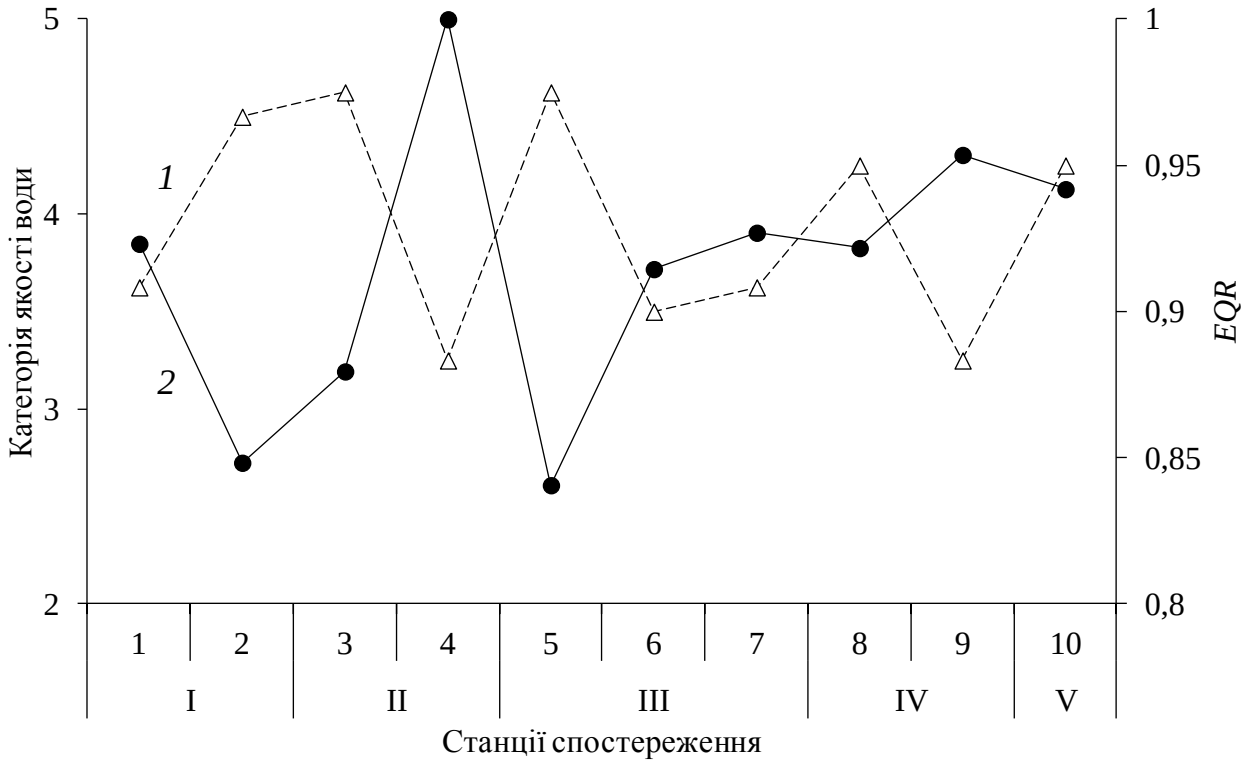
Примітка. 1 – середні показники за літо 2017 р., розраховані на основі даних Держводагентства [92]; 2 – у дужках наведено категорії якості води за «Методикою екологічної оцінки…» [90]; 3 – усереднено категорії якості води за вмістом O_2, NH_4^+, NO_2^-, NO_3^-, ΣN, PO_4^{3-}, завислих речовин і $БСК_5$.

Крім Цибульницької затоки, «добрий» стан також було встановлено для ділянки Дніпровського водосховища на траверзі с. Олексіївка (*EQR* = 0,96). Важливо, що результат цієї оцінки узгоджується з гідрохімічними показниками. Як для Цибульницької затоки, так і для ділянки на траверзі с. Олексіївка усереднена категорія якості води за вмістом кисню, амонійного, нітритного, нітратного, сумарного азоту, фосфатів, завислих речовин і показником $БСК_5$ дорівнює 3,3, що за «Методикою екологічної оцінки...» [90] також відповідає «доброму» стану якості вод.

Найгіршим («поганим») станом характеризувалась ділянка Кам'янського водосховища в межах порта м. Кременчуг (*EQR* = 0,84). Гідрохімічний стан цієї ділянки теж був найгіршим – середня категорія 4,6 (див. табл. 7.1). Стан решти досліджуваних ділянок було класифіковано як «задовільний» (*EQR* від 0,85 до 0,94). У межах «задовільного» стану звертають на себе увагу досить низькі значення *EQR*, зареєстровані для Ольшанських мілководь і Переяславської затоки (0,88 і 0,85 відповідно). Ймовірно це пов'язано з впливом сільськогосподарських і дачних територій, зокрема з використанням мінеральних добрив. Так, по лівому берегу Переяславської затоки знаходяться сільськогосподарські угіддя, а на водозбірній території р. Ольшанки вище впадіння в Кременчуцьке водосховище – садово-дачне товариство, причому будинки і садові ділянки розташовані ближче 50 м від урізу води. Дане припущення підтверджується гідрохімічними даними. Так у Переяславській затоці зареєстровано найвищий вміст NH_4^+ – 1,10 мг N/дм^3, а також найвищий показник $БСК_5$ – 5,3 мг O_2/дм^3, а на Ольшанських мілководдях – найнижчий вміст кисню – 6,0 мг O_2/дм^3, найвищий вміст PO_4^{3-} – 0,42 мг P/дм^3, а також високий вміст NO_3^- – 1,90 мг N/дм^3.

Надалі було розраховано коефіцієнт кореляції між середньою величиною *EQR* фітоепіфітону і середньою категорією якості води відповідно до «Методики екологічної оцінки…» [90]. Встановлено, що між цими показниками спостерігається достовірна обернена залежність (r = –0,81; p = 0,005) (рис. 7.11).

а



б

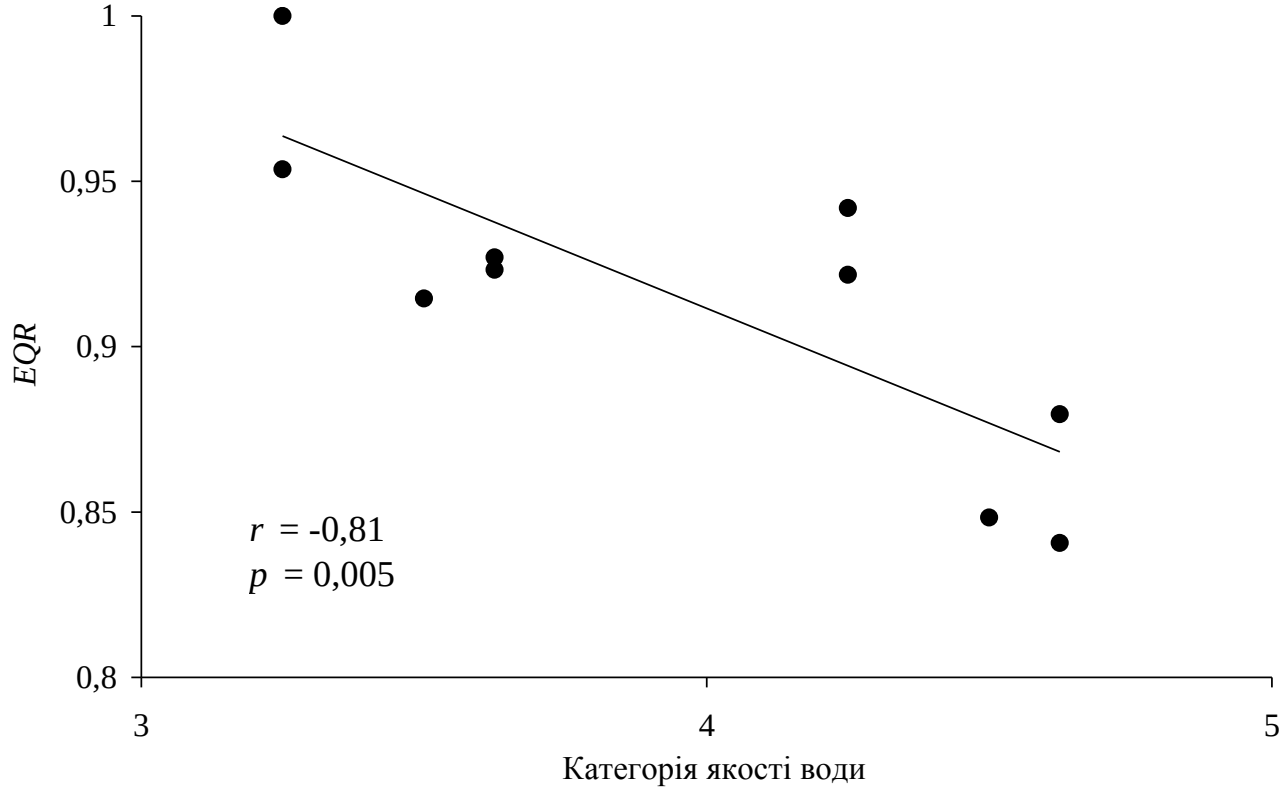


Рис. 7.11. Просторова динаміка категорій якості води відповідно до «Методики екологічної оцінки…» (*1*) і середнього *EQR* за діатомовими індексами (*2*) (*а*) і достовірна обернена залежність між цими показниками (*б*).

Важливо, що коефіцієнт кореляції між цими двома комплексними показниками є вищим і достовірнішим, ніж у випадках, коли різні діатомові індекси і гідрохімічні характеристики розглядались окремо (див. рис. 7.1–7.10).

Таким чином, вищенаведені діатомові індекси можуть бути використані як інформативні біологічні дескриптори якості води як складової екологічного потенціалу МПВ Дніпровських водосховищ. Це дозволяє доповнити загальноприйняті підходи до оцінки екологічного стану (потенціалу) МПВ басейну Дніпра новими біологічними показниками.

Розрахунок трофічного діатомового індексу для різнотипних водойм басейну Дніпра показує, що він репрезентативно відображає інтегральний стан МПВ, який визначається як природним рівнем трофності, так і антропогенним навантаженням (рис. 7.12).

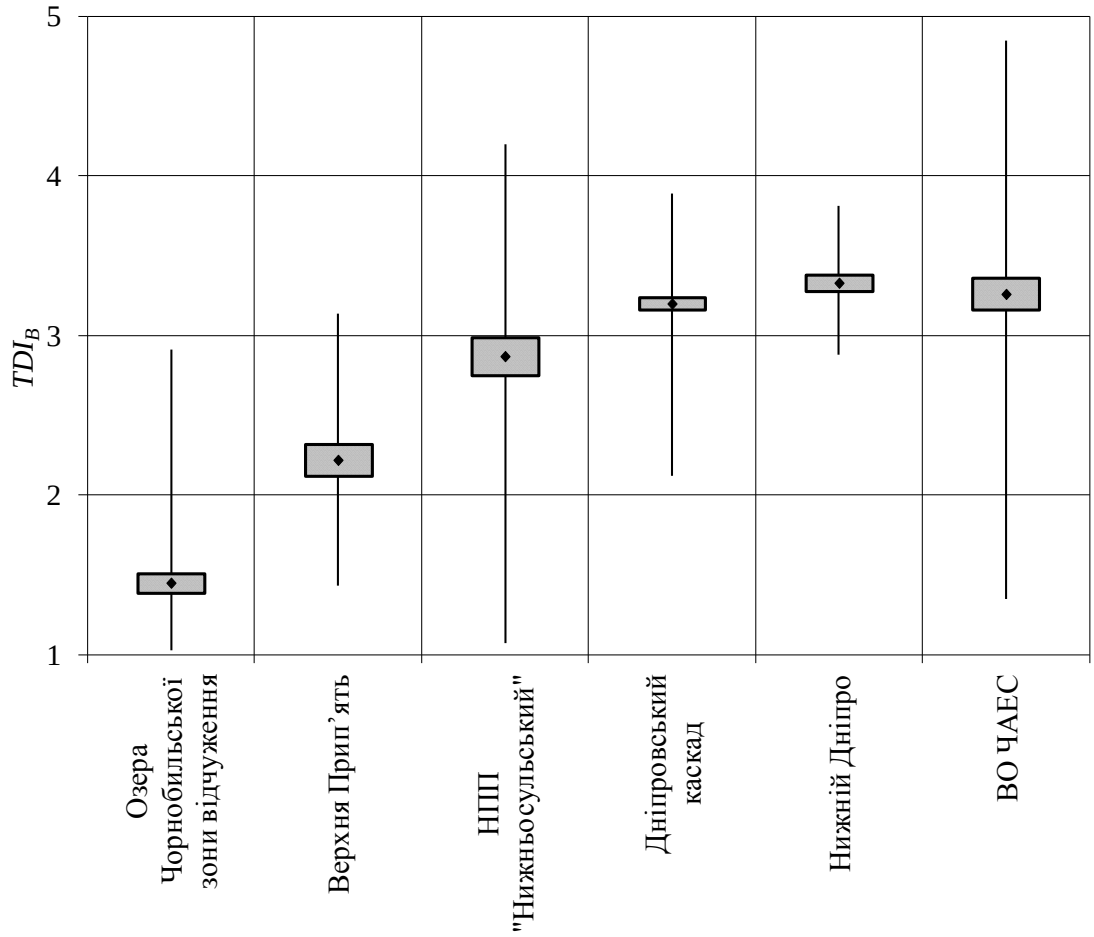


Рис. 7.12. Ранжирування різнотипних водних об'єктів басейну Дніпра за трофічним діатомовим індексом [225]: точка – середнє значення, прямокутник – стандартна помилка, відрізок – межі коливань.

Із рисунку видно, що ранжируваний порядок водойм за збільшенням діатомового індексу в цілому відображає зростання природного трофічного статусу водойм із півночі на південь. Так, найнижчим індексом характеризуються поліські озера Чорнобильської зони відчуження та озера і річки Верхньої Прип'яті, більшими величинами індексу – водосховища Дніпровського каскаду, акваторія НПП «Нижньосульський» (яка є частиною Кременчуцького водосховища) і Нижній Дніпро.

Однак, важливим винятком із цієї закономірності є Водоймище-охолоджувач ЧАЕС (див. рис. 7.12). Оскільки ВО ЧАЕС знаходиться в природній зоні Полісся у заплаві р. Прип'ять, його природний трофічний статус очікувано повинен бути на рівні з водними екосистемами НПП «Прип'ять-Стохід» та озерами Чорнобильської зони відчуження. Проте, середні величини трофічного діатомового індексу у ВО ЧАЕС знаходяться на рівні Дніпровського каскаду та Нижнього Дніпра. А особливе занепокоєння викликають максимальні показники цього індексу (4,85), які значно перевищують аналогічні величини для решти проаналізованих водойм і можуть бути пов'язані з його антропогенним евтрофуванням.

Також звертає на себе увагу той факт, що середні величини трофічного діатомового індексу в акваторії НПП «Нижньосульський» є достовірно нижчими, ніж у цілому по Дніпровському каскаду (хоча НПП «Нижньсульський» є частиною евтрофного Кременчуцького водосховища). Це можна пояснити природоохоронним статусом НПП «Нижньсульський» і відсутністю значного антропогенного впливу на його акваторію.

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

7.3. 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 водойм і водотоків басейну Дніпра було проведено вибір референційних та умовно референційних ділянок, для таких типів масивів поверхневих вод у басейні Дніпра [18]:

– 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;

– Кандидати в істотно змінені масиви поверхневих вод, до яких належать водосховища Дніпровського каскаду.

У якості референційних та умовно референційних ділянок обрані такі ділянки, які характеризуються мінімальним антропогенним навантаженням для відповідного масиву поверхневих вод і відповідали критеріям референційних умов за мікрофітобентосом згідно з ВРД: «таксономічний склад відповідає цілком або майже повністю непорушеним умовам. Немає помітних змін у середній розповсюдженості фітобентосу» [195].

Відповідно до «Порядку здійснення державного моніторингу вод», затвердженого Постановою Кабінету Міністрів України від 19 вересня 2018 р. № 758, для моніторингу масивів поверхневих вод застосовують кількість видів, кількість родин і чисельність фітобентосу [101].

Із перерахованих офіційно затверджених показників ми використали кількість видів і чисельність. Крім того, ми додатково застосували три діатомових індекси: трофічний діатомовий індекс (*TDI*), індекс кисневого режиму (*IO*) та індекс органічного забруднення (*IS*). Результати узагальнено у табл. 7.2.

Таблиця 7.2

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

Суббасейни	Типи МПВ[1]	Референційні та умовно референційні ділянки	*n*, видів	*N*, тис. кл/10 см^2	*TDI*	*IO*	*IS*
Прип'яті	UA_R_16_L_1_O	р. Прип'ять вище оз. Нобель	19–28 24	145–242 194	2,35–2,55 2,45	2,31–2,32 2,32	2,01–2,10 2,06
Прип'яті	UA_L_16_M_I_1_O	оз. Люб'язь	42–49 46	155–1001 578	1,43–2,20 1,81	1,72–1,89 1,80	1,87–1,88 1,88
Прип'яті	UA_L_16_M_I_1_O	оз. Нобель	47–51 49	782–6422 3602	2,23–2,54 2,38	1,37–1,44 1,40	1,63–1,86 1,74
Середнього Дніпра	кІЗМПВ	Тетерівська затока	26–74 46	24–10667 2072	1,04–3,81 2,53	1,64–2,88 2,35	1,56–2,71 2,14
Середнього Дніпра	кІЗМПВ	траверз с. Ровжі	9–56 30	15–4952 1004	2,43–3,54 3,03	1,56–2,90 2,40	1,83–2,21 2,03
Середнього Дніпра	кІЗМПВ	Цибульницька затока*	61	15614	3,23	1,97	2,00
Середнього Дніпра	UA_R_16_XL_1_Si	р. Сула вище с. Горошино	24–31 26	113–152 134	2,73–3,70 3,14	2,11–2,64 2,44	2,04–2,78 2,30
Середнього Дніпра	кІЗМПВ	Сульська затока, урочище Чубарів ліс	33–44 40	45–40210 12080	1,06–2,30 1,45	2,23–2,56 2,41	1,99–2,16 2,07
Нижнього Дніпра	кІЗМПВ	травез с. Олексіївка*	43	37417	2,71	2,22	2,17
Нижнього Дніпра	UA_R_12_XL_1_Si	Дніпро вище м. Херсона	31–58 43	4770–54216 20359	2,88–3,66 3,21	1,89–2,97 2,45	2,05–2,66 2,30

Примітки: 1 – Типи масивів поверхневих вод у басейні Дніпра згідно з [18]: 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 масиви поверхневих вод; 2 – над рискою – межі коливань, під рискою – середні величини; «*» – відібрано одну пробу; *n* – кількість видів, *N* – чисельність.

Зазначені індекси можуть бути розраховані на основі первинних даних моніторингу та використані для їх інтерпретації.

Вважаємо, що встановлені показники фітоепіфітону для визначених нами референційних та умовно референційних ділянок, мають важливе практичне значення для оцінки екологічного стану (потенціалу) різнотипних масивів поверхневих вод басейну Дніпра.

***

Таким чином, вперше проведено апробацію європейських підходів до оцінки стану водойм і водотоків басейну Дніпра за фітоепіфітоном в аспекті імплементації Водної Рамкової Директиви ЄС в Україні. Доведено, що діатомові індекси, розраховані за фітоепіфітоном, репрезентативно відображають якість води та сукупно з іншими біологічними елементами якості можуть слугувати показниками екологічного стану та екологічного потенціалу МПВ басейну Дніпра. Відповідно вони можуть використовуватись як дескриптори біологічного елементу «фітобентос твердих субстратів» для здійснення державного моніторингу масивів поверхневих вод України.

Вперше для басейну Дніпра на основі натурних даних по фітоепіфітону (фітобентосу твердих субстратів) проведено вибір референційних та умовно референційних ділянок для таких типів масивів поверхневих вод : 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 масиви поверхневих вод.

РОЗДІЛ 8
ГОМЕОСТАЗ ФІТОЕПІФІТОНУ ВОДНИХ ЕКОСИСТЕМ БАСЕЙНУ ДНІПРА З РІЗНИМ СТУПЕНЕМ АНТРОПОГЕННОГО НАВАНТАЖЕННЯ

8.1. Короткий огляд літератури

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 зросла на 2,8°С [297], вміст фосфатів збільшився в два рази, а N:P співвідношення зменшилось у 2,7 рази [334].

Літературний пошук показав, що спроба порівняння сучасних і ретроспективних даних щодо фітоепіфітону здійснювалась раніше для Київського водосховища [53], 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 водоростевим угрупованням підтримувати на високому рівні видове багатство, кількісний розвиток і продуктивність, незважаючи на глобальні і регіональні зміни водного середовища.

Для відповіді на це питання слід звернутись до поняття «гомеостазу».

Термін «гомеостаз» прийшов в екологічні науки зі сфери фізіології [44].

В екології, у тому числі і в гідроекології, поняття «гомеостазу» застосовується до вищих рівнів організації матерії – популяцій, біоценозів, екосистем. Дослідження гомеостазу є однією з фундаментальних проблем гідроекології, оскільки дає інформацію про здатність водних екосистем підтримувати стан динамічної рівноваги з умовами навколишнього середовища.

Проте слід зазначити, що дослідження гомеостазу на надорганізменних рівнях організації біо- (популяція, біоценоз) і екосистем на сьогодні не такі численні, як дослідження гомеостазу на рівні організма. Це зумовлено методичними труднощами, які виникають при вивченні функціонування на цих рівнях організації матерії. Зокрема, до таких труднощів належить необхідність проведення досліджень у польових умовах, складність урахування всіх екологічних чинників, які впливають на систему, тощо. У той же час, у сучасних умовах дана проблема стає все актуальнішою, що зумовлено зростаючим антропогенним впливом на водні екосистеми, а також глобальними кліматичними змінами.

Підтримання динамічної рівноваги водної екосистеми неможливе без ефективних механізмів гомеостазу її біотичних компонентів – угруповань гідробіонтів (фітопланктону, фітомікробентосу, фітоепіфітону, зоопланктону, зообентосу). Однак, на сьогодні питання гомеостазу фітоепіфітону залишаються практично не вивченими.

Інформаційний пошук показує, що в науковій літературі немає єдиного визначення терміну «гомеостаз» [19, 28, 34, 44, 199, 201, 252, 290].

У роботі [201] «гомеостаз» визначається як: «тенденція екосистеми підтримувати певну стабільність деяких властивостей, таких як продуктивність, поток енергії і речовин, або біомаса, незважаючи на відхилення абіотичних чинників».

Відповідно до визначення В.Є. Заїки [44] «гомеостаз – це відносна, динамічна сталість складу і властивостей, функцій біологічної системи».

Інші автори [199] визначають гомеостаз як «здатність будь-якого рівня біологічної організації (організма, популяції, угруповання або екосистеми) витримувати дію стресових чинників чи пристосовуватись / адаптуватись до неї, тобто здатність системи досягати стабільного стану шляхом компенсації змін у навколишньому середовищі».

Також слід зазначити, що в англомовній гідробіологічній літературі часто зустрічається термін «*resilience*» [169, 173, 196, 217, 279, 329]. Цей термін

застосовується до біоценозів і екосистем, його можна перекласти на українську мову як «стійкість» чи «здатність до відновлення», і він є близьким до поняття гомеостазу. Зокрема, К.С. Рейнольдз визначає «стійкість» як сукупну здатність до гомеостазу, якої набувають системи, що розвиваються [279]. У деяких публікаціях гомеостаз розглядається як синонім «здоров'я екосистеми» [196, 279].

В основі гомеостазу екосистем і біоценозів лежить принцип Ле Шательє-Брауна, який полягає в тому, що вплив, здійснюваний на систему, яка перебуває в стані динамічної рівноваги з середовищем, викликає сукупність реакцій системи, спрямованих на зниження цього впливу [25]

У наведених вище визначеннях термін «гомеостаз» охоплює як сталість складу системи, так і сталість її функцій. У той же час, деякі автори [19, 28, 252, 290] для сталості складу використовують термін «гомеостаз», а для сталості функцій – термін «енантіостаз».

З огляду на те, що у водоростевому угрупованні структурні і функціональні показники тісно взаємопов'язані і складно розмежувати динамічну рівновагу структурних показників («гомеостаз» у більш вузькому сенсі) і функціональних показників («енантіостаз»), у нашій роботі ми вживатимемо термін «гомеостаз» у більш широкому сенсі – як для структурних, так і для функціональних показників [291]. Це узгоджується з визначенням І.І. Дедю «гомеостаз – це здатність організма або системи організмів підтримувати стійку (динамічну) рівновагу в мінливих умовах середовища» [34].

Під «механізмами підтримання гомеостазу» ми розуміємо систему взаємодіючих компонентів і процесів саморегуляції, спрямованих на збереження динамічної рівноваги угруповання при зміні екологічних умов і мінімізацію негативних наслідків таких змін.

Під терміном «точка неповернення» ми розуміємо такі зміни в екологічних умовах, внаслідок яких водоростеве угруповання стає нездатним до повернення до вихідного стану рівноваги і переходить в інший стан [132]. Близьким поняттям є «гістерезис», тобто незворотні зміни [279].

Фітоепіфітон, як і будь-яке угруповання водоростей, можна розглядати як відкриту систему, в яку ззовні надходить речовина (наприклад, у вигляді біогенних елементів) і енергія (у вигляді сонячної радіації). У процесі фотосинтезу фітоепіфітону сонячна енергія перетворюється на хімічні зв'язки органічної речовини первинної продукції. Відомо [28], що за сприятливих умов відкрита система досягає стану динамічної рівноваги, у якому її структура залишається сталою, але ця сталість зберігається в процесі безперервного обміну і руху речовини. До фітоепіфітону, як до відкритої системи, можна застосувати принцип еквіфінальності. Даний принцип полягає в тому, що на відміну від стану рівноваги в закритих системах, повністю детермінованих початковими умовами, відкрита система може досягати стану, який не залежить від вихідних умов і визначається виключно параметрами системи [25, 28].

Актуальним питанням на сьогодні є вибір кількісних показників, які можуть слугувати мірою гомеостазу угруповань гідробіонтів, у тому числі фітоепіфітону. Наприклад, у роботі [196] як показник гомеостазу озерних екосистем розглядається відсутність багаторічних тенденцій до підвищення чи зниження різних гідрохімічних і гідробіологічних параметрів. У той же час, інформаційний пошук показав, що для фітоепіфітону такі роботи не проводились.

Отже, вивчення механізмів гомеостазу фітоепіфітону басейну Дніпра дозволяє отримувати важливу інформацію про динамічну рівновагу даного водоростевого угруповання з чинниками навколишнього середовища. Крім того, гомеостаз фітоепіфітону, як і будь-якого іншого компонента біоти, є важливою передумовою динамічної рівноваги водної екосистеми. Таким чином, дослідження гомеостазу фітоепіфітону є необхідним і актуальним.

8.2. Гомеостаз фітоепіфітону дніпровських водосховищ

Багаторічна динаміка фітоепіфітону Київського водосховища як показник його гомеостазу.

Таксономічний склад. Порівняльний аналіз літературних даних за 1976–1984 рр. [64] і результатів наших натурних досліджень фітоепіфітону Київського

водосховища в 2008–2016 рр. показав, що на сьогодні у видовому складі фітоепіфітону відбулись певні зміни. Так, коефіцієнт подібності Серенсена між списком видів, наведеним Л.Є. Костіковою [64], і списком видів, отриманим нами, складає 0,57 [291]. Також відмічені деякі зміни у співвідношенні відділів: збільшення таксономічного багатства Cyanobacteria, Cryptophyta, Ochrophyta, Chlorophyta і зниження – Bacillariophyta, Euglenozoa (табл. 8.1).

Таблиця 8.1

Таксономічний склад фітоепіфітону Київського водосховища за ретроспективними [64] і сучасними даними [291]

Відділи	Ретроспективні дані (1976–1984 рр.) [64]			Наші дані (2008–2016 рр.)		
	кількість в. в. т.	частка від загальної кількості в. в. т., %	ранг відділу	кількість в. в. т.	частка від загальної кількості в. в. т., %	ранг відділу
Cyanobacteria	40	10	IV	58	14	III
Bacillariophyta	178	45	I	158	38	I
Cryptophyta	1	*	VIII	7	2	VII
Miozoa	4	1	VII	4	1	VIII
Ochrophyta	8	2	VI	18	5	V
Charophyta	49	12	III	46	11	IV
Chlorophyta	100	25	II	110	27	II
Euglenozoa	17	4	V	9	2	VI
Σ	397	100	–	410	100	–

Примітка. «*» – частка відділу менше 1%. Кількість в. в. т. наведено включно з номенклатурним типом виду.

Щодо збільшення видового багатства Ochrophyta і зменшення – Euglenozoa, такі зміни були раніше встановлені для фітопланктону [83, 145] і є характерною особливістю природної сукцесії рівнинних водосховищ не тільки Дніпра, але й інших великих рівнинних річок, наприклад, Волги. У той же час, збільшення видового багатства Cyanobacteria, Chlorophyta і зниження Bacillariophyta можна розглядати як відгук фітоепіфітону на підвищення температури води.

Проте загальна кількість видів залишилась на такому само високому рівні, як і в 70–80-х рр. минулого століття (див. табл. 8.1).

Також слід звернути увагу на ранговий розподіл провідних відділів. Під «рангом» ми розуміємо місце, яке займає певний відділ за кількістю видів. Відділу, представленому найбільшою кількістю видів, присвоюється I ранг; відділу, який займає друге місце за кількістю видів, – II ранг і т. д.

Із табл. 8.1 видно, що у минулому столітті I ранг за кількістю видів належав Bacillariophyta (178 в. в. т., включаючи номенклатурний тип виду), а II ранг – Chlorophyta (100 в. в. т.). На сьогодні ці два відділи зберігають свої рангові місця – 158 і 110 в. в. т. відповідно.

У той же час, на рівні III–VIII рангів відбулись зміни. Так, у минулому столітті III ранг належав Charophyta (49 в. в. т.), IV ранг – Cyanobacteria (40 в. в. т.), V ранг – Euglenozoa (17 в. в. т.), VI ранг – Ochrophyta (8 в. в. т.), VII ранг – Miozoa (4 в. в. т.) і останній VIII ранг – Cryptophyta (1 в. в. т.).

У сучасний період ранговий розподіл відділів став таким: III ранг – Cyanobacteria (58 в. в. т.), IV ранг – Charophyta (46 в. в. т.), V ранг – Ochrophyta (18 в. в. т.), VI ранг – Euglenozoa (9 в. в. т.), VII ранг – Cryptophyta (7 в. в. т.), VIII ранг – Miozoa (4 в. в. т.).

Іншими словами, відділи Cyanobacteria, Ochrophyta, Cryptophyta «піднялись на одну позицію вгору» у ранговій таблиці, а відділи Charophyta, Euglenozoa, Miozoa – навпаки, «перейшли на одну позицію вниз».

Співвідношення облігатних і факультативних епіфітів. Важливим показником структури фітоепіфітону є співвідношення облігатних епіфітів (видів, типових для обростань) і факультативних епіфітів (евритопних видів), яке ми визначали, застосовуючи методичний підхід В.Г. Девяткіна [33]. Суть даного підходу полягає в тому, що особливістю облігатних епіфітів є гетерополярність у будові клітин або колоній. До групи облігатних епіфітів можна віднести представників родів: *Calothrix* C. Agardh ex Bornet et Flahault, *Cocconeis* Ehrenb., *Achnanthes* Bory, *Achnanthidium* Kütz., *Planothidium* Round et Bukht., *Cymbella* C. Agardh, *Encyonema* Kütz., *Gomphonema* (C. Agardh) Ehrenb., *Rhoicosphenia*

Grun., *Characium* A. Braun, *Oedogonium* Link, *Stigeoclonium* Kütz., *Cladophora* Kütz., *Ulothrix* Kütz. та інших з подібною будовою.

Встановлено, що на сьогодні співвідношення облігатних і факультативних епіфітів (13% і 87% відповідно) збереглось на рівні 70–80-х рр. минулого сторіччя (14–86% відповідно). У той же час, розрахунок коефіцієнтів подібності Серенсена між списком видів Л.Є. Костикової і нашим списком видів окремо для облігатних і факультативних епіфітів показав, що для облігатних епіфітів рівень подібності ретроспективного і сучасного видового складу був значно вищим, ніж для факультативних (0,72 і 0,55 відповідно). Це свідчить про те, що основні зміни у видовому складі фітоепіфітону відбулись в основному за рахунок факультативних епіфітів, а склад облігатних епіфітів залишився досить постійним [117].

Домінуючий комплекс. Велике значення для оцінки гомеостазу водоростевих угруповань фітообростань має аналіз багаторічної динаміки домінуючого комплексу. Порівняння домінуючих комплексів фітоепіфітону на прикладі фітообростань на рогозі вузьколистому на траверзі с. Страхолісся Київського водосховища за ретроспективними [63, 64] і нашими даними дозволило виявити певні відмінності в їхній структурі (табл. 8.2).

У ретроспективі (1976–1980 рр.) [64] домінуючий комплекс характеризувався олігодомінантною структурою – до його складу входило від 2 до 3 видів. Значну частину біомаси фітоепіфітону формувала крупноклітинна зелена водорість *Oedogonium sp*., субдомінантами виступали діатомові водорості *Melosira varians* C. Agardh (5–15%), *Tabellaria flocculosa* (Roth) Kützing (до 10%).

Таблиця 8.2

Багаторічна динаміка домінуючого комплексу фітоепіфітону на рогозі вузьколистому в Київському водосховищі (траверз с. Страхолісся) [291]

Види-домінанти	Частки видів-домінантів у біомасі фітоепіфітону, %									
	Ретроспективні дані [64]				Сучасні дані					
	1976	1977	1979	1980	2008	2012	2013	2014	2015	2016
Heteroleibleinia kuetzingii (Schmidle) Compère	–	–	–	–	–	9	13	–	–	–
Cocconeis placentula Ehrenberg	–	–	–	–	9	14	–	5	–	5
Epithemia adnata (Kützing) Brébisson	–	–	–	–	–	–	–	23	11	–
Eunotia flexuosa (Brébisson ex Kützing) Kützing	–	–	–	–	–	–	9	–	–	–
Eunotia monodon Ehrenberg	–	–	–	–	13	–	6	–	–	–
Fragilaria crotonensis Kitton	–	–	–	–	–	–	–	–	–	11
Gomphonella olivacea (Hornemann) Rabenhorst	–	–	–	5	–	–	–	–	–	–
Melosira varians C. Agardh	–	15	15	14	24	–	13	–	10	8
Navicula tripunctata (O.F. Müller) Bory	–	–	–	–	7	–	–	–	–	–
Planothidium lanceolatum (Brébisson ex Kützing) Lange-Bertalot	8	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Rhoicosphenia abbreviata (C. Agardh) Lange-Bertalot	–	–	5	–	–	–	–	–	10	–
Rhopalodia gibba (Ehrenberg) O. Müller	–	–	–	–	–	–	9	–	–	–
Ulnaria ulna (Nitzsch) Compère	–	–	–	–	5	–	–	–	9	20
Tabellaria flocculosa (Roth) Kützing	10	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Oedogonium sp.	20	58	69	58	14	–	–	28	11	12
Oocystis lacustris Chodat	–	–	–	–	–	–	6	–	–	–
Spirogyra crassa (Kützing) Kützing	–	–	–	–	–	–	–	–	8	–
Stigeoclonium farctum Berthold	–	–	–	–	–	67	–	–	6	–
Ulothrix zonata (F. Weber & Mohr) Kützing	–	–	–	–	–	–	–	–	–	8
Загальна кількість видів-домінантів	**3**	**2**	**3**	**3**	**6**	**3**	**6**	**3**	**7**	**6**

Примітка. «–» – вид не належав до домінантів.

У сучасний період (2008–2016 рр.) до складу домінуючого комплексу входить до 7 видів. При цьому частка *Oedogonium sp*. знизилась із 20–69% до 14–28%, а домінуючої ролі набули такі види як: *Heteroleibleinia kuetzingii* (Schmidle) Compère (9–13%), *Cocconeis placentula* Ehrenberg (5–14%), *Eunotia monodon* Ehrenberg (6–13%), *Epithemia adnata* (Kützing) Brébisson (до 23%), *Ulnaria ulna* (Nitzsch) Compère (до 20%), *Rhopalodia gibba* (Ehrenberg) O. Müller (до 9%). У той же час, частка *M. varians* залишилась практично на тому самому рівні (13–24%) [291]. Наведений нами перелік домінуючих видів фітоепіфітону Київського водосховища в сучасний період узгоджується з даними інших дослідників [229].

На відміну від 70–80-х рр. минулого сторіччя, на сьогодні домінуючий комплекс фітоепіфітону Київського водосховища можна характеризувати як полідомінантний.

Встановлені нами зміни структури домінуючого комплексу фітоепіфітону підтверджують закономірність, відмічену в роботі [201], для опису якої автори використовують термін «компенсаторні взаємодії між видами». Так, зміни екологічних чинників, які відбулись у сучасний період, порівняно з 70–80 гг. XX ст., могли викликати зниження біомаси зеленої водорості *Oedogonium sp.* і надати можливість для компенсаторних змін біомас інших видів, які на сьогодні сформували полідомінантний домінуючий комплекс. Важливим є збільшення частки *E. adnata, Rh. gibba* у біомасі, що може бути реакцією угруповань на зниження N:P-співвідношення.

Зареєстрований перехід олігодомінантного домінуючого комплексу фітоепіфітону в полідомінантний узгоджується з концепцією стабілізації гідробіологічного режиму дніпровських водосховищ, розробленою В.І. Щербаком для фітопланктону [296]. На сучасному етапі фітоепіфітон Київського водосховища знаходиться в динамічній рівновазі з чинниками навколишнього середовища, а отже можна використовувати поняття гомеостазу.

Порівняльний аналіз величин індексу Шеннона (H_B), співвідношення максимальної і середньої біомаси водоростей і добових *P/B*-коефіцієнтів у 70–80-х рр. XX ст. і в 2008–2016 рр. показав, що сучасна структурна організація

домінуючого комплексу фітоепіфітону здатна підтримувати ці показники на рівні минулого сторіччя, а це свідчить про те, що епіфітон характеризується ефективними механізмами гомеостазу (табл. 8.3).

Таблиця 8.3

Багаторічна динаміка індексу Шеннона за біомасою (H_B), співвідношення максимальної і середньої біомаси ($B_{max}/B_{серед.}$) і добових *P/B*–коефіцієнтів фітоепіфітону в Київському водосховищі в літній сезон [291]

Періоди	Рогіз вузьколистий		Рдесник пронизанолистий		
	H_B, біт/мг	$B_{max}/B_{серед.}$	H_B, біт/мг	$B_{max}/B_{серед.}$	P/B × доба
1976–1984 рр.[1]	2,0–4,4 / 2,8±0,6	7	2,2–3,3 / 2,8±0,6	4	0,25–1,70
2008–2016 рр.	1,1–3,1 / 2,3±0,4	7	3,0–4,1 / 3,6±0,3	3	0,11–1,23

Примітка: 1 – показники розраховані нами на основі даних за 1976–1984 рр., отриманих Л.Є. Костіковою [64]; над рискою – межі коливань, під рискою – середні показники.

Узагальнення вищевикладених даних щодо багаторічної динаміки фітоепіфітону Київського водосховища за ретроспективними і сучасними даними представлено в табл. 8.4. Із наведеної таблиці видно наступне:

1. Таксономічне багатство фітоепіфітону Київського водосховища на сьогодні залишається на такому само високому рівні, яким воно було у 70–80 рр. XX ст. У той же час, склад видів суттєво змінився, про що свідчить коефіцієнт подібності Серенсена між ретроспективним і сучасним списком видів, який дорівнює 0,57. Виходячи з цієї величини, можна стверджувати, що за останні 40 років видовий склад фітоепіфітону Київського водосховища змінився приблизно на 43%.

2. Аналіз рангового розподілу відділів показує, що відділи, які формують «ядро» таксономічного складу, тобто Bacillariophyta і Chlorophyta, зберегли свої перше і друге рангові місця і, як і 40 років тому, на сьогодні представлені найбільшою кількістю видів. У той же час, на рівні відділів, які займають III–VIII рангові місця, відбулись такі зміни: відділи Cyanobacteria, Ochrophyta,

Cryptophyta «піднялись на одну позицію вгору» у ранговій таблиці, а відділи Charophyta, Euglenozoa, Miozoa – навпаки, «зійшли на одну позицію вниз».

3. Співвідношення облігатних і факультативних епіфітів у фітоепіфітоні на сьогодні залишається близьким до показників минулого століття. Так, у 1976–1984 рр. це співвідношення становило 14% і 86%, а в 2008–2016 рр. – 13% і 87% відповідно. Порівняння видового складу облігатних епіфітів в минулому столітті і в сучасний період показало високий рівень подібності (K_S = 0,72). У той же час, аналогічний порівняльний аналіз факультативних епіфітів показує значно нижчий рівень подібності (K_S = 0,55). З огляду на це, можна стверджувати, що зміни таксономічного складу фітоепіфітону Київського водосховища відбуваються переважно за рахунок факультативних епіфітів, а склад облігатних епіфітів є більш сталим.

4. Домінуючий комплекс фітоепіфітону у 70–80 рр. минулого століття був олігодомінантним, його основу визначали *Oedogonium sp., Melosira varians.* У сучасний період структура домінуючого комплексу полідомінантна, при цьому збільшилась частка таких видів як *Ulnaria ulna, Epithemia adnata, Cocconeis placentula, Eunotia monodon.*

Таким чином, аналіз часової динаміки фітоепіфітону Київського водосховища в межах декількох десятиліть показує, що фітоепіфітон ефективно підтримує динамічну рівновагу в довгостроковому масштабі. Вважаємо, що динамічна рівновага підтримується за рахунок «компенсаторних взаємодій між таксонами». Так, зміни екологічних чинників, які відбулись у сучасний період, порівняно з 70–80 гг. XX ст., могли викликати зниження таксономічного багатства відділів Bacillariophyta, Euglenozoa, і в той же час надати можливість для компенсаторного підвищення різноманіття водоростей інших відділів: Cyanobacteria, Ochrophyta, Cryptophyta, Chlorophyta. Аналогічна закономірність характерна і для домінуючого комплексу: зменшення біомаси *Oedogonium sp.* дало можливість для компенсаторного підвищення біомаси інших видів водоростей.

Таблиця 8.4

Багаторічна динаміка як показник гомеостазу фітоепіфітону Київського водосховища (за ретроспективними (1976–1984 гг.)[1] і сучасними даними)

Характеристики		Характеристики фітоепіфітону, які залишились близькими до ретроспективних даних XX ст.		Характеристики фітоепіфітону, які суттєво змінились порівняно з ретроспективними даними XX ст.		Примітки
		1976–1984	**2008–2016**	**1976–1984**	**2008–2016**	
Таксономічний склад		397 в. в. т.	410 в. в. т.	K_S = 0,57		Кількість видів залишилась на високому рівні, але їх склад змінився
Ранговий розподіл відділів		I – Bacillariophyta, II – Chlorophyta	I – Bacillariophyta, II – Chlorophyta	III – Charophyta IV – Cyanobacteria V – Euglenozoa VI – Ochrophyta VII – Miozoa VIII – Cryptophyta	III – Cyanobacteria IV – Charophyta V – Ochrophyta VI – Euglenozoa VII – Cryptophyta VIII – Miozoa	Аналогічна закономірність встановлена для фітопланктону [145]
Співвідношення облігатних і факультативних епіфітів	Облігатні	14%	13%	Для облігатних епіфітів: K_S = 0,72		Зміни за рахунок факультативних епіфітів, а склад облігатних – більш сталий
	Факультативні	86%	87%	Для факультативних епіфітів: K_S = 0,55		
Домінуючий комплекс[2]		види з відділів Bacillariophyta, Chlorophyta	види з відділів Bacillariophyta, Chlorophyta	олігодомінантний: *Oedogonium sp.*, *Melosira varians*	полідомінантний: *Ulnaria ulna*, *Epithemia adnata*, *Cocconeis placentula*, *Eunotia monodon*	Узгоджується з концепцією стабілізації гідробіологічного режиму дніпровських водосховищ [296]
P/B × доба		0,25–1,70	0,11–1,23	–	–	–

Примітка. 1 – згідно [64]; 2 – Для коректного співставлення ретроспективних і сучасних даних домінуючий комплекс у даній таблиці аналізували тільки для одної станції спостереження в багаторічному аспекті (для фітоепіфітону на рогозі вузьколистому на траверзі с. Страхолісся).

У результаті цих компенсаторних взаємодій загальна кількість видів, *P/B*-коефіцієнти, співвідношення максимальної і середньої біомаси зберігаються на рівні, близькому до показників 70–80 рр. минулого століття, а це є свідченням гомеостазу.

Міжрічна динаміка фітоепіфітону Київського водосховища в сучасний період, як показник його динамічної рівноваги. Необхідно розглянути, наскільки ефективно функціонують механізми гомеостазу фітоепіфітону Київського водосховища у сучасний період – в масштабі декількох останніх років.

Для коректного порівняння результатів досліджень, отриманих у різні роки, ми проаналізували натурні дані за 2008, 2012–2016 рр., оскільки в ці роки відбір проб здійснювався по одній і тій самій сітці станцій у середній і нижній частині водосховища. Для оцінки стабільності структурних і функціональних показників водоростевих угруповань у часі застосовували коефіцієнт варіації (C_V, %), який розраховується як відношення середньоквадратичного відхилення ряду даних до середнього значення, прийнятого за 100%.

Таксономічне багатство. Встановлено, що в сучасний період у міжрічному аспекті таксономічне багатство фітоепіфітону Київського водосховища коливалось від 144 до 187 в. в. т., включаючи номенклатурний тип виду (табл. 8.5).

Коефіцієнт міжрічної варіації для загального таксономічного багатства складав 9%, а для таксономічного багатства окремих відділів – від 10% до 94%. Серед відділів найнижчий коефіцієнт варіації (10%) зареєстрований для Bacillariophyta, вища варіація (21%) була характерна для Chlorophyta, ще вища (27%) – для Cyanobacteria і Charophyta, і найвища (50–94%) – для Ochrophyta, Cryptophyta, Miozoa, Euglenozoa.

Отже, відділи, які були представлені найбільшою кількістю видів і формували «ядро» фітоепіфітону, характеризувались найнижчим показником міжрічної варіації, тобто найбільшою стабільністю таксономічного багатства в часовому аспекті. До таких відділів належать Bacillariophyta (таксономічне багатство 68–90 в. в. т., C_V = 10%) і Chlorophyta (таксономічне багатство 30–

54 в. в. т., $C_V = 21\%$). Отже, чим більшою кількістю видів представлена таксономічна група (у даному випадку відділ), тим менша варіація їй притаманна.

Таблиця 8.5

Міжрічна динаміка таксономічного багатства фітоепіфітону Київського водосховища та коефіцієнти його варіації (C_V, %)

Відділи	Роки досліджень						C_V, %
	2008	2012	2013	2014	2015	2016	
Cyanobacteria	16 10	18 13	33 19	28 15	22 13	23 14	27
Bacillariophyta	88 52	68 47	90 51	80 43	80 48	84 52	10
Cryptophyta	–	3 2	3 2	4 2	2 1	4 2	56
Miozoa	2 1	1 1	1 1	1 1	–	2 1	65
Ochrophyta	5 3	3 2	2 1	8 4	5 3	3 2	50
Charophyta	13 8	15 10	8 4	10 5	17 10	16 10	27
Chlorophyta	38 23	35 24	39 22	54 29	38 23	30 19	21
Euglenozoa	6 4	1 1	2 1	2 1	2 1	–	94
Σ	168 100	144 100	178 100	187 100	166 100	162 100	9

Над рискою – кількість видів і внутрішньовидових таксонів даного відділу, під рискою – частка даного відділу від загальної кількості видів і внутрішньовидових таксонів.

Це можна пояснити тим, що навіть у межах одного відділу є види з різними оптимумами по відношенню до екологічних чинників. Наприклад, серед діатомових водоростей є види з різним відношенням до температури, до pH, до вмісту біогенних елементів, до ступеню органічного забруднення, до концентрації розчинного у воді кисню, до мінералізації води. І чим більшою кількістю видів представлений відділ, тим більше ймовірність «компенсаторних взаємодій між видами» при зміні екологічних умов. Це проявляється в тому, що при зміні

певного екологічного чинника (наприклад, температури води) зменшується кількість видів з одним діапазоном толерантності, але зростає кількість видів з іншим діапазоном толерантності. У результаті загальна кількість видів залишається на стабільно високому рівні.

Важливо, що аналогічну закономірність встановлено і при вивченні часової динаміки фітоепіфітону в довогостроковому масштабі: відділи Bacillariophyta і Chlorophyta зберігають свої перше і друге рангове місця впродовж майже 40-річного періоду (див. табл. 8.4).

Встановлено, що для таксономічного багатства більшості відділів міжрічна варіація є значно вищою, ніж для загального таксономічного багатства (див. табл. 8.5).

Отже, міжрічні зміни структури фітоепіфітону на рівні відділів є одним із механізмів гомеостазу, спрямованих на підтримання загального таксономічного багатства на стабільно високому рівні.

Проведене порівняння списків видів за різні роки за допомогою коефіцієнта видової подібності Серенсена. Отримані коефіцієнти коливались у межах 0,56–0,70 (табл. 8.6). Це вказує на те, що значна частина видів зустрічається у фітоепіфітоні з року в рік і формує «ядро» його таксономічного складу, а решта видів є змінними компонентами і трапляються в окремі роки. Постійне «ядро» фітоепіфітону на рівні відділів переважно формують діатомові водорості і зелені водорості, меншою мірою – інші відділи, а на рівні видів – переважно водорості з широким діапазоном толерантності по відношенню до різних чинників. Наприклад, в усі роки досліджень у фітоепіфітоні зустрічались *Cocconeis placentula, Melosira varians, Gomphonema acuminatum, Gomphonema augur, Staurosira construens, Desmodesmus communis, Stigeoclonium farctum.* Змінний компонент формується видами водоростей, які реєструються в окремі роки залежно від екологічних умов.

Таблиця 8.6

Коефіцієнти видової подібності Серенсена для фітоепіфітону Київського водосховища в різні роки дослідження

K_S	2008	2012	2013	2014	2015	2016
2008	–	0,63	0,60	0,59	0,57	0,56
2012	–	–	0,63	0,62	0,62	0,61
2013	–	–	–	0,67	0,59	0,60
2014	–	–	–	–	0,64	0,61
2015	–	–	–	–	–	0,71

Важливо, що найвищі значення коефіцієнтів Серенсена були зареєстровані між сусідніми роками (наприклад 2013/2014 – K_S = 0,67; 2015/2016 – K_S = 0,71), а найменше значення (0,56) – між найбільш віддаленими у часі роками – 2008 і 2012. Хоча навіть в останньому випадку коефіцієнт Серенсена перевищував 0,50 і вказував на досить високий рівень подібності порівнюваних списків видів [144].

У результаті дендрограма подібності, побудована методом найближчого кореляційного шляху, має вигляд лінії (рис. 8.1).

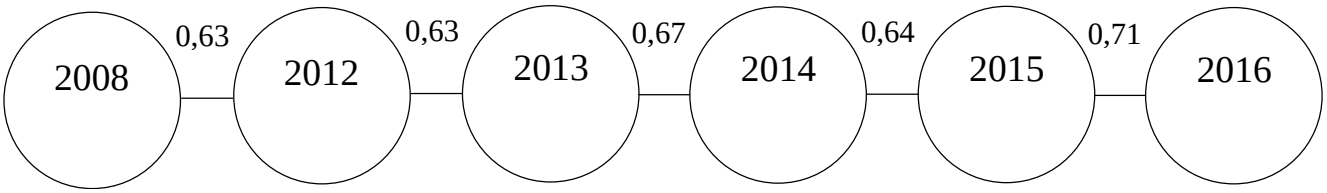


Рис. 8.1. Дендрограма подібності видового складу фітоепіфітону Київського водосховища в різні роки за коефіцієнтом Серенсена.

Отримана закономірність дозволяє сформулювати висновок про те, що протягом дослідженого багаторічного періоду в таксономічному складі фітоепіфітону відбулись певні зміни.

Вважаємо, що ці зміни можуть бути зумовлені міжрічними флуктуаціями екологічних чинників (зокрема, метеорологічних умов, температури, гідрологічного, гідрохімічного режиму).

Разом із тим, загальна кількість видів, виявлених у 2008 і 2016 р., майже не змінилась – 168 і 162 відповідно.

Отже, можна зробити висновок, що стабільна кількість видів у водоростевому угрупованні забезпечується за рахунок його структури, яка складається із постійного «ядра» і мінливого компоненту. Постійне «ядро» фітоепіфітону на рівні відділів переважно формують діатомові і зелені водорості, а на рівні видів – переважно водорості з широким діапазоном толерантності по відношенню до різних чинників. Мінливий компонент формується видами водоростей, які реєструються в окремі роки залежно від екологічних умов. Це можна розглядати як один із механізмів гомеостазу фітоепіфітону.

Індекс Шеннона. Індекс Шеннона (H_B) у міжрічному аспекті коливався у широких межах (0,36–4,38 біт/мг) (табл. 8.7).

Коефіцієнти варіації індексу Шеннона складали від 6 до 52%. При цьому нижчий ступінь варіації цього індексу (від 6 до 25%) був характерним для тих угруповань, які впродовж періоду спостережень зберігали полідомінантну структуру (тобто для угруповань, де зареєстровані лише показники H_B > 2,00 біт/мг). Це водоростеві угруповання на рдеснику пронизанолистому на траверзі с. Толокунь, на водяному горіху плаваючому на траверзі с. Страхолісся, на очереті звичайному на траверзі с. Ровжі, на рдеснику пронизанолистому і рогозі вузьколистому в Тетерівській затоці (див. табл. 8.7).

Таблиця 8.7

Міжрічні коливання індексу Шеннона (H_B) і коефіцієнти його варіації (C_V, %) у фітоепіфітоніКиївського водосховища різних рослинних субстратів в 2008–2016 рр.

Станції	Рослини-субстрати	H_B, біт/мг		C_V, %
		межі коливань	середній	
с. Глібівка	*Potamogeton perfoliatus*	1,57–3,94	2,93	29
	Trapa natans	0,59–2,99	2,2	50
	Phragmites australis	1,43–3,68	2,71	27
с. Ровжі	*Potamogeton perfoliatus*	1,83–4,38	3,01	28
	Phragmites australis	2,09–3,95	3,17	24
с. Толокунь	*Potamogeton perfoliatus*	2,64–2,99	2,81	6
с. Страхолісся	*Ceratophyllum demersum*	0,36–3,58	2,63	52
	Trapa natans	2,65–3,71	3,21	15
	Nuphar lutea	0,90–3,36	2,09	42
	Typha angustifolia	0,93–4,24	2,61	50
Тетерівська затока	*Potamogeton perfoliatus*	3,01–4,14	3,45	15
	Trapa natans	1,77–4,24	3,26	28
	Nuphar lutea	1,44–3,7	2,94	31
	Typha angustifolia	3,70–4,38	4,06	7

Більш високі коефіцієнти варіації (27–52%) індексу Шеннона (H_B) були притаманні угрупованням, структура яких у певні періоди була оліго- чи монодомінантною (мінімальний H_B < 2,00 біт/мг).

При цьому коефіцієнт кореляції між мінімальними індексами Шеннона (H_B) і коефіцієнтами варіації індексу Шеннона становив –0,94 при p < 0,0001 (рис. 8.2), а коефіцієнт кореляції між середніми показниками індексу Шеннона (H_B) і коефіцієнтами варіації індексу Шеннона –0,74 при p = 0,002 [292] (рис. 8.3).

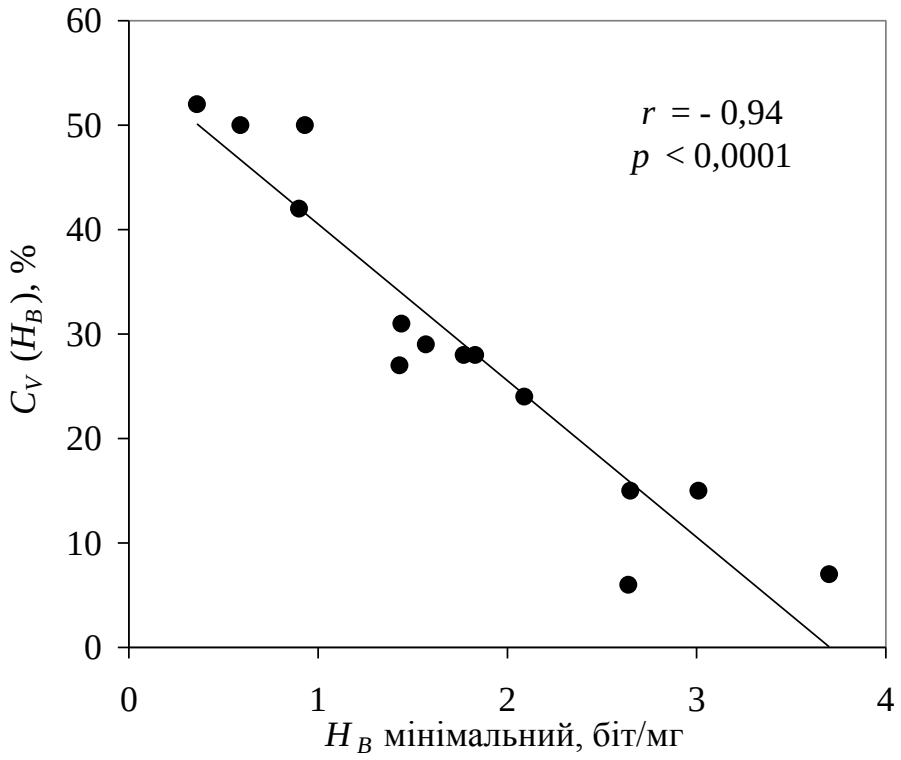


Рис. 8.2. Обернена кореляція між мінімальними індексами Шеннона (H_B мінімальний, біт/мг) та коефіцієнтами варіації індексу Шеннона (C_V (H_B), %).

Це означає, що чим вищий середній показник індексу Шеннона, тим менша амплітуда коливань йому притаманна. Це пояснюється тим, що полідомінантні угруповання є більш стабільними у часі, ніж оліго- чи монодомінантні, за рахунок більшої стійкості до впливу екологічних чинників. Можна зробити висновок, що випадки домінування у водоростевому угрупованні одного чи двох видів (про що свідчать величини індексу Шеннона нижче 2,00) являють собою короткотривалі відхилення, після яких полідомінантна структура відновлюється.

Отже, полідомінантну структуру домінуючого комплексу фітоепіфітону, яка свідчить про високу вирівненість угруповань, можна розглядати як один із механізмів підтримання його гомеостазу.

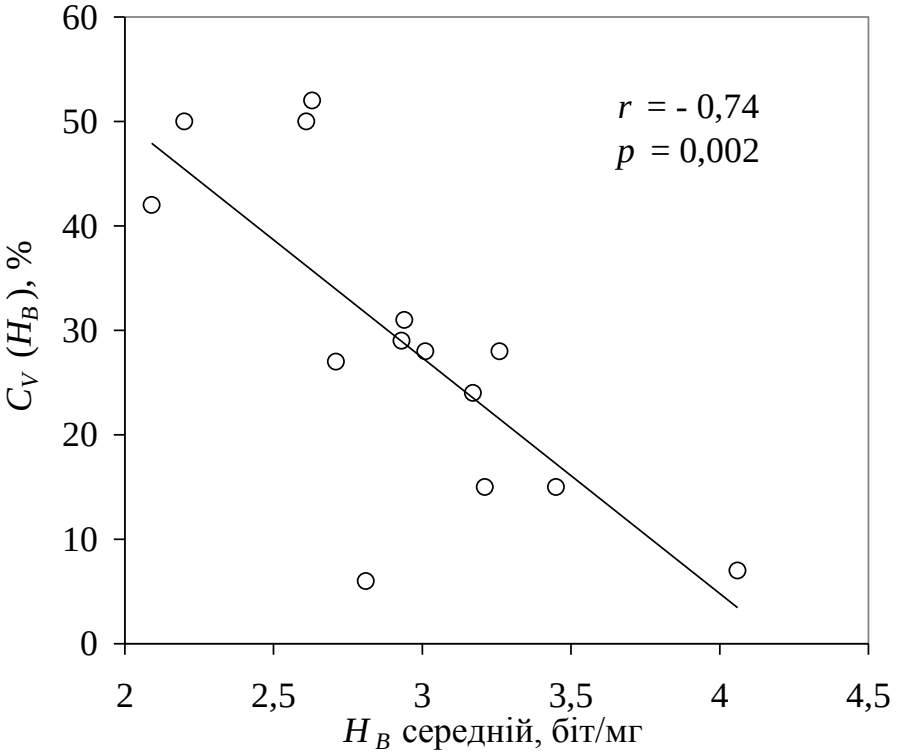


Рис. 8.3. Обернена кореляція між між середніми індексами Шеннона (H_B середній, біт/мг) та коефіцієнтами варіації індексу Шеннона (C_V (H_B),%)

Міжрічна динаміка біомаси як показник гомеостазу фітоепіфітону. Аналіз міжрічної динаміки біомаси фітоепіфітону Київського водосховища було проведено на прикладі обростань повітряно-водяних рослин (рис. 8.4). Протягом досліджуваного періоду біомаса водоростей коливалась від 0,47±0,18 мг/10 см^2 до 3,09±1,18 мг/10 см^2. Максимальні величини біомаси зареєстровані в 2013 і 2015 р., а мінімальні – у 2008, 2014 і 2016. Важливим є те, що впродовж періоду досліджень не спостерігалось стійкої багаторічної тенденції до підвищення або зниження біомаси фітоепіфітону, а згідно з літературними даними [196] відсутність такої тенденції може розглядатись як один із показників гомеостазу водоростевого угруповання.

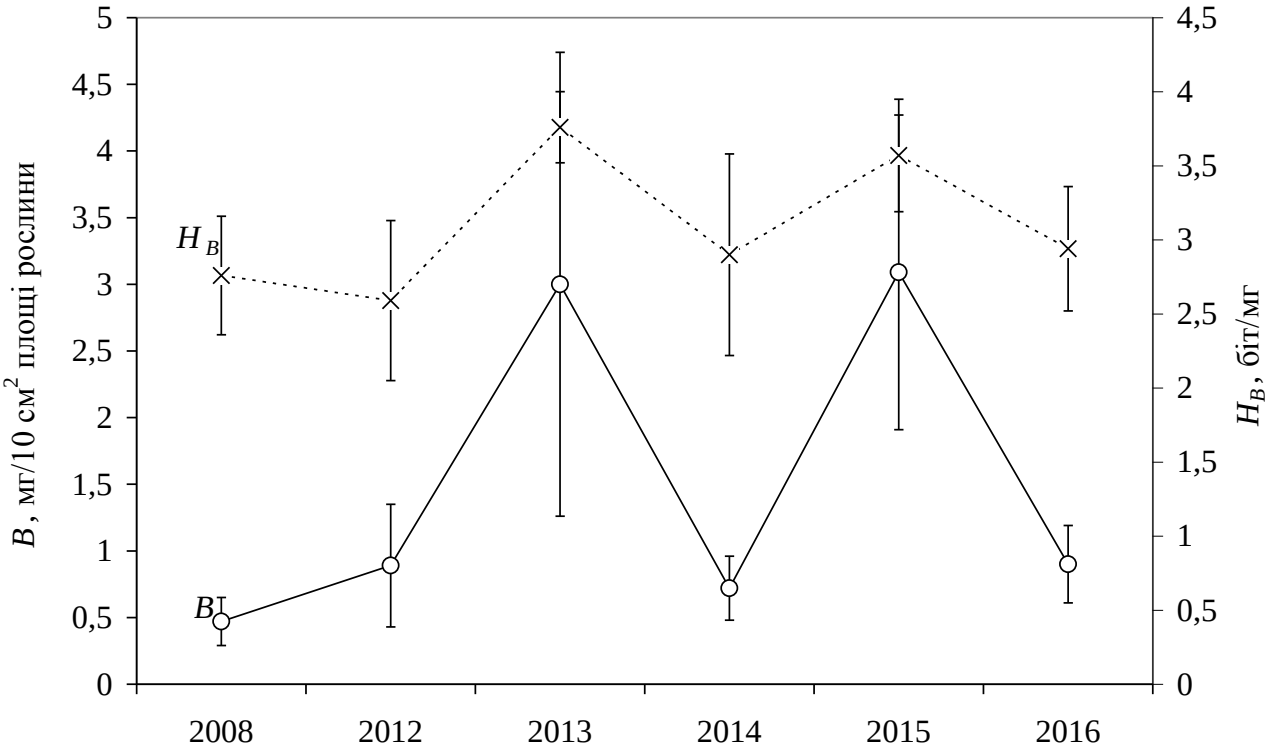


Рис. 8.4. Міжрічна динаміка біомаси (B) та індексу Шеннона (H_B) фітоепіфітону повітряно-водяних рослин Київського водосховища у літній сезон.

З наведеного рисунку видно, що мінімуми–максимуми біомаси фітоепіфітону співпадають з мінімальними і максимальними величинами індексу Шеннона, що підтверджується прямою достовірною кореляцією між цими двома показниками (r = 0,94; p = 0,004). Це свідчить про те, що піки біомаси зумовлені інтенсивним розвитком не одного-двох, а багатьох видів, а отже водоростеве угруповання є стійким до впливу зовнішніх чинників і характеризується ефективними механізмами підримання гомеостазу.

Міжрічна динаміка домінуючого комплексу. Велике значення для оцінки стабільності водоростевих угруповань обростань має вивчення багаторічної динаміки їхніх домінуючих комплексів. З огляду на це, було проаналізовано амплітуду міжрічних коливань біомаси домінуючих видів фітоепіфітону в 14 біотопах на 5 станціях спостереження у Київському водосховищі за допомогою коефіцієнту варіації (табл. 8.8).

Таблиця 8.8

Коефіцієнти міжрічної варіації (C_V, %) біомаси домінуючих видів і загальної біомаси у фітоепіфітоні Київського водосховища на різних субстратах упродовж 2008, 2012–2016 рр.

Види	траверз с. Глібівка			траверз с. Ровжі		траверз с. Толокунь	траверз с. Страхолісся				Тетерівська затока			
	Potamogeton perfoliatus	*Trapa natans*	*Phragmites australis*	*Potamogeton perfoliatus*	*Phragmites australis*	*Potamogeton perfoliatus*	*Ceratophyllum dmersum*	*Trapa natans*	*Nuphar lutea*	*Typha angustifolia*	*Potamogeton perfoliatus*	*Trapa natans*	*Nuphar lutea*	*Typha angustifolia*
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Dolichospermum flosaquae (Brébisson ex Bornet & Flahault) P.Wacklin, L.Hoffmann & J.Komárek	–	192	245	227	–	245	215	170	122	–	–	199	154	–
Aphanothece stagnina (Sprengel) A.Braun	–	265	–	245	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Heteroleibleinia kuetzingii (Schmidle) Compère	–	132	238	245	159	142	141	99	129	111	200	117	76	146
Microcystis aeruginosa (Kützing) Kützing	245	180	216	228	245	245	224	126	245	224	–	224	183	–
Peridiniopsis quadridens (F.Stein) Bourrelly	–	–	245	–	245	–	–	–	–	–	200	224	–	224
Cocconeis placentula Ehrenberg	65	85	143	83	110	107	115	47	49	68	96	43	84	63
Cymbella cistula (Ehrenberg) O.Kirchner	–	–	–	158	245	245	160	171	139	182	185	135	224	71
Cymbella lanceolata (C.Agardh) C.Agardh	–	–	–	237	245	245	224	155	–	220	200	–	–	–
Encyonema elginense (Krammer) D.G.Mann	198	150	201	152	176	134	133	42	88	105	47	46	107	103
Epithemia adnata (Kützing) Brébisson	245	265	245	155	–	245	224	200	244	224	177	102	212	134
Epithemia sorex Kützing	245	–	–	155	134	–	224	200	245	–	167	152	187	180

Продовження табл. 8.8

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Epithemia turgida (Ehrenberg) Kützing	–	–	–	–	245	–	–	200	245	–	200	210	224	224
Eunotia monodon Ehrenberg	–	–	–	245	–	–	129	187	195	–	200	172	172	147
Fragilaria crotonensis Kitton	–	179	–	–	–	–	95	72	164	138	186	159	144	148
Gomphoneis olivaceum (Hornemann) Rabenhorst	229	144	157	118	157	119	190	121	86	130	–	146	99	116
Melosira varians C. Agardh	145	265	164	170	132	149	169	105	81	203	131	102	108	94
Navicula tripunctata (O.F.Müller) Bory	164	106	191	155	144	64	144	78	117	134	142	75	92	90
Rhoicosphenia abbreviata (C.Agardh) Lange-Bertalot	164	202	153	90	89	131	129	143	130	165	200	224	141	196
Rhopalodia gibba (Ehrenberg) O.Müller	–	–	–	–	–	–	224	200	–	–	174	108	173	95
Stauroneis anceps Ehrenberg	245	–	–	245	245	245	–	–	–	224	–	–	–	–
Staurosira construens Ehrenberg	89	265	142	128	182	197	98	127	184	224	180	224	–	159
Ulnaria capitata (Ehrenberg) Compère	–	–	–	–	–	–	224	–	–	224	116	219	–	80
Ulnaria ulna (Nitzsch) Compère	–	265	245	245	245	189	130	103	168	146	116	126	177	136
Chlamydomonas globosa J.W.Snow	196	265	245	131	245	150	–	148	–	–	200	–	224	151
Cosmarium formosulum Hoff	245	–	245	–	–	245	–	–	–	–	–	–	–	–
Cosmarium margaritiferum Meneghini ex Ralfs	–	–	–	245	245	–	–	–	–	–	200	–	–	–
Cosmarium pseudopyramidatum P. Lundell	–	–	–	–	–	–	224	–	–	–	–	224	224	–
Cosmarium subprotumidum Nordstedt	245	265	245	194	245	–	224	200	–	–	–	224	–	–
Eudorina elegans Ehrenberg	–	–	245	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Geminellopsis fragilis Korschikov	–	265	–	245	–	–	–	200	245	224	–	224	224	224
Koliella longiseta (Vischer) Hindák	–	–	–	–	245	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Oedogonium sp.	213	191	–	107	178	245	132	152	207	201	192	73	136	97
Stigeoclonium farctum Berthold	183	55	180	178	123	89	224	118	166	71	200	127	148	149
Ulothrix zonata (F. Weber & Mohr) Kützing	–	265	–	213	–	–	–	–	–	–	200	102	224	146
Загальна біомаса	**84**	**50**	**173**	**92**	**88**	**100**	**129**	**66**	**76**	**117**	**130**	**50**	**176**	**76**

Примітка. Коефіцієнти варіації розраховані на основі міжрічної динаміки біомаси домінуючих видів і загальної біомаси фітоепіфітону за 2008–2016 рр.; „–” – вид на даній станції не зустрічався.

Аналіз наведених багаторічних даних дозволяє стверджувати, що коефіцієнти міжрічної варіації біомаси видів-домінантів складали від 42 до 265%. Найнижчими коефіцієнтами варіації характеризувались *Cocconeis placentula, Encyonema elginense, Gomphonella olivacea, Melosira varians, Navicula tripunctata,* тобто широко поширені, типові для фітоепіфітону види діатомових водоростей, які зустрічаються і домінують в угрупованнях обростань у значному діапазоні екологічних умов.

Найбільш високі коефіцієнти варіації були притаманні представникам різних відділів:

– із відділу Charophyta – представникам роду *Cosmarium*, які можуть входити до складу домінуючого комплексу за певних екологічних умов (наприклад низький рівень pH або низька жорсткість води),

– із відділу Cyanobacteria – *Microcystis aeruginosa, Dolichospermum flosaquae*;

– із відділу Miozoa – *Peridiniopsis quadridens*;

– із відділу Chlorophyta – *Eudorina elegans.*

Вищеперераховані види з відділів Cyanobacteria, Miozoa, Chlorophyta об’єднує те, що вони є не типовими для обростань, планктонними видами, і їхня присутність у фітоепіфітоні зумовлена осадженням із водної товщі, зокрема, під час «цвітіння» води.

При цьому важливим є те, що на кожній конкретній станції спостереження C_V загальної біомаси був нижчим, ніж C_V більшості домінуючих видів на даній станції. Для наочної ілюстрації цієї закономірності було розраховано середній C_V біомаси домінуючих видів для кожної станції спостереження і співставлено з C_V загальної біомаси фітоепіфітону на даній станції (рис. 8.5).

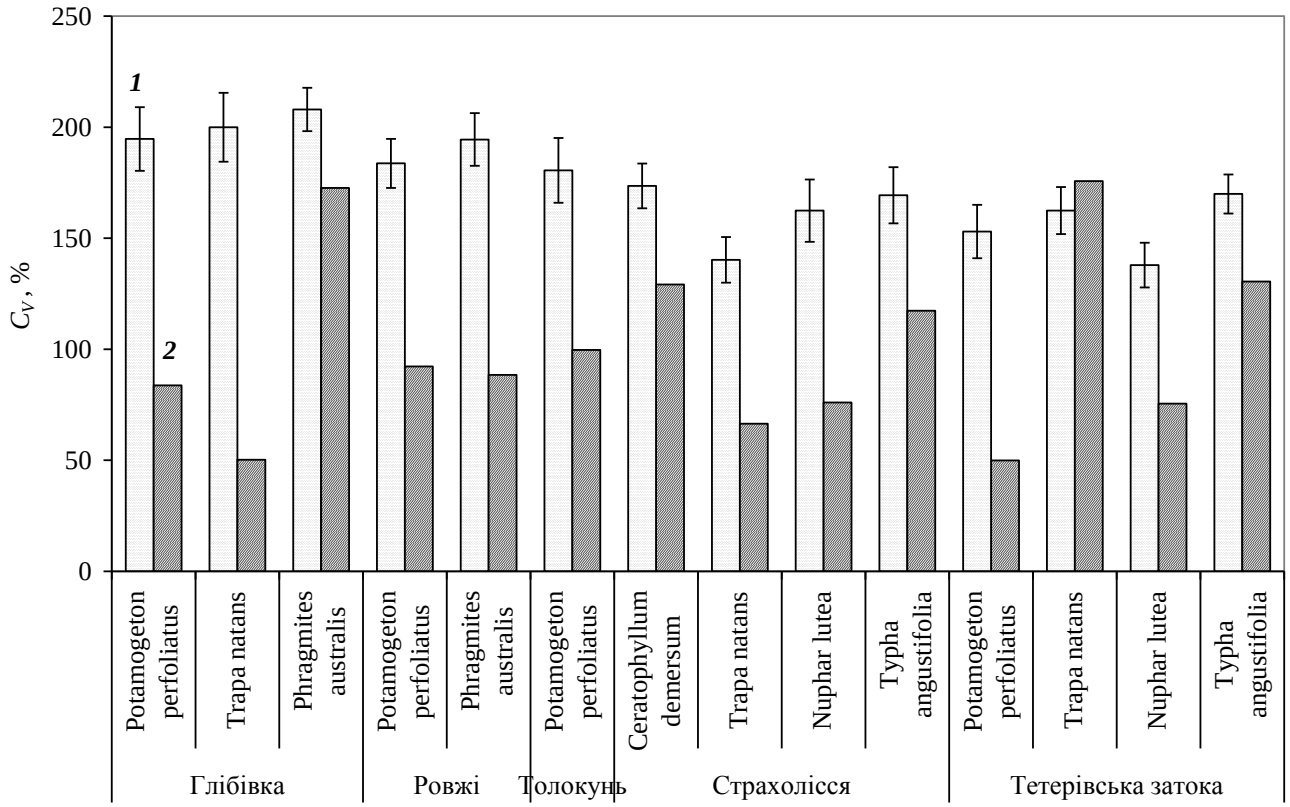


Рис. 8.5. Коефіцієнти міжрічної варіації (C_V, %) біомаси фітоепіфітону Київського водосховища:

1 – C_V біомаси домінуючих видів, усереднені для кожної станції спостереження (на основі табл.), *2* – C_V загальної біомаси фітоепіфітону на даній станції спостереження.

З наведеного рисунку видно, що сумарній біомасі фітоепіфітону притаманна більша стабільність у часі, ніж біомасі кожного домінуючого виду окремо. Це пояснюється тим, що різні види характеризуються різними оптимумами екологічних чинників (температури води, гідрохімічних, світлових умов) і в міжрічному аспекті їхня біомаса коливається залежно від впливу цих чинників. При цьому, якщо структура домінуючого комплексу є полідомінантною, тобто угруповання характеризується високою вирівненістю, то коливання загальної біомаси угруповання можуть значно «згладжуватись». У літературі така закономірність носить назву «ефекту портфоліо» або «механізму асинхронної відповіді» [11, 173]. Суть цього механізму полягає в тому, що якщо чисельності

(біомаси) різних видів коливаються стохастично, то високе видове багатство підвищує стабільність функціонування біоценозу, що є основою гомеостазу.

Отже, доведено, що механізми гомеостазу фітоепіфітону Київського водосховища реалізуються завдяки його високому таксономічному багатству та високій вирівненості угруповань.

Міжрічна динаміка фітоепіфітону Канівського водосховища, як показник його гомеостазу. Було проведено аналіз міжрічної динаміки фітоепіфітону Канівського водосховища. З огляду на те, що в 70–80 рр. XX ст. фітоепіфітон цього водосховища не вивчався, ми розглянули його динаміку тільки в сучасний період – з 2008 по 2011 рр. Зокрема, упродовж періоду спостережень домінуючий комплекс фітоепіфітону на рдеснику пронизанолистому формували 11 видів (10 видів діатомових і 1 вид синьозелених водоростей). У якості ілюстрації на рис. 8.6 наведено динаміку чотирьох з них із найбільшою біомасою.

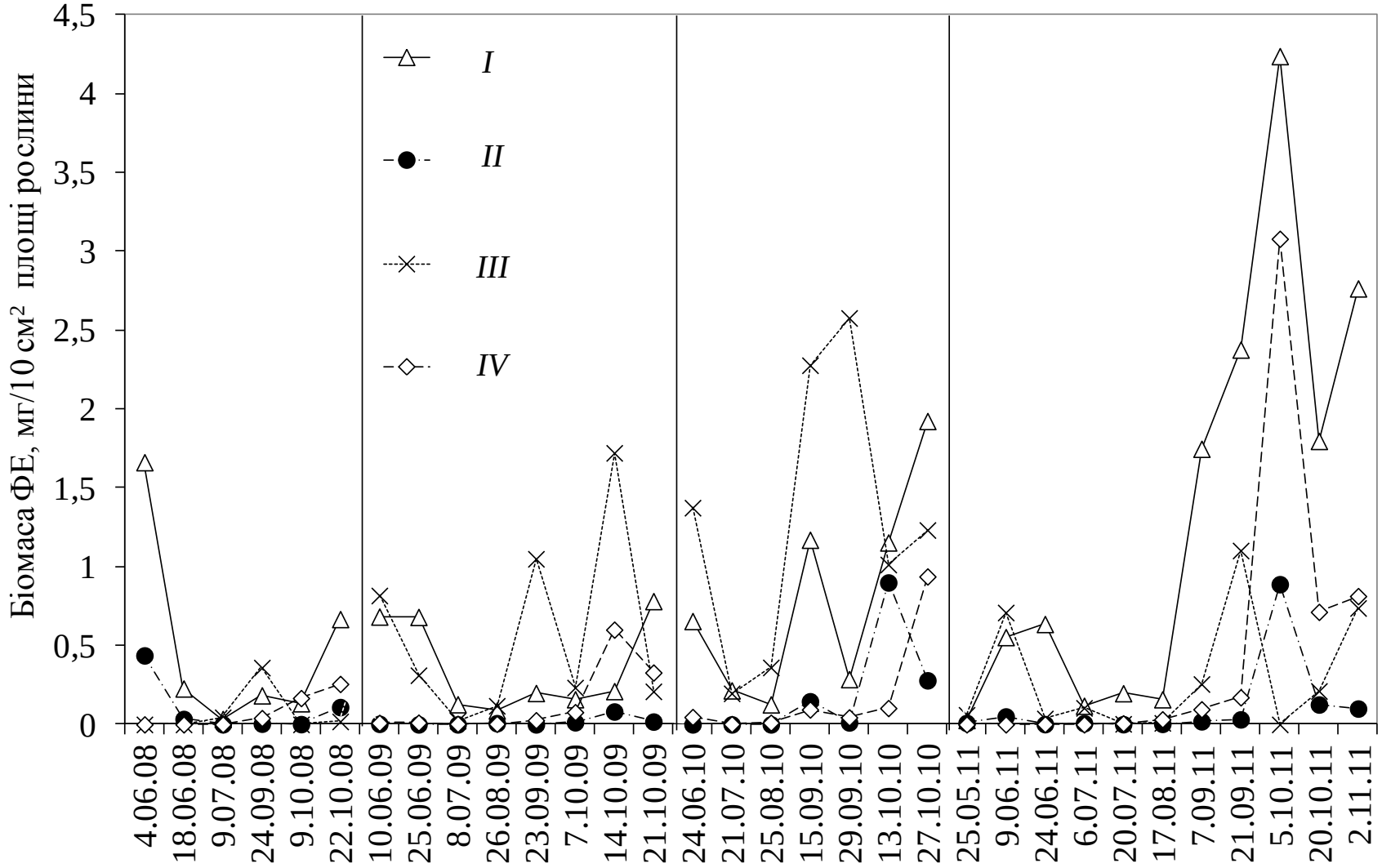


Рис. 8.6. Сезонна і багаторічна динаміка домінуючих видів фітоепіфітону на рдеснику пронизанолистому в річковій частині Канівського водосховища: *I – Cocconeis placentula, II – Gomphonella olivacea, III – Melosira varians, IV – Navicula tripunctata* [291].

На рис. 8.7 у вигляді гістограми представлено коефіцієнти варіації біомаси домінуючих видів (стовпчики 1–11), у порівнянні з коефіцієнтом варіації загальної біомаси фітоепіфітону (стовпчик 12). Із наведеного рисунку видно, що біомаса видів-домінантів коливалась у широкому діапазоні з коефіцієнтом варіації від 119% (*Cocconeis placentula*) до 333% (*Navicula menisculus* Schumann). Однак при цьому коефіцієнт варіації загальної біомаси (стовпчик 12) був набагато нижчим і складав усього 102%. Тобто коефіцієнт варіації загальної біомаси є нижчим, ніж коефіцієнт варіації кожного домінуючого виду окремо [291] (див. рис. 8.7).

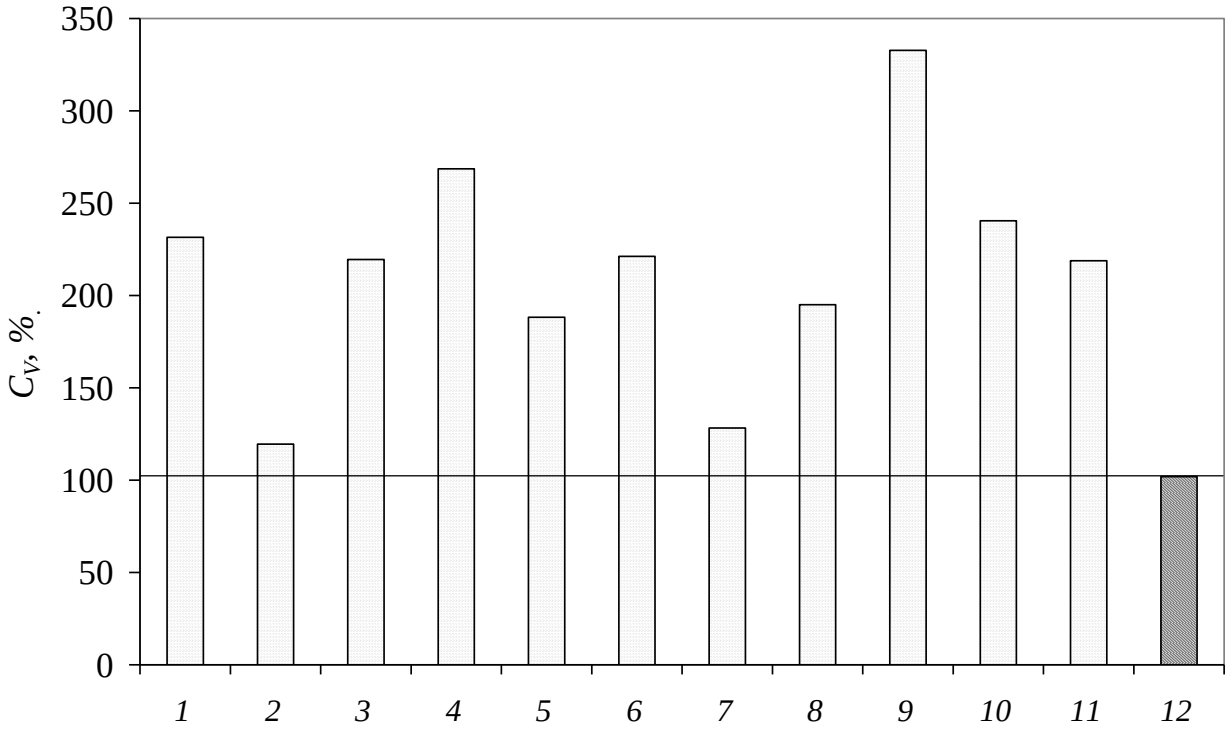


Рис. 8.7. Ілюстрація «ефекту портфоліо» на прикладі фітоепіфітону на рдеснику пронизанолистому в річковій частині Канівського водосховища. Коефіцієнт варіації (C_V) загальної біомаси фітоепіфітону (*12*) є нижчим ніж коефіцієнти варіації біомаси домінуючих видів окремо (*1–11*):

1 – Heteroleibleinia kuetzingii, *2 – Cocconeis placentula*, *3 – Cymbella tumida* (Brébisson) Van Heurck, *4 – Diatoma vulgaris* Bory, *5 – Encyonema elginense*, *6 – Gomphonella olivacea*, *7 – Melosira varians*, *8 – Navicula cryptocephala* Kützing, *9 – N. menisculus*, *10 – N. tripunctata*, *11 – Rhoicosphenia abbreviata*, *12* – загальна біомаса фітоепіфітону [291].

Таким чином, для Канівського водосховища встановлено таку само закономірність, як і для Київського водосховища, – «згладжування» коливань загальної біомаси завдяки високій вирівненості угруповань, яка відображається у полідомінантній структурі домінуючого комплексу. Аналіз вищенаведених даних дозволяє стверджувати, що «механізм асинхронної відповіді» або «ефект портфоліо» [11, 173] діє як в в сезонному, так і багаторічному масштабі.

Дана закономірність підтверджується багаторічною динамікою біомаси фітоепіфітону на комиші озерному у Канівському водосховищі з 2008 по 2017 рр. (рис. 8.8).

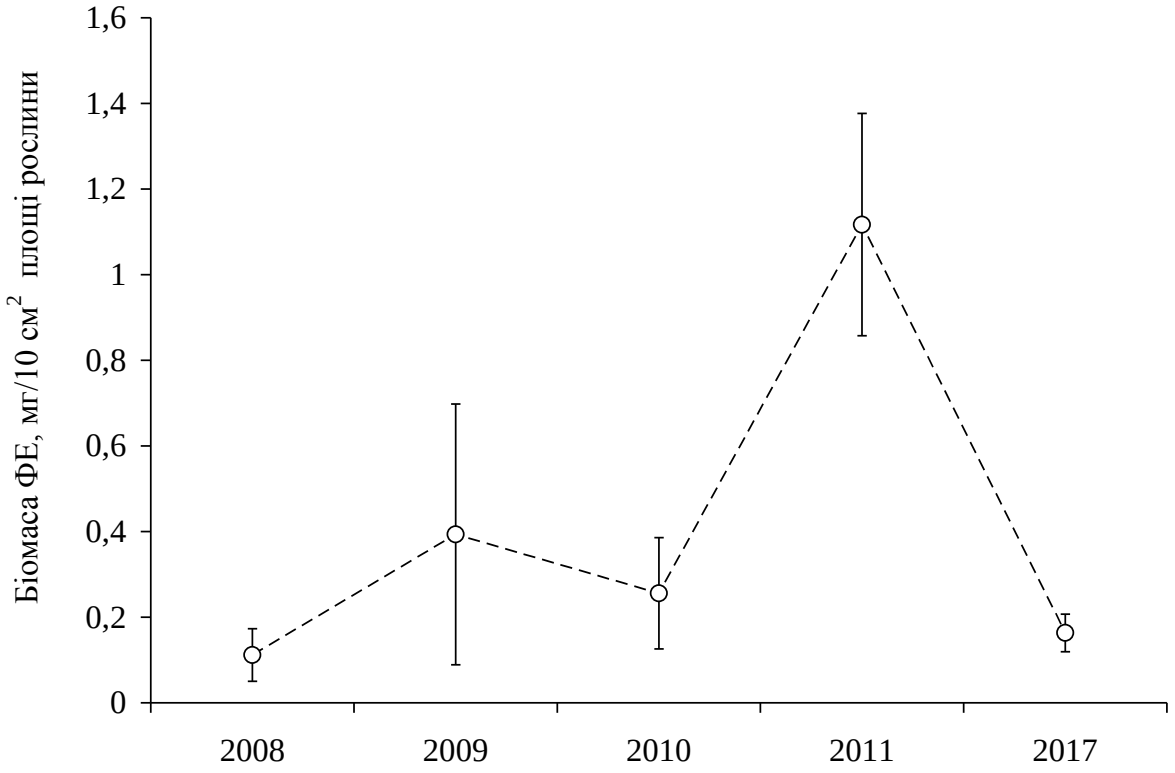


Рис. 8.8. Міжрічна динаміка біомаси фітоепіфітону на комиші озерному у річковій частині Канівського водосховища (середні величини ± стандартна помилка). Представлені дані за літні сезони.

Наведений графік показує, що максимуми біомаси фітообростань спостерігались у 2009 і 2011 рр., а мінімуми – в 2008, 2010 і 2017 р. У той же час, немає чітко вираженої багаторічної тенденції до зростання чи зниження біомаси:

так біомаса фітоепіфітону влітку 2017 р. статистично достовірно не відрізняється від біомаси фітоепіфітону влітку 2008 р. Згідно з літературними даними [196], відсутність стійкої багаторічної тенденції до збільшення чи зменшення кількісних показників угруповання може розглядатись як показник гомеостазу водної екосистеми.

У той же час, структура біомаси водоростевих угруповань у різні роки суттєво відрізнялась. Так, влітку 2008 р. спостерігалось домінування діатомових водоростей (98–99%), таких як *Cocconeis placentula, Melosira varians, Gomphonella olivacea, Navicula tripunctata*. Частка інших відділів була незначною. У 2017 р. в біомасі фітоепіфітону відмічено зменшення частки діатомових і зростання частки синьозелених (*Calothrix elenkinii* Kossinskaja, *Heteroleibleinia kuetzingii, Aphanizomenon flos-aquae*) і зелених водоростей (*Oedogonium sp., Stigeoclonium farctum*). Частка синьозелених водоростей у біомасі досягала 8%; частка зелених водоростей – 7%.

Зміни в структурі біомаси фітоепіфітону пояснюються метеорологічними умовами конкретного року спостережень. Так, за даними Центральної геофізичної обсерваторії, середня температура повітря в літній період 2008 р. становила 20,4°С (відхилення від середньобагаторічних показників +1,7°С), а в літній період 2017 р. – 21,1°С (відхилення від середньобагаторічних показників +2,4°С) [130]. При цьому, під час наших спостережень середня температура води на мілководдях київської ділянки Канівського водосховища влітку 2008 р. складала 19,5°С, а влітку 2017 р. була на три градуси вищою – 22,5°С.

Оскільки відомо [297], що синьозелені і зелені водорості є більш теплолюбними формами, ніж діатомові, можна стверджувати, що зростання їхньої частки в чисельності і біомасі фітоепіфітону спричинено більш високою температурою води. З огляду на те, що середні величини біомаси угруповання в 2008 і 2017 рр. достовірно не відрізняються, можна зробити висновок, що така перебудова структури фітоепіфітону є одним із механізмів підтримання його динамічної рівноваги (гомеостазу) в умовах змін навколишнього середовища.

Гомеостаз фітоепіфітону в просторовому аспекті. Важливо, що вищеописаний «механізм асинхронної відповіді» (тобто згладжування коливань загальної біомаси завдяки високій вирівненості угруповань) можна спостерігати не тільки в часовому, але й в просторовому аспекті. Його можна проілюструвати на прикладі фітоепіфітону акваторії НПП «Нижньосульський» Кременчуцького водосховища. Акваторія парку являє собою просторовий гідрологічний континуум, який складається з різнотипних ділянок: природна лотична екосистема р. Сули (річкова ділянка); частина річкової акваторії, де вже реєструється підпір водосховища, – екотон, сформований на межі річки і затоки водосховища (річково-озерна ділянка); і затока, утворена підпором води Кременчуцького водосховища (озерно-острівна ділянка) [155].

Структура домінуючого комплексу фітоепіфітону в акваторії парку характеризувалась значною просторовою гетерогенністю, що пов’язано зі зміною швидкості течії і гідрохімічного режиму по поздовжньому профілю гідроекосистеми (рис. 8.9).

На річковій ділянці основу біомаси фітоепіфітону формували види діатомових водоростей, типові для обростань, з гетерополярною будовою стулки (*Cocconeis placentula, Rhoicosphenia abbreviata*), які міцно прикріплюються до субстрату і мають конкурентну перевагу в умовах високої швидкості течії. На річково-озерній ділянці зростала роль *Melosira varians.* На озерно-острівній ділянці домінували такі види діатомових як *Epithemia adnata*, *Rhopalodia gibba*, а також синьозелені *Potamolinea aerugineo-caerulea*, *Aphanizomenon flos-aquae.* Слід зауважити, що *Aph. flos-aquae* за біотопічною приуроченістю є типово планктонним видом. Його значна частка в біомасі фітоепіфітону може пояснюватись осадженням з планктону на поверхню вищих водяних рослин у період «цвітіння» води [291].

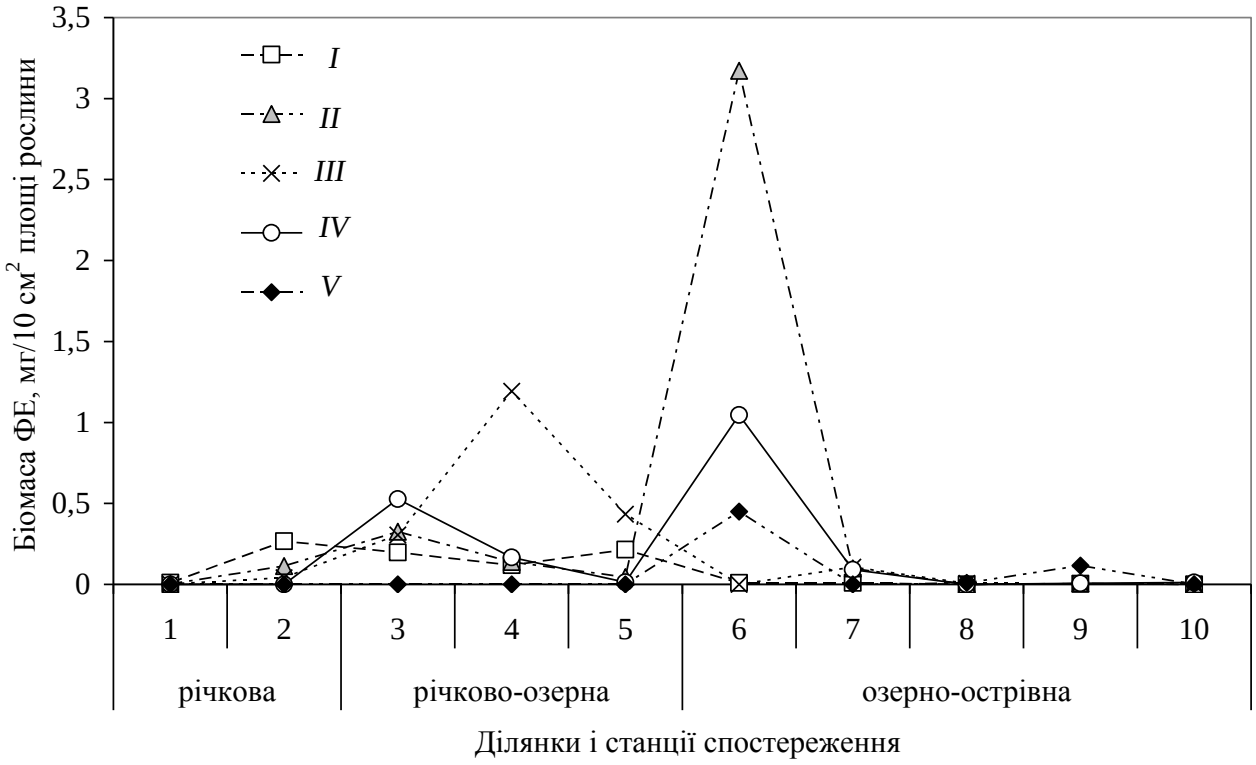


Рис. 8.9. Просторова динаміка домінуючих видів фітоепіфітону на очереті звичайному в акваторії НПП «Нижньосульський» Кременчуцького водосховища: *I – Rhoicosphenia abbreviata, II – Epithemia adnata, III – Melosira varians, IV – Rhopalodia gibba, V – Potamolinea aerugineo-caerulea* (Gomont) M.D.Martins & L.H.Z.Branco; *1* – вище с. Горошино, *2* – с. Горошино, *3* – с. Старий Мохнач, *4* – с. Мохнач, *5* – с. Мирони – с. Велика Буримка, *6* – урочище Чубарів ліс, *7* – с. Погребняки, *8* – с. Лящівка, *9* – с. Дем'янівка, *10* – траверз насосної станції [291].

Коефіцієнти варіації біомаси видів-домінантів (стовпчики 1–9 на гістрограмі) складали від 128% (*Rhoicosphenia abbreviata*) до 251% (*Epithemia adnata*). У той же час, коефіцієнт варіації загальної біомаси (стовпчик 10 на гістрограмі) був нижчим, ніж для кожного виду окремо, і складав 126% [291] (рис. 8.10).

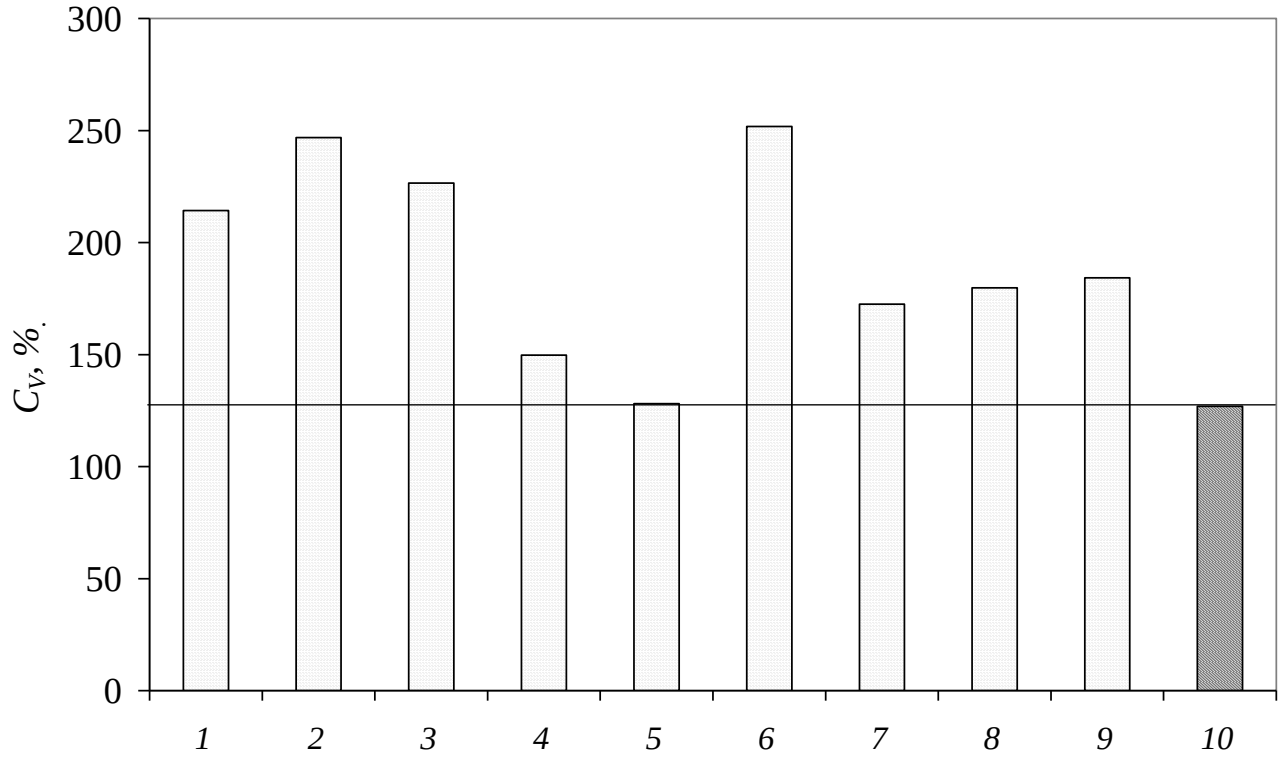


Рис. 8.10. Ілюстрація «ефекту портфоліо» на прикладі фітоепіфітону на очереті звичайному в акваторії НПП «Нижньосульський» Кременчуцького водосховища. Коефіцієнт варіації (C_V) загальної біомаси фітоепіфітону (*10*) є нижчим ніж коефіцієнти варіації біомаси домінуючих видів окремо (*1–9*):

1 – Aphanizomenon flos-aquae, 2 – Potamolinea aerugineo-caerulea, 3 – Lepocinclis acus (O.F.Müller) B.Marin & Melkonian, *4 – Cocconeis placentula, 5 – Rhoicosphenia abbreviata, 6 – Epithemia adnata, 7 – Epithemia turgida, 8 – Melosira varians, 9 – Rhopalodia gibba, 10 –* загальна біомаса фітоепіфітону [291].

Це пояснюється тим, що різні види по-різному реагують на зміни швидкості течії і гідрохімічного режиму по поздовжньому профілю гідроекосистеми, але оскільки структура фітоепіфітону є полідомінантною (угруповання характеризується високою вирівненістю), коливання загальної біомаси характеризуються меншою амплітудою, ніж біомаса кожного виду-домінанта окремо [291].

Аналогічна закономірність спостерігалась і по поздовжньому профілю Дніпровського каскаду у вересні 2017 р. (рис. 8.11).

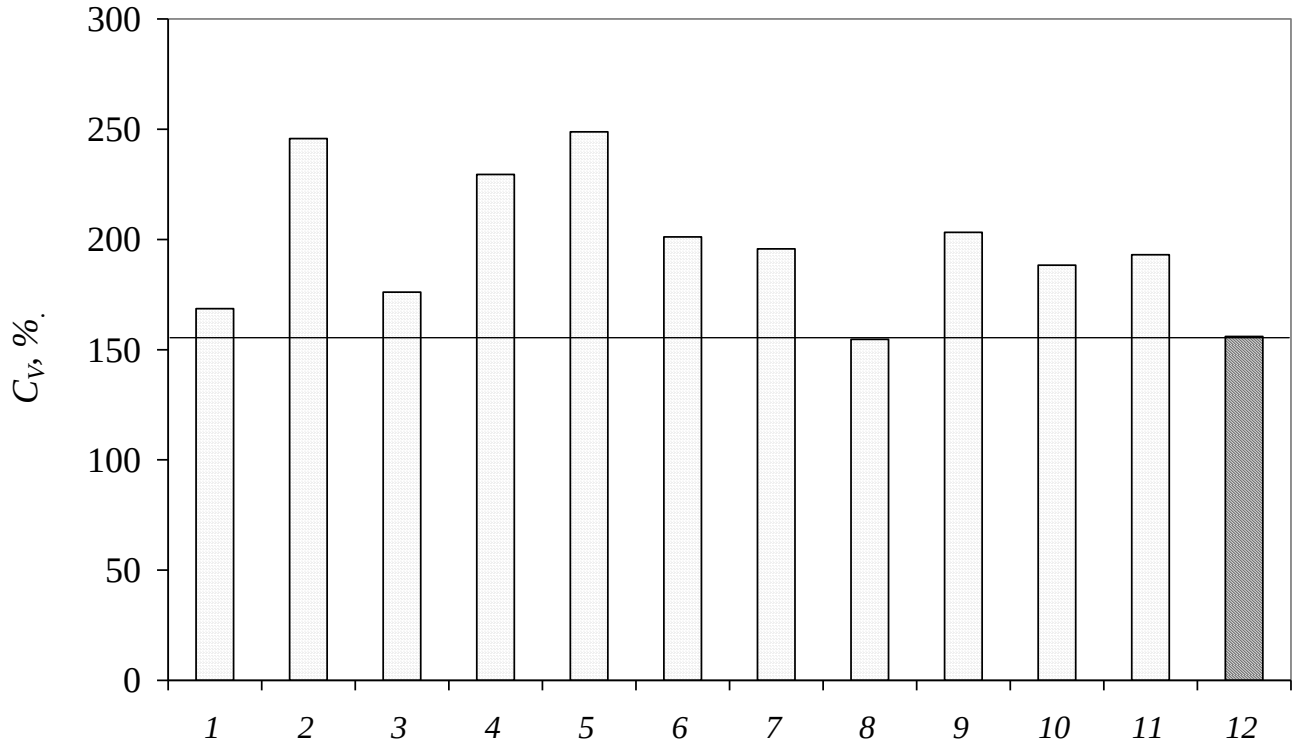


Рис. 8.11. Ілюстрація «ефекту портфоліо» на прикладі фітоепіфітону на очереті звичайному в каскаді дніпровських водосховищ від Канівського до Каховського. Коефіцієнт варіації (C_V) загальної біомаси фітоепіфітону (*12*) є нижчим ніж коефіцієнти варіації біомаси домінуючих видів окремо (*1–11*):

1 – Cocconeis placentula, 2 – Cymbella tumida, 3 – Fragilaria crotonensis, 4 – Gomphonella olivacea, 5 – Gomphonema acuminatum, 6 – Gomphonema truncatum, 7 – Melosira varians, 8 – Navicula tripunctata, 9 – Rhoicosphenia abbreviata, 10 – Ulnaria ulna, 11 – Oedogonium sp., 12 – загальна біомаса фітоепіфітону.

Так, у Канівському водосховищі значну частку біомаси формувала діатомея *Cocconeis placentula* і зелена водорість *Oedogonium sp.* У Кременчуцькому водосховищі зросла частка *Fragilaria crotonensis, Melosira varians, Ulnaria ulna, Gomphonema acuminatum* Ehrenberg. У Кам'янському водосховищі до видів-домінантів належали *Fragilaria crotonensis, Gomphonema truncatum, Ulnaria ulna*, у Дніпровському водосховищі – *Gomphonella olivacea, Gomphonema truncatum, Navicula tripunctata, Rhoicosphenia abbreviata*. У Каховському водосховищі основу біомаси визначали *Cymbella tumida, Fragilaria crotonensis, Melosira varians*. При

цьому коефіцієнти варіації біомаси більшості домінуючих видів (стовпчики 1–11 на гістрограмі) були значно вищими, ніж коефіцієнт варіації загальної біомаси (стовпчик 12 на гістрограмі) (див. рис. 8.11).

Таким чином, отримані дані підтверджують концепцію «ефекту портфоліо» або «механізму асинхронної відповіді» [11, 173]. При цьому, встановлено, що дана закономірність спостерігається як у часовому аспекті (на прикладі Київського, Канівського водосховищ), так і в просторовому аспекті (на прикладі акваторії НПП «Нижньосульський» і каскаду дніпровських водосховищ).

Взаємозв'язок між різноманіттям і гомеостазом фітоепіфітону. На даний час актуальним є питання щодо залежності між біологічним різноманіттям і гомеостазом угруповань, про яку в науковій літературі немає однозначної точки зору [11, 94, 103, 185, 250, 329].

Для оцінки взаємозв'язку між різноманіттям і гомеостазом фітоепіфітону Київського водосховища було проведено кореляційний аналіз залежності між коефіцієнтом варіації його біомаси (C_V) і середнім індексом Шеннона (H_B) за біомасою, а також між коефіцієнтом варіації біомаси і таксономічним багатством.

Було встановлено, що біомаса фітоепіфітону змінювалась у широких межах, і навіть для одного виду рослини-субстрат на одній станції спостереження мінімальні і максимальні її величини могли відрізнятись майже на порядок, а коефіцієнти варіації складали від 25% до 143% [291] (табл. 8.9).

Достовірної залежності між коефіцієнтом варіації біомаси та індексом Шеннона (H_B) не встановлено, хоча спостерігалась тенденція до зниження коефіцієнту варіації при збільшенні індексу Шеннона (r = -0,40 при p = 0,15 для середніх величин індексу Шеннона і r = -0,44 при p = 0,11 для максимальних величин індексу Шеннона) [291].

Таблиця 8.9

Таксономічне багатство, індекс Шеннона (H_B) і біомаса фітоепіфітону в Київському водосховищі (літні сезони 2008–2014 рр.) на різних рослинних субстратах [291]

Рослини-субстрати	Станції спостережень	n, в.в.т.	H_B, біт/мг	B		
				мг/г АСМ	мг/10 см^2	C_V, %
Phragmites australis	траверз с. Глібівка	72	1,4–3,7 2,7±0,5	0,08–1,60 0,77±0,35	0,03–0,54 0,26±0,12	90
	траверз с. Ровжі	85	2,6–4,0 3,5±0,3	0,16–5,40 3,02±1,10	0,05–1,80 1,01±0,37	73
Typha angustifolia	траверз с. Страхолісся	65	0,9–3,3 2,0±0,7	1,65–38,48 14,72±11,90	0,34–8,01 3,07±2,48	140
	Тетерівська затока	99	3,7–4,4 4,0±0,2	0,97–5,42 2,88±1,32	0,20–1,13 0,60±0,28	80
Nuphar lutea	траверз с. Страхолісся	58	0,9–2,4 1,7±0,3	3,00–14,87 6,07±2,93	0,22–1,10 0,45±0,22	97
	Тетерівська затока	61	1,4–3,1 2,4±0,5	1,74–26,89 10,14±8,38	0,13–1,99 0,75±0,62	143
Trapa natans	Глібівська затока	88	0,5–2,8 1,9±0,5	2,44–11,08 6,46±2,00	0,20–0,92 0,50±0,14	61
	траверз с. Страхолісся	66	3,0–3,5 3,2±0,2	5,22–51,19 28,20±22,98	0,42–4,12 2,27±1,85	115
	Терерівська затока	96	1,8–3,8 2,9±0,6	8,16–27,29 19,96±5,96	0,68–2,27 1,66±0,60	52
Potamogeton perfoliatus	траверз с. Глібівка	116	1,6–3,9 3,0±0,4	6,36–80,92 37,76±12,19	0,10–1,30 0,61±0,20	72
	траверз с. Ровжі	123	1,8–4,4 3,0±0,4	21,86–175,29 73,30±34,64	0,35–2,83 1,23±0,44	79
	траверз с. Толокунь	82	2,6–3,0 2,9±0,1	14,24–162,18 61,15±34,55	0,23–2,62 0,99±0,56	113
	Тетерівська затока	134	3,0–4,1 3,4±0,4	81,24–127,43 99,31±14,25	1,31–2,05 1,60±0,23	25
Ceratophyllum demersum	траверз с. Страхолісся	70	0,4–3,5 2,4±1,0	11,96–212,78 89,28±62,40	0,24–4,26 1,78±1,25	121

Примітка. Над рискою – межі коливань, під рискою – середні значення; n – таксономічне багатство; H_B – індекс Шеннона за біомасою; B – біомаса; C_V – коефіцієнт варіації біомаси.

У той же час встановлено достовірну обернену кореляцію між коефіцієнтом варіації біомаси і таксономічним багатством (r = -0,78 при p = 0,0009) (рис. 8.12).

Так, водоростеві угруповання з найменшим таксономічним багатством (від 58 до 82 в. в. т.) характеризувались найвищим коефіцієнтом варіації біомаси – 90–143%. Угрупованням, які нараховували більшу кількість таксонів (85–99 в. в. т.), був притаманний нижчий коефіцієнт варіації біомаси – 52–80%. І в угрупованнях з найвищим таксономічним багатством (116–134 в. в. т.) біомаса характеризувалась найменшою варіабельністю (коефіцієнт варіації 25–79%) (див. рис. 8.12).

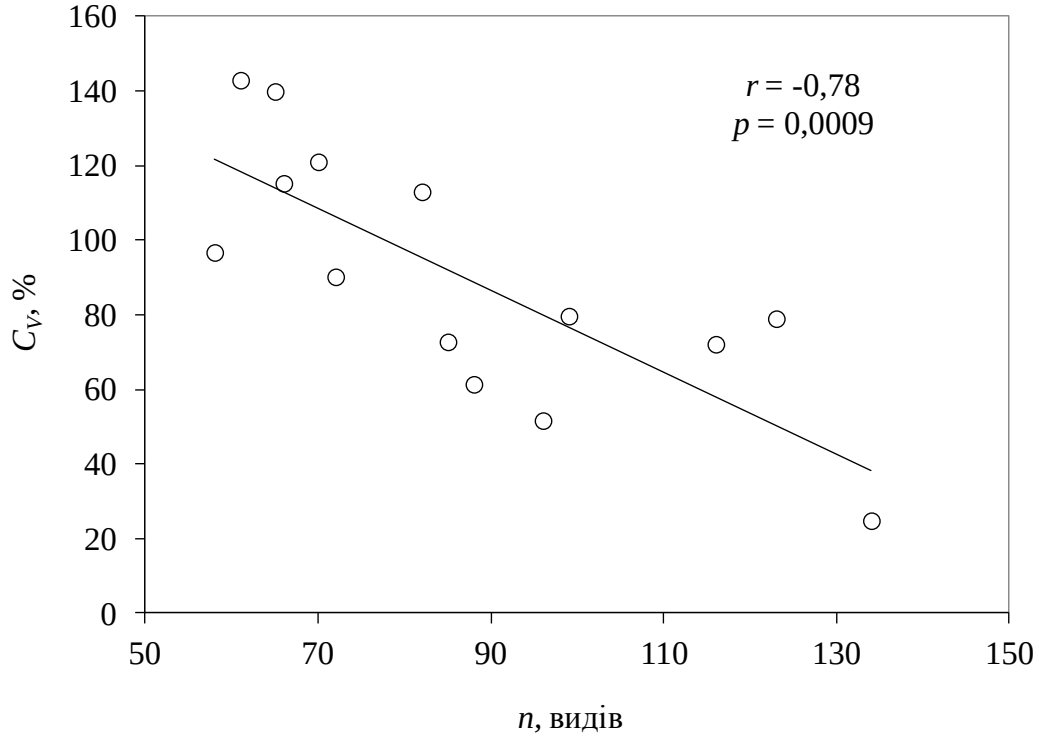


Рис. 8.12. Достовірна обернена кореляція між таксономічним багатством фітоепіфітону Київського водосховища та коефіцієнтом варіації його біомаси [291].

Отже, чим вище різноманіття угруповання фітоепіфітону, тим менша амплітуда коливань його загальної біомаси і, відповідно, тим ефективніше працюють механізми його гомеостазу [291].

Дана закономірність ще раз підтверджує так званий «ефект портфоліо» [11, 173], який полягає в тому, що при збільшенні таксономічного багатства зростає кількість можливих відгуків угруповання на дію чинників середовища. При цьому амплітуда коливань загальної біомаси угруповання буде нижчою, ніж амплітуда коливань біомаси кожного виду окремо.

Проведені дослідження показали, що фітоепіфітону дніпровських водосховищ властиві ефективні механізми гомеостазу. Реалізація механізмів гомеостазу є можливою завдяки високому таксономічному багатству та високій вирівненості угруповань [291].

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±0,21 до 63,94±17,27 млн кл/10 см^2, біомаси – від 0,40±0,18 до 19,88±7,19 мг/10 см^2, валової продукції – від 0,13±0,07 до 6,13±1,50 мг O_2/10 см^2 × добу, *A/R* – від 0,07±0,02 до 1,73±0,37 і *P/B*-коефіцієнтів – від 0,11±0,02 до 1,23±0,10 × добу, індексу сапробності (S_B) – від 1,57±0,05 до 1,70±0,03, та індексу Шеннона (H_B) – від 2,54±0,44 до 4,16±0,17 біт/мг, які знаходяться в динамічній рівновазі із сучасними умовами водного середовища

8.3. Гомеостаз фітоепіфітону у водоймі басейну Дніпра в період високого антропогенного навантаження

Відомо [169], що інтенсивний антропогенний вплив може призвести до перевищення меж стійкості (гомеостазу), і внаслідок цього навіть незначні зміни в екологічних чинниках можуть зумовити різкі і суттєві зміни в екосистемі.

З огляду на це, важливо з’ясувати, наскільки ефективно працюють механізми гомеостазу у водоймі з високим рівнем антропогенного впливу, наприклад у Водоймищі-охолоджувачі ЧАЕС.

З цією метою проаналізовано таксономічне багатство, індекс Шеннона (H_B) та розраховано коефіцієнти варіації біомаси фітоперифітону ВО ЧАЕС за весь досліджений період (2013–2018 рр.) і за період після початку зниження рівня води у водоймі (2016–2018 рр.). Для порівняння використані дані по фітоепіфітону озер зони відчуження – оз. Глибоке і оз. Далеке.

Міжрічна динаміка таксономічного багатства. Фітоперифітон ВО ЧАЕС характеризувався високим таксономічним багатством – у цілому за літні сезони

2013 і 2016–2018 рр. зареєстровано 228 в. в. т., включаючи номенклатурний тип виду (табл. 8.10). Високі величини індексу Шеннона (від 2,2 до 4,7 біт/мг, у середньому 3,6±0,1 біт/мг) свідчать про те, що структура домінуючого комплексу в усі досліджувані періоди була полідомінантною.

Таблиця 8.10

Таксономічне багатство, біомаса та коефіцієнти варіації біомаси фітообростань у ВО ЧАЕС та озерах зони відчуження в літній сезон

Водойми	n, в.в.т.	H_B, біт/мг	B, мг/10 см^2				C_V, %	
			2013	2016	2017	2018	2013–2018	2016–2018
ВО ЧАЕС	228	2,2–4,7 / 3,6±0,1	32,47	9,85	10,68	9,79	71%	5%
оз. Глибоке	116	1,1–3,1 / 2,2±0,2	–	4,76	18,45	4,59	–	86%
оз. Далеке	123	1,9–3,5 / 2,8±0,2	–	3,94	12,78	53,83	–	113%

Примітка. n – таксономічне багатство; H_B – індекс Шеннона за біомасою; B – біомаса; C_V – коефіцієнт міжрічної варіації біомаси; «–» – дослідження не проводились.

Для порівняння, таксономічне багатство фітоепіфітону озер Глибоке і Далеке було також високим (116–123 в. в. т., включаючи номенклатурний тип виду), але майже вдвічі меншим, ніж у ВО ЧАЕС (див. табл. 6.10). Структура домінуючого комплексу впродовж більшої частини досліджуваного періоду була полідомінантною, на що вказують середні величини індексу Шеннона вище 2,0 біт/мг [144]. Однак мінімальні величини індексу Шеннона 1,1–1,9 біт/мг свідчать про те, що в певні часові інтервали на окремих станціях вона була моно- чи олігодомінантною. Це зумовлено специфічною особливістю цих озер – домінуванням нитчастих епіфітних синьозелених водоростей у літній сезон: в оз. Глибоке – *Gloeotrichia natans* Rabenhorst ex Bornet & Flahault з часткою у загальній біомасі до 60%, в оз. Далеке – *Tolypothrix tenuis* Kützing ex Bornet & Flahault з часткою у загальній біомасі до 67%. Крім того, влітку 2017 р. в оз. Глибоке на одній із станцій спостереження зареєстровано монодомінування

діатомової водорості *Epithemia adnata*. У цілому, середня величина індексу Шеннона у ВО ЧАЕС перевищувала дані показники для озер Глибоке і Далеке в 1,3–1,6 разів.

Міжрічні коливання біомаси. Порівняння коефіцієнтів міжрічної варіації біомаси фітообростань у ВО ЧАЕС та озерах зони відчуження за 2016–2018 рр. показало, що в цей період біомаса фітоперифітону ВО ЧАЕС характеризувалась значно нижчою амплітудою коливань (C_V = 5%), ніж в озерах Глибоке і Далеке (C_V = 86% і 113% відповідно). Отже, для водойм зони відчуження зареєстровано аналогічну закономірність, як і для дніпровських водосховищ («ефект портфоліо»): чим вище таксономічне багатство та індекс Шеннона (H_B) угруповання, тим менша амплітуда коливань загальної біомаси йому притаманна.

Слід звернути увагу на те, що коефіцієнт міжрічної варіації біомаси фітоперифітону ВО ЧАЕС для періоду 2013–2018 рр., у 14 разів вищий, ніж для періоду 2016–2018 рр., і дорівнює 71%. Така значна різниця пов’язана з тим, що після виведення ВО ЧАЕС з експлуатації у 2014 р. біомаса фітоперифітону зменшилась майже втричі через спрацювання рівня води у водоймищі й інтенсивне «цвітіння» води (див. табл. 8.10)[1]. У 2016–2018 рр. біомаса водоростей обростань вийшла на плато і складала 9,85–10,68 мг/10 см^2.

Для пояснення цього явища слід звернутись до теорії К. Холінга [217], згідно з якою популяціям і екосистемам притаманний не один, а декілька станів рівноваги, і після значних впливів популяції (екосистеми) часто не повертаються у той стан рівноваги, з якого їх було виведено, а переходять в інший стан. Ця теорія знаходить відображення в роботах інших вчених [94, 132, 169, 199], де підкреслюється, що у відповідь на зміну екологічних чинників у системі активуються механізми гомеостазу, які допомагають системі витримати негативний вплив і зберегти рівновагу. Однак, по мірі зростання впливу система може виявитись нездатною повернутись до вихідного стану [94].

Вважаємо, що теорію К. Холінга можна застосувати не тільки для популяційного й екосистемного, а й для біоценотичного рівня. З огляду на це,

[1] Більш детально цей процес описано в підрозділі 3.4.

закономірності, встановлені нами для фітоперифітону ВО ЧАЕС, добре узгоджуються з цією теорією.

Зниження рівня води у водоймищі і «цвітіння» води, яке виникло внаслідок цього, можна розглядати як комплексні негативні чинники для фітоперифітону. У результаті дії цих чинників біомаса фітоперифітону знизилась майже втричі порівняно з періодом до виведення ВО ЧАЕС з експлуатації. Оскільки дія негативного чинника не припинялась (рівень води продовжував знижуватись), межі гомеостазу фітоперифітону було змінено. М.В. Шадрін застосовує для такого явища термін «точка неповернення», тобто така точка, після якої система не може не перейти до нового стану [132]. У результаті повернення водоростевих угруповань до вихідного стану стало неможливим, і фітоперифітон перейшов в інший стан рівноваги з біомасою втричі нижчою від вихідного рівня.

Даний висновок узгоджується з концепцією «альтернативних стабільних станів» [288, 289], і можна стверджувати, що відбувся перехід водної екосистеми з «режиму прозорої води» до «режиму високої каламутності».

Відомо, що чим менша біомаса водоростевого угруповання, тим нижчі його енергетичні потреби, зокрема, тим нижча його чутливість до нестачі сонячної радіації [279]. Отже, зниження біомаси фітоперифітону можна розглядати як один із механізмів його адаптації до «режиму високої каламутності».

Міжрічні зміни домінуючого комплексу. Крім зменшення біомаси, відбулись суттєві зміни в структурі домінуючого комплексу фітоперифітону. На підставі порівняння складу видів-домінантів фітообростань ВО ЧАЕС в літні сезони 2013, 2016–2018 рр. за коефіцієнтом Серенсена встановлено, що домінуючий комплекс фітоперифітону в період зниження рівня води значно відрізнявся від такого до спрацювання рівня води: K_S (2013–2016) = 0,14; K_S (2013–2017) = 0,12; K_S (2013–2018) = 0,12. У той же час, у період спрацювання рівня води (2016, 2017, 2018 рр.) домінуючий комплекс характеризувався високим рівнем подібності (K_S > 0,50): K_S (2016–2017) = 0,67; K_S (2016–2018) = 0,60; K_S (2017–2018) = 0,78 (рис. 8.13).

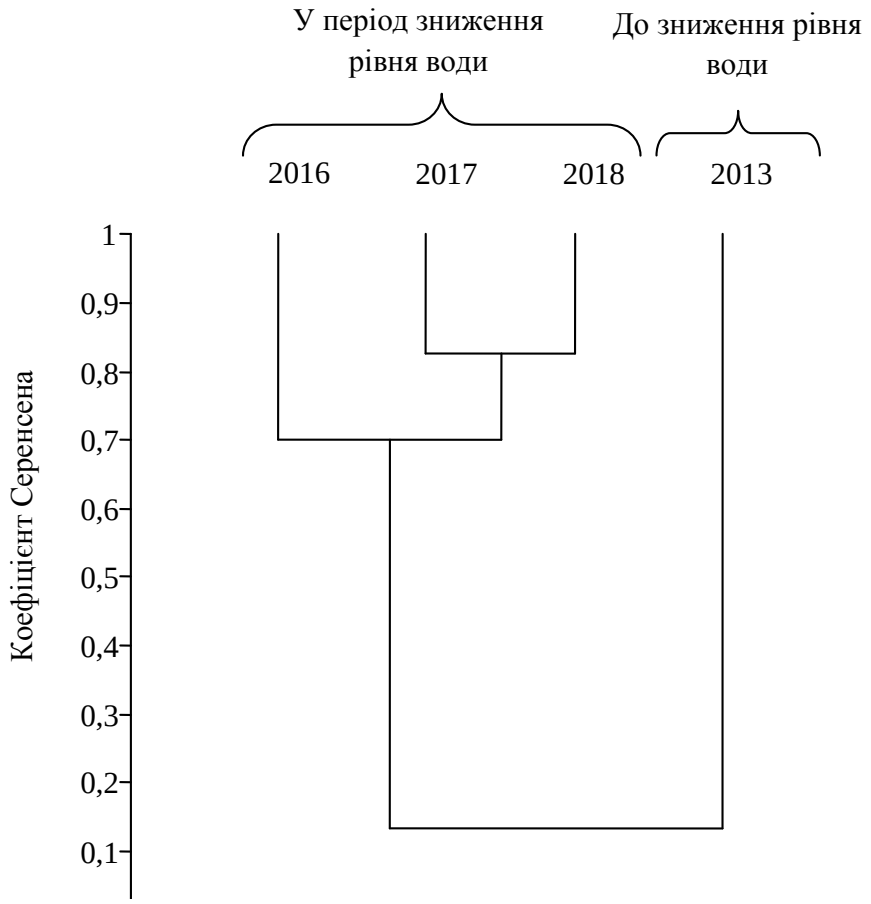


Рис. 8.13. Дендрограма подібності складу домінуючого комплексу фітоперифітону ВО ЧАЕС за коефіцієнтом Серенсена в літні сезони 2013 р. (до зниження рівня води) і 2016–2018 рр. (у період зниження рівня води).

Надалі було детально проаналізовано міжрічні зміни в домінуючому комплексі фітоперифітону ВО ЧАЕС (табл. 8.11). Оскільки фітоперифітон ВО ЧАЕС досліджувався на 8 станціях спостереження, матеріали щодо домінуючого комплексу було узагальнено за допомогою індексу ценотичної значимості, який враховує як біомасу видів-домінантів, так і частоту їх трапляння.

Таблиця 8.11

Склад домінуючого комплексу фітоперифітону ВО ЧАЕС у літні сезони до зниження рівня води (*I*) і в період зниження рівня води (*II*)

Види-домінанти	Періоди досліджень			
	I	II		
	2013	2016	2017	2018
Dolichospermum flosaquae (Brébisson ex Bornet & Flahault) P.Wacklin, L.Hoffmann & J.Komárek	–	–	16	4
Calothrix elenkinii Kossinskaja	–	10	2	2
Planktothrix agardhii (Gomont) Anagnostidis & Komárek	–	8	11	6
Anagnostidinema amphibium (C.Agardh ex Gomont) Strunecký, Bohunická, J.R.Johansen & J.Komárek	–	6	21	15
Oscillatoria tenuis C.Agardh ex Gomont	–	5	20	3
Cocconeis placentula Ehrenberg	–	21	21	14
Cocconeis scutellum Ehrenberg	–	18	–	–
Cymbella cistula (Ehrenberg) O.Kirchner	–	8	17	5
Cymbella cymbiformis C.Agardh	20	4	12	7
Cymbella tumida (Brébisson) Van Heurck	–	14	5	–
Diatoma vulgaris Bory	57	8	4	2
Encyonema elginense (Krammer) D.G.Mann	–	9	19	15
Epithemia adnata (Kützing) Brébisson	–	9	4	22
Epithemia sorex Kützing	–	23	25	34
Fragilariforma virescens (Ralfs) D.M. Williams et Round	–	14	6	3
Gomphonella olivacea (Hornemann) Rabenhorst	–	9	2	11
Gomphonema truncatum Ehrenberg	–	7	10	6
Gyrosigma attenuatum (Kützing) Rabenhorst	–	–	19	1
Gyrosigma acuminatum (Kützing) Rabenhorst	–	20	2	–
Navicula menisculus Schumann	–	21	15	11
Navicula tripunctata (O.F.Müller) Bory	–	28	17	10
Nitzschia sigmoidea (Nitzsch) W.Smith	–	4	12	5
Staurosira construens Ehrenberg	30	30	14	31
Stephanodiscus hantzschii Grunow	–	1	3	15
Cosmarium formosulum Hoff	31	–	–	–
Cosmarium granatum Brébisson ex Ralfs	–	–	7	11
Oedogonium sp.	34	4	14	33
Ulothrix zonata (F.Weber & Mohr) Kützing	–	6	14	1

Примітка. Для узагальнення натурних даних, отриманих на різних станціях спостереження, використано індекси ценотичної значимості; «–» – вид не входив до складу домінуючого комплексу.

Із таблиці 8.11 видно, що структура фітоперифітону ВО ЧАЕС є полідомінантною. Вважаємо, що високе таксономічне багатство і висока вирівненість угруповань дозволили фітоепіфітону перейти в інший стан динамічної рівноваги з умовами навколишнього середовища. При цьому, після суттєвого спаду біомаси, порівняно з періодом до виведення водойми з експлуатації (з 32,47 мг/10 см^2), біомаса стабілізувалась і протягом літніх сезонів трьох років залишалась на рівні 9,85–10,68 мг/10 см^2 з коефіцієнтом міжрічної варіації всього 5%.

Ця закономірність може слугувати ще однією ілюстрацією до концепції «ефекту портфоліо». Завдяки високій вирівненості угруповань у фітоперифітоні ВО ЧАЕС відбувається згладжування амплітуди загальної біомаси. І навіть дія негативного чинника (у даному випадку – це спрацювання рівня води та його наслідки) не призводить до різкого зниження біомаси фітоепіфітону. Отже, полідомінатна структура (висока вирівненість) фітоперифітону ВО ЧАЕС визначає його стійкість до негативних антропогенних чинників.

Слід звернути увагу на той факт, що в період спрацювання рівня води в структурі домінуючого комплексу фітоперифітону ВО ЧАЕС з'явились такі види синьозелених водоростей як *Planktothrix agardhii* (= *Oscillatoria agardhii*), *Anagnostidinema amphibium* (= *Oscillatoria amphibia*), *Oscillatoria tenuis,* діатомеї *Epithemia adnata, Epithemia sorex,* а також види родів *Navicula* і *Nitzschia.*

З літератури відомо [279, 284], що синьозелені водорості (у тому числі представники роду *Oscillatoria*) є найбільш тіньовитривалою таксономічною групою водоростей. Також показано [261], що діатомові водорості з роду *Epithemia* адаптовані до «екстремально низького» рівня освітлення. Вважаємо, що поява представників родів *Oscillatoria* та *Epithemia* в домінуючому комплексі фітоперифітону ВО ЧАЕС зумовлена зниженням прозорості води і погрішенням світлових умов у результаті інтенсивного «цвітіння» води планктонними синьозеленими водоростями. Це узгоджується з точкою зору У. Мюлера, який

стверджує, що рівень освітлення впливає не тільки на величину біомаси, але й на структуру гетерогенних угруповань фітообростань [261].

Щодо видів із родів *Navicula* і *Nitzschia,* – вони належать до рухливих форм, можуть пересуватись по поверхні мулу і мають конкурентну перевагу на м'яких субстратах, частинки яких змінюють своє положення в просторі [32]. Присутність цих таксонів у домінуючому комплексі фітообростань твердих субстратів є індикатором замулення водної екосистеми [187, 262]. Зареєстроване домінування представників родів *Navicula* і *Nitzschia* у фітоперифітоні ВО ЧАЕС пов'язане з тим, що зниження рівня води може призводити до посилення механічного впливу вітро-хвильових процесів на дно [37]. Це сприяє скаламучуванню донних відкладів і осіданню їхніх часток на твердих субстратах (їх замуленню).

Таким чином, зміна структури домінуючого комплексу є тим механізмом, який дозволяє фітоперифітону ВО ЧАЕС знаходитись в стані динамічної рівноваги з навколишнім середовищем в умовах дії негативного антропогенного чинника (спрацювання рівня води). Збереження динамічної рівноваги є можливим завдяки високому таксономічному багатству та високій вирівненості угруповань. При цьому конкурентну перевагу зокрема отримують тіньовитривалі водорості з родів *Oscillatoria, Epithemia,* а також водорості, типові для м'яких субстратів, із родів *Navicula, Nitzschia.*

Висновок щодо динамічної рівноваги фітоперифітону ВО ЧАЕС підтверджується високими величинами індексу Шеннона, які упродовж літніх сезонів 2016–2018 рр. перевищують 2,00 біт/мг (рис. 8.14).

Звертає на себе увагу той факт, що фітообростання озер Глибоке і Далеке, на які відсутній значний антропогенний вплив, характеризується нижчим індексом Шеннона та вищим коефіцієнтом варіації біомаси, ніж фітообростання ВО ЧАЕС. Але оскільки явні джерела антропогенного впливу на озера відсутні, що підтверджується високою якістю їхньої води (див. Розділ 3), можна стверджувати, що такі величини індексу Шеннона та коефіцієнту варіації біомаси зумовлені природними причинами і є специфічними особливостями водоростевих угруповань цих озер.

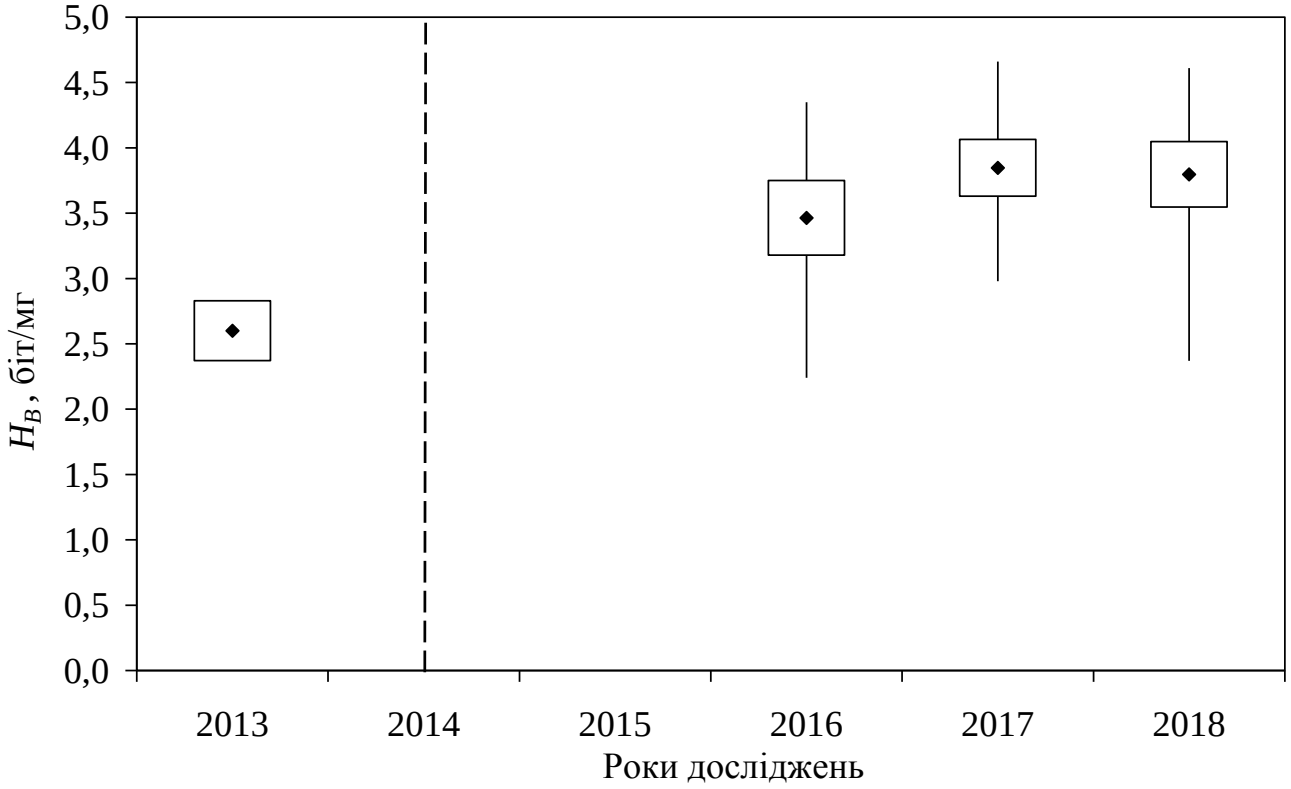


Рис. 8.14. Багаторічна динаміка індексу Шеннона за біомасою фітоепіфітону ВО ЧАЕС у літній сезон. Пунктирною лінією позначено припинення підкачки води з р. Прип’ять до ВО.

Важливим є те, що на сьогодні рівень води у ВО ЧАЕС не є сталим. З огляду на це, існують такі можливі сценарії розвитку фітоперифітону:

1. Фітоперифітон зберігатиме стан динамічної рівноваги без різких збільшень чи знижень біомаси;

2. Подальше зниження рівня може призвести до повторного переходу фітоперифітону в новий стан динамічної рівноваги, і показники його кількісного розвитку будуть ще меншими.

Ймовірність реалізації другого сценарію є ще більшою за умови подальшої інтенсифікації «цвітіння» води, яке є серйозною біологічною загрозою для розвитку водоростей обростань. Цим змінам також сприятиме підвищення літніх температур і мала кількість опадів [297].

* * *

Таким чином, вперше доведено, що на сучасному етапі функціонування фітоепіфітону екосистем басейну Дніпра притаманні ефективні механізми гомеостазу, реалізація яких є можливою завдяки високому таксономічному багатству, кількісним, продукційним характеристикам і високій вирівненості угруповань.

Аналіз багаторічної динаміки фітоепіфітону Київського водосховища показав, що порівняно з ретроспективними даними кінця XX ст. в його видовому складі і домінуючому комплексі відбулись зміни: збільшення таксономічного багатства Cyanobacteria, Cryptophyta, Ochrophyta, зниження – Euglenozoa; та перехід олігодомінантного домінуючого комплексу в полідомінантний. У той же час загальне таксономічне багатство і *P/B*-коефіцієнти залишились на рівні, близькому до XX ст. Отже фітоепіфітон ефективно підтримує динамічну рівновагу за рахунок «компенсаторних взаємодій між таксонами», тобто зменшення розвитку одних таксонів і збільшення – інших у відповідь на зміну екологічних чинників.

На прикладі сезонної і багаторічної динаміки фітоепіфітону Канівського і прострового розподілу фітоепіфітону водосховищ Дніпровського каскаду показано, що сумарна біомаса угруповання характеризується більшою стабільністю у часі і просторі, ніж біомаса кожного виду окремо. Це пояснюється тим, що в полідомінантних угрупованнях із високим видовим багатством (тобто угрупованнях з високою вирівненістю) коливання загальної біомаси угруповання можуть згладжуватись, а це сприяє підтриманню гомеостазу. Це підтверджується достовірною оберненою кореляцією між таксономічним багатством угруповання та коефіцієнтом варіації його біомаси.

До механізмів гомеостазу фітоепіфітону дніпровських водосховищ у сучасних умовах належать:

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

– полідомінантна структура і висока вирівненість угруповання, про які свідчать високі величини індексу Шеннона і які забезпечують підтримання динамічної рівноваги кількісних показників водоростевого угруповання в мінливих умовах середовища.

Одним із підтверджень динамічної рівноваги (гомеостазу) фітоепіфітону може слугувати відсутність тенденції до підвищення або зниження біомаси фітоепіфітону Київського і Канівського водосховищ у багаторічному аспекті.

Встановлено, що при крупномасштабному спрацюванні рівня води у ВО ЧАЕС з переходом екосистеми з «режиму прозорої води» до «режиму високої каламутності», фітоперифітон, як компонент екосистеми, перейшов в інший стан динамічної рівноваги з біомасою втричі нижчою від вихідного рівня. У подальшому, завдяки високому таксономічному багатству та високій вирівненості угруповань біомаса фітоперифітону протягом трьох наступних років залишалась на рівні плато.

Важливим підсумком є те, що реалізація механізмів гомеостазу фітообростань є можливою, незалежно від того, яким «альтернативним стабільним станом» характеризується водна екосистема. Тобто, механізми гомеостазу контурних угруповань ефективно діють не тільки тоді, коли водна екосистема знаходиться в сприятливому для фітообростань «режимі прозорої води», але й коли вона переходить у несприятливий «режим високої каламутності». Динамічна рівновага водоростевих обростань 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 повторної зміни меж гомеостазу фітоперифітону.

РОЗДІЛ 9
УЗАГАЛЬНЕННЯ

У розділі проводиться узагальнюючий аналіз результатів роботи і викладені положення, які є основою концепції даної роботи.

Проведені натурні дослідження дозволили встановити якісні, кількісні характеристики і закономірності функціонування в умовах континуальності і дискретності фітоепіфітону водойм і водотоків басейну Дніпра, оцінити гомеостаз та з'ясувати механізмів реакції фітоепіфітону на вплив природних, антропогенних і біотичних чинників

Якісні і кількісні характеристики. Фітоепіфітон різнотипних водних екосистем басейну Дніпра характеризується високим таксономічним багатством. У цілому за досліджуваний період (2008–2019 рр.) у фітоепіфітоні водойм і водотоків басейну Дніпра було виявлено 715 видів водоростей, представлених 743 в. в. т., включаючи номенклатурний тип виду, із 263 родів, 116 родин, 56 порядків, 20 класів і 8 відділів. Найбільшим флористичним багатством характеризувались Bacillariophyta (41%), Chlorophyta (22%), Cyanobacteria (13%) і Charophyta (10%). Комплексне дослідження із застосування сучасного методу трансмісійної і скануючої електронної мікроскопії паралельно зі світловою мікроскопією дозволило уточнити видовий склад діатомових водоростей фітоепіфітону дніпровського каскаду і виявити 15 видів і внутрішньовидових таксонів водоростей, нових для флори України.

Видове багатство фітоепіфітону водойм і водотоків басейну Дніпра складає від 10 до 74 в. в. т. в пробі, чисельність – 87–158514 тис. кл/10 см^2, біомаса – 0,01–72,12 мг/10 см^2, інтенсивність валової продукції – 0,13–6,13 мг O_2/10 см^2 × добу, *A/R* – 0,07–1,73, *P/B*-коефіцієнти – 0,11–1,23 × добу, а індекс Шеннона (H_B) може досягати 4,76 біт/мг.

Дискретність і континуальність. Розподіл таксономічного складу фітоепіфітону по водоймах і водотоках басейну Дніпра має континуально-дискретний характер. Континуальність зумовлена географічним розташуванням і

гідрологічним зв’язком між водними екосистемами. Локальна дискретність пояснюється специфічними екологічними умовами конкретних водойм і водотоків.

Натурні дослідження, проведені на Верхній Прип’яті та руслових озерах Люб’язь і Нобель, показали, що в системі «річка – руслове озеро – річка» дискретність проявляється в зростанні таксономічного багатства, чисельності і біомаси в озері, порівняно з вищерозташованою ділянкою річки, і в поліпшенні якості води. Континуальність проявляється у домінуванні харових водоростей та діатомей з роду *Eunotia* як на річкових, так і на озерних ділянках, що пояснюється гідрохімічними особливостями, спільними для Поліського регіону України.

Як у головному, так і у внутрішньокаскадному водосховищі Дніпра також спостерігається континуально-дискретний характер просторового розподілу фітоепіфітону. Континуум проявляється в домінуванні Bacillariophyta, Chlorophyta, Cyanobacteria по поздовжньому профілю екосистеми. На фоні континуальності фітоепіфітону проявляється дискретність, зумовлена відмінностями у гідрологічному режимі різних ділянок водосховища.

Розподіл фітоепіфітону по Дніпровському каскаду характеризується поступовими змінами видового складу, зростанням чисельності, біомаси, індексу Шеннона у відповідь на градієнт абіотичних чинників (гідрологічних, гідрохімічних, кліматичних умов) та у зв’язку зі збільшенням трофічного статусу водосховищ у напрямку з півночі на південь. Однак фітоепіфітону Дніпровському каскаду властиві і прояви дискретності, зумовлені впливом великих міст, а також локальними явищами нагону синьозелених водоростей.

Механізми реакції фітоепіфітону на вплив екологічних чинників.

Для того, аби чітко окреслити механізми реакції фітоепіфітону на сучасні зміни екологічних умов, спершу необхідно узагальнити відомості щодо основних абіотичних і біотичних чинників, які визначають розвиток фітоепіфітону, а також щодо ролі фітоепіфітону у водній екосистемі. Таке узагальнення було проведено нами як на основі результатів власних досліджень, викладених у дисертаційній роботі, так і на основі аналізу й узальнення літературних даних, і представлено у

вигляді блок-схеми (рис. 9.1). У схемі враховано, що екологічні чинники впливають не тільки безпосередньо на фітообростання, а й один на одний [244], і в результаті утворюється складна динамічна система екологічних взаємозв'язків.

Нижче наведено пояснення кожного з екологічних взаємозв'язків, представлених на блок-схемі:

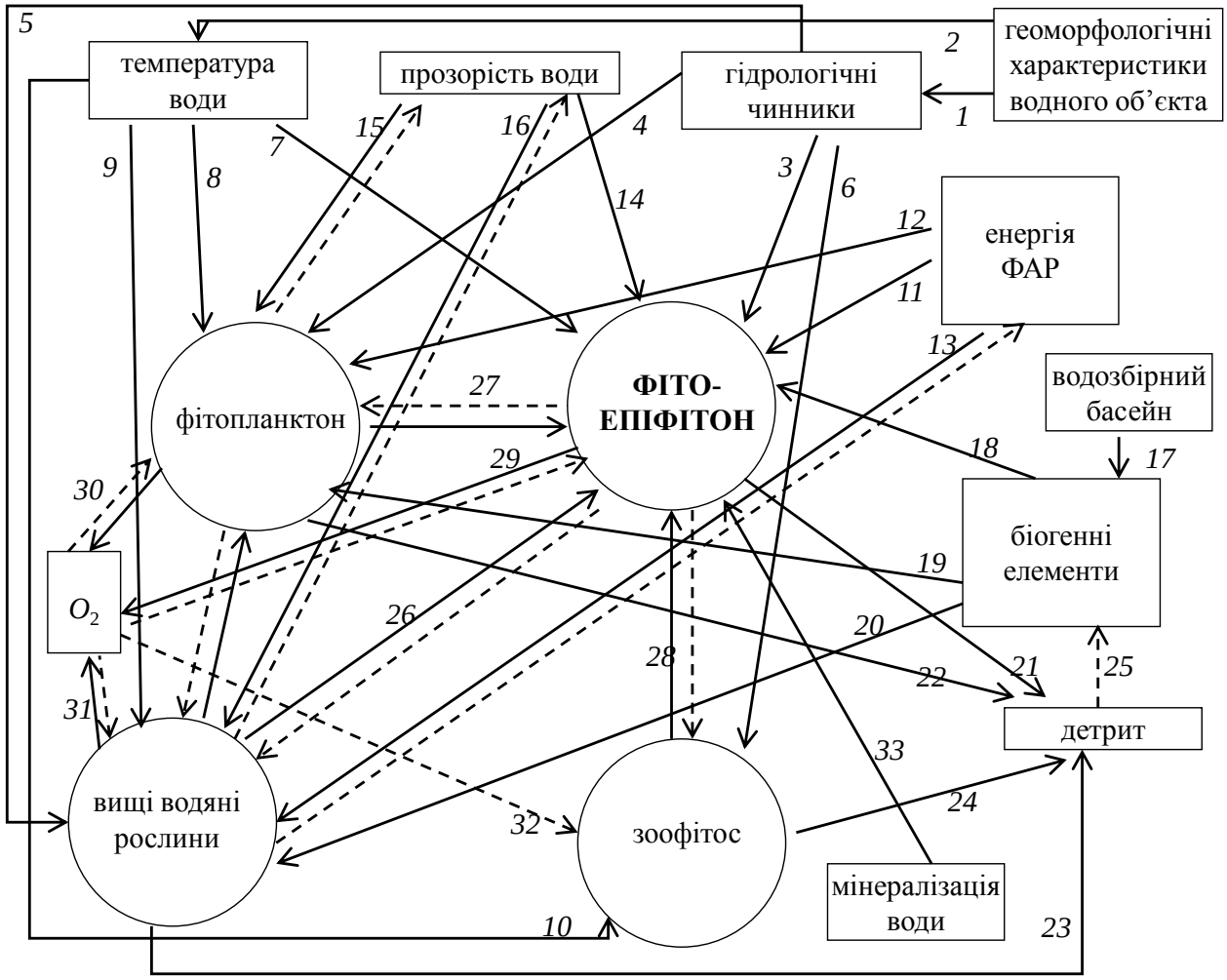


Рис. 9.1. Блок-схема основних чинників, які визначають розвиток фітоепіфітону басейну Дніпра, та роль фітоепіфітону у функціонуванні водної екосистеми (за власними та літературними даними). Прямокутниками позначено абіотичні чинники, колами – компоненти біоти, суцільними стрілками – прямі зв'язки, пунктирними стрілками – зворотні зв'язки (див. пояснення в тексті).

Абіотичні чинники:

Геоморфологічні характеристики водного об'єкта впливають на гідрологічні чинники (водообмін, характер і швидкість течії) (*1*)[1], а також на його температурний режим (*2*).

Гідрологічні чинники здійснюють вплив на розвиток фітоепіфітону (*3*), фітопланктону (*4*), вищих водяних рослин (*5*). Зокрема, згідно з [244], позитивний вплив течії на фітоепіфітон проявляється в постачанні водоростей біогенними елементами, розчинним киснем і вуглекислим газом, а негативний – в механічному впливі на водорості та їх відриванні від субстрату.

У результаті натурних досліджень водойм і водотоків басейну Дніпра, зокрема на прикладах рівнинного водосховища, гирлових ділянок допливів водосховища, а також системи «річка – руслове озеро – річка» встановлено, що при переході від лотичних умов до лентичних відбувається зміна видового складу фітоепіфітону, збільшується його видове багатство, чисельність, біомаса. Також у лентичних умовах у фітоепіфітоні зростає частка типово планктонних форм, що зумовлено їхнім осіданням із товщі води на поверхню вищих водяних рослин.

З літературних джерел відомо, що швидкість течії впливає на здатність мирних безхребетних зоофітосу виїдати фітообростання (*6*) [268, 275]. І, навпаки, виїдання водоростей безхребетними може зменшувати вразливість угруповання до механічного впливу течії. Це пов'язано з тим, що безхребетні споживають верхній ярус водоростевого матриксу, який складається зі слабкоприкріплених, нитчастих форм і форм, що утворюють стебельця. У результаті залишається тонкий шар фітообростань, який переважно складається з діатомей, що міцно прикріплюються до субстрату всією поверхнею стулки [244, 260]. Відповідно, шар міцно прикріплених водоростей, що залишилися, є стійкішим до впливу гідродинамічних чинників, ніж складні багатоярусні угруповання.

Температура води є абіотичним чинником, який визначає структурні і функціональні характеристики усіх компонентів біоти, зазначених у схемі: фітоепіфітону (*7*), фітопланктону (*8*), вищих водяних рослин (*9*).

[1] У дужках зазначено нумерацію екологічних взаємозв'язків на рис. 9.1.

Натурними дослідженнями встановлено, що біомаса фітоепіфітону, валова первинна продукція, *A/R*- і *P/B*-співвідношення виявляють криволінійну залежність від температури води з максимальними показниками при 22–24°С. За температури води вище 25–26°С інтенсивність первинної продукції фітоепіфітону знижується. Це пояснюється негативним впливом високої температури на діатомові водорості – основний компонент фітоепіфітону, а також зниженням прозорості води через масовий розвиток синьозелених водоростей у фітопланктоні та конкуренцією за біогенний ресурс.

Показано, що температура води впливає на структуру фітоепіфітону: при підвищенні температури частка діатомових водоростей знижувалась, а частка зелених і синьозелених, навпаки, зростала.

Встановлені зміни у структурі фітоепіфітону є важливими механізмами відгуку водоростевих угруповань на підвищення температури води. Отримані нами дані узгоджуються з результатами дослідження фітопланктону [297], отже зазначені механізми є спільними для водоростевих компонентів автотрофної ланки – фітоепіфітону і фітопланктону, і можуть бути використані для моніторингу впливу кліматичних змін на біоту.

Згідно з літературними даними, від температури може залежати виїдання фітоепіфітону зоофітосом (*10*). З одного боку, підвищення температури інтенсифікує метаболізм консументів, що збільшує виїдання водоростей. З іншого боку, при екстремально високих температурах можуть бути перевищені межі толерантності мирних безхребетних, які живляться водоростями епіфітону, що зменшує виїдання [281, 331].

ФАР. Від інтенсивності доступної фотосинтетично активної радіації (ФАР) залежить розвиток усіх автотрофних угруповань: фітоепіфітону (*11*), фітопланктону (*12*), вищих водяних рослин (*13*). Вищі водяні рослини в свою чергу впливають на кількість доступної ФАР, оскільки при значному проєктивному покритті рослин відбувається затінення водної товщі [62, 87, 221, 222], тому на схемі відображено прямий і зворотній зв’язок між вищими водяними рослинами і доступною ФАР.

Важливим абіотичним чинником, який визначає режим освітлення водної товщі, є *прозорість води*, що впливає на автотрофні угруповання: фітоепіфітон (*14*), фітопланктон (*15*), вищі водяні рослини (*16*).

Між фітопланктоном і прозорістю води існує як прямий зв'язок (вплив прозорості води на режим освітлення і, відповідно, фотосинтез фітопланктону), так і зворотній зв'язок (зниження прозорості при інтенсивному розвитку фітопланктону до рівня «цвітіння» води) (*15*).

Як прямий, так і зворотний зв'язок також існує між прозорістю води та ВВР (*16*). Зворотний зв'язок полягає в тому, що водяні рослини сприяють стабілізації «режиму прозорої води» у результаті дії різних механізмів: знижують ступінь скаламучування донних відкладів, а також можуть пригнічувати розвиток фітопланктону завдяки зниженню доступності біогенних елементів та вироблення алелопатичних речовин [114, 287].

Прозорість води є важливим чинником для розвитку фітоепіфітону. Натурними дослідженнями, проведеними на каскаді дніпровських водосховищ встановлено прямий зв'язок між прозорістю води і біомасою фітоепіфітону. Так, за прозорості води до 1,0 м середня біомаса фітоепіфітону складала 1,98 мг/10 см^2, максимальна – 5,51 мг/10 см^2; за прозорості води від 1,0 до 2,0 м середня біомаса фітоепіфітону підвищувалась до 4,20 мг/10 см^2, а максимальна – до 15,13 мг/10 см^2; а за максимальної прозорості води (від 2,1 м і більше) середня біомаса фітоепіфітону досягала 9,32 мг/10 см^2, а максимальна – 29,70 мг/10 см^2
Це зумовлено тим, що світлові умови можуть лімітувати розвиток водоростей обростань, навіть коли інші чинники знаходяться в діапазоні оптимуму.

Аналіз зв'язку між прозорістю води і рівнем розвитку фітоепіфітону Дніпровських водосховищ в аспекті «теорії альтернативних стабільних станів» показав, що висока біомаса фітоепіфітону характерна для «режиму прозорої води», а низька біомаса – «режиму високої каламутності». Оскільки дніпровський каскад характеризується великою акваторією, просторовою гетерогенністю біотопів і високою динамічністю гідробіологічних процесів, він може

розглядатись як мозаїка ділянок із різними альтернативними стабільними станами, які змінюють один одного в просторі і часі

Важливим абіотичним чинником є *вміст біогенних елементів*. Значна частина біогенних елементів надходить у водну екосистему з водозбірного басейну (*17*). Від вмісту біогенних елементів у воді залежить розвиток фотосинтезуючих організмів: фітоепіфітону (*18*), фітопланктону (*19*), вищих водяних рослин (*20*).

Зокрема, натурними дослідженнями встановлено пряму достовірну кореляцію між валовою первинною продукцією фітоепіфітону і вмістом нітратів, аналогічна закономірність характерна і для біомаси фітоепіфітону та *A/R*-співвідношення.

При відмиранні біотичних компонентів водної екосистеми (*21–24*) утворюється детрит, і після деструкції детриту мікроорганізмами – біогенні елементи повертаються до колообігу речовин (*25*) та знову можуть використовуватись автотрофними угрупованнями.

Біотичні чинники

Розвиток фітоепіфітону визначається і біотичними чинниками: рівнем функціонування вищих водяних рослин [155] (*26*), фітопланктону [337] (*27*) і зоофітосу (*28*). Між зазначеними компонентами біоти існують як прямі, так і зворотні зв’язки.

У системі *«вищі водяні рослини – фітоепіфітон»* (*26*) прямий і зворотний зв’язок проявляються в декількох аспектах.

Прямий зв’язок полягає в тому, що ВВР є едифікатором для розвитку фітоепіфітону.

Обернений зв'язок – за умови значного проєктивного покриття рослини можуть створювати ефект затінення, що пригнічує вегетацію фітоепіфітону. За літературними даними, обернений зв’язок також полягає в тому, що при високому рівні розвитку водоростевого матриксу може пригнічуватись фотосинтез підводних частин рослини, оскільки в такому випадку фітоепіфітон створює

бар’єр для доступу сонячної радіації та біогенних елементів до поверхні рослин [42, 170, 186, 282, 307].

Важливе значення має взаємодія в системі *«фітопланктон ↔ фітоепіфітон»* (*27*). Натурними дослілженнями показано, що вплив фітопланктону на фітоепіфітон проявляється в седиментації планктонних водоростей із товщі води на поверхню вищих водяних рослин, а також в «екрануванні» водної товщі від сонячної радіації під час «цвітіння» води. Вплив фітоепіфітону на фітопланктон проявляється в переході видів з обростань до планктону завдяки гідродинамічним процесам.

Система *«зоофітос – фітоепіфітон»* також характеризується як прямим, так і зворотнім зв’язком (*28*). Прямий зв’язок – це виїдання водоростей організмами зоофітосу. За літературними даними фітоепіфітон споживають такі представники зоофітосу, як личинки одноденок і волохокрильців [244, 310], нематоди, личинки хірономід [174], молюски [176]. Кількісний розвиток фітоепіфітону, як кормового ресурсу, в свою чергу може впливати чисельність організмів зоофітосу. Також між безхребетними і водоростями існує зворотній зв'язок – виділення екзаметаболітів і біогенних елементів у процесі деструкції водоростей рачками інтенсифікує процеси первинного продукування водоростей [30]

Автотрофні угруповання в процесі фотосинтетичної аерації впливають на вміст розчиненого у воді кисню, а розчинний кисень у свою чергу необхідний для дихання усіх компонентів біоти (*29*, *30*, *31*, *32*).

Важливим чинником, який впливає на фітоепіфітон, також є мінералізація води (*33*). Так, доведено, що фітоепіфітон є надійним показником надходження клину солоної води з Дніпровсько-Бузького лиману до Пониззя Дніпра, при цьому реєструється підвищення індексу галобності, зниження частки видів-індиферентів і збільшення – видів-галофілів і мезогалобів

Комплексний вплив на фітообростання численних абіотичних і біотичних чинників і взаємодія екологічних чинників між собою зумовлюють існування

різноманітних сценаріїв розвитку фітообростань [244]. Особливо це характерно для сучасних мінливих умов зовнішнього середовища.

Сценарії розвитку фітоепіфітону при зміні екологічних умов.

Узагальнення результатів власних досліджень і літературних даних дозволило сформулювати різні сценарії розвитку фітоепіфітону водойм басейну Дніпра при зміні екологічних умов. Зважаючи на те, що на сьогодні одними з найактуальніших екологічних проблем є кліматичні зміни і зміна біогенного режиму, розглянуто сценарії розвитку фітообростань при підвищенні температури води і при збільшенні вмісту біогенних елементів. Крім того, з огляду на те, що важливим чинником впливу на біоту є штучне зниження рівня води, було проаналізовано сценарій розвитку водоростевих обростань при спрацюванні ВО ЧАЄС.

Механізми відгуку фітоепіфітону на глобальні кліматичні зміни. Одним із складових глобальних кліматичних змін є підвищення температури води. У цілому, продукційні характеристики фітоепіфітону (валова первинна продукція, *A/R*-співвідношення, питома продукція *A/B*) і біомаса виявляють криволінійну залежність від температури води. У літній сезон максимальні показники продуктивності і біомаси зареєстровані за температури 22–24°С. Отже цей діапазон температур можна вважати оптимальним для функціонування літнього фітоепіфітону водойм басейну Дніпра.

Підвищення температури води вище оптимального діапазону впливає на фітоепіфітон як безпосередньо, так і опосередковано (шляхом зміни інших абіотичних і біотичних чинників).

Безпосередній відгук фітоепіфітону на підвищення температури води до 25–26°С проявляється в зміні його структури зі зменшенням частки діатомових водоростей і збільшенням частки зелених і синьозелених. Паралельно відбувається зниження продукційних характеристик фітоепіфітону (валової первинної продукції, співвідношення продукційно-деструкційних процесів (*A/R*), добових *P/B*-коефіцієнтів) і підвищення інтенсивності деструкції (*R*).

Опосередкований вплив температури води здійснюється через фітопланктон. Так, при підвищенні температури води до 25–26°С у фітопланктоні збільшується частка Cyanobacteria [297]. Така температура води є оптимальною для синьозелених водоростей, вони досягають значного рівня розвитку і викликають «цвітіння» води. У результаті зменшується прозорість води, що призводить до зниження продукційних характеристик фітоепіфітону.

Отже, зниження продуктивності фітоепіфітону за аномально високої температура води зумовлено синергізмом двох чинників:

– негативним впливом високої температури на основний компонент фітообростань – діатомові водорості;

– зниженням прозорості води через екранування водної товщі планктонними Cyanobacteria.

Таким чином, за аномально високої температури води водна екосистема переходить в «режим високої каламутності», і фітоепіфітон характеризується зниженням рівня первинної продукції, низькою біомасою, проте його динамічна рівновага підтримується за рахунок зростання частки більш теплолюбних зелених і синьозелених водоростей і зменшення частки більш холодолюбних діатомових водоростей.

Результати наших досліджень підтверджуються літературними даними. Так, встановлено [91], що продуктивність фітопланктону підвищувалась у більш теплий рік, порівняно з менш теплим, а для фітоепіфітону спостерігалась протилежна картина – зниження продуктивності в більш теплий рік, порівняно з менш теплим, тобто в розвитку фітопланктону і фітоепіфітону відбувались різнонаправлені міжрічні зміни. Отже, температура води може відігравати роль чинника, який зумовлює переключення водної екосистеми з одного «альтернативного стабільного стану» в інший.

На рис. 9.2 схематично представлено механізми функціонування фітоепіфітону за оптимальної та аномально високої температури води в Київському водосховищі в літній сезон.

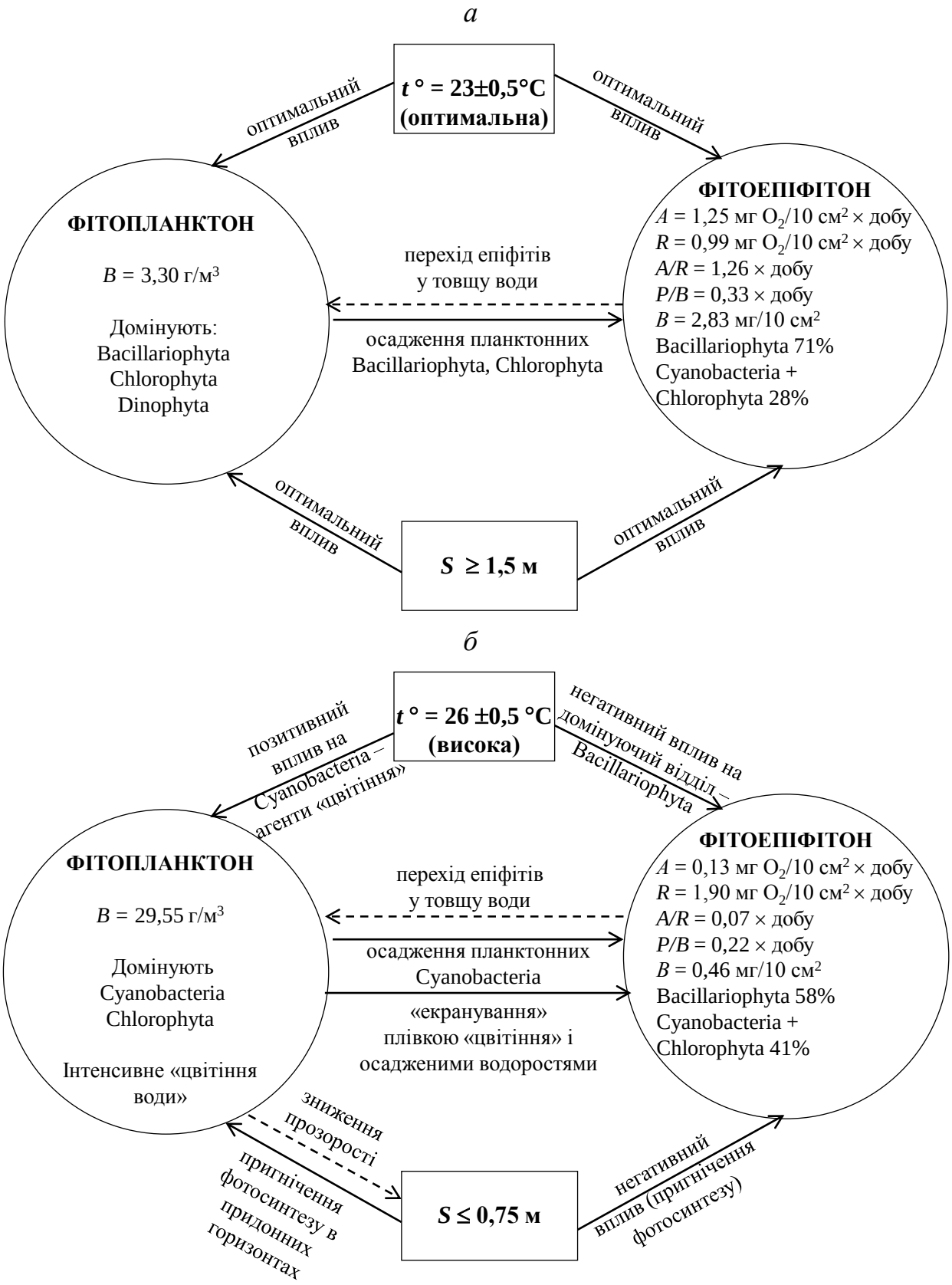


Рис. 9.2. Механізми функціонування фітоепіфітону Київського водосховища за оптимальної (*а*) та аномально високої (*б*) температури води в літній сезон. Дані по фітопланктону – згідно з [113, 297].

За оптимальної літньої температури 23±0,5°С (див. рис. 9.2 *а*) фітоепіфітон характеризується високою інтенсивністю первинної продукції, високими величинами біомаси, основу якої формують діатомові водорості. Через відсутність масового «цвітіння» води синьозеленими водоростями [297] прозорість води висока (≥1,5 м), що також позитивно впливає на розвиток фітоепіфітону.

Аналогічні закономірності притаманні функціонуванню фітоепіфітону за оптимальної весняно-осінньої температури (14–15°С).

За аномально високої температури води 26±0,5°С і вище (див. рис. 9.2 *б*) інтенсивність валової первинної продукції фітоепіфітону майже на порядок нижча, ніж за оптимальної температури (23±0,5°С), близької до середньобагаторічних літніх показників верхньокаскадних водосховищ [297]. Суттєво відрізняється і структура біомаси. Якщо за оптимальної температури основу біомаси фітоепіфітону формували Bacillariophyta, то за аномально високої – суттєво зростає частка Cyanobacteria і Chlorophyta.

Отже, механізми відгуку фітоепіфітону на збільшення температури води до аномально високих величин є зниження інтенсивності первинної продукції, біомаси, зменшення частки Bacillariophyta та підвищення – Cyanobacteria і Chlorophyta. З огляду на це, репрезентативними біологічними показниками кліматичних змін можуть слугувати такі показники: співвідношення діатомових, зелених і синьозелених водоростей у фітоепіфітоні, валова первинна продукція, співвідношення продукційно-деструкційних процесів (*A/R*) та добові *P/B*-коефіцієнти фітоепіфітону.

Механізми відгуку фітоепіфітону на зміну біогенного режиму.

Сучасною особливістю режиму біогенних елементів у водоймах басейну Дніпра є зниження концентрації неорганічних форм азоту і підвищення вмісту фосфору фосфатів, що призводить до зменшення відношення N:P [301, 334].

Вивчення зв’язку між вмістом біогенних елементів і фітоепіфітоном дозволило встановити достовірну пряму залежність інтенсивності первинної продукції фітоепіфітону від вмісту нітратів. У той же час, зв’язок між

продуктивністю фітоепіфітону та вмістом фосфатів має складний криволінійний характер. З підвищенням вмісту фосфору інтенсивність валової первинної продукції зростає і досягає максимуму за вмісту фосфатів 0,05–0,09 мг Р/дм^3. Однак, при перевищенні концентрації фосфатів у 0,100 мг Р/дм^3, продуктивність фітоепіфітону знижується. Це пояснюється тим, що за високого вмісту фосфору у воді інтенсивно розвивається фітопланктон, який екранує товщу води і пригнічує вегетацію фітоепіфітону.

Відмінність у характері залежності фітоепіфітону від вмісту нітратів і фосфатів (пряма і криволінійна) може пояснюватись тим, що на сьогодні у водосховищах Дніпровського каскаду фосфор не є лімітуючим чинником для розвитку водоростей, а азот, навпаки, може виступати лімітуючим чинником [334].

Відомо, що при надлишку фосфатів у водній екосистемі розвиток водоростей лімітується сполуками азоту, і конкурентну перевагу отримують таксони, здатні фіксувати атмосферний азот N_2. Іншими словами, у водоростей, які не можуть фіксувати молекулярний азот, приріст біомаси відбувається пропорційно обмеженій кількості доступного азоту. У той же час азотфіксуючі водорості можуть розвиватись пропорційно кількості фосфору, який присутній у надлишку [178, 246].

Відповідно, внаслідок зниження відношення N:P у водоймах басейну Дніпра (рис. 9.3) у фітопланктоні масово розвиваються гетероцистні азотфіксуючі синьозелені водорості з родів *Dolichospermum (=Anabaena), Aphanizomenon, Cuspidothrix,* які мають абсолютну перевагу перед таксонами, не здатними до фіксації азоту з атмосфери. Важливим є те, що ці види є агентами «цвітіння» води. Згідно з опублікованими даними в сучасний період у літньому фітопланктоні дніпровських водосховищ, Нижнього Дніпра, Водоймища-охолоджувача ЧАЕС спостерігається домінування *Dolichospermum flosaquae, D. scheremetieviae, Aphanizomenon flosaquae, Cuspidothrix issatschenkoi*, які розвиваються до рівня «цвітіння» води [119, 158, 297]. Крім того, зареєстровано навіть феномен зимового підльодного «цвітіння» води *Aphanizomenon gracile* Lemmermann у

ставі, який утворився на місці колишнього торф'яного кар'єру в заплаві р. Трубіж [303].

Отже, на сьогодні зміна біогенного режиму водойм і водотоків і пов'язане з нею «цвітіння» води є актуальною проблемою, як з теоретичної, так і з прикладної точки зору.

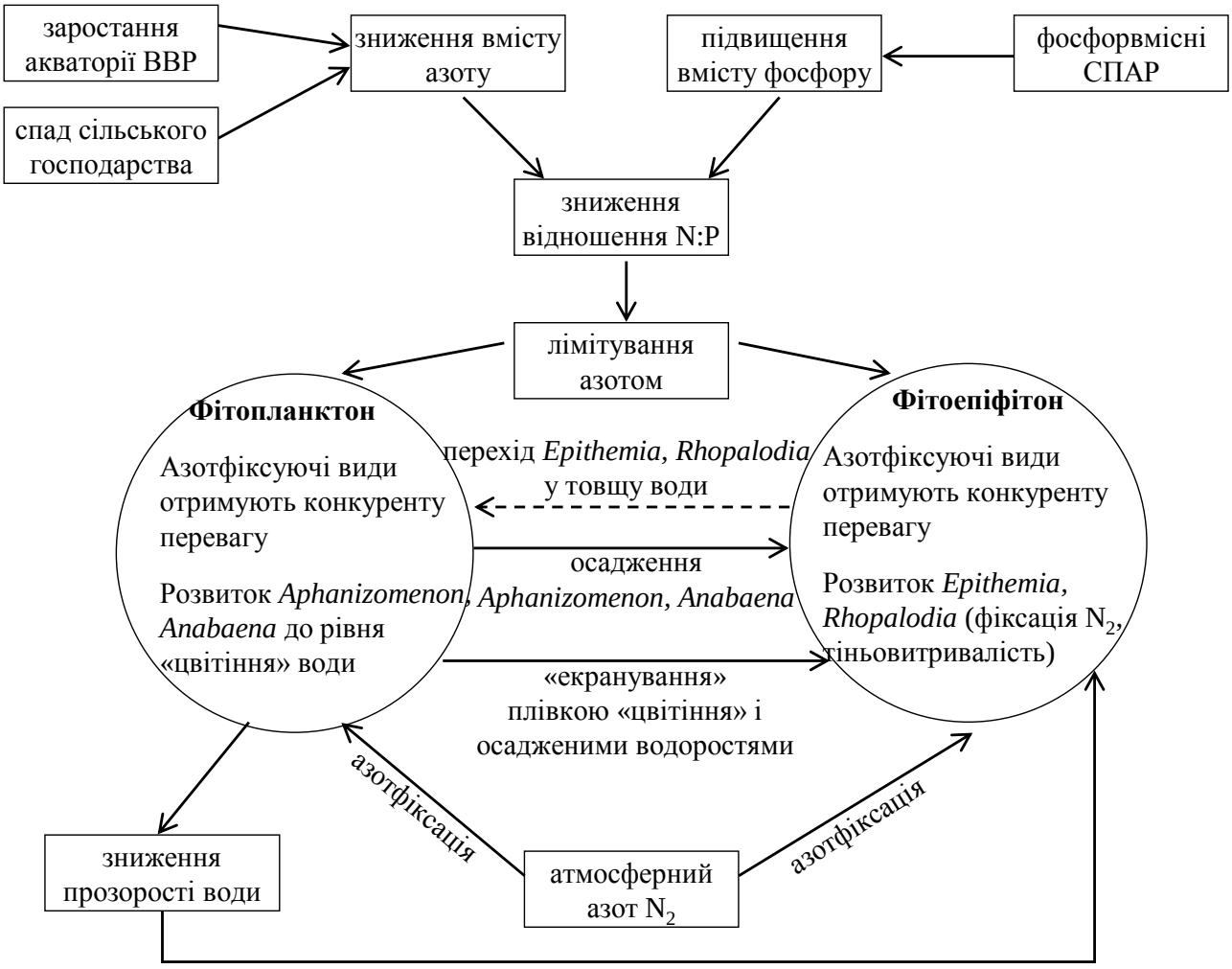


Рис. 9.3. Механізми реакції фітоепіфітону на зниження співвідношення N:P у водоймах басейну Дніпра. Дані по фітопланктону згідно з [160].

Аналогічні механізми притаманні і фітоепіфітону. В умовах лімітування азотистими сполуками конкурентну перевагу отримують ті таксони, які можуть фіксувати азот з атмосфери і таким чином не залежати від вмісту нітратів у водному середовищі. До таких таксонів належать діатомові водорості з родини Rhopalodiaceae (види родів *Epithemia* Kützing і *Rhopalodia* O. Müller), у клітинах

яких містяться специфічні структури – «сферичні тільця». «Сферичні тільця» – це синьозелені водорості, які в процесі еволюції перейшли до ендосимбіотичного способу життя, вони можуть фіксувати атмосферний азот і забезпечувати діатомову водорість азотистими сполуками в умовах лімітування азоту [194, 197, 205, 253, 261, 263, 276, 316]. Натурними дослідженнями на дніпровських водосховищах показано, що при зниженні відношення N:P у фітоепіфітоні збільшується як абсолютна біомаса видів з родів *Epithemia* та *Rhopalodia*, так і їхня частка у загальній біомасі угруповання.

Таким чином, розвиток видів, здатних фіксувати атмосферний азот є механізмом, який забезпечує підтримання гомеостазу водоростевих угруповань в умовах низького співвідношення N:P. Цей механізм є спільним для різних компонентів автотрофної ланки – фітопланктону і фітоепіфітону.

Важливо також підкреслити, що наслідком масового розвитку видів з родів *Dolichospermum (=Anabaena), Aphanizomenon* у товщі води є погіршення світлових умов для вегетації фітоепіфітону. Це зумовлено як утворенням плівки синьозелених водоростей на поверхні води, так і їхнім осіданням на поверхню вищих водяних рослин, що перешкоджає проникненню світла до матриксу фітоепіфітону. Аналогічні процеси характерні і для іншого контурного угруповання – фітомікробентосу [31].

Однак слід зауважити, що важливою біологічною особливістю родів *Epithemia* та *Rhopalodia,* крім здатності до азотфіксації, є і адаптованість до низького рівня сонячної радіації [261]. Така властивість дозволяє цим видам вегетувати в умовах погіршення світлових умов, зумовленого «цвітінням» води синьозеленими водоростями.

Стверджуємо, що розвиток у фітоепіфітоні видів з родини Rhopalodiaceae, які здатні до фіксації атмосферного азоту і характеризуються тіньовитривалістю, є важливим механізмом підтримання гомеостазу водоростевого угруповання в умовах підвищення вмісту фосфору і зниження співвідношення N:P.

Механізми відгуку водоростевих обростань на спрацювання рівня води.

На рис. 9.4 представлено механізми відгуку фітообростань у ВО ЧАЕС на спрацювання рівня води. Встановлено суттєве зниження біомаси фітоперифітону, причиною якого стало інтенсивне «цвітіння» води у ВО ЧАЕС внаслідок спрацювання його рівня. Доказано, що паралельно відбулась перебудова структури фітоперифітону: збільшилась частка видів, стійких до органічного забруднення, індикаторів високого рівня трофності та тіньовитривалих видів з родів *Oscillatoria*, *Epithemia*. Вважаємо, що така перебудова структури є механізмом підтримання гомеостазу фітообростань за дії негативного антропогенного чинника – спрацювання рівня води.

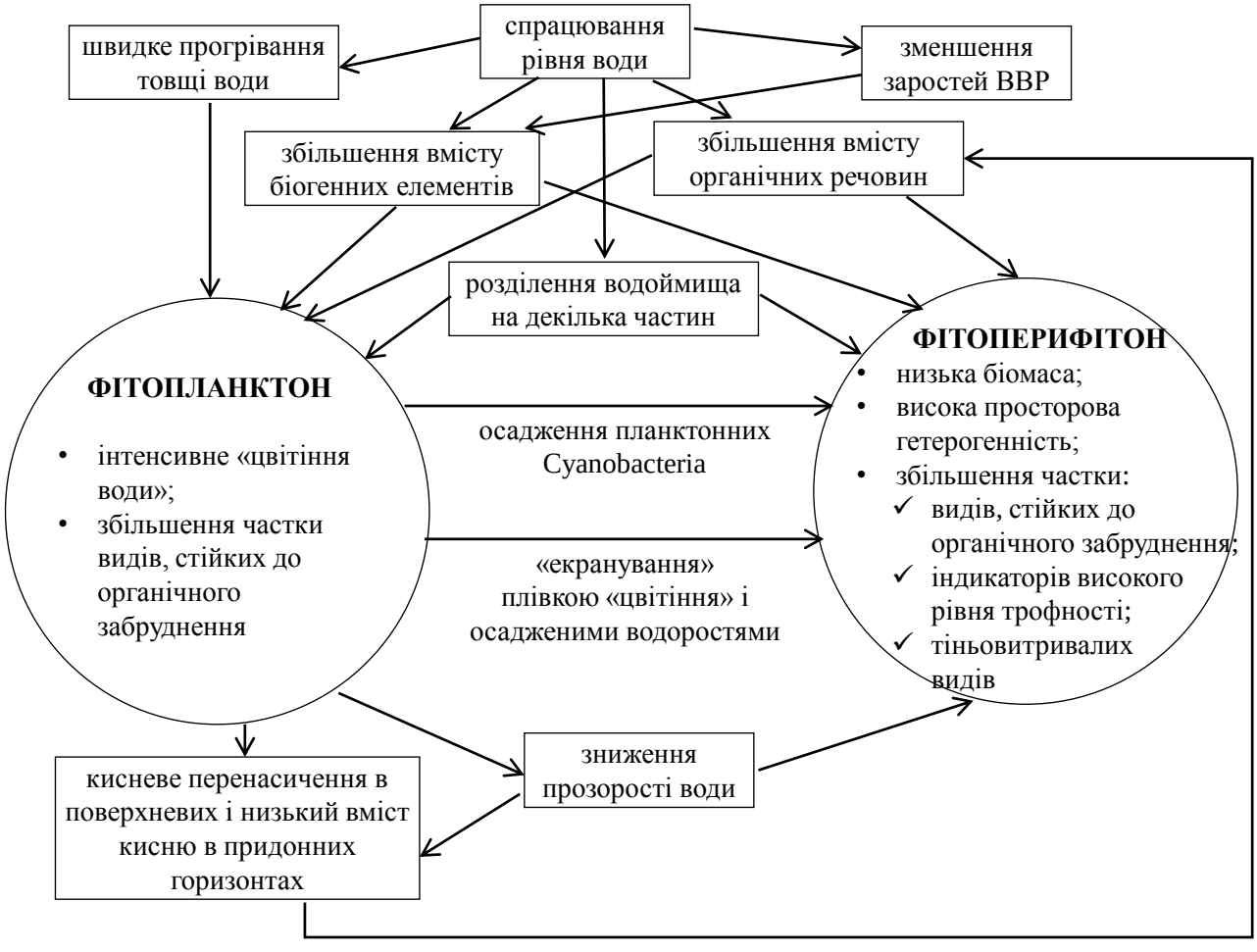


Рис. 9.4. Механізми реакції водоростевих обростань на спрацювання рівня води у ВО ЧАЕС. Дані по фітопланктону згідно з [158].

Ефективність механізмів гомеостазу після спрацювання рівня води, притаманних фітоперифітону ВО ЧАЕС, підтверджується такими закономірностями:

– після різкого зниження біомаса угруповання стабілізувалась на рівні плато;

– фітоперифітон ВО ЧАЕС характеризується високим таксономічним багатством та високим індексом Шеннона навіть за дії негативного антропогенного чинника.

Механізми реакції автотрофних угруповань на зниження рівня води у ВО ЧАЕС узгоджуються з концепцією «альтернативних стабільних станів». Інтенсифікація розвитку фітопланктону призвела до зниження прозорості води і зменшення біомаси контурних водоростевих угруповань. Отже, відбувається перехід водойми з «режиму прозорої води» до «режиму високої каламутності». За літературними даними, аналогічні процеси відбувались в озері Севан. Спрацювання рівня води в минулому сторіччі призвело до евтрофування озерної екосистеми, «цвітіння» води синьозеленими водоростями, погіршення кисневого режиму, зниження прозорості води та переходу екосистеми з «режиму прозорої води» до «режиму високої каламутності» [270].

Множинний регресійний аналіз впливу ключових екологічних чинників на розвиток фітоепіфітону.

Аналіз відгуку фітоепіфітону на зміну екологічних умов ще раз підтверджує, що фітоепіфітон знаходиться під комплексним впливом абіотичних, біотичних та антропогенних чинників, які, крім безпосередньої дії на фітоепіфітон, пов’язані між собою. З огляду на це, виникає питання, які з екологічних чинників відіграють ключове значення для розвитку фітоепіфітону. Провести таку оцінку можливо за допомогою методу множинного регресійного аналізу, тобто аналізу впливу на результативну ознаку двох та більше факторних ознак.

Зокрема, було проаналізовано зв’язок між продукційними характеристиками фітоепіфітону Київського водосховища та низкою екологічних

чинників (температурою води, прозорістю води, вмістом нітратів, вмістом фосфатів, проєктивним покриттям вищих водяних рослин). З метою отримання репрезентативних даних ми аналізували фітоепіфітон однієї екологічної групи рослин – занурені рослини. Враховуючи, що постановку дослідів із визначення первинної продукції фітоепіфітону проводили як на правобережному, так і на лівобережному мілководді, до кореляційної моделі також було включено факторний показник «тип мілководь». Оскільки показник «тип мілководь» є не кількісним, а якісним, йому було умовно присвоєно значення 1 для правобережного мілководдя (транзитна зона) і значення 2 для лівобережного мілководдя (нетранзитна зона) [113]. Результати множинного регресійного аналізу узагальнено в табл. 9.1.

Таблиця 9.1

Множинний регресійний аналіз впливу різних екологічних чинників на продукційні характеристики фітоепіфітону на занурених рослинах Київського водосховища

Результативні показники	Коефіцієнт множинної кореляції (r)	Коефіцієнт множинної детермінації (R^2)	Ключові факторні показники
A, мг/10 см^2 × добу	0,96	0,92	температура води (p = 0,03) проєктивне покриття (p = 0,04) тип мілководь (p = 0,02)
R, мг/10 см^2 × добу	0,92	0,85	тип мілководь (p = 0,04)
B, мг/10 см^2	0,99	0,99	температура води (p = 0,02) прозорість води (p = 0,02) вміст NO_3^- (p = 0,006) проєктивне покриття (p = 0,003) тип мілководь (p = 0,001)
A/R × добу	0,97	0,95	вміст NO_3^- (p = 0,02)
P/B × добу	0,96	0,92	проєктивне покриття (p = 0,05)

Із представлених у таблиці даних видно, що зв’язок валової первинної продукції фітоепіфітону з вищепереліченими екологічними чинниками

описується коефіцієнтом множинної кореляції $r = 0,96$, що свідчить про тісний суттєвий зв'язок між факторними і результативними ознаками. Значення коефіцієнту множинної детермінації $R^2 = 0,92$ показує, що на долю систематичної варіації первинної продукції, зумовленої дією факторних показників, включених до кореляційної моделі, припадає 92%. На долю чинників, не врахованих у дослідженні, припадає 8% варіації [26].

Аналогічні результати отримані і для інших продукційних характеристик фітоепіфітону. Коефіцієнти множинної кореляції складають від 0,92 до 0,99, коефіцієнти множинної детермінації – від 0,85 до 0,99.

За ключові факторні показники було прийнято ті чинники, для яких було отримано достовірні коефіцієнти регресії ($p < 0,05$) (див. табл. 9.1). Таким чином, майже всі проаналізовані екологічні чинники (температура води, прозорість води, проєктивне покриття, вміст нітратів, тип мілководь) виступали ключовими факторними показниками, які визначають функціональні характеристики фітоепіфітону. Єдиним чинником, для якого не було отримано достовірного коефіцієнту регресії, був вміст фосфатів. Це можна пояснити тим, що на даний час вода дніпровських водосховищ характеризується високим вмістом фосфору і, на відміну від азоту, фосфор не є лімітуючим чинником для розвитку водоростевих угруповань.

Тому залежність між функціональними характеристиками фітоепіфітону та вмістом фосфатів описується не прямою лінією, а куполоподібною кривою. Максимальна інтенсивність валової первинної продукції спостерігається за вмісту фосфатів 0,05–0,09 мг Р/дм^3, а мінімальна – коли вміст фосфатів є меншим ніж 0,05 мг Р/дм^3 і більшим ніж 0,10 мг Р/дм^3. Зниження продуктивності фітоепіфітону при високому вмісті фосфору пояснюється інтенсивним розвитком фітопланктону до рівня «цвітіння» води.

У цілому, множинний регресійний аналіз дозволяє зробити висновок, що комплексний вплив екологічних чинників, включених до кореляційної моделі (температура води, прозорість води, вміст нітратів, вміст фосфатів, проєктивне покриття вищих водяних рослин,тип мілководь), відповідає за 85–99% варіації

функціональних показників фітоепіфітону, а на долю чинників, не врахованих у дослідженні, припадає від 1 до 15% варіації.

На сьогодні одними з найбільш актуальних загроз для водних екосистем є:

– кліматичні зміни;

– перебудова біогенного режиму, зокрема зміна відношення азоту до фосфору;

– «цвітіння» води, яке значною мірою пов’язано з кліматичними змінами та змінами біогенного режиму [160, 297].

Важливо, що перераховані процеси здійснюють суттєвий вплив на ключові екологічні чинники, що визначають розвиток фітоепіфітону: температуру води, вміст біогенних елементів, прозорість води.

Результати аналізу багаторічної динаміки фітоепіфітону дніпровських водосховищ показують, що в міжрічному аспекті біомаса та інтенсивність первинної продукції водоростей характеризуються значною амплітудою коливань, однак при цьому відсутня тенденція до підвищення чи зниження цих показників у часі. Цей факт свідчить про те, що фітоепіфітону притаманні ефективні механізми, які забезпечують підтримання динамічної рівноваги в сучасних мінливих умовах середовища.

Суть цих механізмів полягає в тому, що, згідно з принципом Ле Шательє-Брауна [25], вплив екологічних чинників викликає у фітоепіфітоні сукупність реакцій, спрямованих на мінімізацію негативних наслідків цього впливу і підтримання гомеостазу водоростевого угруповання.

Так, підвищення температури води, спричинене змінами клімату, викликає зменшення таксономічного багатства і кількісних показників діатомових водоростей, і в той же час інтенсифікується розвиток більш теплолюбних зелених і синьозелених водоростей. Відповідно це є реакцією угруповання, спрямованою на зниження негативного впливу високої температури і на підтримання загальної біомаси і продуктивності фітоепіфітону на стабільному рівні.

Аналогічно, реакцією фітоепіфітону на збільшення вмісту фосфору та зниження N:P співвідношення є зменшення частки видів, які потребують високих

концентрацій азоту, і збільшення розвитку видів з родини Rhopalodiaceae, які можуть фіксувати атмосферний азот. Таким чином мінімізується негативний вплив низького N:P співвідношення та дефіциту азоту, і загальна біомаса угруповання залишається в стані динамічної рівноваги.

Важливо, що механізми гомеостазу, які активуються у відповідь на підвищення температури води та зміну режиму біогенних елементів, є спільними для різних компонентів автотрофної ланки: фітопланктону [158, 160, 297] та фітоепіфітону. Проте суттєва відмінність між цими двома угрупованнями полягає в тому, що фітопланктон як угруповання товщі води має перевагу в конкуренції за сонячну радіацію з фітоепіфітоном, який вегетує на занурених у воду субстратах. Особливо це характерно для планктонних синьозелених водоростей, які завдяки газовим вакуолям здатні утворювати плівку на поверхні води. Конкурентна перевага фітопланктону сприяє підтриманню альтернативного стабільного режиму «високої каламутності» [213], характерною ознакою якого є «цвітіння» води.

Відповідно «цвітіння» води викликає пригнічення розвитку фітоепіфітону, особливо світлолюбних видів. У той же час, конкурентну перевагу отримують тіньовитривалі види. Цей механізм підтримує динамічну рівновагу таксономічної структуру, біомасу та інтенсивність первинної продукції.

Реалізація механізмів гомеостазу водоростевих угруповань є можливою завдяки високому таксономічному багатству та високій вирівненості угруповань. Це пояснюється тим, що зі збільшенням різноманіття системи зростає кількість можливих відгуків системи на зміну параметрів навколишнього середовища.

Таким чином, до фітоепіфітону цілком справедливо можна застосувати концепцію еквіфінальності [25, 28], оскільки фітоепіфітон як відкрита система може досягати стану динамічної рівноваги, який не залежить від вихідних умов, а визначається виключно параметрами системи. До таких внутрішніх параметрів системи належать високе таксономічне багатство і висока вирівненість угруповань.

Результатами підтримання гомеостазу (тобто його показниками) є:

– «ефект портфоліо» – згладжування коливань загальної біомаси в полідомінантному угрупованні;

– підтримання таксономічного багатства фітоепіфітону на стабільно високому рівні;

– високий індекс Шеннона;

– дискретно-континуальний характер динаміки фітоепіфітону в просторі і часі. Так відгуком на поступові зміни екологічних чинників або їх тривалий вплив є континуальність, а відгуком на локальний або короткочасний вплив – дискретність;

– відсутність тенденцій до підвищення чи зниження біомаси та продуктивності фітоепіфітону в багаторічному аспекті.

Слід також підкреслити, що крім глобальних змін водного середовища (зміни клімату, зміна біогенного режиму, «цвітіння» води), велике значення мають зміни регіонального чи локального характеру, актуальні для Дніпровського каскаду та інших водойм басейну Дніпра. Зокрема до регіональних змін належить підвищення мінералізації води у водосховищах каскаду і Нижньому Дніпрі [38, 41, 120], а також заростання дніпровських водосховищ вищою водяною рослинністю [128, 129].

Механізми відгуку фітоепіфітону на зміни регіонального характеру є аналогічними як і на глобальні зміни. Так, підвищення мінералізації води у Нижньому Дніпрі призводить до зменшення частки видів-індиферентів і підвищення частки галофілів і мезогалобів, що сприяє підтриманню динамічної рівноваги водоростевого угруповання.

До локальних, але важливих, змін можна віднести штучне спрацювання рівня води у ВО ЧАЕС, яке призвело до інтенсивного «цвітіння» води. У цьому випадку динамічна рівновага фітоепіфітону підтримується за рахунок розвитку α-ρ-сапробних видів, видів, стійких до високого вмісту біогенних елементів, що підтверджується величинами діатомових індексів, а також тіньовитривалих видів.

Вперше проведено апробацію світових підходів до оцінки екологічного стану (потенціалу) водойм і водотоків басейну Дніпра за фітоепіфітоном.

Доведено, що діатомові індекси фітоепіфітону можуть використовуватись як додаткові дескриптори біологічного елементу «фітобентос» поряд із кількістю видів, кількістю родин та чисельністю, які вже офіційно затверджено в Порядку здійснення державного моніторингу масивів поверхневих вод України

Узагальнення викладених у дисертації матеріалів дозволяє сформулювати підсумкову концепцію роботи, яка виноситься на захист. Концепція базується на теорії альтернативних стабільних режимів [288], що надалі була розвинена О.О. Протасовим з точки зору понять контуризація/деконтуризація [277]. Концепція характеризує розвиток фітоепіфітону за різних альтернативних режимів водойм і водотоків басейну Дніпра (рис. 9.5):

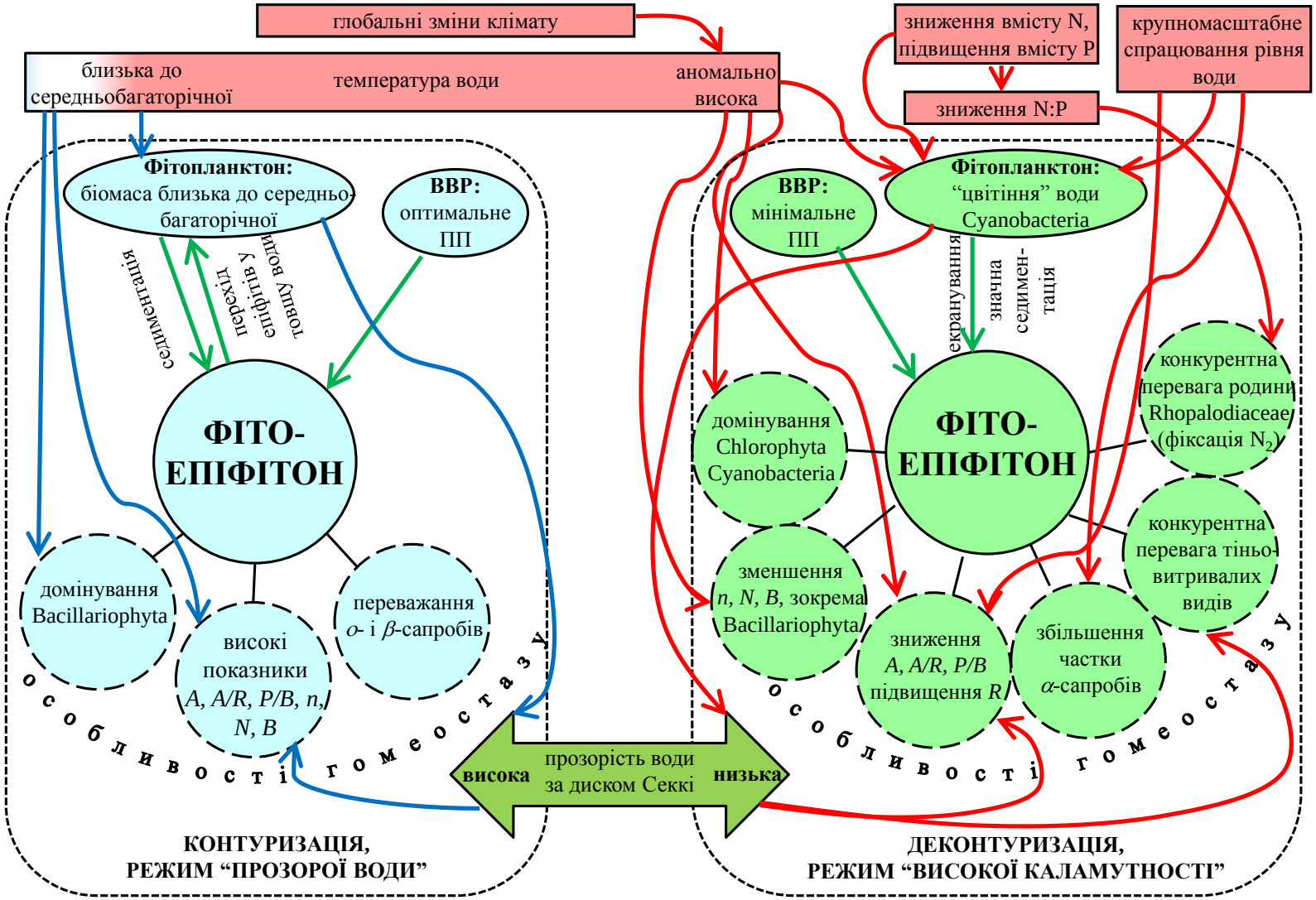


Рис. 9.5. Характеристика фітоепіфітону за різних альтернативних режимів водних об'єктів басейну Дніпра: *ПП* – проективне покриття, *A* – первинна продукція, *n* – видове багатство, *N* – чисельність, *B* – біомаса, *R* – деструкція органічних речовин, *P/B* – питома продукція, N – азот, P – фосфор.

I. Сучасні глобальні і регіональні зміни клімату і водного середовища відображаються на ключових абіотичних і біотичних чинниках, що визначають розвиток фітоепіфітону басейну Дніпра: температурі води, прозорості, мінералізації, вмісті та співвідношенні біогенних елементів, площах заростання і проєктивному покритті вищих водяних рослин, ступені розвитку фітопланктону, інтенсивності «цвітіння» води. Ці зміни можуть призводити до переходу водної екосистеми з одного альтернативного режиму в інший. У відповідь на комплексний вплив цих змін у фітоепіфітоні активуються механізми гомеостазу, спрямовані на мінімізацію негативних наслідків такого впливу і на підтримання динамічної рівноваги водоростевого угруповання. До таких механізмів належать:

– 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, як механізм реакції на міжрічні зміни екологічних чинників;

– зміна валової первинної продукції, *A/R*-співвідношення, *P/B*-коефіцієнтів;

– збільшення частки видів, здатних до фіксації атмосферного азоту, як механізм реакції на підвищення вмісту фосфатів у воді та зниження співвідношення N:P;

– збільшення частки тіньовитривалих видів як механізм реакції на перехід водних екосистем з альтернативного 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. Так, високе таксономічне багаство дозволяє фітоепіфітону реалізувати велику кількість можливих відгуків на вплив чинників середовища. Завдяки високій вирівненості угруповань (які є полідомінантними) відбувається згладжування коливань

загальної біомаси фітоепіфітону, і амплітуда загальної біомаси буде нижчою, ніж амплітуда біомаси кожного виду-домінанту окремо.

III. Результат ефективної дії цих механізмів – відсутність статистично достовірного підвищення чи зниження біомаси і продуктивності фітоепіфітону в багаторічному аспекті. Багаторічні дослідження фітоепіфітону Київського і Канівського водосховищ показують, що його біомаса характеризується міжрічними коливаннями, проте впродовж усього періоду дослідження не спостерігається стійкої тенденції до її зростання чи зменшення. Тобто, можна стверджувати, що фітоепіфітон знаходиться в стані динамічної рівноваги з чинниками середовища.

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 переходу фітоперифітону в інший стан динамічної рівноваги з біомасою значно нижчою від вихідної. Динамічна рівновага водоростевих обростань у «режимі високої каламутності» підтримується за рахунок отримання конкурентної переваги тіньовитривалими видами, а також β–α, α-сапробними видами, що підтверджується величинами діатомових індексів. У той же час, комплексний вплив антропогенного чинника у сукупності із сучасними змінами клімату є серйозною потенційною загрозою для фітообростань.

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. Так, перебудова флористичної структури фітопланктону зі зменшенням частки Bacillariophyta і підвищенням – Cyanobacteria і Chlorophyta, зниження показників його продуктивності можуть слугувати індикаторами кліматичних змін. Підвищення кількісних показників родини *Rhopalodiaceae* може слугувати індикатором збільшення вмісту фосфору і зниження N:P-співвідношення.

Таким чином 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.

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 0,05–0,09 мг Р/дм^3, 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±0,01 у 2016 р. до 2,01±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 ↔ 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 проєктивним 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°С і 22,0–24,0°С і мінімальними – за температури вище 25–26°С.

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±0,21 до 63,94±17,27 млн кл/10 $см^2$, біомаси – від 0,40±0,18 до 19,88±7,19 мг/10 $см^2$, валової продукції – від 0,13±0,07 до 6,13±1,50 мг O_2/10 $см^2$ × добу, *A/R* – від 0,07±0,02 до 1,73±0,37 і *P/B*-коефіцієнтів – від 0,11±0,02 до 1,23±0,10 × добу, індексу сапробності (S_B) – від 1,57±0,05 до 1,70±0,03, та індексу Шеннона (H_B) – від 2,54±0,44 до 4,16±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 ЛІТЕРАТУРИ

1. Алексенко Т.Л., Коржов Є.І., Шевченко І.В. Структура угруповань і біопродуктивність макрозообентосу Кардашинського лиману. *Природничий альманах*. Серія: Біологічні науки. 2018. Вип. 25. С. 4–9.
2. Асаул З.І. Флора евгленід річок Західноукраїнського Полісся. *Укр. ботан. журн.* 1962. Т. 19, № 3. С. 108–114.
3. Афанасьєв С.О. Структура біотичних угруповань та оцінка екологічного статусу річок басейну Тиси. Київ: СП «Інтердрук», 2006. 101 с.
4. Афанасьєв С.О., Васильчук Т.О., Лєтицька О.М., Білоус О.П. Оцінка екологічного стану річки Південний Буг у відповідності до вимог Водної Рамкової Директиви ЄС. Київ: НВП «Інтерсервіс», 2012. 28 с.
5. Афанасьєв С.О., Зуб Л.М., Пилипович О.В. та ін. Методика визначення особливо цінних ділянок річки з метою їхнього збереження та охорони. Київ: WWF Україна, 2019. 18 с.
6. Баринова С.С., Белоус Е.П., Царенко П.М. Альгоиндикация водных объектов Украины: методы и перспективы. Хайфа, Киев: Издательство Университета Хайфы, 2019. 367 с.
7. Басс Я.И., Щербак В.И. Поступление органического вещества и биогенных элементов фитопланктона в донные отложения. *Тез. докл. I Байкальской междунар. конф.* (Иркутск, 2–7 окт. 1988). Иркутск, 1988. С. 59–60.
8. Березовская В.Ю. Новые и редкие виды водорослей из водоемов Киевской возвышенности (Украина). *Альгология*. 2017. Т. 27, № 4. С. 473–484.
9. Березовская В.Ю. Видовое разнообразие водорослей рек Киевской возвышенности (Украина). *Альгология*. 2019. Т. 29, № 1. С. 59–76.
10. Березовская В.Ю. Электронное дополнение к статье Березовской В.Ю. Видовое разнообразие водорослей рек Киевской возвышенности (Украина). *Альгология*. 2019. Т. 29, № 1. С. 1–6. URL: http://algologia.co.ua/pdf/29/1/alg-2019-29-1-059 supp.pdf (дата звернення: 15.04.2019)

11. Букварева Е.Н., Алещенко Г.М. Принцип оптимального разнообразия биосистем. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2013. 522 с.
12. Бульон В.В. Общая характеристика некоторых озер южной Карелии, разнотипных по степени ацидности и гумифицированности. *Тр. ЗИН РАН.* 1997. Т. 272. С. 5–28.
13. Бухтіярова Л.М. Огляд досліджень *Bacillariophyta* в Українському Поліссі. І. *Укр. ботан. журн.* 2009. Т. 66, № 3. С. 367–383.
14. Бухтіярова Л.М. Bacillariophyta Правобережного Лісостепу України. ІІ. Північно–Західна Придніпровська та Північно–Східна Придніпровська височинні області. *Укр. ботан. журн.* 2012. Т. 69, № 1. С. 88–98.
15. Вернадский В.И. Химическое строение биосферы Земли и ее окружение. Москва: Наука, 1965. 177 с.
16. Вислоух С.М. Биологический анализ вод. *Руководство по теоретической и практической медицине*. 1916. 7–8. С. 225–304.
17. Владимирова К.С. Фитомикробентос Днепра, его водохранилищ и Днепровско-Бугского лимана. Киев: Наук. думка, 1978. 230 с.
18. Водна Ініціатива Європейського Союзу Плюс для країн Східного партнерства: Результати 2 та 3. Технічний звіт: опис характеристик району басейну річки Дніпро. Консорціум країни-членів ЄС, 2019. 38 с.
19. Гандзюра В.П. Оценка состояния гидроэкосистем, качества среды обитания и экотоксикологических эффектов по изменениям энтропии системы. *Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту. Серія: Біологія*. 2015. № 3–4 (64). С. 112–116.
20. Генкал С.І., Щербак В.І. Нові дані про флору діатомових водоростей Київського водосховища. *Укр. ботан. журн.* 1987. Т. 43, № 1. С. 61–65.
21. Генкал С.И., Чекрыжева Т.А., Комулайнен С.Ф. Диатомовые водоросли водоемов и водотоков Карелии. М.: Научный мир, 2015. 202 с.
22. Генкал С.И., Ярушина М.И. Диатомовые водоросли слабоизученных водных экосистем Крайнего Севера Западной Сибири. М.: Научный мир, 2018. 212 с.

23. Гидробиология каналов Украинской ССР. Под ред. Н.В. Кондратьевой. Киев: Наук. думка, 1990. 238 с.
24. Глущенко Л.А. Структура фитоперифитона в оценке качества воды разнотипных водных объектов бассейна реки Енисей: автореф. дис. … канд. биол. наук. Красноярск, 2010. 23 с.
25. Голеусов П.В. Самоорганизация антропогенно нарушенных геосистем. *Современные проблемы науки и образования*. 2015. № 2, Ч. 2. С. 1–13.
26. Горкавий В.К., Ярова В.В. Математична статистика. Київ: ВД «Професіонал», 2004. 384 с.
27. Гребінь В.В., Мокін В.Б., Крижановський Є.М., Афанасьєв С.О. Оптимізація гідрографічного та водогосподарського районування України відповідно до світових підходів та вимог Водної рамкової директиви ЄС. *Гидробиол. журн.* 2016. Т. 52, № 3. С. 85–97.
28. Грубинко В.В. Системный подход в физиолого-биохимической оценке токсичности водной среды. *Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту. Сер.: Біологія*. 2013. № 2 (55). С. 126–152.
29. Гудков Д.И., Щербак В.И., Протасов А.А., Силаева А.А., Пашкова О.В., Семенюк Н.Е., Каглян А.Е,, Линчук М.И., Задорожная А.М., Беляев В.В., Юрчук Л.П., Степанова Т.И. Динамика показателей качества водной среды и радионуклидного згарязнения компонентов экосистемы Водоема-охладителя Чернобыльской АЭС. *Проблеми Чорнобильської зони відчуження.* 2018. Вип. 18. С. 67–74.
30. Гутельмахер Б.Л. Метаболизм планктона как единого целого. Л.: Наука, 1986. 155 с.
31. Давидов О.А., Ларіонова Д.П. Санітарно-гідробіологічна характеристика озера Вербне за мікрофітобентосом. *Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту. Сер.: Біологія*. 2019. № 3 (77). С. 46–51.
32. Девяткин В.Г. Динамика развития альгофлоры обрастаний в Рыбинском водохранилище. *Флора и растительность водоемов бассейна Верхней Волги*. Рыбинск: Ин-т биологии внутренних вод АН СССР, 1979. С. 78–108.

33. Девяткин В.Г., Карпова Е.В., Метелева Н.Ю. Формирование и продуктивность перифитона Рыбинского водохранилища. *Гидроботаника 2000*: Тезисы докладов 5 Всероссийской конференции по водным растениям (Борок, 10–13 окт. 2000). Борок, 2000. С. 21–22.
34. Дедю И.И. Экологический энциклопедический словарь. Кишинев: Гл. ред. Молд. сов. энцикл., 1989. 406 с.
35. Денисова А.И. Формирование гидрохимического режима водохранилищ Днепровского каскада и методы его прогнозирования. Киев: Наук. думка, 1979. 292 с.
36. Денисова А.И. Гидрохимический режим водохранилищ. *Гидрология и гидрохимия Днепра и его водохранилищ*. Под ред. М. А. Шевченко. Киев: Наук. думка, 1989. С. 116–169.
37. Дубняк С.С. Аналіз еколого-гідроморфологічних наслідків часткового спрацювання (приспуску) Канівського і Кременчуцького водосховищ. *Гідрологія, гідрохімія і гідроекологія*. 2007. Т. 12. С. 41–50.
38. Дубняк С.С., Жежеря В.А. Особливості формування солоного клину в гирловій ділянці Дніпра в сучасних умовах. *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. 167–168.
39. Дуплаков С.Н. Материалы к изучению перифитона. *Тр. Лимнол. ст. в Косине*. М.,1933. Вып. 16. 160 с.
40. Жилинский И.И. Очерк работ Западной экспедиции по осушению болот. СПб., 1899.
41. Жукинский В.Н., Журавлева Л.А., Иванов А.И. и др. Днепровско-Бугская эстуарная экосистема. Киев: Наук. думка, 1989. 236 с.
42. Жукова А.А. Продукционно-деструкционные параметры эпифитона с различных видов макрофитов оз. Нарочь. *Вестн. Белорус. гос. ун-та. Сер. 2. Химия. Биология. География*. 2004. № 3. С. 29–32.

43. 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 вирішення актуальних проблем*: Зб. матеріалів IV наук.-практ. конф. для молодих вчених, присвяченої 100-річчю Національної академії наук України (Київ, 6–7 лист. 2017). Київ, 2017. С. 27–29.
44. Заика В.Е. Устойчивость экосистем. *Морський екологічний журнал*. 2007. Т. 6, № 3. С. 27–32.
45. Зайцев Ю.П. О контурной структуре гидросферы. *Гидробиол. журн.*. 2015. Т. 51, № 1. – С. 3–27.
46. Замолодчиков Д.Г. Кислород – основа жизни. *Вестник Российской академии наук*. 2006. Т. 76, № 3. – С. 209–218.
47. Капустин Д.А. Водоросли водоемов Полесского природного заповедника (Украина). *Альгология*. 2013. Т. 23, № 1. С. 82–95.
48. Карзинкин Г.С. К изучению бактериального перифитона. *Труды Лимнологической станции в Косине*. 1934. Вып. 17. С. 21–44.
49. Киевское водохранилище: Гидрохимия, биология, продуктивность. Под ред. Я.Я. Цееба и Ю.Г. Майстренко. Киев: Наук. думка, 1972. 460 с.
50. Кирпенко Н.И. Аллелопатическое взаимодействие пресноводных водорослей. Киев: Наук. думка, 2013. 253 с.
51. Клєстов М.Л., Щербак В.І., Ковальчук І.П. та ін. Сучасний стан водно-болотних угідь Регіонального ландшафтного парку «Прип'ять-Стохід» та їх біорізноманіття. Під ред. В.І. Щербака. Київ: Фітосоціоцентр, 2001. 108 с.
52. Клєстов 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 Каньйонового Придністров'я*: Матеріали Першої міжнар. наук.-практ. конф., присвяч. сторіччю ботанічних досліджень у регіоні (Заліщики, 11–12 вер. 2014). Львів: Ліга-Прес, 2014. С. 35–39.

53. Клоченко П.Д., Шевченко Т.Ф., Таращук О.С. Ретроспективный анализ фитоэпифитона Киевского водохранилища. *Екологія водно-болотних угідь і торфовищ (збірник наукових статей*). Київ: ДІА, 2013. С. 121–128.

54. Коваленко О.В. Хроококкові водорості водойм Волинського та Житомирського Полісся. *Укр. ботан. журн.* 1984. Т. 41, № 3. С. 56–59.

55. Кожова О.М., Загоренко Г.Ф. Особенности формирования сообществ растительных обрастаний в Братском водохранилище. *Гидробиол. журн.* 1969. Т. 5, №5. С. 23–29.

56. Колесник М.С., Клоченко П.Д., Шевченко Т.Ф., Анюхін А.Ю. Фітоепіфітон рукава «Криве» (Кременчуцьке водосховище). *Актуальні проблеми ботаніки та екології*: Матеріали Міжнар. Конф. молодих учених, присвяченої 120-річчю від дня народження Д.К. Зерова (Полтава, 15–20 вер. 2015). Полтава, 2015. С. 27.

57. Комулайнен С.Ф. Структура и функционирование фитоперифитона в малых реках Восточной Фенноскандии: автореф. дис. … докт. биол. наук. СПб., 2005. 50 с.

58. Кондратьева Н.В. Синезеленые водоросли водоемов замедленного стока Правобережного Украинского Полесья: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1953. 13 с.

59. Конищук М.А. Альгофлора Национального природного парка “Припять-Стохид” (Волынская обл., Украина). *Альгология*. 2017. Т. 27, № 2. С. 163–169.

60. Коржов Є.І. Оцінка екологічно-значущих елементів динаміки водних мас штучної водойми (Кардашинський кар’єр). *Сучасна гідроекологія: місце наукових досліджень у вирішенні актуальних проблем*: Зб. матеріалів III наук.-практ. конф. для молодих вчених (Київ, 6–7 жовт. 2016). Київ, 2016. С. 26–28.

61. Коржов Є.І., Кучерява А.М. Особливості впливу зовнішнього водообміну на гідрохімічний режим заплавних водойм пониззя Дніпра. *Гидробиол. журн.* 2018. Т. 54, № 4. С. 112–120.

62. Костикова Л.Е. Некоторые черты перифитона высших водных растений. *Мелководья Кременчугского водохранилища*. Киев: Наук. думка, 1979. С. 104–121.

63. Костикова Л.Е. Динамика перифитона Киевского водохранилища. *Гидробиол. журн.* 1986. Т. 22, № 4. С. 22–28.

64. Костикова Л.Е. Эпифитон Днепра и его водохранилищ. *Растительность и бактериальное население Днепра и его водохранилищ*. Киев: Наук. думка, 1989. С. 48–76.

65. Косятова В.А., Левшина Н.А., Эйнор Л.О. Эпифитон макрофитов-эдификаторов Иваньковского водохранилища и его влияние на формирование качества природной воды. *Водные ресурсы*. 1990. № 3. С. 81–88.

66. Косятова В.А., Эйнор Л.О. Влияние антропогенных факторов на развитие водорослей перифитона в Иваньковском водохранилище. *Водные ресурсы*. 1996. Т. 23, № 6. С. 732–738.

67. Кравцова О.В. Фітопланктон різнотипних водойм природоохоронних і урбанізованих територій: автореф. дис. … канд. біол. наук. Київ, 2019. 22 с.

68. Кривенда А.А. Діатомові водорості Шацького національного природного парку: автореф. дис. … канд. біол. наук. К., 2008. 14 с.

69. Кривенда А.А., Ектор Л., Костіков І.Ю., Друа Ж.-К. Нові та рідкісні види планктону та перифітону Канівського природного заповідника. *Заповідна справа в Україні*. 2007. Т. 13, № 1–2. С. 51–56.

70. Кривошея О.М. Діатомові водорості перифітону водойм Національного природного парку «Пирятинський». *Чорноморський ботанічний журнал*. 2017. Т. 13, № 2. С. 204–214.

71. Кривошея О.Н., Капустин Д.А. Видовое разнообразие Bacillariophyta Национального природного парка «Нижнесульский» (Украина). *Альгология*. 2019. Т. 29, № 3. С. 298–321.

72. Куликовский М.С., Глущенко А.М., Генкал С.И., Кузнецова И.В. Определитель диатомовых водорослей России. Ярославль: Филигрань, 2016. 804 с.

73. Курейшевич А.В. Отклик фитопланктона евтрофных водохранилищ на увеличение содержания в воде фосфора и азота. *Гидробиол. журн.* 2005. Т. 41, № 4. С. 3–24.

74. Левадная Г.Д. Водорослевые обрастания в верхней Оби. Водоросли и грибы Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск: Наука, СО, 1970. Ч. 1 (3). С. 58–65.

75. Левадная Г.Д. Изучение продуктивности перифитона в Новосибирском водохранилище. *Изв. Сиб. отделения АН СССР, Серия биол. наук.* 1975. Вып. 3. С. 32–37.

76. Лилицкая Г.Г. *Bacillariophyta* малых водоемов г. Киева (Украина). 2.Бесшовные диатомеи (сем. *Fragilariaceae*, *Diatomaceae*, *Tabellariaceae*). *Альгология*. 2016. Т. 26, № 3. С. 263–279.

77. Линник П.Н. Формирование гидрохимического режима водохранилищ. *Гидроэнергетика и окружающая среда*. Под общ. ред. Ю. Ландау, Л. Сиренко. Киев: Либра, 2004. С. 219–236.

78. Ліщук А.В. Еколого-фізіологічні основи формування фітопланктону прісноводних екосистем: автореф. дис. … докт. біол. наук. К., 2007. 38 с.

79. Лукин В.Б. Перестройки в сообществе фитоперифитона в ходе сезонной сукцессии: оседание планктонных форм и пресс фитофагов (личинок хирономид). *Журнал общей биологии*. 2002. Т. 63, № 5. С. 418–425.

80. Лукин В.Б. Механизмы, формирующие видовую структуру перифитона в ходе сезонной сукцессии: роль межвидовой конкуренции и оседания планктонных форм. *Журнал общей биологии*. 2003. Т. 64, №. 3. С. 263–272.

81. Лурье Ю.Ю. Унифицированные методы анализа вод. М.: Химия, 1973. С. 112–114.

82. Лялюк Н.М., Климюк В.Н. Фитопланктон Славянских соленых озер (Украина). *Альгология.* 2011. Т. 21, № 3. С. 321–328.

83. Майстрова Н.В. Різноманітність фітопланктону Київського водосховища. *Укр. ботан. жур*. 2009. Т. 66, № 2. С. 220–233.

84. Майстрова Н.В., Генкал С.И., Щербак В.И., Семенюк Н.Е. Centrophyceae урбанизированной части Каневского водохранилища (Украина). *Альгология*. 2007. Т. 17, № 4. С. 467–480.

85. Макаревич Т.А. Эпифитон. *Экологическая система Нарочанских озер*. Под ред. Г.Г. Винберга. Минск: Изд-во «Университетское», 1985. С. 99–112.

86. Макаревич Т.А. Вклад перифитона в суммарную первичную продукцию пресноводных экосистем (обзор). *Вестник Тюменского государственного университета*. 2005. № 5. С. 77–86.

87. Матюшенко Е.Н. О проникновении солнечного света в водную толщу. *Мелководья Кременчугского водохранилища*. Киев: Наук. думка, 1979. С. 20–24.

88. Медведева Л.А. Перифитонные водоросли Зейского водохранилища. *Гидроэкологический мониторинг зоны влияния Зейского гидроузла*. Хабаровск: ДВО РАН, 2010. 354 с.

89. Метелева Н.Ю. Структура и продуктивность фитоперифитона водоемов бассейна Верхней Волги: автореф. дис. … канд. биол. наук. Борок, 2013. 22 с.

90. Методи гідроекологічних досліджень поверхневих вод. За ред. В.Д. Романенка. Київ: ЛОГОС, 2006. 408 с.

91. Минеева Н.М., Метелева Н.Ю. Сравнительная характеристика продуктивности фитопланктона и эпифитона водохранилищ Верхней Волги. *Биология внутренних вод.* 2019. № 2, Вып. 2. С. 33–41.

92. Моніторинг та екологічна оцінка водних ресурсів України. Державне агентство водних ресурсів України. URL: http://monitoring.davr.gov.ua/EcoWaterMon/MapEcoWaterMon/Index (дата звернення: 15.01.2019)

93. Овечко С.В., Алексенко Т.Л., Коржов Є.І. та ін. Екологічний стан урбанізованих заплавних водойм. Кардашинський лиман. Херсон: Херсонська гідробіол. ст. НАН України, 2015. 72 с.

94. Одум Ю. Экология: В 2-х т. Т. 1. Пер. с англ. М.: Мир, 1986. 328 с.

95. Оксиюк О.П., Давыдов О.А., Дьяченко Т.Н. и др. Донная растительность речного участка Каневского водохранилища. К.: Ин-т гидробиологии НАН Украины, 2005. 40 с.

96. Оксиюк О.П., Давыдов О.А., Карпезо Ю.И. Эколого-морфологическая структура микрофитобентоса. *Гидробиол. журн.* 2008. Т. 44, № 6. С. 15–28.

97. Осадчий В.І., Агуілар Е., Скриник О.А. та ін. Добова асиметрія кліматичних змін температури повітря в Україні. *Український географічний журнал*. 2018. № 3 (103). С. 21–30.

98. Остапеня А.П., Жукова Т.В., Михеева Т.М. Бентификация как этап эволюции Нарочанских озер. *Вестник Белорусского университета. Серия 2*. 2011. № 3. С. 62–66.

99. Охапкин А.Г., Старцева Н.А. Динамика видовой структуры фитопланктона малых водоемов урбанизированных территорий: доминирующие виды и биомасса альгоценозов. *Биология внутренних вод*. 2004. № 3. С. 38–45.

100. Плигин Ю.В., Щербак В.И., Арсан О.М. и др. Влияние поверхностного стока на биоту Каневского водохранилища в районе г. Киева и рекомендации по его очистке. *Экология городов и рекреационных зон*: Материалы Междунар. науч.-практ. конф. (Одесса, 25–26 июня 1998). Одесса: Астропринт, 1998. С. 272–277.

101. Постанова Кабінету Міністрів України від 19 вересня 2018 р. № 758 «Про затвердження Порядку здійснення державного моніторингу вод». URL: https://zakon.rada.gov.ua/laws/show/758-2018-п (дата звернення: 17.03.2020)

102. Протасов А.А. Пресноводный перифитон. Киев: Наук. думка, 1994. 307 с.

103. Протасов А.А. Биоразнообразие и его оценка. Концептуальная диверсикология. Киев: Академпериодика, 2002. 105 с.

104. Протасов А.А. О концепции экологической группировки гидробионтов. *Морський екологічний журнал.* 2008. Т. VII, № 1. С. 5–16.

105. Протасов А.А. Перифитон как экотопическая группировка гидробионтов. *Journal of Siberian Federal University*. Biology 1. 2010. Issue. 3. P. 40–56.

106. Протасов А.А. Жизнь в гидросфере. Очерки по общей гидробиологии. Киев: Академпериодика, 2011. 704 с.
107. Протасов А.А., Семенченко В.П., Силаева А.А. и др. Техно-экосистема АЭС. Гидробиология, абиотический факторы, экологические оценки. Киев: Институт гидробиологии НАН Украины, 2011. 234 с.
108. Протасов А.А., Новоселова Т.Н. Взаимосвязь между показателями прозрачности воды и развитием водорослей планктона в водоеме-охладителе хмельницкой АЭС. *Ядерна енергетика та довкілля*. 2015. № 1 (5). С. 50–52.
109. Растительность и бактериальное население Днепра и его водохранилищ. Киев: Наук. думка, 1989. 232 с.
110. Романенко В.Д. Екологічні проблеми Дніпра та їх комплексне вирішення. *Наукові записки НаУКМА*. 2000. Т. 18: Біологія та екологія. С. 41–43.
111. Романенко В.Д., Євтушенко М.Ю., Линник П.М. та ін. *Комплексна оцінка екологічного стану басейну Дніпра*. Київ: Інститут гідробіології НАНУ, 2000. 103 с.
112. Романенко В.Д., Щербак В.И., Якушин В.М., Семенюк Н.Е. Методологические подходы к изучению биоразнообразия объектов природно-заповедного фонда Украины. *Природа Західного Полісся та прилеглих територій. Розділ II. Біологія*. 2014. №. 11. С. 151–156.
113. 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., Головко 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. Київ: Наук. думка, 2019. 275 с.
114. Сакевич О.Й., Усенко О.М. Алелопатія в гідроекосистемах. Київ: Логос, 2008. 342 с.
115. Семенюк Н.Є. Просторовий розподіл фітомікроепіфітону Київського водосховища. *Екологія. Людина. Суспільство*: Матеріали XIII Міжнар.

наук.-практ. конф. (Київ, 19–23 трав. 2010). Київ: НТУУ «КПІ», 2010. С. 55–57.

116. Семенюк Н.Є. Порівняльна характеристика фітомікроепіфітону акваландшафтів українських Національних природних парків. *Інтегроване управління водними ресурсами: наук. збірник*. 2014. С. 172–180.
117. Семенюк Н.Є. Багаторічна динаміка фітомікроепіфітону Київського водосховища. *Наукові записки Тернопіль. нац. пед. ун-ту. Сер.: Біологія*. 2015. № 3–4 (64). С. 590–594.
118. 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.
119. 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.
120. 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.
121. Таращук О.С. Епіфітні угруповання водоростей річкової ділянки Канівського водосховища залежно від екологічних факторів. *Гидробиол. журн*. 2009. Т. 45, № 4. С. 34–51.
122. Тімченко В.М., Линник П.М., Холодько О.П. та ін. Абіотичні компоненти екосистеми Київського водосховища. К.: Логос, 2013. 59 с.
123. Тимченко В.М., Коржов Е.И., Гуляева О.А., Батог С.В. Динамика экологически значимых элементов гидрологического режима низовья Днепра. *Гидробиол. журн*. 2015. Т. 51, № 4. С. 81–90.

124. Топачевський О.В., Оксіюк О.П. Діатомові водорості – Bacillariophyta. Визначник прісноводних водоростей Української РСР. К.: Наук. думка, 1960. Вип. 9. 411 с.
125. Харченко Г.В. Фітоепіфітон і його функціональна активність у водоймах урбанізованих територій: автореф. дис. … канд. біол. наук. Київ, 2009. 23 с.
126. Харченко Г.В., Клоченко П.Д., Сосновская О.А. Первичная продукция фитоэпифитона в водоемах г. Киева. *Гидробиол. журн*. 2008. Т. 44, № 2. С. 36–43.
127. Цапліна К.М., Лінчук М.І. Функціональна роль макрофітів в екосистемі Київського водосховища. *Гідрологія, гідрохімія і гідроекологія*. 2010. Т. 3 (20). С. 159–163.
128. Цаплина Е.Н., Майстрова Н.В., Семенюк Н.Е. Продукционные характеристики растительных сообществ мелководий Киевского водохранилища. *Современные проблемы гидроэкологии*: Тезисы докладов IV Междунар. конф. (Санкт-Петербург, 11–15 окт. 2010). Санкт-Петербург, 2010. С. 200.
129. Цаплина Е.Н., Холодько О.П., Линчук М.И. Зарастание устьевых участков рек, впадающих в Киевское водохранилище. *Гидробиол. журн*. 2014. Т. 50, № 4. С. 19–33.
130. Центральна геофізична обсерваторія імені Бориса Срезневського. Кліматичні дані по м. Києву. URL: http://cgo-sreznevskyi.kyiv.ua/index.php?fn=k_klimat&f=kyiv (дата звернення: 17.03.2020).
131. Шадрин Н.В. Особенности экосистем гиперсоленых озер Крыма и новая экосистемная парадигма. *Наукові записки Тернопіль. нац. пед. ун-ту. Сер.: Біологія*. 2010. № 4 (45). С. 102–106.
132. Шадрин Н.В. Динамика экосистем и эволюция: множественность устойчивых состояний и точки опрокидывания / невозврата. Необходимость нового понимания. *Морський екологічний журнал.* 2012. Т. XI, № 2. С. 85–95.

133. Шадрин Н.В. Альтернативные устойчивые состояния озерных экосистем и критические солености: есть ли жесткая связь. *Пятьдесят лет концепции критической солености. Труды Зоологического института РАН. Приложение № 3.* 2013. С. 214–221.

134. Шевченко Т.Ф. Видовой состав водорослей перифитона водоема-охладителя Чернобыльской АЭС и их экологические характеристики. *Гидробиол. журн*. 2006. Т. 42, № 5. С. 19–45.

135. Шевченко Т.Ф. Видовой состав водорослей перифитона водохранилищ днепровского каскада. *Гидробиол. журн*. 2007. 43, № 3. С. 3–43.

136. Шевченко Т.Ф. Видовой состав фитоэпифитона зеленых нитчатых водорослей водохранилищ Днепровского каскада. *Гидробиол. журн*. 2010. Т. 46, №. 4. С. 3–15.

137. Шевченко Т.Ф. Распределение водорослей перифитона днепровских водохранилищ в зависимости от типа субстрата. *Гидробиол. журн*. 2011. Т. 47, № 1. С. 3–14.

138. Шевченко Т.Ф. Термофильные сообщества водорослей перифитона в водоемах-охладителях тепловых и атомных электростанций Украины. *Гидробиол. журн*. 2012. Т. 48, № 3. С. 34–48.

139. Шмидт В.М. Статистические методы в сравнительной флористике. Ленинград: Изд-во Ленинград. гос. ун-та, 1980. 176 с.

140. Щербак В.И. Многолетняя динамика «цветения» воды днепровских водохранилищ. *Доповіді НАН України*. 1998. № 7. С. 187–190.

141. Щербак В.І. Структурно-функціональна характеристика дніпровського фітопланктону: автореф. дис. ... докт. біол. наук. Київ, 2000. 32 с.

142. Щербак В.І. Гідроекологічні аспекти вирішення проблеми оцінки та зменшення загроз біорізноманіттю континентальних водойм України. *Оцінка і напрямки зменшення загроз біорізноманіття України*. Київ: Хімджест, 2003. С. 273–348.

143. Щербак В.І. Різноманіття водоростевих угруповань витоків річки Прип’ять. *Гідрологія, гідрохімія і гідроекологія*. 2005. Т. 8. С. 121–130.

144. Щербак В.І. Фітопланктон. *Методи гідроекологічних досліджень поверхневих вод*. Київ: ЛОГОС, 2006. С. 8–20.

145. Щербак В.І. Сукцесія фітопланктону Київського водосховища та оцінка його транскордонної ділянки. *Наукові записки Тернопіль. нац. пед. ун-ту. Сер.: Біологія*. 2015. № 3–4 (64). С. 757–760.

146. Щербак В.І., Генкал С.І., Майстрова Н.В., Семенюк Н.Є. Центричні діатомові (Centrophyceae) різнотипних водойм урбанізованих територій. *Природничий альманах. Сер.: Біологічні науки*. Херсон, 2006. Вип. 8. С. 309–315.

147. 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*: Материалы Междунар. конф. (Херсон, 26–29 авг. 2008). Херсон, 2008. С. 522–530.

148. 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.

149. 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.

150. 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.

151. Щербак В.І., Майстрова Н.В., Морозова А.О., Семенюк Н.Є. Національний природний парк «Прип'ять-Стохід». Різноманіття альгофлори і гідрохімічна характеристика акваландшафтів. Під ред. В.І. Щербака. Київ: Фітосоціоцентр, 2011. 164 с.

152. 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.

153. 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.

154. Щербак В.И., Майстрова Н.В., Семенюк Н.Е. Таксономическое и эколого-географическое разнообразие диатомовых водорослей водоемов и водотоков Верхней Припяти. *Диатомовые водоросли: современное состояние и перспективы исследований*: Материалы XIII Междунар. конф. альгологов (Борок, 24–29 авг. 2013). Кострома, 2013. С. 100.

155. Щербак В.И., Семенюк Н.Е., Рудик-Леуская Н.Я. Аквaландшафтное и биологическое разнообразие Национального природного парка „Нижнесульский", Украина. Под ред. В.И. Щербака. Киев: Фитосоциоцентр, 2014. 266 с.

156. Щербак В.І., Семенюк Н.Є. Сучасні антропогенні та біологічні загрози аквaландшафтному і біологічному різноманіттю Національного природного парку „Нижньосульський". *Наукові праці НПП „Нижньосульський"*. Оржиця: НПП „Нижньосульський", 2016. Вип. 1. С. 88–102.

157. 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 міжнар. участю (Житомир, 14–16 бер. 2017). Житомир: ПП „Рута", 2017. С. 152–153.

158. 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.

159. 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.

160. Щербак В.І., Майстрова Н.В. Реакція дніпровського фітопланктону на зміну біогенного режиму. *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. 100–102.

161. 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.

162. 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.

163. Щур Л.А., Лопатин В.Н. Оценка современного санитарно-экологического состояния воды нижней части р. Ангары (Красноярский край, Россия) по фитопланктону и микрофитоперифитону. *Альгология*. 2005. Т. 15, № 3. С. 286–301.

164. Юнгер В.П. Видовий склад і поширення едогонієвих водоростей на Українському Поліссі. *Укр. ботан. журн*. 1985. Т. 42, № 6. С. 39–43.

165. 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 Міжнар. наук. практ.-конф. (Київ, 19–20 квіт. 2011): у 2 т. Київ: Центр екологічної освіти та інформації, 2011. Т. 1. С. 362–366.

166. Ярмошенко Л.П. Формування мікрофітобентосу верхньої частини Канівського водосховища за умов антропогенного впливу: автореф. дис. … канд. біол. наук. Київ, 2007. 24 с.

167. Ahel, M., Barlow, R.G., Mantoura R.F.C. Effect of salinity gradients on the distribution of phytoplankton pigments in a stratified estuary. *Marine Ecology Progress Series*. 1996. Vol. 14. P. 289–295.

168. Algae of Ukraine: Diversity, Nomenclature, Taxonomy, Ecology and Geography. Vol.2. Bacillariophyta. 2009. Eds Tsarenko P.M., Wasser S.P., Nevo E. Ruggell: A.R.G. Gantner Verlag K.-G. 413 p.

169. Allen C.R., Angeler D.G., Cumming G.S. et al. Quantifying spatial resilience. *Journal of Applied Ecology*. 2016. Vol. 53. P. 625–635.

170. Asaeda T., Sultana M., Manatunge J., Fujino T. The effect of epiphytic algae on the growth and production of *Potamogeton perfoliatus* L. in two light conditions. *Environmental and Experimental Botany*. 2004. Vol. 52, Issue 3. P. 225–238.

171. Bakker E.S., Hilt S. Impact of water-level fluctuations on cyanobacterial blooms: options for management . *Aquatic Ecology.* 2016. Vol. 50, Issue 3. P. 485–498.

172. Bécares E., Gomá J., Fernández-Aláez M. et al. Effects of nutrients and fish on periphyton and plant biomass across a European latitudinal gradient. *Aquat. Ecol.* 2008. Vol. 42. P. 561–574.

173. Bernardt J.R., Leslie H.M. Resilience to climate change in coastal marine ecosystems. *Annual Review of Marine Science*. 2013. Vol. 5. P. 371–392.

174. Bott T.L. Algae in microscopic food webs. *Algal Ecology: Freshwater Benthic Ecosystems*. Ed. by Stevenson R.J., Bothwell M.L., Lowe R.L. San Diego: Academic Press, 1996. P. 573–608.

175. British Standard EN 13946:2003. Water quality – Guidance standard for the routine sampling and pretreatment of benthic diatoms from rivers. URL: http://www.safrass.com/partners_area/BSI%20Benthic%20diatoms.pdf (last accessed: 17.03.2020)
176. Brönmark Ch. Interaction between epiphytes, macrophytes and freshwater snails: a review. *Journal of Molluscan Studies*. 1989. Vol. 55. P. 299–311.
177. Bugai D., Dubas V., Dyachenko T. et al. Environmental impact assessment of the drawdown of the Chernobyl NPP cooling pond as a basis for its decommissioning and remediation. International Atomic Energy Agency, Vienna, Austria, 2019. 172 p.
178. Bulgakov N.G., Levich A.P. The nitrogen: phosphorus ratio as a factor regulating phytoplankton community structure. *Archiv für Hydrobiologie*. 1999. Vol. 146, Issue 1. P. 3–22.
179. Butterwick C., Heaney S.I., Talling J.F. Diversity in the influence of temperature on the growth rates of freshwater algae, and its ecological relevance. *Freshwater Biology*. 2005. Vol. 50. P. 291–300.
180. Cairns Jr. J. Effects of increased temperature on aquatic organisms. *Industrial Wastes*. 1956. Vol. 1. P. 150–152.
181. Cano M.G., Casco M.A., Claps M.C. Effect of environmental variables on epiphyton in a Pampean lake with stable turbid-and clear-water states. *Aquatic Biology*. 2012. Vol. 15. P. 47–59.
182. Carlton R.G., Wetzel R.G. Distribution and fates of oxygen in periphyton communities. *Canadian Journal of Botany*. 1986. Vol. 65. P. 1031–1037.
183. Carmignani J.R., Roy A.H. Ecological impacts of winter water level drawdowns on lake littoral zones: a review. *Aquatic Ecology*. 2017. Vol. 79, Issue 4. P. 803–824.
184. Cattaneo A., Kalff J. The relative contribution of aquatic macrophytes and their epiphytes to the production of macrophyte beds. *Limnology and Oceanography*. 1980. Vol. 25. P. 280–289.

185. Chakraborty A., Larry Li B. Contribution of biodiversity to ecosystem functioning: a non-equilibrium thermodynamic perspective. *Journal of Arid Land*. 2011. Vol. 3, Issue 1. P. 71–74.

186. Chen C., Yin D., Yu B., Zhu H. Effect of epiphytic algae on photosynthetic function of *Potamogenton crispus*. *Journal of Freshwater Ecology*. 2007. Vol. 22, Issue 3. P. 411–420.

187. City of Austin. Watershed Protection. Bull Creek Update Report 2010. SR-10-17. October 2010. 31 p. URL: https://www.fws.gov/southwest/es/Documents/R2ES/LitCited/4TX_Sal/COA_2010_SR_10_17_Bull_Creek_Update_Report.pdf (last accessed: 11.01.2020)

188. Craver T., Tabery J. Mechanisms in science. *The Standford Encyclopedia of Philosophy*. Ed. by E.N. Zalta. 2017. URL: (https://plato.standford.edu/archives.spr2017/entries/science-mechanisms (last accessed: 06/04/2020)

189. Danielson Th.J., Loftin C.S., Tsomides L. et al. Algal bioassessment metrics for wadeable streams and rivers of Maine, USA. *Journal of the North American Benthological Society*. 2011. Vol. 30, Issue 4. P. 1033–1048.

190. Dauta A., Devaux J., Piquemal F., Boumnich L. Growth rate of four freshwater algae in relation to light and temperature. *Hydrobiologia*. 1990. Vol. 207. P. 221–226.

191. Dembowska E.A., Napiórkowski P. A case study of the planktonic communities in two hydrologically different oxbow lakes, Vistula River, Central Poland. *Journal of Limnology*. 2015. Vol. 74, Issue 2. P. 346–357.

192. DeNicola D.M. Periphyton responses to temperature at different ecological levels. *Algal Ecology: Freshwater Benthic Ecosystems*. Ed. by Stevenson R.J., Bothwell M.L., Lowe R.L. San Diego: Academic Press, 1996. P. 149–181.

193. Denys L. Relation of abundance-weighted averages of diatom indicator values to measured environmental conditions in standing freshwaters. *Ecological Indicators*. 2004. Vol. 4. P. 255–275.

194. DeYoe H.R., Lowe R.L., Marks J.C. Effects of nitrogen and phosphorus on the endosymbiont load of *Rhopalodia* gibba and *Epithemia turgida* (Bacillariophyceae). *Journal of Phycology*. 1992. Vol. 28. P. 773–777.

195. Directive 2000/60/EC, 2000. Water Framework Directive of the European Parliament and the Council, of 23 October 2000, Establishing a Framework for Community Action in the Field of Water Policy. *Official Journal of the European Community*. L327. P. 1–72.

196. Dobiesz N.E., Hecky R.E., Johnson T.B. et al. Metrics of ecosystem status for large aquatic systems – A global comparison. *Journal of Great Lakes Research*. 2010. Vol. 36. P. 123–138.

197. Drum R.W., Pankratz S. Fine structure of an unusual cytoplasmic inclusion in the diatom genus, *Rhopalodia*. *Protoplasma*. 1965. Vol. 60. P. 141–149.

198. Electronic Supplement to: Shcherbak V.I., Genkal S.I., Semenyuk N.Ye. New for Ukraine representatives of Bacillariophyta of phytoepiphyton from reservoirs system of the Dnieper River and Lower Dnieper. *Algologia*. 2019. Vol. 29, Issue 3. P. 352–368. URL: https://algologia.co.ua/pdf/29/3/alg-2019-29-3-352_supp.pdf (last accessed: 24.03.2020)

199. Elliott M., Quintino V. The estuarine quality paradox, environmental homeostasis and the difficulty of detecting anthropogenic stress in naturally stressed areas. *Marine Pollution Bulletin*. 2007. Vol. 54. P. 640–645.

200. Eloranta P., Soininen J. Ecological status of some Finnish rivers evaluated using benthic diatoms communities. J Appl Phycol. 2002. Vol. 14. P. 1–7.

201. Ernest S.K.M., Brown J.H. Homeostasis and compensation: the role of species and resources in ecosystem stability. *Ecology*. 2001. Vol. 82, Issue 8. P. 2118–2132.

202. European Committee for Standardization 2003 Water quality – guidance standard for the routine sampling and pretreatment of benthic diatoms from rivers. EN 13946: 2003. Geneva. European Committee for Standardization. URL: http://www.safrass.com/partners_area/BSI%20Benthic%20diatoms.pdf (last accessed: 24.03.2020)

203. European Committee for Standardization 2004 Water quality – guidance standard for the identification, enumeration and interpretation of benthic diatom samples from running waters. EN 14407:2004. Geneva. European Committee for Standardization. URL: http://www.safrass.com/partners_area/BSI%20Benthic%20diatoms%20(ID).pdf (last accessed: 24.03.2020)
204. Feldmann T., Nõges P. Seasonal and vertical changes in the surface area/biomass ratio of *Potamogeton lucens* L. in a clear and a turbid shallow lake. *Journal of Aquatic Plant Management*. 2009. Vol. 47. P. 116–121.
205. Floener L., Bothe H. Nitrogen fixation in *Rhopalodia gibba*, a diatom containing blue-greenish inclusions symbiotically. *Endocytobiology: Endosymbiosis and Cell Biology, a Synthesis of Recent Research*. Ed. by Schwemmler W., Schenk H. Berlin: Walter de Gruyter and Co.,1980. P. 541–552.
206. Fott B. Algenkunde. Stuttgart: Fischer, 1971. 581 p.
207. 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.
208. Gomez N., Licursi M. The Pampean Diatom Index (IDP) for assessment of rivers and stream in Argentina. *Aquatic Ecology.* 2001. Vol. 35. P. 173–181
209. Gosselain V., Hudon Ch., Cattaneo A. et al. Physical variables driving epiphytic algal biomass in a dense macrophyte bed of the St. Lawrence River (Quebec, Canada). *Hydrobiologia*. 2005. Vol. 534. P. 11–22.
210. Greenwood J.L., Rosemond A.D. Periphyton response to long-term nutrient enrichment in a shaded headwater stream. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 2005. Vol. 62. P. 2033–2045.
211. Guiry M.D., Guiry G.M. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway, 2020. URL: http://www.algaebase.org (last accessed: 30.03.2020).
212. Hansson L.-A. Effects of competitive interactions on the biomass development of planktonic and periphytic algae in lakes. *Limnology and Oceanography*. 1988. Vol. 33. P. 121–128.

213. Hansson L.-A. Factors regulating periphytic algal biomass. *Limnology and Oceanography*. 1992. Vol. 37, Issue 2. P. 322–328.

214. Havens K.E., Hauxwell J., Tyler A.C. et al. Complex interaction between autotrophs in shallow marine and freshwater ecosystems: implications for community responses to nutrient stress. *Environmental Pollution*. 2001. Vol. 113. P. 95–107.

215. Hill B.H., Herlihy A.T., Kaufmann Ph.R. et al. Assessment of streams of the eastern United States using a periphyton index of biotic integrity. *Ecological Indicators*. 2003. Vol. 2. P. 325–338.

216. Hilt S. Regime shifts between macrophytes and phytoplankton – concepts beyond shallow lakes, unravelling stabilizing mechanisms and practical consequences. *Limnetica*. 2015. Vol. 34, Issue 2. P. 467–480.

217. Holling C.S. Resilience and stability of ecological systems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 1973. Vol. 4. P. 1–23.

218. Hustedt F. Die Diatomeenflora des Flußsystems der Weser im Gebiet der Hansestadt Bremen. *Abhandl. Naturw. Ver. Bremen*. 1957. Vol. 34. P. 181–440.

219. International Symposium for the Classification of Brackish Waters. The Venice system for the classification of marine waters according to salinity. *Limnology and Oceanography*. 1958. Vol. 3, Issue 3. P. 346–347.

220. Janssen A.B.G., Teurlincs S., An S. et al. Alternative stable states in large shallow lakes? *Journal of Great Lakes Research*. 2014. Vol. 40. P. 813–826.

221. Karosienė J., Kasperovičienė J. Seasonal succession of epiphyton algal communities on *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Stend. in a mesoeutrophic lake. *Ecologija*. 2008. Vol. 54, Issue 1. P. 32–39.

222. Karosienė J., Kasperovičienė J. Peculiarities of epiphyton algal communities formation on different macrophyte species. *Botanica Lithuanica*. 2012. Vol. 18, Issue 2. P. 154–163.

223. Keating K.I. Blue-green algal inhibition of diatom growth: transition from mesotrophic to eutrophic community structure. *Science*. 1978. Vol. 199, Issue 4332. P. 971–973.

224. Kelly M. Data rich, information poor? Phytobenthos assessment and the Water Framework Directive. *European Journal of Phycology*. 2013. Vol. 48, Issue 4. P. 437–450.

225. Kelly M.G., Whitton B.A. The trophic diatom index: a new index for monitoring eutrophication in rivers. *Journal of Applied Phycology*. 1995. Vol. 7. P. 433–444.

226. Kelly M., Bennett C., Coste M. et al. A comparison of national approaches to setting ecological status boundaries in phytobenthos assessment for the European Water Framework Directive: results of an intercalibration exercise. *Hydrobiologia*. 2009. Vol. 621. P. 169–182.

227. Kelly M., King L., Ní Chatháin B. The conceptual basis of ecological-status assessment using diatoms. *Biology and Environment: Proceedings of the Royal Irish Academy*. 2009. Vol. 109B. P. 175–189.

228. Kevern N.R., Ball R.C. Primary productivity and energy relationships in artificial streams. *Limnology and Oceanography*. 1965. Vol. 10, Issue 1. P. 74–87.

229. Klochenko P., Shevchenko T., Barinova S., Taraschuk O. Assessment of the ecological state of the Kiev Reservoir by the bioindication method. *Oceanological and Hydrobiological Studies*. 2014. Vol. 43, Issue 3. P. 228–236.

230. Klochenko P., Shevchenko T. Distribution of epiphytic algae on macrophytes of various ecological groups (the case study of water bodies in the Dnieper River basin). *Oceanological and Hydrobiological Studies*. 2017. Vol. 46, Issue 3. P. 283–293.

231. Klochenko P.D., Shevchenko T.F. Epiphyton as bioindicator of the state of the upper-cascade Dnieper reservoirs. *Hydrobiol. Journ.* 2019. Vol. 55, Issue 4. P. 26–37.

232. Kondracki J. Katalog jezior poleskich. *Prace, wykonane w zakladzie geogr. universytetu w Warszawie*. 1938. Issue 24.

233. Krammer K. Die cymbelloiden Diatomeen. Teil 1. Allgemeines und *Encyonema* part. *Bibliotheca. Diatomologica*. Berlin; Stutgart: J.Cramer. Bd., 1997. Vol. 36. 382 s.

234. Krammer K. Cymbella. *Diatoms of Europe*. Rugell: A.R.G.Gantner Verlag. K.-G., 2002. Vol. 3. 584 p.

235. Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. Teil. 4. Achnanthaceae, Kritische Erganzungen zu *Navicula* (Lineolatae) und *Gomphonema. Süsswasserfl ora von Mitteleuropa.* Stuttgard; Jena: Fischer Verlag, 1991. 437 s.

236. Kryvosheia O.M. Diatoms of the Sula River (Ukraine) *Advances in Modern Phycology*: Book of Abstracts of the VI International Conference (Kyiv, 15–17 May, 2019). Kyiv, 2019. P. 61–63.

237. Lalonde S., Downing J.A. Epiphyton biomass is related to lake trophic status, depth, and macrophyte architecture. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 1991. Vol. 48. P. 2285–2291.

238. Lane Ch.R., Flotemersch J.E., Blocksom K.A., Decelles S. Effect of sampling method on diatom composition for use in monitoring and assessing large river condition. *River Research and Applications*. 2007. Vol. 23. P. 1126–1146.

239. Lange-Bertalot H. Pollution tolerance of diatoms as a criterion for water quality estimation. *Nowa Hedwigia*. 1979. Vol. 64. P. 285–304.

240. Lange-Bertalot H. *Navicula* sensu stricto, 10 genera separated from *Navicula* sensu lato *Frustulia*. *Diatoms of Europe.* Rugell: A.R.G.Gantner Verlag. K.-G., 2001. Vol. 2. 526 p.

241. Lange-Bertalot H., Hofmann G., Werum M., Cantonati M. Freshwater benthic diatoms of Central Europe. Schmitten-Oberreifenberg: Koeltz Botanical Books, 2017. 942 p.

242. Larras F., Lambert A.-S., Pesce S. et al. The effect of temperature and a herbicide mixture on freshwater periphytic algae. *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 2013. Vol. 98. P. 162–170.

243. Lassen M.K., Nielsen K.D., Richardson K. et al. The effects of temperature increases on a temperate phytoplankton community – a mesocosm climate change scenario. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 2010. Vol. 383. P. 79–88.

244. Law J.R. A review of the function and uses of, and factors affecting, stream phytobenthos. *Freshwater Reviews*. 2011. Issue 4. P. 135–166.

245. Letáková M., Fránková M., Poulíčková A. Ecology and application of freshwater epiphytci diatoms – review. *Cryptogamie, Algologie*. 2018. Vol. 39, Issue 1. P. 3–22.

246. Levich A.P. The role of nitrogen-phosphorus ratio in selecting for dominance of phytoplankton by cyanobacteria or green algae and its application to reservoir management . *Journal of Aquatic Ecosystem Health*. 1996. Vol. 5. P. 55–61.

247. Levkov Z. *Amphora* sensu lato. *Diatoms of Europe*. *Amphora* sensu lato. Rugell: A.R.G.Gantner Verlag. K.-G., 2009. Vol. 5. 916 p.

248. Liu D., Morrison R.J., West R.J. Phytoplankton assemblages as an indicator of water quality in seven temperate estuarine lakes in South-East Australia. *Eutrophication: Causes, Consequences and Control*. Ed. by Ansari A.A., Gill S.S. Dordrecht: Springer Science + Business Media, 2014. P. 191–202.

249. Lobry J., David V., Pasquaud S. et al. Diversity and stability of an estuarine trophic network. *Marine Ecology Progress Series*. 2008. Vol. 358. P. 13–25.

250. Loreau M. Biodiversity and ecosystem functioning: A mechanistic model. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 1998. Vol. 95. P. 5632–5636.

251. Ludwig J.A., Reynolds J.F. Statistical ecology. A primer on methods and computing. New York: John Wiley and Sons, 1988. 368 p.

252. Mangum C., Towle D. Physiological adaptation to unstable environments. *American Scientist*. 1977. Vol. 65. P. 67–75.

253. Marks J.C., Power M.E. Nutrient induced changes in the species composition of epiphytes on *Cladophora glomerata* Kütz. (Chlorophyta). *Hydrobiologia*. 2001. Vol. 450. P. 187–196.

254. Martin G., Fernandez M.R. Diatoms as Indicators of Water Quality and Ecological Status: Sampling, Analysis and Some Ecological Remarks, Ecological Water Quality – Water Treatment and Reuse. – 2012. URL: https://www.researchgate.net/publication/300804909_Diatoms_as_Indicators_of_

Water_Quality_and_Ecological_Status_Sampling_Analysis_and_Some_Ecological_Remarks (last accessed: 24.03.2020)

255. Mass T., Genin A., Shavit U. et al. Flow enhances photosynthesis in marine benthic autotrophs by increasing the efflux of oxygen from the organism to the water. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2010. Vol. 107, Issue 6. P. 2527–2531.
256. McIntire C.D. Some factors affecting respiration of periphyton communities in lotic environment. *Ecology*. 1966. Vol. 47. P. 918–930.
257. McQueen D.J., Lean D.R.S. Influence of water temperature and nitrogen to phosphorus ratios on the dominance of blue-green algae in Lake St. George, Ontario. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 1987. Vol. 44, Issue 3. P. 598–604.
258. Meire P., Ysebaert T., Van Damme S. et al. The Scheldt estuary: a description of a changing ecosystem. *Hydrobiologia*. 2005. Vol. 540. P. 1–11.
259. Mosley L.M. Drought impacts on the water quality of freshwater systems: review and integration. *Earth-Science Reviews*. 2015. Vol. 140. P. 203–214.
260. Mulholland P.J., Steinman A.D., Palumbo A.V. Influence of nutrients and grazing on the response of stream periphyton communities to a scour disturbance. *Journal of the North American Benthological Society*. 1991. Vol. 10. P. 127–142.
261. Müller U. The vertical zonation of adpressed diatoms and other epiphytic algae on Phragmites australis. *European Journal of Phycology*. 1999. Vol. 34, Issue 5. P. 487–496.
262. Muscio C. The Diatom Pollution Tolerance Index. City of Austin Watershed Protection and Development Review Department, Environmental Resource Management Division. SR-02-02: 1–17. City of Austin, Austin, Texas, 2002.
263. Nakayama Takuro Ikegami Y., Nakayama Takeshi Ishida K.-I., Inagaki Y., Inouye I. Spheroid bodies in rhopalodiacean diatoms were derived from a single endosymbiotic cyanobacterium. *Journal of Plant Research*. 2010. Vol. 124. P. 93–97.

264. Nofdianto O. Growth response of algal periphyton to light and temperature. *Oseanologi dan Limnologi di Indonesia*. 2011. Vol. 37, Issue 1. P. 155–169.

265. Nurlimann J., Niederhauser P. Methoden zur Untersuchung und Beurteilung der Fliessgewasser: Kieselalgen Stufe F (flachendeckend) Bundesamt fur Umwelt. BAFU, Bern., 2006.

266. Nyitrai D., Martinho F., Dolbeth M. et al. Trends in estuarine fish assemblages facing different environmental conditions: combining diversity with functional attributes. *Aquatic Ecology*. 2012. Vol. 46. P. 201–214.

267. Oliveria D.E., Ferragut C., Bicudo D.C. Relationships between environmental factors, periphyton biomass and nutrient content in Garças Reservoir, a hypereutrophic tropical reservoir in southeastern Brazil. *Lakes and Reservoirs: Research and Management*. 2010. Vol. 15. P. 129–137.

268. Opsahl R.W., Wellnitz T., Poff L.N. Current velocity and invertebrate grazing regulate stream algae: results of an in situ electrical exclusion. *Hydrobiologia*. 2003. Vol. 499. P. 135–145.

269. Öterler B. Community structure, temporal and spatial changes of epiphytic algae on three different submerged macrophytes in a shallow lake. *Polish Journal of Environmental Studies*. 2017. Vol. 26, Issue 5. P. 2147–2158.

270. Parparov A.S. Some characteristics of the community of autotrophs of Lake Sevan in connection with its eutrophication. *Hydrobiologia*. 1990. Vol. 191. P. 15–21.

271. Pashkova O.V. Structuredness of aquatic organisms' communities as a basis of their existence (a case study of shallow-water near-bottom zooplankton). *Hydrobiol. Journ*. 2006. Vol. 42, Issue 2. P. 110–123.

272. Patrick R. The effect of increasing light and temperature on the structure of diatom communities. *Limnology and Oceanography*. 1971. Vol. 16, Issue 2. P. 405–421.

273. Paturej E. Estuaries of the Polish Baltic coastal zone. *Baltic Coastal Zone*. 2006. Vol. 10. P. 83–96.

274. Pettit N.E., Ward D.P., Adame M.F. et al. Influence of aquatic plant architecture on epiphyte biomass on a tropical river floodplain. *Aquatic Botany*. 2016. Vol. 129. P. 35–43.

275. Poff N.L., Wellnitz T., Monroe J.B. Redundancy among three herbivorous insects across an experimental current velocity gradient. *Oecologia*. 2003. Vol. 134. P. 262–269.

276. Prechtl J., Kneip C., Lockhart P. et al. Intracellular spheroid bodies of *Rhopalodia gibba* have nitrogen-fixing apparatus of cyanobacterial origin. *Molecular Biology and Evolution*. 2004. Vol. 21. P. 1477–1481.

277. Protasov A.A. Conceptual models of the contourization processes in the aquatic ecosystems. *Hydrobiol. Journ*. 2014. Vol. 50, Issue 1. P. 3–19.

278. Prygiel J., Coste M. Guide méthodologique pour la mise en œuvre de l'Indice Biologique Diatomées. NF T 90-354. Étude Agences de l'Eau. Cemagref Bordeaux, 2000.

279. Reynolds C.S. Resilience in aquatic ecosystesm – hysteresis, homeostasis, and health. *Aquatic Ecosystem Health and Management.* 2002. Vol. 5, Issue 1. P. 3–17.

280. Rosemond A.D. Multiple factors limit seasonal variation in periphyton in a forest stream. *Journal of the North American Benthological Society*. 1994. Vol. 13, Issue 3. P. 333–344.

281. Rutherford J.C., Scarsbrook M.R., Broekhuizen N. Grazer control of stream algae: modeling temperature and flood effects. *Journal of Environmental Engineering*. 2000. Vol. 126. P. 331–339.

282. Sand-Jensen K. Epiphyte shading: its role in resulting depth distribution of submerged aquatic macrophytes. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica*. 1990. Vol. 25. P. 315–320.

283. Saunders K.M. A diatom dataset and diatom-salinity inference model for southeast Australian estuaries and coastal lakes. *Journal of Paleolimnology*. 2011. Vol. 46. P. 525–542.

284. Scheffer M. Ecology of Shallow Lakes. Springer Netherlands, 2004. 357 p.

285. Scheffer M., De Redelijkheid R. M. R., Noppert F. Distribution and dynamics of submberged vegetation in a chain of shallow eutrophic lakes. *Aquatic Botany*. 1992. Vol. 42. P. 199–216.

286. Scheffer M., Hosper S.H., Meijer M.-L. et al. Alternative equilibria in shallow lakes. *Trends in Ecology and Evolution*. 1993. Vol. 8. P. 275–279.

287. Scheffer M., Carpenter S., Foley J.A. et al. Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature*. 2001. Vol. 413. P. 591–596.

288. Scheffer M., Carpenter S.R. Catastrophic regime shifts in ecosystems: linking theory to observation. *Trends in Ecology and Evolution*. 2003. Vol. 18, Issue 12. P. 648–656.

289. Scheffer M., Van Nes E.H. Shallow lakes theory revisited: various alternative regimes driven by climate, nutrients, depth and lake size. *Hydrobiologia*. 2007. Vol. 584. P. 455–466.

290. Schulte P.M. What is environmental stress? Insights from fish living in a variable environment. *Journal of Experimental Biology*. 2014. Vol. 2017. P. 23–34.

291. Semenyuk N.Ye. Homeostasis of phytoepiphyton of the Dnieper reservoirs. *Hydrobiol. Journ*. 2018. Vol. 54, Issue 2. P. 16–30.

292. 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.

293. 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. *Hydrobiol. Journ*. 2016. Vol. 52, Issue 5. P. 3–17.

294. 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. *Hydrobiol. Journ*. 2017. Vol. 53, Issue 2. P. 3–15.

295. Shams El-Din N.G., Shaltout N.A., Nassar M.Z., Soliman A. Ecological studies of epiphytic microalgae and epiphytic zooplankton on seaweeds of the Eastern Harbor, Alexandria, Egypt. *American Journal of Environmental Sciences*. 2015. Vol. 11, Issue 6. P. 450–473.

296. Shcherbak V.I. Successions and main stages of phytoplankton formation in the Kremenchug Reservoir. *Hydrobiol. Journ*. 1999. Vol. 35, Issue 4. P. 18–24.

297. Shcherbak V.I. Response of phytoplankton of the Kiev Reservoir to the increase in summer temperatures. *Hydrobiol. Journ*. 2019. Vol. 55, Issue 1. P. 18–35.

298. Shcherbak V.I., Bezkaravainaya V.D., Goshovskaya G.A., Maistrova N.V. Effect of hydrotechnical works on the development of algae in Dnepr reservoir. *Hydrotechnical Construction*. 1991. Vol. 25, N 3. P. 166–171.

299. Shcherbak V.I., Semenuyk N.Ye. Use of phytoperiphyton for the assessment of the ecological state of anthropically changed aquatic ecosystems. *Hydrobiol. Journ.* 2011. Vol. 47, Issue 4. P. 24–40.

300. Shcherbak V.I, Maistrova N.V, Semenuyk N.Ye. Structural and functional organization of phytoplankton and phytomicroepiphyton of the rivers of the "Pripyat − Stokhod" National Natural Park. *Hydrobiol. Journ*. 2012. Vol. 48, Issue 6. P. 3–27.

301. 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. *Hydrobiol. Journ*. 2016. Vol. 52, Issue 1. P. 49–61.

302. 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.

303. Shcherbak V.I., Semenyuk N.Ye., Linchuk M.I. Winter under the ice water bloom formed by *Aphanizomenon gracile* Lemmermann. *Hydrobiol. Journ*. 2019. Vol. 55, Issue 5. P. 20–34.

304. 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.

305. Shevchenko T.F., Klochenko P.D., Bilous O.P. Response of epiphytic agae to heavy pollution of water bodies. *Water Environment Research*. 2018. Vol. 90. P. 706–718.
306. Shevchenko T.F., Klochenko P.D., Timchenko V.M., Dubnyak S.S. Epiphyton of a cascade plain reservoir under different hydrodynamic conditions. *Ecohydrology and Hydrobiology*. 2019. Vol. 19, Issue 3. P. 407–416.
307. Song Y.-Zh., Wang J.-Q., Gao Y.-X. Effects of epiphytic algae on biomass and physiology of *Myriophyllum spicatum* L. with the increase of nitrogen and phosphorus availability in the water body. *Environmental Science and Pollution Research*. 2017. Vol. 24. P. 9548–9555.
308. Sørensen T. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content and its application to analyses of the vegetation of Danish commons. *Kongelige Danske Videnskabernes Selskab Biologiske Skrifter*. 1948. Vol. 5, Issue 4. 1–46.
309. Souffreau C., Vanormelingen P., Van de Vijver D. et al. Molecular evidence for distinct antarctic lineages in the cosmopolitan terrestrial diatoms *Pinnularia borealis* and *Hantzschia amphioxys*. *Protist*. 2013. Vol. 164. P. 101–115.
310. Steinman A.D. Effects of grazers on freshwater benthic algae. *Algal Ecology: Freshwater Benthic Ecosystems*. Ed. by R.J. Stevenson, M.L. Bothwell, R.L. Lowe. San Diego: Academic Press, 1996. P. 341–373.
311. Stevenson R.J. The stimulation and drag of current. *Algal Ecology: Freshwater Benthic Ecosystems*. Ed. by R.J. Stevenson, M.L. Bothwell, R.L. Lowe. San Diego: Academic Press, 1996. P. 321–341.
312. Strzałek M., Koperski P. The *Stratiotes aloides* L. stand as a habitat in oxbow lake Bużysko. *Aquatic Botany*. 2009. Vol. 90. P. 1–6.
313. Szczepocka E., Szulc B., Szulc K. et al. Diatom indices in the biological assessment of the water quality based on the example of a small lowland river. *Oceanological and Hydrobiological Studies*. 2014. Vol. 43, Issue 3. P. 265–273.

314. Tarkowska-Kukuryk M., Mieczan T. Effect of substrate on periphyton communities and relationships among food web components in shallow hypertrophic lake. *Journal of Limnology*. 2012. Vol. 71, Issue 2. P. 279–290.

315. Thomas S.M., Bini L.M., Bozeli R.L. Flood increase similarity among aquatic habitats in river-floodplain systems. *Hydrobiologia*. 2007. Vol. 579. P. 1–13.

316. Trapp E.M., Adler S., Zauner S., Maier U.–G. *Rhopalodia gibba* and its endosymbionts as a model for early steps in a cyanobacterial primary endosymbiosis. *Journal of Endocytobiosis and Cell Research*. 2012. Vol. 23. P. 21–24.

317. Tsarenko P.M., Lilitska G.G., Gerasimiuk V.P. Bacillariophyta. I. *Algae of Ukraine: diversity, nomenclature, taxonomy, ecology and geography*. *Vol. 4. Charophyta*. Ruggell: Koeltz Scientific Books. 2014. P. 490–500.

318. Tunca H., Ongun Sevindik T., Bal D.N., Arabaci S. Community structure of epiphytic algae on three different macrophytes at Acarlar floodplain forest (northern Turkey). *Chinese Journal of Oceanology and Limnology*. 2014. Vol. 32, Issue 4. P. 845–857.

319. Vadeboncoeur Y., Steinman A.D. Periphyton functions in lake ecosystems. *The Scientific World*. 2002. Issue. 2. P. 1449–1468.

320. Vadeboncoeur Y., Peterson G., Jake Vander Zanden M., Kalff J. Benthic algal production across lake size gradients: interactions among morphometry, nutrients and light. *Ecology*. 2008. Vol. 89, Issue 9. P. 2542–2552.

321. Van Dam H., Mertens A., Sinkeldam J. A coded checklist and ecological indicator values of freshwater diatoms from the Netherlands. *Netherlands Journal of Aquatic Ecology*. 1994. Vol. 28, Issue. 1. P. 117–133.

322. Van Der Werff A., Huls H. Diatomeeënflora van Nederland. Abcoude, De Hoef., 1957–1974.

323. Van Nes E.H., Rip W.J., Scheffer M. A theory for cyclic shifts between alternative states in shallow lakes. *Ecosystems*. 2007. Vol. 10. P. 17–27.

324. Vannote R.L. , Minshall G.W., Cummins K.W. et al. The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 1980. Vol. 37, Issue 1. P. 130–137.

325. Veraart A.J., Romaní A.M., Tornés E., Sabater S. Algal response to nutrient enrichment in forested oligotrophic stream. *Journal of Phycology*. 2008. Vol. 44. P. 564–572.

326. Waltham N.J., Connolly R.M. Artificial waterway design affects fish assemblages in urban estuaries. *Journal of Fish Biology*. 2007. Vol. 71. P. 1613–1629.

327. Waltham N.J., Connolly R.M. Artificial tidal lakes: Built for humans, home for fish. *Ecological Engineering*. 2013. Vol. 60. P. 414–420.

328. Warnaars T.A., Hondzo M., Power M.E. Abiotic controls on periphyton accrual and metabolism in streams: Scaling by dimensionless numbers. *Water Resources Research*. 2007. Vol. 43, Issue W08425. P. 1–13.

329. Washington H.G. Diversity, biotic and similarity indices. A review with special relevance to aquatic ecosystems. *Water Research*. 1984. Vol. 18, Issue. 6. P. 653–694.

330. Weckström J., Korhola A. Patterns in the distribution, composition and diversity of diatom assemblages in relation to ecoclimatic factors in Arctic Lapland. *Journal of Biogeography*. 2001. Vol. 28. P. 31–45.

331. Werner F.J., Matthiessen B. Warming has stronger direct than indirect effect on benthic microalgae in a seaweed system in spring. *Marine Biology*. 2017. Vol. 164. P. 1–10.

332. Wetzel R.G. Land–Water interfaces: attached microorganisms, littoral algae, and zooplankton. *Limnology, lake and river ecosystems*. Ed. by Wetzel R.G. California, 2001. P. 577–135.

333. Williamson C.E., Salm C., Cooke S.L., Saros J.E. How do UV radiation, temperature, and zooplankton influence the dynamics of alpine phytoplankton communities. *Hydrobiologia*. 2010. Vol. 648. P. 73–81.

334. Yakushin V.M., Shcherbak V.I., Semenyuk N.Ye., Linchuk M.I. Hydrochemical characteristics of the Kiev Reservoir at the present time. *Hydrobiol. Journ*. 2017. Vol. 53, Issue 6. P. 96–109.

335. Yuan Y., Jiang M., Liu X. et al. Environmental variables influencing phytoplankton communities in hydrologically connected aquatic habitats in the Lake Xingkai basin. *Ecological Indicators*. 2018. Vol. 91. P. 1–12.

336. Zadorozhna G.M., Shcherbak V.I. Effect of solar radiation and water temperature on development of phytoplankton in the Kaniv reservoir. *Hydrobiol. Journ*. 2017. Vol. 53, Issue 1. P. 18–27.

337. 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.

338. Zalewski M. Ecohydrology and hydrologic engineering: regulation of hydrology-biota interactions for sustainability. *Journal of Hydrologic Engineering*. 2015. Vol. 20, Issue 1. P. 1–14. URL: https://ascelibrary.org/doi/10.1061/%28ASCE%29HE.1943-5584.0000999 (last accessed: 25.03.2020)

339. Zalewski M., Naiman R.J. The regulation of riverine fish communities by a continuum of abiotic-biotic factors. *Habitat Modifications and Freshwater Fisheries*. Ed. by Alabaster J.S. FAO UN, Butterworths, London, 1985. P. 3–9.

340. Zelinka M., Marvan P. Zur Präzisierung der biologischen Klassifi kation der Reinheit fl iessender Gewässer. *Archiv für Hydrobiologie*. 1961. Vol. 57. P. 389–407.

341. Zhukava H.A. Primary production and producers in Naroch lakes Ecosystem: from eutrophication to benthification. *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. 38–41.

342. Zohary T., Ostrovsky I. Ecological impacts of excessive water level fluctuations in stratified freshwater lakes. *Inland Waters*. 2011. Vol. 1. P. 47–59.

343. Zubrycki T. Hydrologiczne regime Polskiego Polesia. *Przegląd geograficzny*. 1934–1935. T. XIV.

ДОДАТКИ

Додаток А. Карти-схеми досліджуваних водойм басейну Дніпра

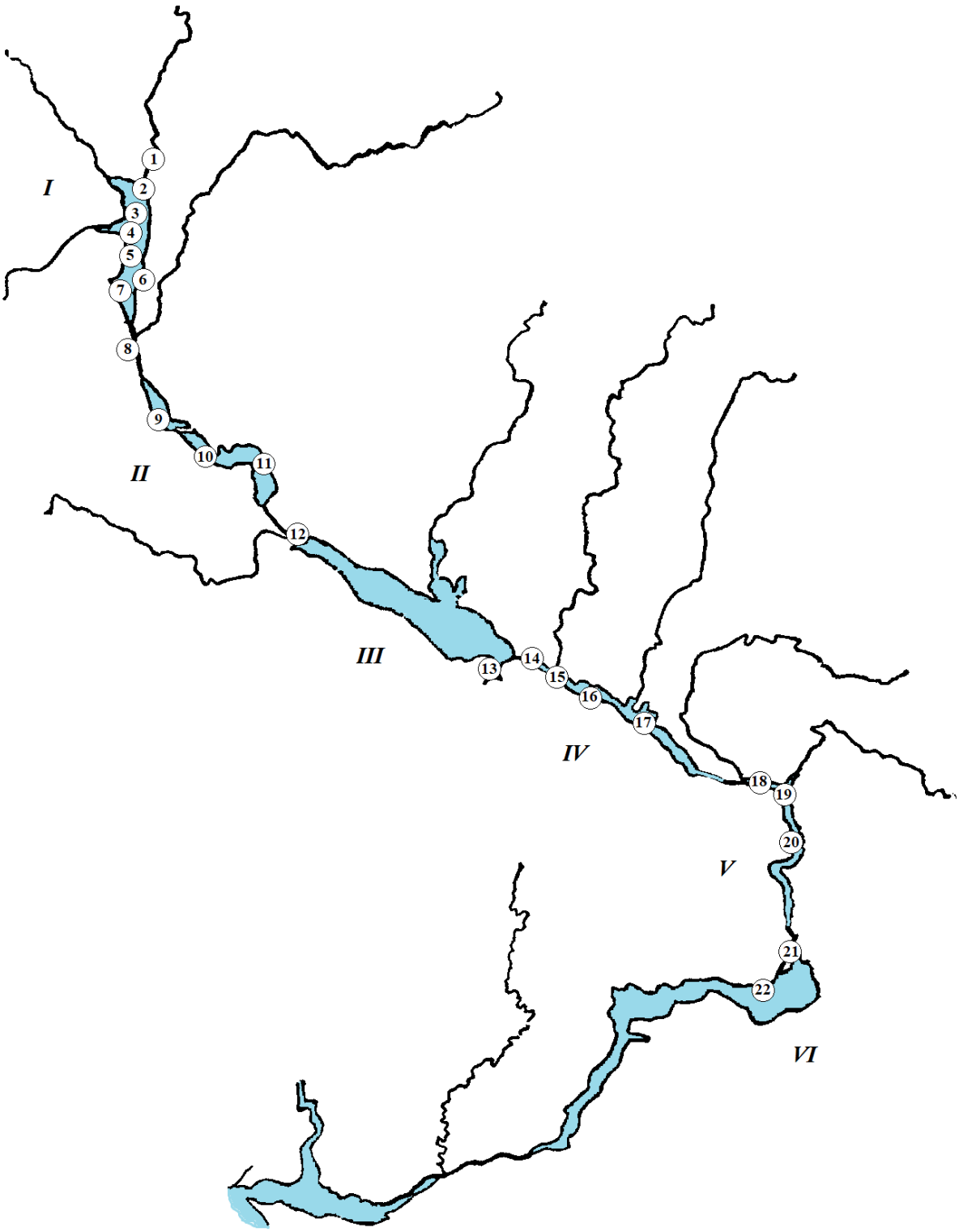


Рис. А.1. Карта–схема водосховищ Дніпровського каскаду[1] зі станціями відбору проб: *I* – Київське, *II* – Канівське, *III* – Кременчуцьке, *IV* – Кам'янське, *V* – Дніпровське, *VI* – Каховське. Перелік станцій – див. наступний аркуш.

[1] Нижній Дніпро, акваторію НПП «Нижньосульський» Кременчуцького водосховища та Верхню Прип'ять представлено на окремих картах-схемах (рис. А.2, А.3, А.4, А.5).

Станції спостереження на Дніпровському каскаді:

Київське водосховище (I):

1 – травез с. Нижні Жари, 2 – траверз с. Теремці, 3 – траверз о. Домонтово, 4 – траверз с. Страхолісся, 5 – траверз с. Толокунь, 6 – траверз с. Ровжі, 7 – траверз с. Глібівка;

Канівське водосховище (II):

8 – у межах м. Києва, 9 – нижче м. Українка, 10 – траверз м. Ржищів, 11 – на вході в Переяславську затоку;

Кременчуцьке водосховище (III):

12 – траверз Ольшанських мілководь, 13 – на вході в Цибульницьку затоку;

Кам'янське водосховище (IV):

14 – у межах м. Кременчуг, 15 – в районі впадіння р. Псел, 16 – траверз с. Дериївка, 17 – траверз с. Бородаївка;

Дніпровське водосховище (V):

18 – нижче впадіння р. Коноплянки, 19 – у межах м. Дніпро на траверзі Самарської затоки, 20 – траверз с. Олексіївка;

Каховське водосховище (VI):

21 – траверз с. Кушугум, 22 – траверз с. Біленьке.

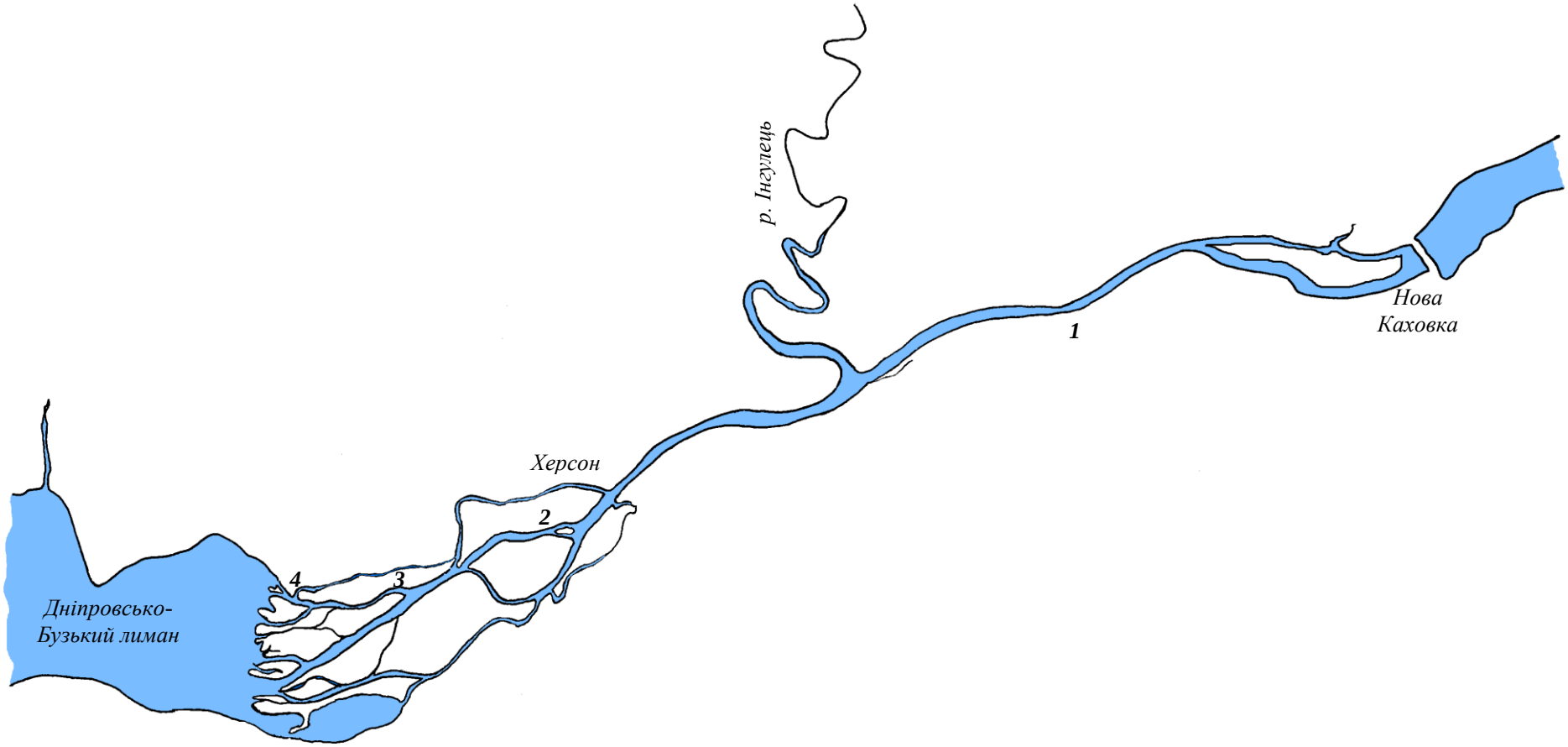


Рис. А.2. Карта-схема Нижнього Дніпра зі станціями спостережень: 1 – пригирлова ділянка річки вище м. Херсона в межах с. Іванівка; 2 – пригирлова ділянка річки в межах м. Херсона (Гідропарк); 3 – гирлова ділянка – рукав Рвач нижче м. Херсона; 4 – гирлова ділянка – рукав Рвач у межах с. Касперівка [120].

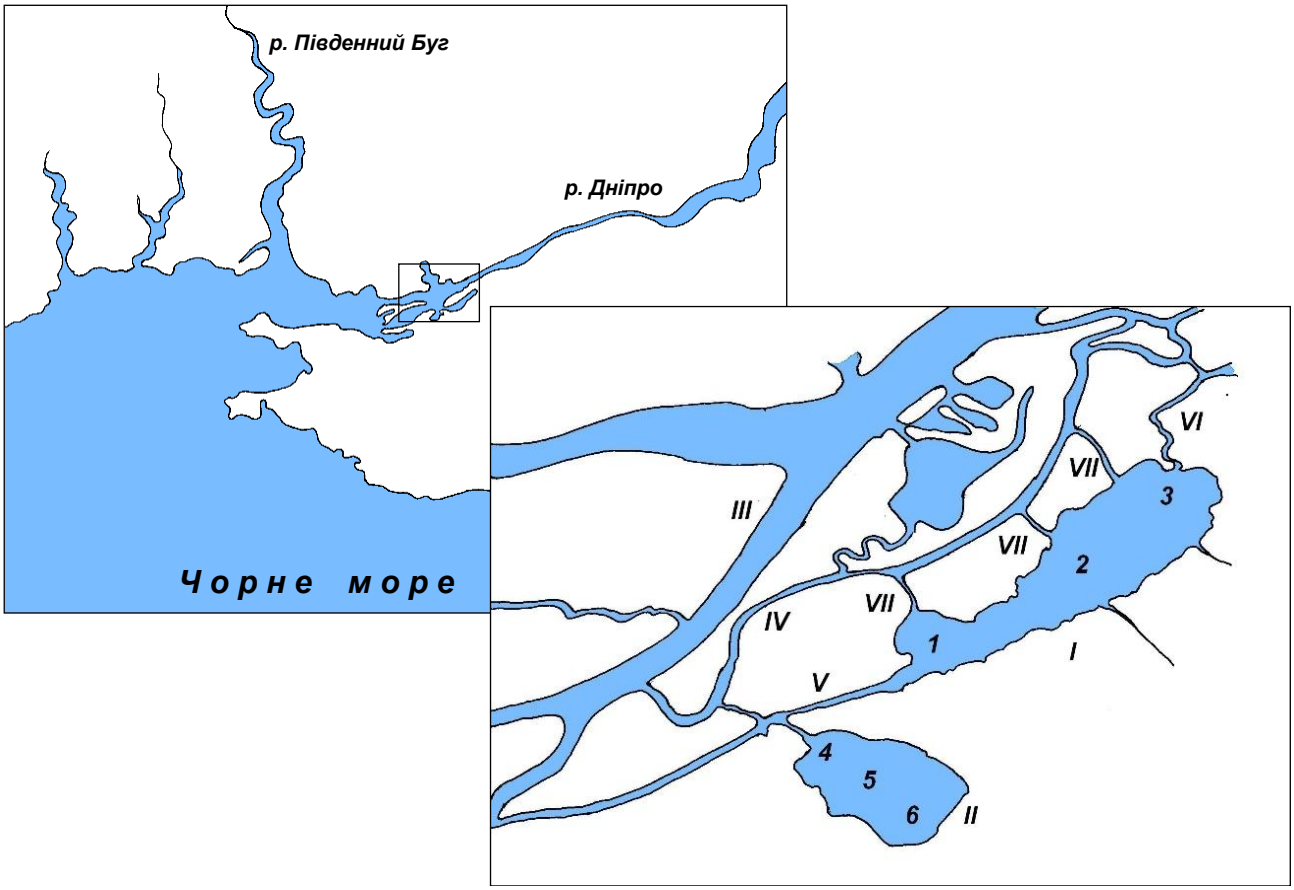


Рис. А.3. Карта-схема Кардашинського лиману (*I* – підсистема лиману, *II* – підсистема піщаного кар’єра) Дніпровсько-Бузької естуарної області: *III* – Нижній Дніпро, *IV* – р. Конка, V – р. Чайка, *VI* – єрик Чайка, *VII* – інші єрики; *1–6* – станції відбору проб [119].

Рис. А.4. Карта-схема Верхньої Прип’яті із русловими та заплавними озерами: 1 – р. Прип’ять вище оз. Люб’язь, 2 – р. Коростинка вище оз. Люб’язь, 3 – оз. Люб’язь, 4 – р. Прип’ять нижче оз. Люб’язь, 5 – р. Стохід вище впадіння в р. Прип’ять, 6 – р. Прип’ять вище оз. Нобель, 7 – оз. Нобель, 8 – оз. Омит.

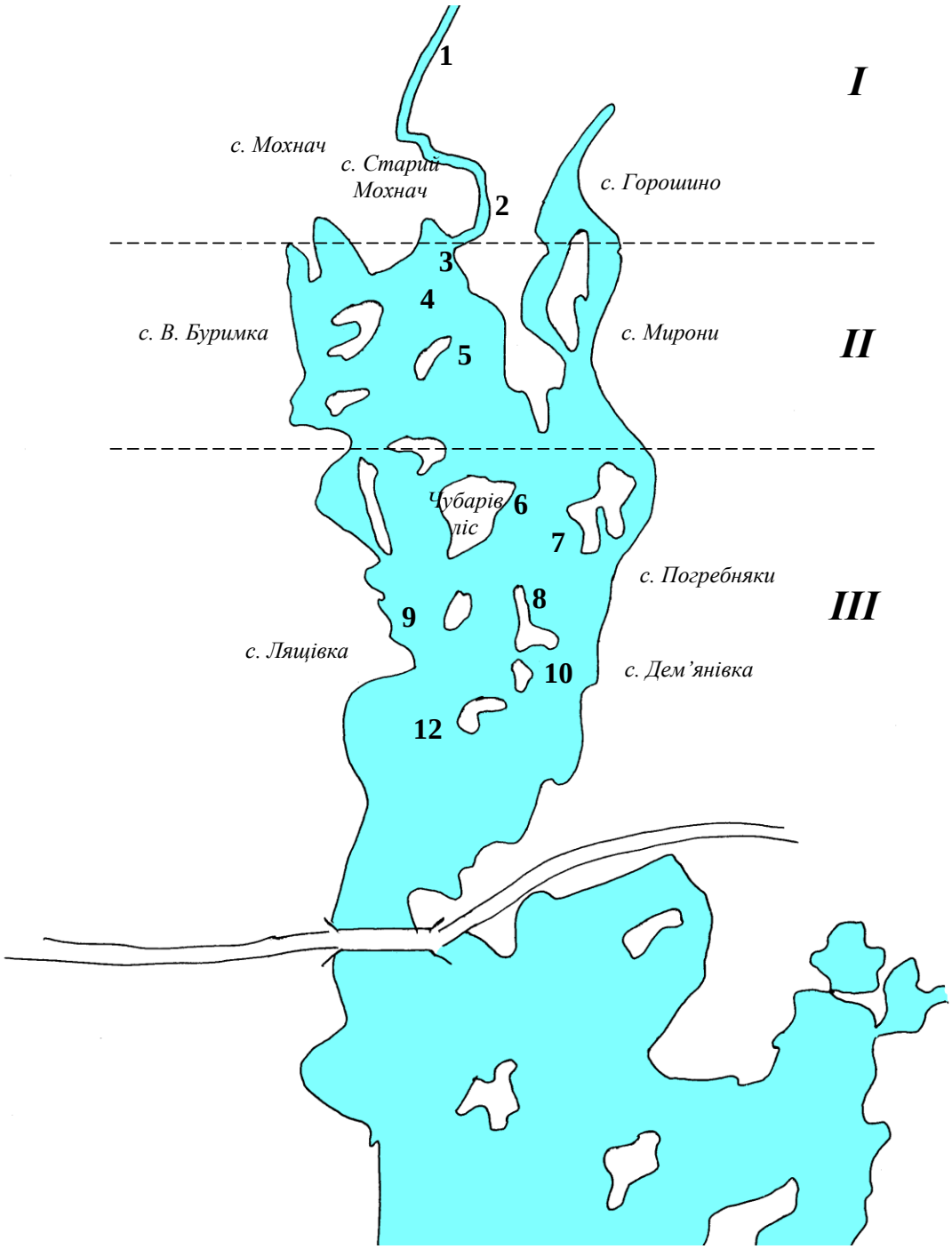


Рис. А.5. Карта-схема акваторії НПП «Нижньосульський» [155]: *I* – річкова ділянка, *II* – річково-озерна ділянка, *III* – озерно-острівна ділянка; станції спостереження: 1 – вище с. Горошино, 2 – траверз с. Горошино, 3 – траверз с. Старий Мохнач, 4 – траверз с. Мохнач, 5 – траверз с. В. Буримка і с. Мирони, 6 – урочище Чубарів ліс, 7 – траверз с. Погребняки, 8 – острів Високий, 9 – траверз с. Лящівка, 10 – траверз с. Дем'янівка, 11 – травез насосної станції.

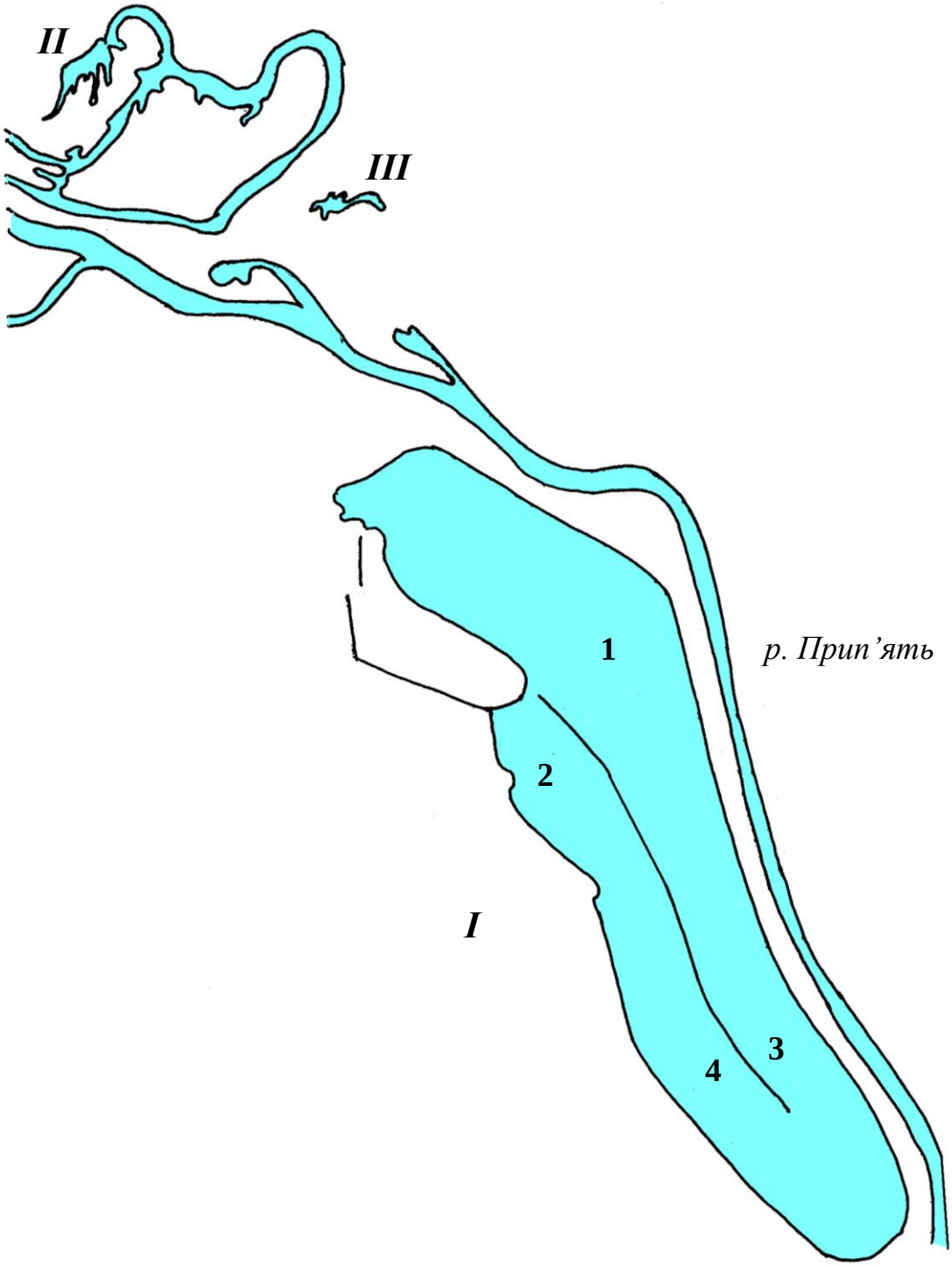


Рис. А.6. Карта-схема ВО ЧАЕС та озер зони відчуження [29]: I – ВО ЧАЕС (1 – північно-східна частина, 2 – північно-західна частина, 3 – південно-східна частина, 4 – південно-західна частина), II – озеро Глибоке, III – озеро Далеке.

Додаток Б. Список видів Bacillariophyta, знайдених у фітоепіфітоні водосховищ Дніпровського каскаду і Нижнього Дніпра в останні роки (2016–2018) із зазначенням нових видів для флори України [198, 302]

№	Таксони	Водні екосистеми						
		1	2	3	4	5	6	7
	COSCINODISCOPHYCEAE							
	Melosirales **Melosiraceae**							
1	*Melosira varians* Agardh	IV	III	I-IV	IV	III-IV	IV	II-IV
	Aulacoseirales **Aulacoseiracea**							
2	*Aulacoseira ambigua* (Grunow) Simonsen	I	-	-	V	-	V	-
3	*A. granulata* (Ehrenberg) Simonsen	-	-	IV	IV	II-III	IV	II
4	*A. islandica* (O.Müller) Simonsen	-	-	I	I	I	-	-
	MEDIOPHYCEAE **Thallasiosirales** **Thalassiosiraceae**							
5	*Thalassiosira duostra* Pienaar	-	-	-	I	I	I	-
	Stephanodiscales **Stephanodiscaceae**							
6	*Cyclostephanos dubius* (Frinn) Round	I	-	-	I	I	-	I
7	*Cyclotella meneghiniana* Kützing	I	-	I-III	III	I	I	I
8	*C. meduanue* Germain	-	I	-	-	-	-	-
9	*Stephanodiscus hantzschii* Grunow	-	-	I	I-III	I-III	IV	-
10	*S. neoastrraea* Hákansson et Hickel emend. Casper, Scheffler et Augsten	-	-	I	I	I	I	I
11	*S. minutulus* (Kützing) Cleve et Möller	-	-	-	I	I	-	-
	BACILLARIOPHYCEAE							
	Fragilariales **Fragilariaceae**							
12	*Fragilaria bidens* Heiberg	-	-	-	I	I	-	-
13	*F. crotonensis* Kitton	I	-	V	V	-	-	-
14	*F. mesolepta* Rabenhorst	I	-	I	-	-	I	I
15	*F. parasitica* var. *subconstricta* Grunow	-	-	I	-	-	I	-
16	*F. radians* (Kützing) Lange-Bertalot	I	III	-	-	V	-	II-IV
17	*F. vaucheriae* (Kützing) Detersen	I	-	I-III	III	VI	VI	III
18	*Punctastriata ovalis* Williams et Round	-	-	-	-	-	I	-
	Staurosiraceae							
19	*Opephora olsenii* Möller	-	I	-	-	-	-	-

Продовження Додатку Б

№	Таксони	Водні екосистеми						
		1	2	3	4	5	6	7
20	*Pseudostaurosira brevistriata* (Grunow) Williams et Round	I	III	III	-	V	-	II
21	*Staurosira binodis* (Ehrenberg) Lange-Bertalot	-	I	-	I	I	I	I
22	*S. construens* Ehrenberg	-	IV	-	V	VI	VI	IV
23	*S. elliptica* (Schumann) Williams et Round	-	I	-	-	I	I	IV
24	*S. venter* (Ehrenberg) Cleve et Möller	-	-	-	I	-	-	I
25	*Staurosirella pinnata* (Ehrenberg) Williams et Round	-	-	-	-	I	I	I
	Tabellariales **Tabellariaceae**							
26	*Diatoma vulgaris* Bory	I	-	I	II-IV	-	-	III
	Licmophorales **Ulnariaceae**							
27	*Ctenophora pulchella* (Ralfs ex Kützing) D.H.Williams et Round	-	II	-	IV	III	-	-
28	*Tabularia fasciculata* (Agardh) D.M.Williams et Round	-	-	-	-	-	I	I
29	*Ulnaria acus* (Kützing) Aboal	I-III	I	I-III	II	I	I	II
30	*U. species*	I	-	-	-	-	-	-
31	*U. ulna* (Nitzsch) Compère	-	I	II-III	IV	IV	-	III
	Eunotiales **Eunotiaceae**							
32	*Eunotia arcus* Ehrenberg	III	-	-	-	-	-	-
	Mastogloiales **Mastogloiaceae**							
33	*Aneumastus apiculatus* (Oestrup) Lange-Bertalot	-	I	-	-	-	-	I
34	*A. rostratus* (Hustedt) Lange-Bertalot	-	-	-	-	-	-	I
35	*A. species*	-	-	-	-	I	-	-
36	*A. stroesei* (Oestrup) D.G.Mann et Stickle	-	-	I	-	-	-	-
37	*A. tusculus* (Ehrenberg) Mann et Stickle	I	I	I	-	-	-	-
	Cymbellales **Rhoicospheniaceae**							
38	*Rhoicosphenia abbreviata* (C.Agardh) Lange-Bertalot	IV	II	III-IV	III	-	-	III
	Cymbellaceae							
39	*Cymbella cymbiformis* Agardh	-	-	II	-	IV-V	-	II-III
40	*C. excisa* var. *procera* Krammer	-	-	I	-	I	-	-
41	*C. lange-bertalotii* Krammer	-	-	-	-	-	-	I
42	*C. lanceolata* (Agardh) Agardh	III-IV	III	III-IV	IV	-	V	II-III
43	**C. neogena* (Grunow) Krammer	-	-	I	-	-	-	-
44	*C. proxima* Reimer	I	-	I-III	I	-	IV	III
45	*C. species*	-	-	I	-	-	-	I
46	*C. subcistula* Krammer	I	-	-	-	IV	I	-

Продовження Додатку Б

№	Таксони	Водні екосистеми						
		1	2	3	4	5	6	7
47	**C.* cf. *subhimalaspera* Jütter et Vande Vijver	-	-	-	-	-	I	I
48	*C. tumida* Van Heurck	III	II	II-III	IV	IV	IV	III
49	*C. turgidula* Grunow	-	-	-	-	-	-	I
50	*Geissleria decussis* (Oestrup) Lange-Bertalot et Metzeltin	I	-	I	I	-	-	I
51	*Paraplaconeis placentula* (Ehrenberg) Kulikovskiy et Lange-Bertalot	I	I	I	-	-	-	-
	Gomphonemataceae							
52	*Encyonema auerswaldii* Rabenhorst	III-V	-	I	-	I	-	IV
53	*E. caespitosum* Kützing var. *cespitosum*	-	-	-	IV	V	-	III-IV
54	**E. caespitosum* var. *maxima* Krammer	I	-	-	-	-	-	I
55	**E. perelginense* Krammer	-	I	-	-	-	-	-
56	*E. prostratum* (Berkeley) Kützing	-	III	V	I	-	-	-
57	*E. silesiacum* (Bleisch) D.G.Mann	I	-	III	-	-	-	-
58	*Placoneis gastrum* (Ehrenberg) Mereschkowsky	-	-	I	-	-	-	I
59	*P. pseudanglica* (Lange-Bertalot) Cox	-	I	I	I	-	-	-
60	*Gomphonema acuminatum* Ehrenberg	-	I	II-V	I-IV	I	I	I
61	*G. affine* Kützing	-	I	I	-	-	-	-
62	*G. augur* Ehrenberg var. *augur*	II	I	I	I-III	-	-	I
63	*G.* cf. *angustisticephalum* Reichardt et Lange-Bertalot	-	-	-	-	-	I	-
64	*G. gracile* Ehrenberg	I	I	-	-	I	-	I
65	*G. italica* Kützing	III	I	I	IV	IV-V	V	-
66	**G. pala* Reichardt	-	-	-	-	-	I	-
67	*G. parvulum* (Kützing) Kützing	I	-	II-IV	III	I	IV	I-III
68	*G. species* 1	I	I	I	-	-	-	-
69	*G. species* 2	I	I	I	-	-	-	-
70	**G. supertergestinum* Reichardt	-	I	I	-	-	-	-
71	*G. tergestinum* Fricke	-	-	-	-	-	-	I
72	*G. truncatum* Ehrenberg	-	III	III	-	-	-	-
	Cymbellales incertae sedis							
73	*Gomphoneis olivaceum* (Hornemann) Brébisson	-	-	I-III	III-IV	I	-	III
	Cocconeidales **Cocconeidaceae**							
74	*Cocconeis pediculus* Ehrenberg	IV	IV	III-IV	IV	IV	IV	IV
75	*C. placentula* Ehrenberg var. *placentula*	I	-	-	-	-	-	-
76	*C. placentula* var. *euglypta* (Ehrenberg) Grunow	I	I	I	I	I	I	I
77	*C. placentula* var. *lineata* (Ehrenberg) V.Heurck	IV	IV	III-IV	IV	IV	IV	IV
	Achnanthidiaceae							
78	*Achnanthidium biasolettiana* (Grunow) Lange-Bertalot	I	-	I	-	I-IV	I	I
79	*A. helveticum* (Hustedt) Monnier, Lange-Bertalot et Ector	-	I	-	-	-	-	-

Продовження Додатку Б

№	Таксони	Водні екосистеми						
		1	2	3	4	5	6	7
80	**A. jackii* Rabenhorst	-	-	-	-	-	-	III
81	*Planothidium dubium* (Grunow) Round et Bukhtiyarova	-	-	I	-	-	-	-
82	*P. frequentissimum* (Lange-Bertalot) Lange-Bertalot	-	-	-	I	-	-	-
83	*P. lanceolatum* (Brébisson) Lange-Bertalot	-	-	-	I	-	-	-
84	*P. rostratum* (Destrup) Lange-Bertalot	-	I	-	-	-	-	-
85	*Rhossithidium pusillum* (Grunow) Round et Bukhtiyarova	-	-	I	-	-	-	I
	Naviculales							
	Diadesmidaceae							
86	*Diadesmis confervacea* Kützing	-	-	-	I	-	-	I
	Amphipleuraceae							
87	*Frustulia crassinervia* (Brébissonu) Lange-Bertalot et Krammer	I	-	-	-	-	-	I
88	*Halamphora acutiuscula* (Kützing) Levkov	-	-	I	-	I	I	-
89	**H.* cf. *subholsatica* (Krammer) Levkov	-	-	I	-	I	-	I
90	**H. thermalis* (Hustedt) Levkov	-	-	-	-	-	-	I
91	*H. veneta* (Kützing) Levkov	-	III	-	IV	IV	-	I
	Sellaphoraceae							
92	*Eolimna minima* (Grunow) Lange-Bertalot	-	-	I	-	I	I	-
93	*Sellaphora bacillum* (Ehrenberg) D.G.Mann	-	-	I	-	-	-	-
94	*S. seminulum* (Grunow) D.G.Mann	-	-	-	-	-	-	I
	Pinnulariaceae							
95	*Pinnularia brebissonii* (Kützing) Rabenhorst	-	-	-	-	-	-	I
	Naviculaceae							
96	*Navicula antonii* Langwe-Bertalot	I	-	III-V	IV	I-V	-	III-IV
97	*N. capitatoradiata* Germain	I	-	-	I	I	I	I
98	**N. catalanogermanica* Lange-Bertalot	-	-	I	-	-	I	-
99	*N. densilineolata* (Lange-Bertalot) Lange-Bertalot	-	-	-	I	-	-	-
100	*N. menisculus* Schumann	-	-	-	-	-	I	-
101	*N. moskalii* Metzeltin, Witzkowskiy et Lange-Bertalot	-	I	-	-	-	-	-
102	*N. oppugnata* Hustedt	-	-	I	-	-	I	-
103	*N. pseudolanceolata* Lange-Bertalot	I	I	-	-	-	-	-
104	*N. radiosa* Kützing	I-II	-	-	-	-	-	I
105	*N. reinhardtii* (Grunow) Grunow	I	I	I	-	-	I	-
106	*N. rhynochotella* Lange-Bertalot	-	-	-	-	-	-	II
107	*N. salinarum* Grunow	I	-	-	-	-	-	-
108	*N. tripunctata* (O.Müller) Bory	III	II	II-V	IV-V	II-V	IV	III-IV
109	*N. upsaliensis* (Grunow) Peragallo	-	I	-	-	-	-	-
110	**N.* cf. *vaneei* Lange-Bertalot	-	-	I	-	-	-	-

Продовження Додатку Б

№	Таксони	Водні екосистеми						
		1	2	3	4	5	6	7
111	**N. vekhovii* Lange-Bertalot et Genkal	-	-	I	-	-	-	-
112	*Gyrosigma strigilis* (W.Smith) Cleve	I	I	-	-	-	I	-
	Thallasiophysales							
	Catenulaceae							
113	*Amphora copulata* (Kützing) Schoemann et Archibald	III	II	III-IV	IV	IV	V	III-IV
114	*A. inariensis* Krammer	-	-	I	-	I	-	IV
115	**A. indistincta* Levkov	-	-	I	-	-	-	-
116	*A.* cf. *minutissima* W.Smith	-	-	-	I	-	-	III
117	**A. micra* Levkov	-	-	-	-	I	-	I
118	*A. ovalis* (Kützing) Kützing	I	-	I	-	-	III	III
119	*A. pediculus* (Kützing) Grunow	-	I	-	-	-	I	-
120	*A. species*	-	I	-	-	-	-	-
	Bacillariales							
	Bacillariaceae							
121	*Nitzschia amphibia* Grunow	-	II	I-III	IV	IV	V	III
122	*N. capitellata* Hustedt	-	-	-	I	I	-	-
123	*N. dissipata* var. *media* (Hantzsch) Grunow	-	-	-	-	-	I	III
124	*N. fonticola* Grunow	-	-	I	-	I	I	III-IV
125	*N. inconspicua* Grunow	-	-	-	-	-	-	I
126	*N. intermedia* Hantzsch	I	-	-	-	-	I	-
127	*N. palea* (Kützing) W.Smith	III	-	-	-	-	-	-
128	**N.* cf. *rectirobusta* Lange-Bertalot	-	I	-	-	-	-	-
129	*N. species*	-	I	-	-	-	-	-
130	*N. subtilis* Grunow	-	-	-	-	I	I	-
	Rhopalodiales							
	Rhopalodiaceae							
131	*Epithemia adnata* (Kützing) Brébissonu	-	-	III	-	-	-	-
132	*E. sorex* Kützing	-	III	-	-	III	-	-
133	*E. turgida* var. *granulata* (Ehrenberg) Brun	-	-	-	I	-	-	-
134	*Rhopalodia gibba* (Ehrenberg) O.Müller var. *gibba*	-	-	IV	-	IV	-	-
135	*Rhopalodia parallela* (Grunow) O.Müller	-	-	-	-	I-IV	-	-
	Surirellales							
	Surirellaceae							
136	*Cymatopleura elliptica* (Brébissonn) W.Smith	-	I	-	-	-	-	-
137	*C. solea* (Brébissonn) W.Smith var. *solea*	-	-	-	-	-	II	-
138	*C. solea* var. *apiculata* (W.Smith) Ralfs	I	-	I	-	-	-	-

Примітки:

Водні екосистеми: 1 – Київське водосховище, 2 – Канівське водосховище, 3 – Кременчуцьке водосховище, 4 – Кам'янське водосховище, 5 – Дніпровське водосховище, 6 – Каховське водосховище, 7 – Нижній Дніпро.

* – новий вид для флори України;

I–VI – оцінка кількісного розвитку діатомових водоростей за модифікованою для фітоепіфітону шкалою Вислоуха (див. розділ «Матеріал і методи досліджень») [16]:
I (одинично) – < 1 тис. кл/10 см^2 площі субстрату,
II (зрідка) – 1–10 тис. кл/10 см^2 площі субстрату,
III (не зрідка) – 10–100 тис. кл/10 см^2 площі субстрату,
IV (часто) – 100 тыс. – 1 млн кл/10 см^2 площі субстрату,
V (дуже часто) – 1–10 млн кл/10 см^2 площі субстрату,
VI (у масі) – > 10 млн кл/10 см^2 площі субстрату.

Додаток В. Список опублікованих праць 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 аквaландшафтів. 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.И., **Семенюк Н.Е.**, Рудик-Леуская Н.Я. Аквaландшафтное и биологическое разнообразие Национального природного парка „Нижнесульский", Украина. Монография. Под ред. В.И. Щербака. Киев: Фитосоциоцентр, 2014. 266 с. (*Участь у проведенні натурних досліджень, камеральне 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., Головко 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., **Semenuyk 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., **Semenuyk 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. (*Проведення натурних досліджень, 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 аквaландшафтів Волинського і Рівненського Полісся. *Наукові записки Тернопіль. нац. пед. ун-ту. Сер.: Біологія*. 2010. № 2 (43). С. 552–556. (*Участь у проведенні натурних 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.И., Якушин В.М., **Семенюк Н.Е.** Методологические подходы к изучению биоразнообразия объектов природно-заповедного фонда Украины. *Природа Західного Полісся та прилеглих територій. Розділ ІІ. 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. (*Камеральне опрацювання проб водоростей, участь в узагальненні отриманих 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 отриманих 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 проведенні натурних досліджень, 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 аквaландшафтів 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 аквaландшафтному і біологічному різноманіттю Національного природного парку „Нижньосульський". *Наукові праці НПП „Нижньосульський"*. Оржиця: НПП „Нижньосульський", 2016. Вип. 1. С. 88–102. (*Участь у проведенні натурних 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*: Материалы Междунар. 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 Міжнар. наук.-практ. конф. (Київ, 19–23 трав. 2010). Київ: НТУУ «КПІ», 2010. С. 55–57.
31. Цаплина Е.Н., Майстрова Н.В., **Семенюк Н.Е.** Продукционные характеристики растительных сообществ мелководий Киевского водохранилища. *Современные проблемы гидроэкологии*: Тезисы докладов IV Междунар. конф. (Санкт-Петербург, 11–15 окт. 2010). Санкт-Петербург, 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 Міжнар. 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.И., Майстрова Н.В., **Семенюк Н.Е.** Таксономическое и эколого-географическое разнообразие диатомовых водорослей водоемов и водотоков Верхней Припяти. *Диатомовые водоросли: современное состояние и*

перспективы исследований: Материалы XIII Междунар. конф. альгологов (Борок, 24–29 авг. 2013). Кострома, 2013. С. 100.

34. Клєстов 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 Каньйонового Придністров'я*: Матеріали Першої міжнар. 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 міжнар. 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 вирішення актуальних проблем*: Зб. матеріалів IV наук.-практ. конф. для молодих вчених, присвяченої 100-річчю Національної академії наук 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.