

ЕКОЛОГІЧНА ФІЗІОЛОГІЯ І БІОХІМІЯ ВОДНИХ РОСЛИН

УДК 574.583 (28) + 581.526.325

В.О. МЕДВЕДЬ, к. б. н., наук. співроб., ст. наук. співроб.,
Інститут гідробіології НАН України,
просп. Володимира Івасюка, 12, Київ, 04210, Україна
e-mail: vika_med@i.ua
ORCID 0000 0001 5737 6576

Г.В. ХАРЧЕНКО, к. б. н., наук. співроб.,
Інститут гідробіології НАН України,
просп. Володимира Івасюка, 12, Київ, 04210, Україна
e-mail: harchenkogallina@gmail.com
ORCID 0000 0002 6102 2129

ПІГМЕНТНІ ПОКАЗНИКИ ФІТОЕПІФІТОНУ РІЧКОВОЇ ДІЛЯНКИ КАНІВСЬКОГО ВОДОСХОВИЩА (УКРАЇНА)

Вивчали вміст фотосинтетичних пігментів (хлорофілу *a*, *b*, *c* і каротиноїдів) в епіфітоні дев'яти видів вищих водних рослин із різних екологічних груп, що вегетують на річковій ділянці Канівського водосховища. Встановлено, що величини зазначених показників змінюються в широких межах. Так, в епіфітоні повітряно-водних рослин концентрація хлорофілу *a* досягала значень 0,9 мкг/г сухої маси рослини-субстрату, в епіфітоні занурених рослин змінювалась від 15,4 до 62,4 мкг/г, а в епіфітоні рослин з плаваючим листям — від 3,1 до 11,0 мкг/г. Середні значення вмісту хлорофілу *b* та *c* в епіфітоні занурених рослин становили відповідно 1,0 та 8,5 мкг/г, тоді як в обростанні рослин з плаваючим листям — 0,5 та 2,1 мкг/г, а повітряно-водних — 0,1 і 0,2 мкг/г. Концентрація каротиноїдів в епіфітоні повітряно-водних рослин становила 0,7 мкгSPU/г сухої маси рослини-субстрату, в епіфітоні занурених рослин змінювалась від 13,2 до 49,3 мкгSPU/г, а в епіфітоні рослин з плаваючим листям знаходилась в межах 2,5—9,5 мкгSPU/г. Виявлено, що вміст хлорофілу *a* та каротиноїдів в фітоепіфітоні вищих водних рослин корелює з його біомасою.

Ключові слова: фітоепіфитон, хлорофіл *a*, *b*, *c*, каротиноїди, Канівське водосховище.

У прісноводних екосистемах первинна органічна речовина утворюється за рахунок фотосинтезу автотрофних організмів. У багатьох водоймах основними первинними продуцентами є планктонні водорості. Однак в оліготрофних прозорих озерах і річках істотний внесок у первинну продукцію вносять мешканці дна (мікрофітобентос), а у водоймах

Ц и т у в а н н я: Медведь В.О., Харченко Г.В. Пігментні показники фітоепіфітону річкової ділянки Канівського водосховища (Україна). *Гідробіол. журн.* 2024. Т. 60. № 2. С. 64—78.

з розвиненою літоральною зоною — водорості, що розвиваються в обростанні вищих водних рослин (ВВР) [43].

Водорості перифітону багаторазово відновлюють свою біомасу протягом вегетаційного періоду. Швидкість репродукування різних видів залежить від їхніх розмірів та інших морфологічних характеристик [23].

Водорості обростань ВВР — епіфіти [3] або епіфітон [13] є важливою складовою автотрофної ланки водойм [6]. Вони формують понад 80 % новоутворених органічних речовин [24] і, поряд з фітопланктоном [35], є важливими первинними продуцентами в прісноводних екосистемах [15, 26].

Приуроченість до субстрату робить фітоперифітон чутливим біоіндикатором змін у навколишньому середовищі. Це альгоугруповання є інтегральним показником поточного стану водного середовища [6, 31, 32, 37]. Водорості епіфітону беруть активну участь у процесах самоочищення водойм [29]. Епіфітам належить центральна роль в обмінних процесах речовини і енергії між літоральною і пелагіальною зонами водойм. Швидкість цих процесів залежить від видового складу епіфітону [23]. Інформація про фізіологічні характеристики фітоепіфітону, зокрема про рівень його розвитку, функціональний стан і продуктивність, дозволяє робити висновки про екологічне благополуччя водного об'єкту та рівень його евтрофікації [5, 17].

На різних видах макрофітів нерідко вегетують одні й ті ж самі види водоростей [16]. Деякі автори вважають, що головним чинником, який визначає видове розмаїття та чисельність водоростей в обростанні деяких видів занурених рослин, є ступінь розчленованості їхньої поверхні [38]. Вищі водні рослини не є простим механічним субстратом для епіфітів, оскільки виділяють у водне середовище органічні речовини, які впливають на розвиток водоростей, причому кількість екзометаболітів залежить від видових особливостей макрофітів [9, 21, 22, 45].

Відомо, що пігменти водоростей розділяють на дві основні групи: зелені — хлорофіли *a*, *b* і *c* та жовті — каротиноїди. Якісний склад пігментів неоднаковий у представників різних систематичних відділів водоростей [4, 20]. Так, зокрема, хлорофіл *a* міститься у клітинах водоростей усіх відділів, тоді як хлорофіл *b* виявлений тільки у зелених, еугленових та харових водоростях, хлорофіл *c* — у криптофітових, динофітових, золотистих, жовтозелених, діатомових і бурих, хлорофіл *d* — у червоних, хлорофіл *e* — у жовтозелених водоростях. Крім того, у представників відділів Cyanophyta, Cryptophyta і Rhodophyta знайдені такі додаткові пігменти, як фікобіліни.

У науковій літературі наявні численні відомості щодо видового складу фітоепіфітону та особливостей його розвитку на ВВР різних екологічних груп [18, 19, 27, 28, 30, 33, 46]. У той же час відомості щодо вмісту фотосинтетичних пігментів та їхнього зв'язку з кількісними характеристиками фітоепіфітону є досить обмеженими [12, 23, 36, 42, 43].

Метою даної роботи було визначення вмісту фотосинтетичних пігментів в епіфітоні ВВР різних екологічних груп, що вегетують в основному руслі річкової ділянки Канівського водосховища.

Матеріал і методика досліджень

Дослідження проводили в липні 2020 р. на річковій ділянці Канівського водосховища нижче затоки Собаче Гирло.

Відбір проб фітоепіфітону проводили з дев'яти видів ВВР, що відносяться до трьох екологічних груп, а саме: повітряно-водних (*Typha angustifolia* L. — рогіз вузьколистий), занурених (*Ceratophyllum demersum* L. — кушир занурений, *Elodea canadensis* Michx. — елодея канадська, *Myriophyllum spicatum* L. — водопериця колосиста, *Potamogeton pectinatus* L. — рдесник гребінчастий, *P. perfoliatus* L. — рдесник пронизанолистий і *P. crispus* L. — рдесник кучерявий) та з плаваючим листям (*Nuphar lutea* L. — глечики жовті і *Trapa natans* L. — водяний горіх плаваючий).

Проби фітоепіфітону відбирали з використанням методів, загальноприйнятих у практиці гідробіологічних досліджень [13, 20].

До складу домінантів відносили види, частка яких у загальній біомасі фітоепіфітону в пробі складала ≥ 10 %. Частоту домінування і трапляння видів визначали, як відношення кількості проб, де вид домінував або траплявся, до загальної кількості відібраних проб. З кожної рослини відбирали по дві проби епіфітону, змиваючи обростання спеціальною щіточкою у посудину об'ємом 100 см³. Одну частину проби (об'ємом 50 см³) використовували для оцінки вмісту фотосинтетичних пігментів (її фільтрували через мембранні фільтри Синпор 0,85 мкм). Другу частину проби (об'ємом 50 см³) використовували для камерального опрацювання (фіксували 40 %-м розчином формальдегіду з кінцевою концентрацією 4 %). Кількість клітин фітоепіфітону визначали за допомогою камери Нажотта (0,02 см³), а біомасу встановлювали стереометричним методом [20]. Чисельність (N) та біомасу (B) водоростей епіфітону розраховували на 1 г повітряно-сухої маси рослини-субстрату і виражали відповідно у млн. кл/г і мг/г. Латинські назви водоростей наведені відповідно до [14].

Вміст фотосинтетичних пігментів хлорофілу a , b , c та каротиноїдів у епіфітоні визначали стандартним спектрофотометричним методом з використанням відповідних рівнянь [25, 44] і розраховували на 1 г повітряно-сухої маси рослини-субстрату та виражали відповідно у мкг/г і мкгSPU/г.

Відносну частку кожного пігменту ($C_{\text{хл}a}$, %, $C_{\text{хл}b}$, %, $C_{\text{хл}c}$, %) розраховували виходячи із загальної кількості зелених пігментів та вмісту хлорофілів a , b і c в кожній пробі епіфітону. Паралельно розраховували внесок (%) кожного відділу водоростей у загальну біомасу фітоепіфітону.

Вміст продуктів розпаду хлорофілу a (феопігментів) оцінювали за допомогою рівнянь Лоренцена [39]. Їхню частку ($C_{\text{фео}a}$, %) розраховували від суми з «чистим» хлорофілом a в кожній пробі епіфітону.

Відносний вміст хлорофілу *a* (C_{chl}/V) $\times 100$ розраховували з використанням значень біомаси фітоепіфітону та вмісту хлорофілу *a* в кожній пробі епіфітону.

Для отримання узагальнюючих характеристик результатів досліджень розраховували їхні середні значення (\bar{x}) і стандартну похибку (SE) та виражали як $\bar{x} \pm SE$. Статистичне опрацювання отриманих даних проведено за допомогою програми *MS Excel* 2010.

Спрямованість зв'язку (позитивний, негативний) між спектральними пігментними характеристиками фітоепіфітону та часткою певного відділу водоростей у їхній загальній біомасі оцінювали за допомогою кореляційного аналізу [7].

Результати досліджень та їх обговорення

Характеристика епіфітону досліджуваних ВВР. В обростанні досліджених макрофітів виявлено 31 вид водоростей, що відносяться до чотирьох відділів (Cyanoprokaryota, Chlorophyta, Bacillariophyta і Streptophyta). Проведені дослідження засвідчили, що обстежені рослини на станції відбору проб відрізнялися за видовим багатством водоростей епіфітону. Найбільше їхніх видів (19) виявлено в обростанні *M. spicatum*, а найменше (7) — в епіфітоні *N. lutea*. Середня кількість видів становила 13.

Основу видового багатства фітоепіфітону склали Bacillariophyta (75,0—94,7 % загальної кількості видів), тоді як частка інших відділів водоростей була значно меншою, а саме: Chlorophyta — 7,1—18,7 %, Cyanoprokaryota — 8,3 % і Streptophyta — 8,3—18,2 % (рис. 1).

Представники Bacillariophyta виявлені в обростанні усіх досліджуваних видів ВВР, Chlorophyta — в епіфітоні семи видів макрофітів (*M. spicatum*, *C. demersum*, *P. pectinatus*, *P. perfoliatus*, *P. crispus*, *T. natans* та *N. lutea*), Streptophyta — в обростанні трьох видів рослин (*T. angustifolia*, *E. canadensis* та *N. lutea*), а Cyanoprokaryota — лише на *T. angustifolia*.

Найбільшою частотою трапляння (89—100 %) характеризувалися такі види, як *Cocconeis placentula* Ehrenb., *Symbella cistula* (Hemp) Grun., *Encyonema caespitosum* Kütz., *Melosira varians* C. Agardh, *Navicula tripunctata* (O. Müll.) Vory і *Rhoicosphenia abbreviata* (C. Agardh) Lange-Bert.

Досліджувані види ВВР також помітно відрізнялись і за кількісними показниками розвитку фітоепіфітону (табл. 1). Так, зокрема, його чисельність коливалась від 0,037 до 6,430 млн. кл/г, а біомаса змінювалась від 0,13 до 16,20 мг/г. Найменші величини зазначених показників були характерні для епіфітону *T. angustifolia*, а найбільші — для обростання *E. canadensis*.

За чисельністю та біомасою, як і за кількістю видів, переважали діатомові водорості (див. рис. 1). Їхній внесок у загальну кількість клітин і біомасу в середньому становив 86,7 та 85,9 %. Відповідні частки стрептофітових водоростей склали 33,4 і 38,3 %, зелених — 2,1 і 0,6 % і синьо-зелених — 6,5 і 7,5 %.

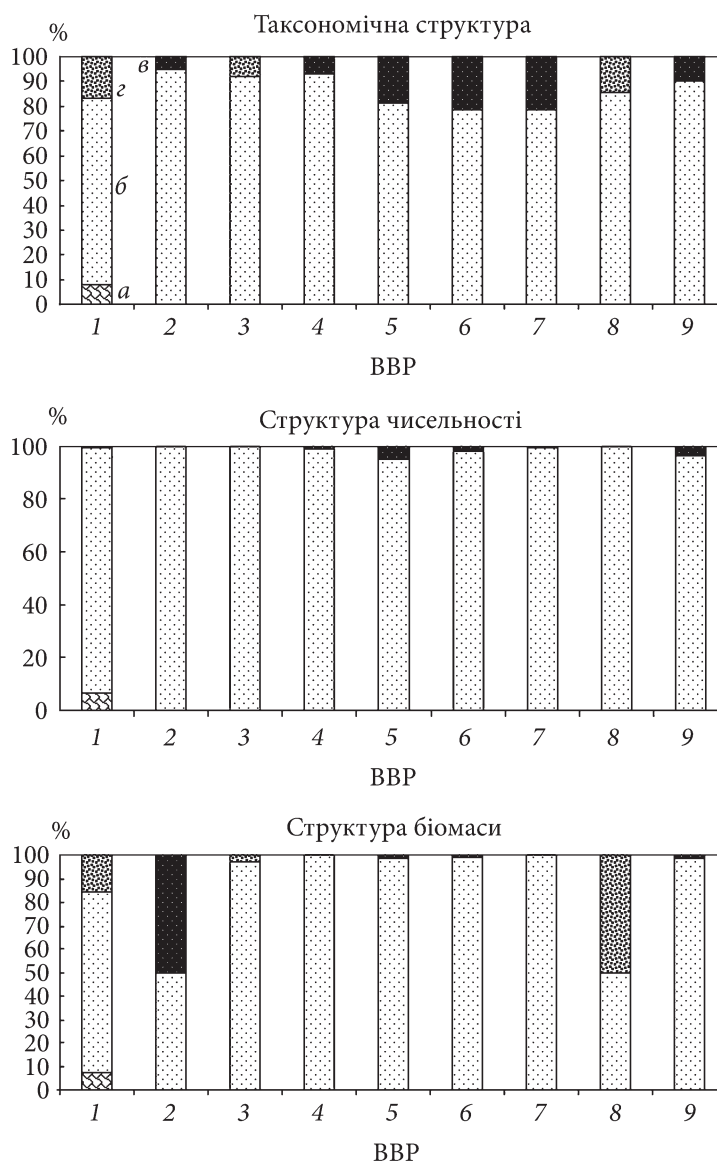


Рис. 1. Структура фітоепіфітону досліджуваних видів ВРР: а — Cyanoprokaryota; б — Bacillariophyta; в — Chlorophyta; г — Streptophyta. Тут і на рис. 2—5: 1 — *T. angustifolia*; 2 — *M. spicatum*; 3 — *E. canadensis*; 4 — *C. demersum*; 5 — *P. pectinatus*; 6 — *P. crispus*; 7 — *P. perfoliatus*; 8 — *T. natans*; 9 — *N. lutea*

Проведені дослідження свідчать про те, що кількісні показники розвитку водоростей епіфітону істотно відрізняються на ВРР різних екологічних груп (див. табл. 1). Так, в обростанні повітряно-водних рослин чисельність клітин була на рівні 0,037 млн. кл/г, біомаса — 0,13 мг/г, а кількість видів — 12. На рослинах з плаваючим листям чисельність фітоепіфітону змінювалась від 0,092 до 0,934 млн. кл/г, біомаса — від 0,25 до

2,31 мг/г, а кількість видів — від 7 до 10. Найбільші кількісні показники розвитку фітоепіфітону зареєстровані для занурених рослин, де чисельність водоростей коливалась у межах 1,273—6,430 млн. кл/г, біомаса — 3,10—16,20 мг/г, а кількість видів — 12—19. Середні значення кількісних показників розвитку водоростей епіфітону занурених рослин були помітно вищими, ніж для рослин інших екологічних груп. Так, середня чисельність фітоепіфітону на занурених рослинах становила 4,070 млн. кл/г, біомаса — 9,6 мг/г, кількість видів — 14, тоді як на рослинах з плаваючим листям та на повітряно-водних — відповідно 0,513 і 0,037 млн. кл/г, 1,28 і 0,13 мг/г та 8 і 12 видів. Отримані дані узгоджуються з висновками інших дослідників [12, 30]. Відмінності у розвитку водоростей епіфітону різних екологічних груп ВВР, на думку деяких дослідників [38], обумовлені особливостями морфологічної будови рослини-субстрату.

До складу домінуючого комплексу фітоепіфітону входило чотири види Bacillariophyta. На рослинах усіх екологічних груп домінував *Cocconeis placentula*, що узгоджується з даними інших дослідників [30]. Частота його домінування досягала 100 %, а внесок у загальну біомасу знаходився в межах від 18,6 до 84,9 %. На повітряно-водних рослинах до складу домінуючого комплексу епіфітону також входили *Encyonema caespitosum*, на занурених — *Rhoicosphenia abbreviata*, *Melosira varians* та *Encyonema caespitosum*, а на рослинах з плаваючим листям — *Melosira varians*. Частота їхнього домінування була дещо нижчою: *Melosira varians* — 33 %, *Encyonema caespitosum* — 44 %, а *Rhoicosphenia abbreviata* — 11 %, а їхній внесок у загальну біомасу складав відповідно 10,9—30,7, 10,4—39,6 та 11,9 %.

Таблиця 1

Кількісні показники фітоепіфітону на досліджуваній станції Канівського водосховища

ВВР	Чисельність, млн. кл/г	Біомаса, мг/г
Повітряно-водні рослини		
<i>Typha angustifolia</i>	0,037±0,002	0,13±0,19
Занурені рослини		
<i>Myriophyllum spicatum</i>	4,194±0,210	7,64±0,63
<i>Elodea canadensis</i>	6,430±0,322	16,20±0,19
<i>Ceratophyllum demersum</i>	3,309±0,165	8,10±0,67
<i>Potamogeton pectinatus</i>	5,561±0,278	14,35±1,26
<i>Potamogeton crispus</i>	3,654±0,183	8,27±0,45
<i>Potamogeton perfoliatus</i>	1,273±0,064	3,10±1,32
Рослини з плаваючим листям		
<i>Trapa natans</i>	0,934±0,047	2,31±1,03
<i>Nuphar lutea</i>	0,092±0,005	0,25±0,04

Відмінності у кількісних показниках розвитку фітоепіфітону, на наш погляд, обумовлені не лише морфологічною структурою рослини-субстрату, але й впливом екзометаболітів ВВР, зокрема фенолкарбонових кислот [22]. Автори наголошують, що вміст зазначених речовин мало залежить від приналежності рослин до певної екологічної групи. При цьому аелопатичний вплив ВВР на водорості здійснюється не за допомогою окремих речовин, а комплексу низькомолекулярних метаболітів, що життєво та посмертно виділяються макрофітами. Резистентність водоростей до впливу екзометаболітів має свої особливості в еукаріотів і прокаріотів та проявляється при формуванні структури альгоутгруповань [21, 34]. Отже, відсутність представників *Suaurogoyota* у більшості проб епіфітону, ймовірно, обумовлена гальмуючим впливом екзометаболітів ВВР фенольної природи на розвиток синьозелених водоростей.

Характеристика пігментного складу фітоепіфітону. Вміст хлорофілу *a* в обростанні досліджуваних видів рослин коливався від 0,86 до 62,38 мкг/г (табл. 2). Найбільша кількість цього пігменту зареєстрована в епіфітоні *E. canadensis*, а найменша — в епіфітоні *T. angustifolia*.

Отримані результати свідчать про те, що епіфітон ВВР, які відносяться до різних екологічних груп, характеризується різною кількістю фотосинтетичних пігментів. Так, у фітоепіфітоні повітряно-водних рослин середній вміст хлорофілу *a* складав 0,89 мкг/г. В обростанні рослин з плаваючим листям значення цього показника були дещо вищими — 3,39—10,45 мкг/г. Найбільша середня кількість хлорофілу *a* зареєстрована в епіфітоні занурених рослин, де вона змінювалась від 15,89 до 60,86 мкг/г. Подібні закономірності були відмічені й іншими дослідниками [43, 47].

Вміст хлорофілу *b* і *c* також був вищим в обростанні занурених рослин порівняно з епіфітоном рослин інших екологічних груп. Так, наприклад, середні значення вмісту хлорофілу *b* та *c* в епіфітоні занурених рослин становили відповідно 1,64 та 8,48 мкг/г, тоді як для обростань рослин з плаваючим листям — 0,49 та 2,07 мкг/г, а повітряно-водних — 0,09 і 0,21 мкг/г.

Варто зазначити, що загальна кількість зелених пігментів ($C_{\text{хл } a+b+c}$) також була вищою в обростанні занурених рослин (див. табл. 2). Так, сумарний вміст пігментів ($C_{\text{хл } a+b+c}$) в обростанні занурених рослин змінювався від 15,42 до 62,38 мкг/г, тоді як в епіфітоні рослин з плаваючим листям — від 3,13 до 11,03 мкг/г. При цьому середні значення загальної кількості зелених пігментів становили відповідно 41,11 та 9,49 мкг/г, а в епіфітоні повітряно-водних — 1,20 мкг/г.

Аналіз змін відносного вмісту зелених пігментів ($C_{\text{хл } a}$, %, $C_{\text{хл } b}$, %, $C_{\text{хл } c}$, %) засвідчив, що в епіфітоні всіх досліджуваних видів ВВР переважав $C_{\text{хл } a}$. Його кількість змінювалась від 71,85 до 78,21 %, складаючи в середньому 74,80 % (рис. 2).

При цьому епіфітон занурених рослин, порівняно з таким рослин інших екологічних груп, характеризувався більшим середнім значенням вмісту $C_{\text{хл } a}$, %. Для цього обростання він становив 76,87 %, проти 73,85 і 74,50 % відповідно в епіфітоні рослин з плаваючим листям та повітря-

но-водних рослин. Середні значення вмісту $C_{\text{хл } b}$, % при цьому становили 8,21, 2,13 і 4,86, а вмісту $C_{\text{хл } c}$, % — 17,27, 21,00 і 21,29 відповідно в епіфітоні повітряно-водних і занурених рослин та рослин з плаваючим листям. Як бачимо, найвищими значеннями відносного вмісту хлорофілу b характеризувався епіфітон повітряно-водних рослин, а хлорофілу c — занурених рослин та рослин з плаваючим листям.

Відмінності у кількості пігментів, як і кількісних показників розвитку фітоепіфітону, з одного боку, можуть бути обумовлені алелопатичним впливом на водорості екзометаболітів ВВР [10, 21, 45], а з іншого — найімовірніше, пов'язані з різною структурою фітоепіфітону досліджуваних видів ВВР (див. рис 1).

Таблиця 2

Характеристика складу фотосинтетичних пігментів епіфітону на досліджуваних видах ВВР

ВВР	$C_{\text{хл } a+b+c}$	$C_{\text{хл } a}$	$C_{\text{хл } b}$	$C_{\text{хл } c}$	$C_{\text{кар}}$, мкгSPU/г
	мкг/г				
Повітряно-водні рослини					
<i>Typha angustifolia</i>	$\frac{1,13-1,26}{1,20 \pm 0,06}$	$\frac{0,86-0,92}{0,89 \pm 0,006}$	$\frac{0,08-0,11}{0,09 \pm 0,016}$	$\frac{0,19-0,22}{0,21 \pm 0,014}$	$\frac{0,63-0,68}{0,66 \pm 0,02}$
Занурені рослини					
<i>Myriophyllum spicatum</i>	$\frac{51,27-55,17}{53,22 \pm 1,95}$	$\frac{40,19-43,04}{41,62 \pm 0,382}$	$\frac{1,15-1,18}{1,16 \pm 0,015}$	$\frac{9,92-10,94}{10,43 \pm 0,510}$	$\frac{31,53-35,13}{33,33 \pm 1,80}$
<i>Elodea canadensis</i>	$\frac{79,79-84,28}{82,03 \pm 2,25}$	$\frac{59,34-62,38}{60,86 \pm 0,810}$	$\frac{4,35-3,03}{3,69 \pm 0,66}$	$\frac{17,42-17,54}{17,48 \pm 0,058}$	$\frac{51,14-47,81}{49,48 \pm 1,67}$
<i>Ceratophyllum demersum</i>	$\frac{21,63-22,59}{22,11 \pm 0,48}$	$\frac{15,42-16,35}{15,89 \pm 0,405}$	$\frac{1,41-1,42}{1,41 \pm 0,01}$	$\frac{4,79-4,83}{4,81 \pm 0,016}$	$\frac{12,86-13,50}{13,18 \pm 0,32}$
<i>Potamoeton pectinatus</i>	$\frac{35,33-40,59}{37,96 \pm 2,63}$	$\frac{27,00-30,89}{28,95 \pm 0,717}$	$\frac{0,76-1,24}{1,0 \pm 0,24}$	$\frac{7,57-8,45}{8,01 \pm 0,44}$	$\frac{22,21-26,13}{24,17 \pm 1,96}$
<i>Potamoeton crispus</i>	$\frac{27,09-29,10}{28,09 \pm 1,00}$	$\frac{20,00-21,75}{20,87 \pm 0,88}$	$\frac{1,42-1,47}{1,45 \pm 0,29}$	$\frac{5,61-5,93}{5,77 \pm 0,16}$	$\frac{16,39-17,87}{17,13 \pm 0,74}$
<i>Potamoeton perfoliatus</i>	$\frac{23,00-23,56}{23,28 \pm 0,28}$	$\frac{17,51-17,97}{17,74 \pm 0,155}$	$\frac{1,13-1,15}{1,42 \pm 0,01}$	$\frac{4,36-4,44}{4,40 \pm 0,039}$	$\frac{14,76-15,43}{15,09 \pm 0,34}$
В середньому	$41,11 \pm 15,56$	$30,98 \pm 11,77$	$1,64 \pm 0,72$	$8,48 \pm 3,34$	$25,39 \pm 9,43$
Рослини з плаваючим листям					
<i>Trapa natans</i>	$\frac{13,44-15,55}{14,50 \pm 0,24}$	$\frac{9,87-11,03}{10,45 \pm 0,116}$	$\frac{0,71-0,91}{0,81 \pm 0,03}$	$\frac{2,86-3,61}{3,24 \pm 0,018}$	$\frac{8,80-10,16}{9,48 \pm 0,26}$
<i>Nuphar lutea</i>	$\frac{4,23-4,72}{4,47 \pm 0,24}$	$\frac{3,13-3,64}{3,39 \pm 0,013}$	$\frac{0,15-0,21}{0,18 \pm 0,03}$	$\frac{0,89-0,92}{0,90 \pm 0,018}$	$\frac{2,24-2,77}{2,51 \pm 0,26}$
В середньому	$9,49 \pm 4,14$	$6,91 \pm 2,90$	$0,49 \pm 0,26$	$2,07 \pm 0,98$	$5,99 \pm 2,88$

Примітка. Над рискою — граничні величини; під рискою — середні значення.

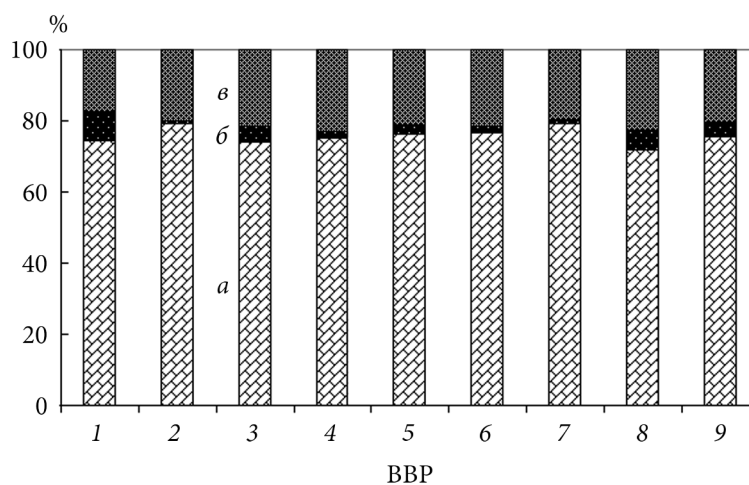


Рис. 2. Пігментний склад епіфітону на досліджуваних видах ВВР: *а* — хлорофіл *а*; *б* — хлорофіл *б*; *в* — хлорофіл *с*

Середня кількість каротиноїдів в епіфітоні досліджуваних видів макрофітів, як і хлорофілу *а*, змінювалась у досить широких межах — від 0,66 до 49,48 мкгSPU/г (див. табл. 2). При цьому обростання рослин різних екологічних груп значно відрізнялись за вмістом жовтого пігменту. Так, в епіфітоні повітряно-водних рослин середні значення вмісту каротиноїдів знаходились на рівні 0,66 мкгSPU/г. У рослин з плаваючим листям середні значення цього показника були дещо вищі — 2,51—9,48 мкгSPU/г. Найбільшим вмістом каротиноїдів характеризувався епіфітон занурених рослин, де середні величини вмісту жовтих пігментів змінювались від 13,18 до 49,48 мкгSPU/г.

Варто зазначити, що максимуми і мінімуми вмісту каротиноїдів співпадали з максимумами і мінімумами вмісту хлорофілу *а* (рис. 3). Це свідчить про те, що між кількістю цих пігментів у епіфітоні, як і в планктоні [11], існує прямий зв'язок. Підтвердженням цього є достовірна позитивна залежність ($r = 0,99$ при $n = 18$, $p \leq 0,05$).

Відомо, що показники концентрації хлорофілу *а* у водному об'єкті служать критерієм оцінки запасів біомаси фітопланктону. Можна припустити, що вміст зазначеного пігменту в епіфітоні також певним чином пов'язаний з його біомасою і може бути критерієм оцінки запасів фітоепіфітону. Отримані результати свідчать про те, що мінімальні і максимальні величини вмісту хлорофілу *а* і каротиноїдів у водоростях епіфітону досліджуваних видів ВВР в основному співпадали з мінімальними і максимальними значеннями біомаси (див. рис. 3).

Порівняльний аналіз зв'язку між загальною біомасою епіфітону та вмістом хлорофілу *а*, *б* і *с* та каротиноїдів виявив достовірну позитивну залежність між цими показниками (для хлорофілу *а* — $r = 0,87$, для хлорофілу *б* — $r = 0,74$, для хлорофілу *с* — $r = 0,82$, для каротиноїдів — $r = 0,85$

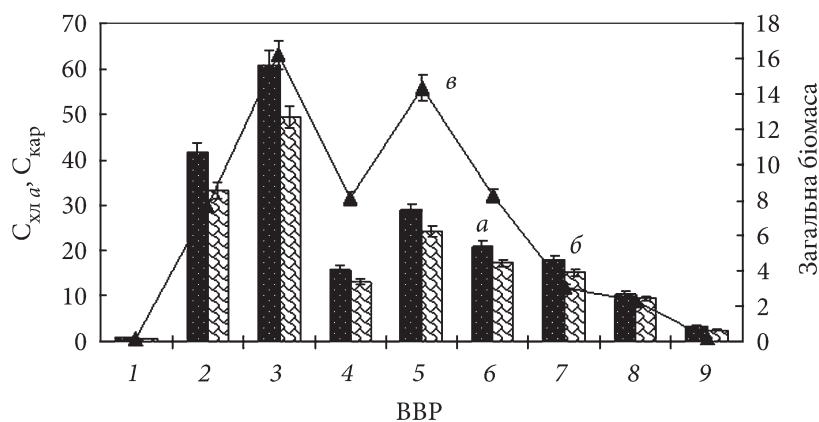


Рис. . Вміст хлорофілу *a* і каротиноїдів в епіфітоні досліджуваних видів ВВР та його біомаса: *a* — хлорофіл *a*, мкг/г; *б* — каротиноїди, мкгSPU/г; *в* — загальна біомаса, мг/г

при $n = 18, p \leq 0,05$). Це узгоджується з даними, отриманими для водоростей планктону [11, 41].

Варто зазначити, що порівняльний аналіз зв'язку між біомасою діатомових водоростей в епіфітоні досліджуваних видів ВВР та вмістом пігментів також засвідчив наявність достовірної позитивної залежності між цими показниками (для хлорофілу *a* — $r = 0,86$, для хлорофілу *c* — $r = 0,84$, для каротиноїдів — $r = 0,85$ при $n = 18, p \leq 0,05$).

Враховуючи те, що для об'єктивної оцінки фізіологічного стану водоростей використовують співвідношення різних пігментних характеристик [4, 40], ми проаналізували зміни деяких із них у досліджуваних зразках епіфітону. Величини співвідношення $C_{\text{хл } a+b+c} / C_{\text{хл } a} > 1,25$, які відповідають нормально функціонуючому альгоутгрупованню [2], були зареєстровані нами для епіфітону рослин усіх екологічних груп. В середньому вони склали 1,34, 1,33 і 1,36 відповідно для епіфітону повітряно-водних і занурених рослин та рослин з плаваючими листям.

Величини співвідношення $C_{\text{хл } a} / C_{\text{хл } c}$, за допомогою яких можна оцінити фотосинтетичну активність водоростей [40], змінювались від 3,05 до 4,48 і в середньому склали 4,32, 3,67 і 3,49 відповідно для епіфітону повітряно-водних, занурених та рослин з плаваючим листям. Як бачимо, найменші значення цього показника зареєстровані для обростання занурених та рослин з плаваючим листям, що вказує на те, що їхній епіфітон характеризувався дещо нижчою фотосинтетичною активністю.

Згідно одержаним нами даним, для епіфітону усіх обстежених видів ВВР величина співвідношення $C_{\text{хл } b} / C_{\text{хл } a} - C_{\text{хл } c} / C_{\text{хл } a}$. Це опосередковано вказує на те, що в обростанні досліджуваних видів водних рослин переважають *Bacillariophyta*. Зазначене узгоджується і з структурою фітоепіфітону (див. рис 1).

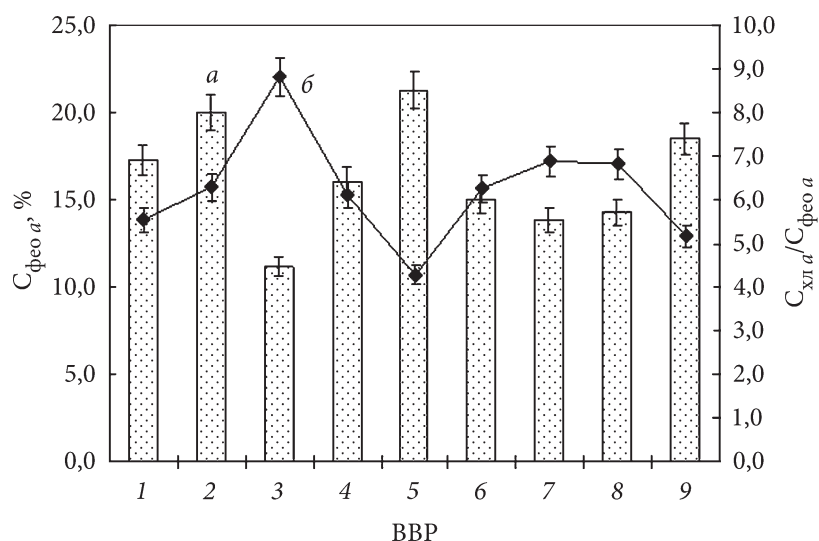


Рис. 4. Вміст феопігментів (а) та співвідношення хлорофілу *a* до феопігментів ($C_{\text{хл } a} / C_{\text{фео } a}$) (б) в епіфітоні досліджуваних видів ВВР

Аналіз значень відсоткового вмісту феопігментів ($C_{\text{фео } a}, \%$) показав, що їхня кількість в епіфітоні коливалась від 11,18 до 21,28 % (в середньому становила 16,39 %) (рис. 4). Найбільшим середнім вмістом феопігментів характеризувався епіфітон повітряно-водних рослин (17,30 %), тоді як для занурених рослин та рослин з плаваючим листям він становив відповідно 16,24 та 16,40 %.

Величини співвідношення $C_{\text{хл } a} / C_{\text{фео } a}$ в епіфітоні досліджуваних видів ВВР були більше одиниці (див. рис. 4), що характеризує альгоугруповання як «нормально функціонуюче» [1]. Необхідно відмітити, що низькі значення співвідношення $C_{\text{хл } a} / C_{\text{фео } a}$ спостерігались в епіфітоні з високим відсотковим вмістом феопігментів. Підтвердженням зв'язку між зазначеними показниками є достовірна негативна залежність ($r = -0,88$ при $n = 18$, $p \leq 0,05$).

Величина співвідношення $C_{\text{кар}} / C_{\text{хл } a}$, яка є однією з характеристик фізіологічного стану клітин водоростей, для епіфітону досліджуваних видів ВВР була менше одиниці та змінювалась від 0,74 до 0,83 (в середньому — 0,80). При цьому фітоепіфітон повітряно-водних рослин характеризувався меншим середнім значенням $C_{\text{кар}} / C_{\text{хл } a}$. Так, у цьому випадку воно складало 0,74 проти 0,82 для епіфітону занурених рослин та проти 0,82 для рослин з плаваючим листям, що опосередковано вказує на вищу фотосинтетичну активність водоростевого угруповання в обростанні повітряно-водних рослин порівняно з рослинами інших екологічних груп (рис. 5).

Індекси E_{480} / E_{664} та E_{430} / E_{664} , як і $C_{\text{кар}} / C_{\text{хл } a}$, характеризують співвідношення вмісту загальних каротиноїдів і хлорофілу *a*. Вважається, що під-

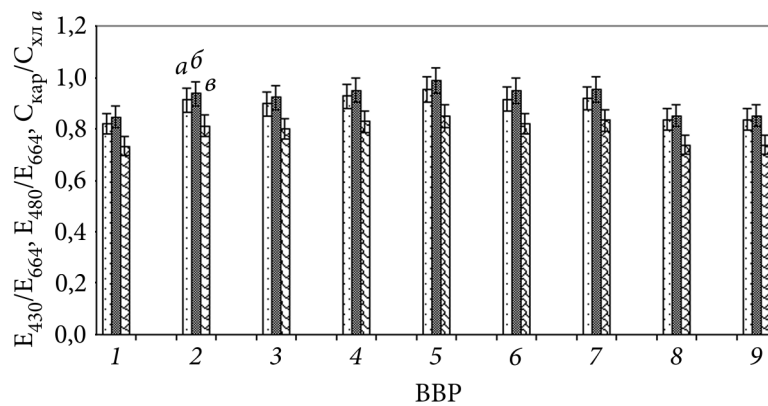


Рис. 5. Індекси E_{480}/E_{664} (а), E_{430}/E_{664} (б) та співвідношення каротиноїдів і хлорофілу а ($C_{кар}/C_{хл a}$) (в) в епіфітоні досліджуваних видів ВВР

вищення значень цих індексів свідчить про погіршення фізіологічного стану клітин водоростей і збільшення їхньої пігментної різноманітності [2, 4]. За нашими даними, середні значення індексу E_{480}/E_{664} становили 0,84, 0,95 і 0,85, а індексу E_{430}/E_{664} — 0,82, 0,92 і 0,84 відповідно для епіфітону повітряно-водних і занурених рослин та рослин з плаваючим листям. Як бачимо, величини зазначених індексів, як і співвідношення $C_{кар}/C_{хл a}$, були меншими у повітряно-водних рослин та рослин з плаваючим листям порівняно з зануреними рослинами.

На наш погляд, опосередкованою характеристикою структури фітоепіфітону, як і фітопланктону, може бути відносний вміст хлорофілу а ($C_{хл}/V$). Величина $C_{хл}/V$ у досліджуваних зразках обростань змінювалась у широких межах — від 2,0 до 13,4. Найбільші значення цього показника зареєстровані для епіфітону повітряно-водних рослин та рослин з плаваючим листям, а найнижчі — для епіфітону занурених рослин. Це узгоджується з висновками деяких авторів [8] про те, що найбільші значення $C_{хл}/V$ реєструються при домінуванні зелених водоростей, а нижчі — при різному співвідношенні відділів водоростей.

Висновки

Отримані результати свідчать про те, що епіфітон ВВР різних екологічних груп на досліджуваній станції річкової ділянки Канівського водосховища помітно відрізняється за вмістом хлорофілу а, b, c, а також за їхнім сумарним вмістом ($C_{хл a+b+c}$) та вмістом каротиноїдів. Так, середній вміст хлорофілу а в епіфітоні повітряно-водних рослин складав 0,89, в епіфітоні рослин з плаваючим листям — 6,91, а в епіфітоні занурених рослин — 30,98 мкг/г. Середній вміст хлорофілу b і c був значно меншим і становив відповідно 0,09, 0,49 і 1,64 мкг/г та 0,21, 2,07 і 8,48 мкг/г. Сумарний вміст пігментів ($C_{хл a+b+c}$) в епіфітоні досліджуваних рослин в середньому

складав 1,20, 9,49 і 41,11 мкг/г, а каротиноїдів — 0,66, 5,99 і 25,39 мкг SPU/г відповідно.

Виявлені відмінності у пігментних показниках фітоепіфітону пов'язані з різною інтенсивністю розвитку водоростей в обростанні ВВР, що підтверджено тісним зв'язком змін вмісту хлорофілу *a* і каротиноїдів та біомаси водоростей епіфітону.

Показано, що пігментні характеристики фітоепіфітону, а саме $C_{\text{хл } a+b+c}/C_{\text{хл } a}$, $C_{\text{хл } b}/C_{\text{хл } a}$ та $C_{\text{хл } c}/C_{\text{хл } a}$, можуть бути використані для оцінки його таксономічного різноманіття, а співвідношення $C_{\text{хл } a}/C_{\text{хл } b}$, $C_{\text{кар}}/C_{\text{хл } a}$, $C_{\text{фео } a}$, %, $C_{\text{хл } a}/C_{\text{фео } a}$ та індекси E_{480}/E_{664} і E_{430}/E_{664} — для оцінки фізіологічного стану клітин водоростей, що розвиваються в обростанні вищих водних рослин.

Список використаної літератури

1. Бриттон Г. Биохимия природных пигментов. Москва : Мир, 1986. 422 с.
2. Бульон В.В. Первичная продукция и трофическая классификация водоёмов. Изучение первичной продукции планктона внутренних водоёмов. Санкт-Петербург : Гидрометеиздат, 1993. С. 147—158.
3. Водоросли. Справочник / Вассер С.П., Кондратьева Н.В., Масюк Н.П. и др. Киев : Наук. думка, 1989. 608 с.
4. Ермолаев В.И. Фитопланктон водоемов бассейна озера Сартлан. Новосибирск : Наука, 1989. 96 с.
5. Жукова А.А. Оценка значимости различных автотрофных компонентов в формировании продуктивности мезотрофного озера : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Минск, 2007. 24 с.
6. Журавлева А.А., Юлова Г.А. Альгоэпифитон рдеста блестящего (*Potamogeton lucens* L.) озера Великого (Нижегородская область). Водоросли: проблемы таксономии, экологии и использовании в мониторинге : материалы II Всерос. конф. (Сыктывкар, 5—9 окт. 2009 г.). Сыктывкар : Ин-т биологии Коми НЦ УрО РАН, 2009. С. 76—78.
7. Зайцев Г.Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. Москва : Наука, 1984. 423 с.
8. Корнева Л.Г. Формирование фитопланктона водоемов бассейна Волги под влиянием природных и антропогенных факторов : автореф. дис. ... докт. биол. наук. Санкт-Петербург, 2009. 48 с.
9. Кузько О.А. Эпифитные группировки водорослей в каналах и их значение для формирования качества воды. *Гидробиол. журн.* 1988. Т. 24, № 6. С. 24—28.
10. Курейшевич А.В., Медведь В.А., Незбрицкая И.Н. Особенности функционирования десмидиевой водоросли *Cosmarium polygonum* var. *acutius* (Streptophyta) в условиях воздействия фенолкарбоновых кислот. *Альгология.* 2014. Т. 24, № 3. С. 288—292.
11. Медведь В.А. Влияние азотсодержащих соединений воды на пигментные характеристики фитопланктона : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1990. 18 с.
12. Метелёва Н.Ю. Структура и продуктивность фитоперифитона водоемов бассейна Верхней Волги : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Борок, 2013. 23 с.
13. Методи гідроекологічних досліджень поверхневих вод / За ред. В.Д. Романенка. Ін-т гідробіології НАН України. Київ : Логос, 2006. 408 с.
14. Разнообразие водорослей Украины. *Альгология.* 2000. Т. 10. Спец. вып. № 4. 309 с.
15. Растительность и бактериальное население Днепра и его водохранилищ / Отв. ред. Кондратьева Н.В., АН УССР. Ин-т гидробиологии. Киев : Наук. думка, 1989. 232 с.
16. Саут Р., Уиттик А. Основы альгологии. Москва : Мир, 1990. 597 с.

17. Сысова Е.А. Структура и динамика сообществ фитоперифитона в озерах разного трофического статуса : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Минск, 2008. 21 с.
18. Таращук О.С. Эпифитные группировки водорослей рдеста курчавого (*Potamogeton crispus* L.) на речном участке Каневского водохранилища (Украина). *Гидробиол. журн.* 2006. Т. 42, № 2. С. 40—47.
19. Таращук О.С. Шевченко Т.Ф., Клоченко П.Д. Фитоэпифитон речного участка Каневского водохранилища (Украина). *Альгология.* 2012. Т. 22, № 2. С. 198—207.
20. Топачевский А.В., Масюк Н.П. Пресноводные водоросли Украинской ССР: уч. пособ. Киев : Вища шк., 1984. 334 с.
21. Усенко О.М. Коновец И.Н. Анализ содержания фенолкарбоновых кислот в фитомассе высших растений. *Гидробиол. журн.* 2014. Т. 50, № 3. С. 51—66.
22. Усенко О.М. Сакевич О.И., Баланда О.В. Резистентність водоростей до біологічно активних речовин. Київ : Логос, 2010. 192 с.
23. Anokhina, L.Ye. 1998. *Strukturno-funktsionalnye kharakteristiki fitoperifitona i mikrofitobentosa raznotipnykh ozer.* (Structural and functional characteristics of phytoperiphyton and microphytobenthos of lakes of various types.) Author's abstract of PhD Thesis. Saint-Petersburg. 20 pp. [Rus.]
24. Hansson L.-A. Factors regulating periphytic algal biomass. *Limnology and Oceanography.* 1992. Vol. 37. P. 322—328.
25. Jeffrey S.W., Humphrey F.H. New spectrophotometric equations for determining chlorophyll *a*, *b*, *c*₁ and *c*₂ in higher plants, algae and natural phytoplankton. *Biochem. Physiol. Pflanz.* 1975. Bd. 167. P. 171—194.
26. Kharchenko G.V., Klochenko P.D., Sosnovskaya O.A. Primary production of phytoepiphyton in water bodies of Kiev. *Hydrobiol. J.* 2008. Vol. 44, N 4. P. 35—41.
27. Kharchenko G.V., Shevchenko T.F., Klochenko P.D. Comparative characteristics of phytoepiphyton of water bodies of Kiev. *Hydrobiol. J.* 2009. Vol. 45, N 5. P. 15—23.
28. Klochenko P.D., Kharchenko G.V., Shevchenko T.F. Peculiarities of the distribution of epiphyton algae in water bodies of Kiev. *Hydrobiol. J.* 2012. Vol. 48, N 3. P. 39—51.
29. Klochenko P.D., Kharchenko G.V., Zubenko I.B., Shevchenko T.F. Some peculiarities of accumulation of heavy metals by macrophytes and epiphyton algae in water bodies of urban territories. *Hydrobiol. J.* 2007. Vol. 43, N 6. P. 46—57.
30. Klochenko P.D., Shevchenko T.F. Distribution of epiphytic algae on macrophytes of various ecological groups (the case study of water bodies in the Dnieper River basin). *Oceanol. Hydrobiol. St.* 2017. Vol. 46, Iss. 3. P. 283—293.
31. Klochenko P.D., Shevchenko T.F. Epiphyton as bioindicator of the state of the upper-cascade Dnieper reservoirs. *Hydrobiol. J.* 2019. Vol. 55, N 4. P. 26—37.
32. Klochenko P.D., Shevchenko T.F., Gorbunova Z.N. Phytoepiphyton as indicator of the state of water bodies of the «Golosiyivsky» National Nature Park (Ukraine). *Hydrobiol. J.* 2022. Vol. 58, N 4. P. 30—41.
33. Klochenko P.D., Shevchenko T.F., Kharchenko G.V. Structural organization of phytoplankton and phytoepiphyton of the lakes of Kiev. *Hydrobiol. J.* 2013. Vol. 49, N 4. P. 47—63.
34. Klochenko P.D., Shevchenko T.F., Kharchenko G.V. Structural and functional organization of phytoplankton in the thickets and in the sections free of vegetation in the lakes of Kiev. *Hydrobiol. J.* 2015. Vol. 51, N 3. P. 45—60.
35. Klochenko P.D., Shevchenko T.F., Nezbrjatskaya I.N. et al. Phytoplankton production and decomposition characteristics in water bodies differing in the degree of their contamination by inorganic compounds of nitrogen and phosphorus. *Hydrobiol. J.* 2019. Vol. 55, N 3. P. 29—43.
36. Kolmakov V.I., Anischenko O.V., Ivanova E.A. et al. Estimation of periphytic microalgae gross primary production with DCMU-fluorescence method in Yenisei River (Siberia, Russia). *J. Appl. Phycol.* 2008. Vol. 20, N 3. P. 289—297.
37. Komulaynen S. Experience of using phytoepiphyton monitoring in urban watercourses. *Oceanol. Hydrobiol. St.* 2004. Vol. 33, Iss. 1. P. 65—75.

38. Krecker F.H. A comparative study of the animal population of certain submerged aquatic plants. *Ecology*. 1968. Vol. 20, № 4. P. 7—10
39. Lorenzen C.J. Determination of chlorophyll and phaeopigments: spectrophotometric equations. *Limnol. Oceanogr.* 1967. Vol. 12. P. 343—346.
40. Medved' V.O. Phytoplankton spectral pigment indices in the lakes of the city of Kyiv. *Hydrobiol. J.* 2023. Vol. 59, N 4. P. 30—46.
41. Medved' V.O., Kharchenko G.V. Pigment and quantitative indices of phytoplankton of megalopolis lakes and assessment of their trophic status. *Ibid.* 2022. Vol. 58, N 3. P. 54—67.
42. Meteleva, N.Yu. 2017. Pigment characteristics of summer epiphyton of the reservoirs of the upper reaches of the Volga River. *Voda: Khimiya i Ekologiya* 3: 34–39. [Rus.]
43. Mineeva N.M., Metelyeva N.Yu. Comparative characteristics of phytoplankton and epiphyton productivity in the upper Volga reservoirs. *Inland Water Biology*. 2019. Vol. 12, Suppl. 1. P. 37—44.
44. Parsons T.R., Strickland J.D.H. Discussion of spectrophotometric determination of marine-plant pigments and carotenoids. *J. Marine. Res.* 1963. Vol. 21, N 3. P. 155—163.
45. Sakevich A.I., Kirpenko N.I., Medved' V.A. et al. Influence of polyphenols of higher aquatic plants on the functional activity of plankton algae. *Hydrobiol. J.* 2005. Vol. 41, N 6. P. 99—110.
46. Shevchenko T.F. Distribution of periphyton algae of the Dnieper reservoirs depending on the type of substratum. *Ibid.* 2011. Vol. 47, N 3. P. 3—13.
47. Špoljara M., Zhang Ch., Tvrtko D. et al. Development of submerged macrophyte and epiphyton in a flow-through system: Assessment and modeling predictions in interconnected reservoirs. *Ecological Indicators*. 2017. Vol. 75. P. 145—154.

Надійшла 29.09.2023

V.O. Medved', PhD (Biol.), Researcher, Senior researcher,
Institute of Hydrobiology of the NAS of Ukraine,
Volodymyr Ivasyuk Avenue, 12, Kyiv, 04210, Ukraine
e-mail: vika_med@i.ua
ORCID 0000 0001 5737 6576

G.V. Kharchenko, PhD (Biol.), Researcher,
Institute of Hydrobiology of the NAS of Ukraine,
Volodymyr Ivasyuk Avenue, 12, Kyiv, 04210, Ukraine
e-mail: harchenkogallina@gmail.com
ORCID 0000 0002 6102 2129

EPIPHYTON PIGMENT INDICATORS OF THE RIVER SECTION OF THE KANIV RESERVOIR (UKRAINE)

The content of photosynthetic pigments (chlorophyll *a*, *b*, *c* and carotenoids) in the epiphyton of 9 higher aquatic plants from different ecological groups growing in the river section of the Kaniv Reservoir was studied. It was established that these indicators varied widely. It was established that these indicators varied widely. Thus, in the epiphyton of air-water plants, the concentration of chlorophyll *a* reached values of 0.9 µg/g of dry mass of the substrate plant, in the epiphyton of submerged plants it varied from 15.4 to 62.4 µg/g, and in the epiphyton of plants with floating leaves — from 3.1 to 11.0 µg/g. The average values of the content of chlorophyll *b* and *c* in the epiphyton of submerged plants were 1.0 and 8.5 µg/g, respectively, while in the overgrowth of plants with floating leaves — 0.5 and 2.1 µg/g, and air-water — 0.1 and 0.2 µg/g. The concentration of carotenoids in the epiphyton of air-aquatic plants was at the level of 0.7 µgSPU/g of dry plant weight of the substrate, for submerged plants it varied from 13.2 to 49.3 µgSPU/g, and for plants with floating leaves it was within 2.5—9.5 µgSPU/g. It was found that the content of chlorophyll *a* and carotenoids in the epiphyton of higher aquatic plants correlates with its biomass.

Key words: *phytoepiphyton, chlorophyll a, b, c, carotenoids, Kaniv reservoir.*