

ЗАГАЛЬНА ГІДРОБІОЛОГІЯ

УДК 581.526.325.2 (282.247.32)

В.І. ЩЕРБАК, д. б. н., проф., пров. наук. співроб.,
Інститут гідробіології НАН України,
просп. Володимира Івасюка, 12, Київ, 04210, Україна
e-mail: ek424nat@ukr.net
ORCID 0000-0002-1237-6465

Н.Є. СЕМЕНЮК, д. б. н., ст. досл., ст. наук. співроб.
Інститут гідробіології НАН України,
просп. Володимира Івасюка, 12, Київ, 04210, Україна
e-mail: natasemenyuk@gmail.com
ORCID 0000-0003-4447-3507

П.С. КУТИЩЕВ, к. б. н., доцент
Херсонський державний аграрно-економічний університет,
вул. Стрітенська, 23, Херсон, 73006, Україна
e-mail: kutishev_p@ukr.net
ORCID 0000-0002-8875-3909

Д.А. ЛУЦЕНКО, пров. інж.
Інститут гідробіології НАН України,
просп. Володимира Івасюка, 12, Київ, 04210, Україна
e-mail: ecowaterkma@gmail.com
ORCID 0000-0002-9399-2250

Е.Ш. КОЗІЙЧУК, к. б. н., мол. наук. співроб.,
Інститут гідробіології НАН України,
просп. Володимира Івасюка, 12, Київ, 04210, Україна
e-mail: elina.koziychuk@gmail.com
ORCID 0009-0002-5762-938X

ХАРАКТЕРИСТИКА ФІТОПЛАНКТОНУ РІЗНОТИПНИХ ДНІПРОВСЬКИХ ЕКОСИСТЕМ: КІЛЬКІСНИЙ РОЗВИТОК, ДОМІНУЮЧИЙ КОМПЛЕКС, РЕАКЦІЯ ВОДОРОСТЕЙ НА ВПЛИВ ПЕВНИХ ЕКОЛОГІЧНИХ ЧИННИКІВ І ЯКІСТЬ ВОДНОГО СЕРЕДОВИЩА¹

Фітопланктон Київського водосховища та Дніпровсько-Бузької естуарної екосистеми (ДЕЕ) в літній період характеризувався високими величинами чисельності

¹ Роботу виконано за часткової підтримки гранту МОН на проект наукових досліджень «Розробка і впровадження інноваційних методів, технологій виробництва продукції рибництва» та бюджетної програми «Підтримка розвитку пріоритетних напрямів наукових досліджень (КПКВК 6541230)».

Ц и т у в а н н я: Щербак В.І., Семенюк Н.Є., Кутіщев П.С., Луценко Д.А., Козійчук Е.Ш. Характеристика фітопланктону різнотипних дніпровських екосистем: кількісний розвиток, домінуючий комплекс, реакція водоростей на вплив певних екологічних чинників і якість водного середовища. *Гідробіол. журн.* 2025. Т. 61, № 1. С. 3—29.

та біомаси, притаманними високопродуктивним екосистемам. Проте в естуарії чисельність і біомаса фітопланктону (і зокрема *Cyanoobacteria*) були майже на порядок вищими, ніж у водосховищі, що, ймовірно, пов'язано з теплішим кліматом регіону ДЕЕ. У Київському водосховищі на багаторічну динаміку *Cyanoobacteria* вплинув не тільки температурний чинник, а й гідрологічний та гідрохімічний. У ДЕЕ багаторічна динаміка біомаси *Cyanoobacteria* пов'язана переважно з температурним режимом. Зростання мінералізації дніпровської води призводить до поширення солонуватоводних і морських видів водоростей. При цьому в естуарії цей процес протікає значно інтенсивніше, ніж у водосховищі. Якість водного середовища водосховища та естуарію в основному характеризується як «помірно забруднені води», що властиве для більшості лотичних і лентичних екосистем України та Європейського союзу. Отримані дані можуть бути використані як фонові для подальшої оцінки негативних наслідків та загроз збройної агресії РФ для дніпровських екосистем України.

Ключові слова: фітопланктон, чисельність, біомаса, домінуючий комплекс, Київське водосховище, Дніпровська естуарна екосистема, температура води, мінералізація води, біогенні елементи.

Для встановлення закономірностей формування біорізноманіття, потоків енергії, колообігу речовин, процесів самоочищення-самозабруднення першим кроком в алгоритмі дій є визначення кількісних показників важливого біологічного компонента континентальних гідроекосистем — фітопланктону [22, 47, 71, 74, 76, 77]. Наступний крок — це оцінка реакції фітопланктону на вплив абіотичних чинників. На сьогодні провідними з них є глобальні зміни клімату, що найбільшою мірою проявляються в зростанні температури повітря і води, мінералізації континентальних вод, у зміні вмісту біогенних елементів.

Висока адаптаційна здатність водоростей вегетувати за різних умов водного середовища, зокрема органічного забруднення, дозволяє використовувати їхні індикаційні характеристики для отримання інтегрального показника стану гідроекосистем — якості водного середовища. Очевидно, що наукова значущість оцінки реакції фітопланктону на екологічні чинники зростатиме у разі проведення порівняльного аналізу отриманих натурних результатів для різнотипних водних екосистем.

Антропогенний вплив на річки часто проявляється у штучній трансформації їх з лотичних до лентичних екосистем, але при цьому можуть залишатись і ділянки з природним режимом. Такою унікальною екосистемою є одна з найбільших в Європі рівнинних річок — Дніпро, на якій у межах України знаходяться Дніпровський каскад з головним Київським водосховищем та природна Дніпровська естуарна екосистема (ДЕЕ).

Мета роботи — провести порівняльний аналіз кількісних показників фітопланктону різнотипних екосистем — штучно створеного Київського водосховища і природної Дніпровської естуарної екосистеми.

Важливим є й те, що території, на яких знаходяться досліджувані екосистеми, були частково окуповані російськими військами під час повномасштабного вторгнення РФ, і на них проводились бойові дії. Викладені в статті дані набувають особливого значення після раптового знищення РФ греблі Каховської ГЕС: відбувся витік значної кількості прісної води з

дніпровським фітопланктоном, що, безперечно, викликало суттєві зміни в абіотичних і біотичних складових естуарної екосистеми. Тому отримані дані можуть бути використані як фонові для вивчення та оцінки наслідків збройної агресії РФ для природно-штучної дніпровської екосистеми, яка є основною в Україні та найбільшою на теренах ЄС.

Матеріал і методика досліджень

Карту-схему водних екосистем, досліджуваних у літні сезони 2014—2020 рр., та опис процедури відбору і камерального опрацювання проб представлено в попередній роботі [79].

Чисельність фітопланктону розраховували на 1 дм³ товщі води за загальноприйнятою формулою, а біомасу визначали стандартним стереометричним методом [14]. Домінантами вважали види, чисельність яких складала від 5 % і більше від загальної чисельності фітопланктону.

Сапробіологічну складову якості води оцінювали за співвідношенням видів-індикаторів різних зон сапробності та за індексом сапробності Пантле-Букк у модифікації Сладечека [80].

Відношення видів до мінералізації води визначали згідно з класифікацією Ф. Хустедта [43] для всіх відділів водоростей і за класифікацією А.І. Прошкіної-Лавренко [10] — для Bacillariophyta.

Кореляційний аналіз проводили за допомогою прикладного програмного пакету Past 4.03. Статистичну достовірність різниці середніх величин оцінювали за t-критерієм Стьюдента. Таксономічну номенклатуру водоростей наведено згідно з міжнародним електронним каталогом AlgaeBase [38].

Аналіз абіотичних чинників, що визначають просторовий розподіл фітопланктону в Київському водосховищі та ДЄЕ, було проведено за даними попередньої статті [79]. Для оцінки впливу температурних змін на фітопланктон водосховища використовували дані по м. Києву [13], а для ДЄЕ — дані метеостанції м. Херсон [6].

Результати досліджень та їх обговорення

Чисельність та біомаса фітопланктону. У Київському водосховищі упродовж літніх сезонів 2014—2020 рр. чисельність фітопланктону по плесах змінювалась від 1273 до 197 949 тис. кл/дм³ і в середньому по водосховищу становила 26 277±5791 тис. кл/дм³. Основу чисельності (від 32 до 93 %, у середньому 71±4 %) формували Cyanobacteria, а субдомінантами виступали дрібноклітинні Bacillariophyta (6—38 %, у середньому 6±2 %) і Chlorophyta (4—47 %, у середньому 15±2 %). Цікаво, що на більшості станцій (у 65 % відібраних проб) спостерігалось монодомінування Cyanobacteria.

Біомаса коливалась від 0,70 до 27,91 г/м³ і в середньому становила 5,51±0,87 г/м³. На відміну від чисельності, структуру якої на рівні відділів формували переважно Cyanobacteria, біомаса характеризувалась полідомінантною структурою. Так, Cyanobacteria складали від 3 до 65 % біомаси (у середньому 26±4 %), Bacillariophyta — від 1 до 74 (у середньому 19±3 %),

Chlorophyta — від 3 до 54 (у середньому 22 ± 3 %), Miozoa — від менш ніж 1 % до 53 % (у середньому 17 ± 3 %). На окремих ділянках водосховища в якості субдомінантів зареєстровано Charophyta з родів *Closterium*, *Cosmarium*, які характерні для Полісся, де знаходяться басейни річок Прип'ять, Тетерів.

У Дніпровській естуарній екосистемі чисельність літнього фітопланктону становила від 36 800 до 928 050 тис. кл/дм³ (у середньому $483\,380 \pm 150\,003$ тис. кл/дм³). Спостерігалось монодомінування Cyanobacteria (від 47 до 96 %, у середньому 80 ± 7 %), значно меншими були частки Bacillariophyta і Chlorophyta.

Біомаса фітопланктону по акваторії ДЕЕ змінювалась від 32,58 до 106,78 г/м³, складаючи в середньому $64,90 \pm 10,18$ г/м³. Її структуру формували Cyanobacteria (від 2 до 86 %, у середньому 42 ± 10 %), Miozoa (від менш ніж 1 % до 89 %, у середньому 23 ± 12 %), Bacillariophyta (від 2 до 45 %, у середньому 10 ± 6 %), а також Chlorophyta (від 3 до 26 %, у середньому 13 ± 3 %).

На східній ділянці середня біомаса становила $34,45 \pm 1,87$ г/м³, а на центральній та західній була майже вдвічі вищою — відповідно $70,99 \pm 17,88$ г/м³ та $81,14 \pm 12,84$ г/м³. Це узгоджується з ретроспективними літературними даними [2, 50], згідно з якими центральна і західна ділянки ДЕЕ завжди були більш продуктивними, ніж східна.

Цікаво, що відділи водоростей характеризувались різними закономірностями просторового розподілу. Наприклад, біомаса Cyanobacteria зростала від східної ділянки ($9,10 \pm 2,98$ г/м³), до центральної ($48,38 \pm 27,73$ г/м³), а потім дещо знижувалась на західній ($27,90 \pm 12,99$ г/м³). Водночас на західній ділянці реєструвалась найвища біомаса Miozoa, яка на окремих станціях могла досягати $94,69$ г/м³.

Порівняння чисельності та біомаси водоростей у досліджуваних екосистемах показує, що в естуарії вони майже на порядок вищі, ніж у водосховищі, і ця різниця є статистично достовірною. Так, критерій Стьюдента для загальної чисельності становить 5,71 ($p < 0,0001$), а для загальної біомаси — 10,58 ($p < 0,0001$).

На рівні систематичних відділів аналогічна закономірність характерна і для чисельності та біомаси Cyanobacteria, які у ДЕЕ були на порядок вищими ніж у водосховищі. Критерій Стьюдента для чисельності Cyanobacteria становив 5,43 ($p < 0,0001$), а для біомаси — 5,07 ($p < 0,0001$).

Суттєві відмінності у кількісному розвитку фітопланктону Київського водосховища та ДЕЕ, ймовірно, зумовлені зростанням чисельності та біомаси від витоків до гирла — через більш тривале існування угруповання водоростей в річковому потоці, а також впливом температурного режиму.

Оцінка трофічного статусу екосистем за величинами чисельності, біомаси фітопланктону, інтенсивністю розвитку Cyanobacteria в літній період характеризує їх як високопродуктивні, але дещо відмінні за трофічним статусом. Так, водосховище характеризується як евтрофна екосистема, а естуарій — як гіперевтрофна. Порівняння отриманих даних з рет-

роспективними [2, 7, 11] показує, що нині в літній період у цих дніпровських екосистемах спостерігається зростання кількісних показників розвитку фітопланктону, особливо це характерно для Київського водосховища.

Домінуючий комплекс фітопланктону. При всій високій таксономічній і кількісній різноманітності фітопланктону основна роль у формуванні потоків енергії, трофічного статусу, колообігу речовин, якості води належить домінуючому комплексу водоростей.

Для отримання інформативних і об'єктивних даних було застосовано методичний підхід, відповідно до якого домінуючі комплекси фітопланктону за чисельністю було виділено як на рівні відділів, так і на рівні видів [77].

У Київському водосховищі на найвищому таксономічному щаблі, який враховувався, домінуючий комплекс був представлений чотирма відділами, які за часткою ($\%N_i$) у загальній чисельності фітопланктону ($\sum N$) можна ранжувати наступним чином: Cyanobacteria > Bacillariophyta > Chlorophyta > Cryptista.

На популяційно-видовому рівні організації фітопланктону розподіл видів за величинами чисельності і часткою в загальній чисельності представлено в таблиці 1. Загалом літній фітопланктон водосховища був представлений 21 видом-домінантом.

Наприклад, найвищою чисельністю і найвищою відсотковою часткою ($\%N_i$) в літньому фітопланктоні характеризувався олігодомінантний комплекс видів р. *Dolichospermum* (*D. flos-aquae* і *D. scheremetieviae*), а найменшою — види р. *Oscillatoria*, *Anagnostidinema*, *Jaaginema*. Із Bacillariophyta домінувала *Aulacoseira italica*, а субдомінантами практично в рівних частках були *Stephanocyclus meneghinianus*, *Stephanodiscus hantzschii* та *Aulacoseira granulata*. Chlorophyta були представлені полідомінантним комплексом.

Цікаво, що порівняльний аналіз з ретроспективними даними показав зростання ролі родів *Dolichospermum*, *Oscillatoria*, *Microcystis* і зниження — *Aphanizomenon*, *Aulacoseira*, *Stephanodiscus*, *Cyclotella*.

Отже, літній фітопланктон Київського водосховища в сучасних умовах представлений полідомінантним за чисельністю комплексом, в якому провідна роль належить Cyanobacteria, меншими частками представлені Bacillariophyta і Chlorophyta.

Дніпровська естуарна екосистема. Узагальнення отриманих багаторічних натурних даних показує, що у фітопланктоні естуарію домінували дрібноклітинні Cyanobacteria. Інші — великі одноклітинні Miozoa, колоніальні Bacillariophyta і ценобіальні Chlorophyta — були представлені значно бідніше (див. табл. 1). Згідно з ретроспективними даними, домінування в естуарії Cyanobacteria в літній період реєструвалося ще з кінця минулого століття [2, 3], на відміну від Київського водосховища, де в 70—80-х роках спостерігався певний спад інтенсивності їхнього розвитку [16].

До складу домінуючого комплексу фітопланктону естуарію входило 22 види, при цьому найбільшою кількістю видів були представлені Cyanobacteria (див. табл. 1).

Таким чином, у літній період дніпровський фітопланктон внаслідок масового розвитку Cyanobacteria (як у водосховищі, так і в естуарії) та меншою мірою Bacillariophyta і Chlorophyta є найчисленнішим біотичним компонентом дніпровських екосистем.

Заразом навіть на рівні відділів встановлені певні відмінності, що, на нашу думку, зумовлено природними чинниками. Так, у водосховищі в якості субдомінантів виступають дрібноклітинні Cryptista (*Cryptomonas erosa*, *Rhodomonas pusilla*), тоді як в естуарії — більш теплолюбні та солонуватоводні Miozoa (*Peridinium cinctum*, *Peridiniopsis quadridens*).

Значно складніші закономірності просторового розподілу характерні для всіх 23 видів-домінантів дніпровського фітопланктону. Порівняння складу домінуючого комплексу водосховища та естуарію за коефіцієнтом Серенсена (K_S) показало найвищий рівень подібності ($K_S = 0,55$) для Cyanobacteria. Варто зауважити, що у водосховищі найбільш масовими є види р. *Dolichospermum*, а в естуарії — види р. *Microcystis*, які є більш теплолюбними і витримують вищу мінералізацію води [16, 52].

З інших відділів K_S був розрахований для Chlorophyta (0,36) і Bacillariophyta (0,20). Для пояснення отриманих даних можна навести приклад з Bacillariophyta. Так, в обох екосистемах найчисленнішими є види р. *Aulacoseira*. Але у водосховищі це більш холодолюбна *A. italica*, а в естуарії — більш теплолюбна *A. granulata*. Отже, на склад видів-домінантів, навіть у межах того самого систематичного відділу, суттєво впливають екологічні чинники, зокрема температурний режим і мінералізація води.

Таким чином, у літній період домінуючий комплекс фітопланктону водосховища та естуарію формували дрібноклітинні Cyanobacteria, крупноклітинні Bacillariophyta і Miozoa та ценобіальні Chlorophyta. Важливо, що для водосховища характерний полідомінантний комплекс Cyanobacteria, Bacillariophyta, Chlorophyta, а для естуарію — монодомінантний Cyanobacteria.

Реакція фітопланктону на вплив низки екологічних чинників. Фітопланктон за підвищених температур. Реакція фітопланктону прісноводних екосистем на зміни температури переважно вивчалась на озерах, таких як Вашингтон, Тахо (США), Констанц, Женевське і Цюрихське озера [82], Онтаріо [30], Мйоса (Норвегія) [58], Кінерет (Ізраїль) [37, 39, 61, 62], Лунцер (Австрія) [70], Пюхьярві (Фінляндія) [68], Ньїве (Нідерланди) [45] та інших озерах Європи та Америки [48].

Роботи щодо фітопланктону великих річок Європи в умовах зростання температури проводились на Луарі [57], Темзі [25, 46], Дунаї [84], Рейні, Ельбі [40]. Є публікації, присвячені впливу змін клімату на річкові екосистеми в цілому [21, 88], проте фітопланктон у них окремо не обговорюється.

Також на сьогодні мало робіт, в яких аналізується зв'язок між температурою і фітопланктоном водосховищ світу. Це питання вивчали для

Таблиця 1
Структурна організація домінуючих комплексів за чисельністю лігнього фітопланктону Київського водосховища та Дніпровської естуарної екосистеми (узагальнені дані за 2014—2020 рр.)

Київське водосховище			Дніпровська естуарна екосистема		
№	відділи $N_i/\Sigma N \times 100\%$	№	види-домінанти $N_i/\Sigma N \times 100\%$	№	види-домінанти $N_i/\Sigma N \times 100\%$
1.	Сіанобактерія 24—81	1.	<i>Dolichospermum flos-aquae</i> (Bornet & Flahault) P. Wacklin, L. Hoffmann & Komárek <i>D. scheremetieviae</i> (Elenkin) Wacklin, L. Hoffmann & Komárek <i>Microcystis pulverea</i> (H.C. Wood) Forti <i>M. aeruginosa</i> (Kützing) Kützing <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> Ralfs ex Bornet & Flahault <i>Coelosphaerium kuetsingianum</i> Nägeli	1.	Сіанобактерія 46—92
		2.		2.	<i>M. aeruginosa</i> (Kützing) Kützing
		3.		3.	<i>M. pulverea</i> (H.C. Wood) Forti
		4.		4.	<i>D. flos-aquae</i> (Bornet & Flahault) P. Wacklin, L. Hoffmann & Komárek
		5.		5.	<i>D. scheremetieviae</i> (Elenkin) Wacklin, L. Hoffmann & Komárek
		6.		6.	<i>Aph. flos-aquae</i> Ralfs ex Bornet & Flahault
		7.	<i>Jaaginema geminatum</i> (Schwabe ex Gomont) Anagnostidis & Komárek	7.	<i>Anagnostidinema amphibium</i> (C. Agardh ex Gomont) Strunecký, Bohunická, J.R. Johansen & J. Komárek
		8.	<i>Limnothrix planctonica</i> (Wofoszyńska) Meffert	8.	<i>Oscillatoria tenuis</i> C. Agardh ex Gomont
		9.	<i>Oscillatoria limosa</i> C. Agardh ex Gomont	9.	<i>Merismopedia minima</i> G. Beck <i>M. tranquilla</i> (Ehrenberg) Trevisan

Продовження табл. 1

Кі́ївське водосховище		Дніпро́вська естуарна екосистема			
№	відділи $N_i/\Sigma N \times 100\%$	№	відділи $N_i/\Sigma N \times 100\%$	№	види-домінанти $N_i/\Sigma N \times 100\%$
2.	Bacillariophyta 12—31	1.	Bacillariophyta 7—23	1.	<i>A. granulata</i> (Ehrenberg) Simonsen
		2.		2.	<i>A. distans</i> (Ehrenberg) Simonsen
		3.		3.	<i>Melosira varians</i> C. Agardh
		4.		4.	<i>Chaetoceros compressus</i> Lauder
3.	Cryptista 5—7	1.	Miozoa 5—12	5.	<i>Chaetoceros subtilis</i> Cleve
		2.		6.	<i>Tabellaria fenestrata</i> (Lyngbye) Kützing
4.	Chlorophyta 5—21	1.	Chlorophyta 5—16	1.	<i>Peridinium cinctum</i> (O.F. Müller) Ehrenberg
		2.		2.	<i>Peridiniopsis quadridens</i> (F. Stein) Bourrelly
		3.		1.	<i>C. microporum</i> Nägeli
				2.	<i>Pandorina morum</i> (O.F. Müller) Bory
				3.	<i>Desmodesmus communis</i> (E. Hegewald) E. Hegewald

Продовження табл. 1

Кіївське водосховище				Дніпровська естуарна екосистема			
№	відділи $N_i/\sum N \times 100\%$	№	види-домінанти $N_i/\sum N \times 100\%$	№	відділи $N_i/\sum N \times 100\%$	№	види-домінанти $N_i/\sum N \times 100\%$
		4.	<i>Desmodesmus communis</i> (E. Hegewald)	4.			<i>Coenochloris pyrenoidosa</i> Korshikov
		5.	<i>Micractinium pusillum</i> Fresenius	5.			<i>Coenococcus planctonicus</i> Korshikov
		6.	<i>Monoraphidium contortum</i> (Thuret) Komárková-Legnerová				
		7.	<i>Sphaerocystis planctonica</i> (Korshikov) Bourrelly				

Примітка. Наведено види-домінанти, які формували від 5 % і вище чисельності ($\sum N$) літнього фітопланктону; види-домінанти представлені в порядку зменшення як абсолютних величин їхньої чисельності (N_i), так і часток (%) від загальної чисельності фітопланктону ($\sum N$).

водосховищ на річках басейну р. Вісли [27, 86, 91], р. Одра [49], р. Саскачеван [18], р. Коннектикут [59] та верхньокаскадних водосховищ Дніпра [77, 81].

Дещо більше публікацій присвячено впливу зростання температури на фітопланктон естуаріїв, які є дуже вразливими до змін клімату [31, 35, 60]. У цьому контексті розглядали естуарії таких річок, як Ельба [41], Гвадіана (Португалія — Іспанія) [22, 29], Тахо (Португалія) [26], Мондегу (Португалія), Ріо-де-ла-Плата (Аргентина — Уругвай), Мегхна (Бангладеш) [31], Амазонка [36], Ньюс (Північна Кароліна, США) [66, 67], деяких річок Великої Британії [72], а також великі естуарії, у які впадають кілька річок: Сан-Франциска затока [42, 44, 51, 53], Мексиканська затока [69], Чесапикська затока (Вірджинія — Меріленд, США) [60, 67], затока Наррагансетт (Род-Айленд, США) [23].

Київське водосховище. Реакцію літнього фітопланктону на зміни температурного режиму проаналізовано на основі ретроспективних і сучасних даних щодо біомаси основних відділів водоростей (Cyanobacteria і Bacillariophyta) та середньої температури повітря (рис. 1).

У багаторічній динаміці Cyanobacteria спостерігається два піки. Перший припадає на другу половину 1960-х років — формування водосхо-

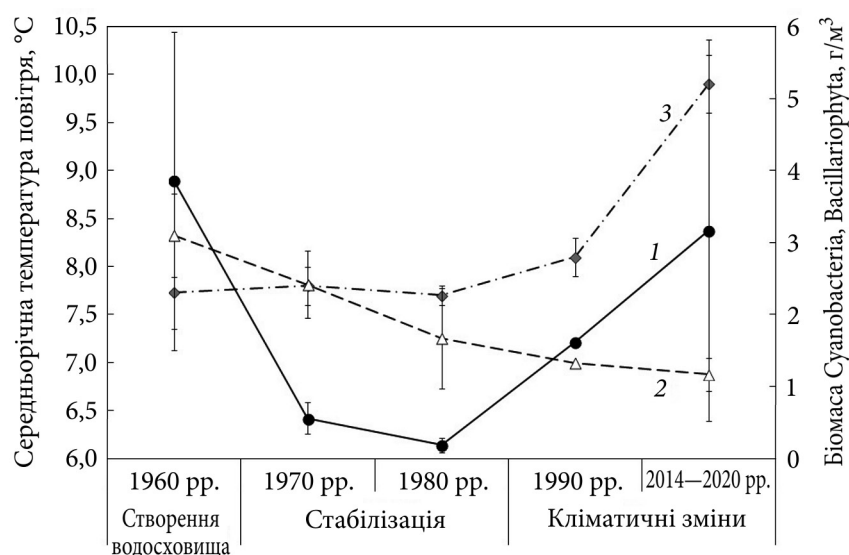


Рис. 1. Багаторічна динаміка середньої біомаси Cyanobacteria (1) і Bacillariophyta (2) у Київському водосховищі та середньорічної температури повітря в м. Києві за даними ЦГО (3). Дані по фітопланктону за 1960-ті роки — згідно з [9], з 1970-х років — авторські дані

вища, коли були затоплені нові території і відбувалось надходження у водну товщу значної кількості біогенних елементів. Другий починається з 90-х років минулого століття, коли почалась реєстрація зростання температури, і триває дотепер.

Динаміка біомаси Bacillariophyta характеризується одним піком — у 60—70-х роках минулого століття, після якого спостерігається поступове зниження.

Отже, реакція водоростей цих провідних відділів на підвищення температури діаметрально протилежна. Так, чисельність і біомаса Cyanobacteria продовжує зростати, а Bacillariophyta — навпаки, знижуватись. Важливо, що саме в теперішній час, порівняно з іншими періодами, спостерігається найбільший «розрив» між середньою біомасою Cyanobacteria і Bacillariophyta на користь Cyanobacteria. Це свідчить про те, що в умовах потепління клімату Cyanobacteria отримали значну конкурентну перевагу.

Аналіз багаторічної динаміки Cyanobacteria і Bacillariophyta в естуарії показує, що починаючи з 60-х років ХХ ст. і до сьогодні відбувається зростання біомаси Cyanobacteria (рис. 2). Вважаємо, що це пов'язано з дією температурного чинника, оскільки динаміка біомаси Cyanobacteria корелює із середньорічною температурою повітря в регіоні.

Відомо [63, 64], що Cyanobacteria характеризуються оптимальною швидкістю росту за відносно високих температур, зазвичай вище ніж

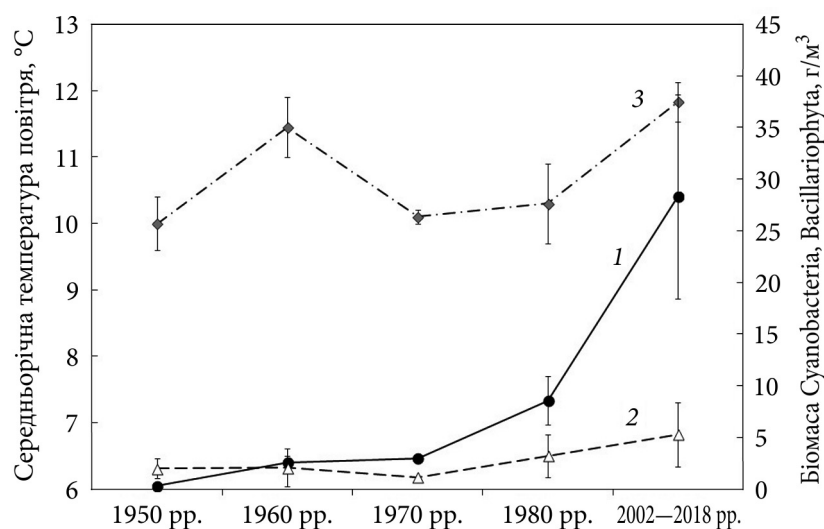


Рис. 2. Багаторічна динаміка середньої біомаси *Cyanobacteria* (1) і *Bacillariophyta* (2) у ДЄЕ та середньорічної температури повітря по м. Херсон (3): температура — за даними метеостанції Херсон; дані по фітопланктону за 1960—1980-ті роки — згідно з [2, 3], з 2002 р. — власні дані

25 °C, і за таких умов вони найбільш ефективно конкурують з еукаріотними водоростями.

Відтак, сучасний інтенсивний розвиток *Cyanobacteria* в обох досліджуваних екосистемах є проявом спільної закономірності.

Проте встановлено й аспекти відмінності. Сучасні величини біомаси *Cyanobacteria* в естуарії майже на порядок вищі, ніж у водосховищі. Вважаємо, що основною причиною є різниця у середньорічній температурі регіонів. Це підтверджується позитивними залежностями між середньорічною температурою повітря по м. Київ та м. Херсон і біомасою *Cyanobacteria* (рис. 3, а), побудованими на основі вищенаведених даних (див. рис. 1, 2). Якщо об'єднати дані по Київському водосховищі і ДЄЕ в один масив і на основі об'єданого масиву розрахувати коефіцієнт кореляції між температурою повітря та біомасою *Cyanobacteria*, то він буде статистично достовірним і становитиме 0,61 при рівні значущості 0,04 (рис. 3, б).

Важливо, що при цьому для біомаси *Bacillariophyta* статистично достовірних змін не встановлено. Можна зробити припущення, що серед них присутні види (особливо з р. *Chaetoceros*) з Чорного моря, які більш теплолюбні, тому підвищення температури не призводить до статистично значущого зниження їхньої біомаси.

Чутливість *Cyanobacteria* до змін температури підтверджується раніше встановленою достовірною лінійною залежністю між біомасою ціанобактерій та температурою води у Київському водосховищі [16]. Аналогічна закономірність спостерігається і для масиву даних, які включено до даної роботи. Так, у літні сезони 2014—2020 рр. коефіцієнт кореляції

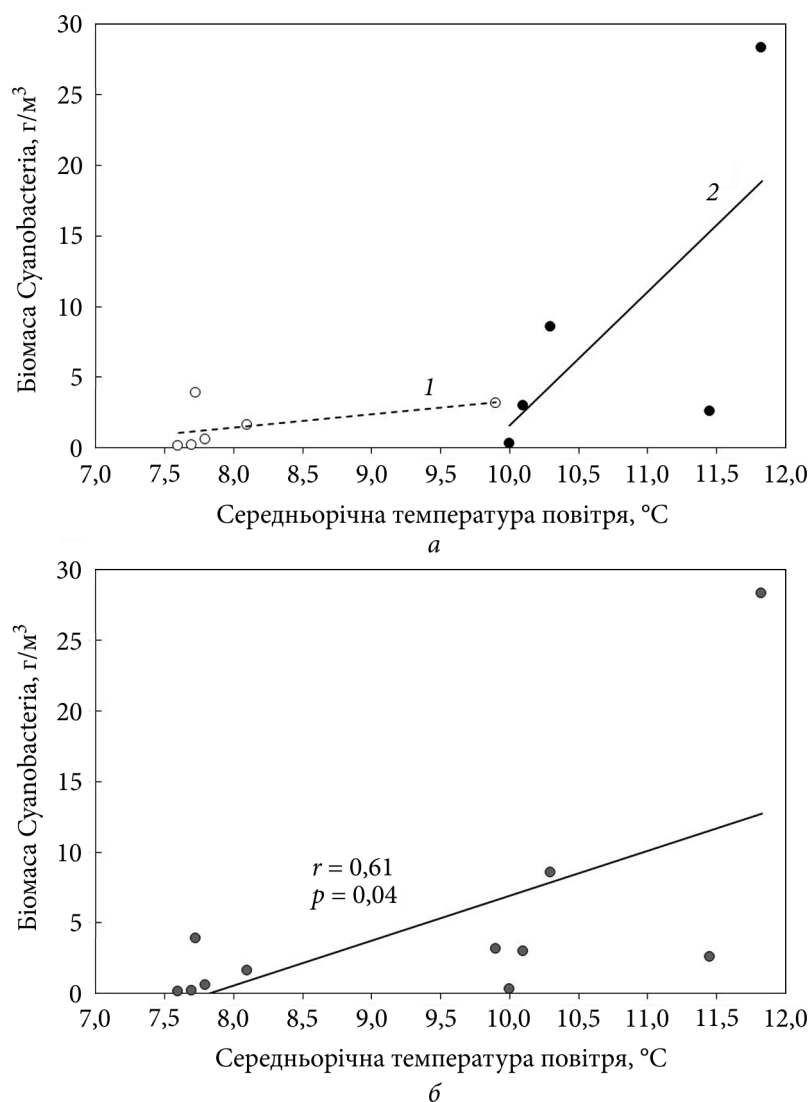


Рис. 3. Залежність між середньорічною температурою повітря та біомасою *Cyanobacteria*: а — окремо по двох екосистемах (1 — Київське водосховище, 2 — ДНЕС); б — за об'єднаним масивом даних по водосховищу та естуарію

між цими показниками становив: $r = 0,46$, $p = 0,02$ (рис. 4). Найменшу біомасу *Cyanobacteria* відмічено за температури води 20—21 °C, а найбільшу — за температури 27 °C.

Отже, *Cyanobacteria* не тільки чутливо реагують на зміну температури води, а й можуть бути використані як індикатори зміни середньорічної температури повітря.

Водночас для *Bacillariophyta* залежність від температури води в літні періоди мала складніший характер. Загальною тенденцією є зниження біомаси *Bacillariophyta* при підвищенні температури води. Проте якщо

розглянути цей графік більш детально, на кривій біомаси Bacillariophyta видно два піки (див. рис. 4), які реєструються у температурних діапазонах близько 20—21 і 23—24 °С.

Пояснити це можна тим, що різні види Bacillariophyta характеризуються різною реакцією на зміни температури. Так, діапазон 20—21 °С входить до температурного оптимуму таких видів, як *Stephanodiscus hantzschii*, *Aulacoseira ambigua* [19, 90], а діапазон 23—24 °С є сприятливішим для розвитку більш теплолюбних видів, таких як *Aulacoseira granulata* [92], *Ulnaria ulna* [90]. Необхідно зауважити, що в даній роботі ми розглядаємо виключно літній сезон і не беремо до уваги весняно-осінні піки розвитку діатомових, які значно перевищують літні показники [15].

Гідрохімічний режим. Важливим екологічним чинником, що в значній мірі впливає на вегетацію фітопланктону, є гідрохімічний режим, зокрема вміст біогенних елементів та іонний склад води. Залежність розвитку фітопланктону від біогенних елементів проаналізовано в роботах [20, 28, 32, 47, 55, 56, 73].

Велике значення для фітопланктону має градієнт мінералізації води, особливо при переході від річки до естуарію і від верхньої до нижньої частини естуарію [54, 83, 85]. Підвищення рівня морів збільшує приток морської води до естуаріїв і може викликати зміни у фітопланктоні [75].

Реакція фітопланктону на зростання мінералізації дніпровської води. Цікавою складовою гідрохімічних процесів сьогодення є зростання мінералізації дніпровської води. Оскільки в ДЕЕ інтенсивність осолонення води є значно вищою, ніж у водосховищі, відповідно, реакція фітопланктону на осолонення води в досліджуваних екосистемах дещо відрізняється.

Київське водосховище. Появу солонуватоводно-морських форм у фітопланктоні головного у каскаді водосховища вперше було зареєстровано 40 років тому — у 1984 р. [1]. Знайдені види відносились до Bacillariophyta і були представниками двох родів: *Thalassiosira* (*Th. inserta*, *Th. lacustris*, *Th. guillardii*, *Th. pseudonana*, *Th. weissflogii*) і *Skeletonema* (*S. subsalsum*, *S. rotamos*).

Подальші дослідження дали підставу стверджувати, що солонуватоводно-морські форми є типовими представниками діатомей як у головному, так і у внутрішньокаскадних, зокрема Канівському, водосховищах [5, 12]. Аналіз багаторічних натурних даних дозволяє зробити наступні узагальнення:

— упродовж усього періоду досліджень (кінець ХХ — початок ХХІ ст.) рр. *Thalassiosira* і *Skeletonema* є типовими складовими діатомової флори;

— найінтенсивніше вегетують навесні, менше — восени та поодинокі трапляються в літній період за більш високих температур;

— їхня біомаса коливається в широких межах — від фонових значень (<0,1 г/дм³) до декількох г/м³, що може становити до 50 % від усіх Bacillariophyta;

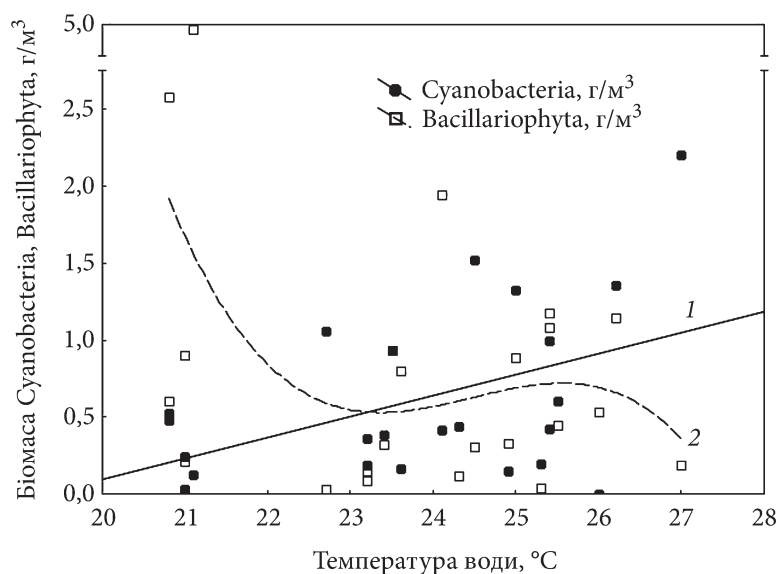


Рис. 4. Залежність біомаси *Cyanobacteria* (1) і *Bacillariophyta* (2) у Київському водосховищі від температури води (за даними літа 2014—2020 рр.)

— наведені види були представлені дрібноклітинними формами, діаметр стулочок яких коливався від 3,4—3,9 до 16,3—20,0 мкм (види р. *Thalassiosira*) і від 3,9—4,7 до 7,6—8,9 мкм (види р. *Skeletonema*);

— оцінюючи роль цих діатомей у продукційних процесах, необхідно констатувати, що дрібноклітинні види характеризуються більш високою питомою продукцією, ніж великоклітинні [77].

Крім наведених дрібноклітинних представників зареєстровані й більші солонуватоводні види *Bacillariophyta*: *Cocconeis pediculus*, *Cyclotella stelligera*, *Nitzschia vitrea*.

Очевидно, що вегетації діатомей у дніпровських водосховищах сприяє їхня висока адаптаційна здатність до розвитку в широкому діапазоні мінералізації води — від прісних до морських вод [3, 10, 87].

Важливо, що в Київському водосховищі були також виявлені солонуватоводні представники інших відділів: *Dactylococcopsis planctonica*, *Gloeocapsa minuta*, *G. turgida*, *Oscillatoria limosa*, *Peridiniopsis penardii*, *Cryptomonas erosa*, *Euglena oxyuris*, *Oocystis submarina*.

Отже, зростання мінералізації води навіть на кілька десятків мг/дм³ зумовило корінну перебудову фітопланктону, внаслідок чого в останні десятиліття реєструється експансія солонуватоводних видів з *Bacillariophyta*, *Cyanobacteria*, *Miozoa*, *Chlorophyta*, *Euglenozoa*.

Дніпровська естуарна екосистема. Узагальнення ретроспективних і сучасних авторських даних, що охоплюють понад сімдесятирічний період досліджень, на прикладі *Bacillariophyta* показали відмінності реакції їхніх екологічних груп на зростання мінералізації води. Встановлено зниження частки (% видового складу від загальної кількості діатомей) пріс-

новодних форм Bacillariophyta від східної ділянки до більш осолоненої західної.

Зворотній процес — зростання частки солонуватоводно-морських і морських форм, хоча і з меншою інтенсивністю, спостерігався від східної до західної ділянки акваторії естуарію (табл. 2).

Зокрема, це види, які зустрічались у фітопланктоні з 60-х років минулого століття і знайдені ще О.І. Івановим [2, 3]: *Chaetoceros compressus*, *Ch. subtilis*, *Ch. septentrionalis*, *Ch. socialis* f. *vernalis*, *Rhizosolenia calcar-avis*, *Skeletonema costatum*, *S. subsalsum*, *Thalassiosira parva*, *Th. subsalina*, *Thalassionema nitzschioides*.

Наведений список таксонів поповнюється видами, зафіксованими авторами вже у 2000-х роках: *Mastogloia elliptica*, *M. ambigua*, *Cocconeis pediculus*, *Melosira lineata*, *Nitzschia epithemioides*.

Крім Bacillariophyta, в естуарії зареєстровані також солонуватоводно-морські форми з інших відділів: *Peridiniopsis penardii*, *Prorocentrum cordatum*, *Euglena pisciformis* [3]. На сьогодні цей список поповнили *Gloeocapsa minuta*, *G. turgida*, *Pseudoholopedia convoluta*, *Cryptomonas erosa*, *Oocystis submarina*. Усі відмічені види — це енергетична основа фітопланктону, яка формує первинні потоки енергії, колообігу речовин і якість водного середовища естуарію за сучасних умов.

Згідно з багаторічними даними, зі зростанням мінералізації води у напрямку від східної ділянки до західної зменшується біомаса галофобів і збільшується сукупна біомаса галофілів та мезогалобів (рис. 5).

На східній ділянці ДЕЕ сумарна біомаса галофілів та мезогалобів перевищує біомасу галофобів у 2,5 рази, на центральній ділянці — у 8 разів, а на західній ділянці, яка з'єднується з Чорним морем, — майже в 20 разів. Отримані нами результати узгоджуються з ретроспективними даними [50].

Таблиця 2

Багаторічна динаміка розподілу (частка від видового складу, %) Bacillariophyta за відношенням до мінералізації води по акваторії ДЕЕ

Екологічні групи	Ділянки акваторії ДЕЕ								
	східна			центральна			західна		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3
Прісноводні	70	51	40	48	48	36	42	26	19
Прісноводно-солонуватоводні	18	26	21	22	26	19	17	18	12
Солонуватоводні	8	—	4	15	3	6	18	4	10
Солонуватоводно-морські	—	10	11	4	10	14	6	12	15
Морські	3	13	19	11	13	18	16	42	47

Примітка. 1 — дані за 1951—1952 рр. [8]; 2 — дані за 1958—1988 рр. [2, 3]; 3 — авторські дані. Розподіл Bacillariophyta за різними екологічними групами відносно мінералізації води наведено згідно з [10].

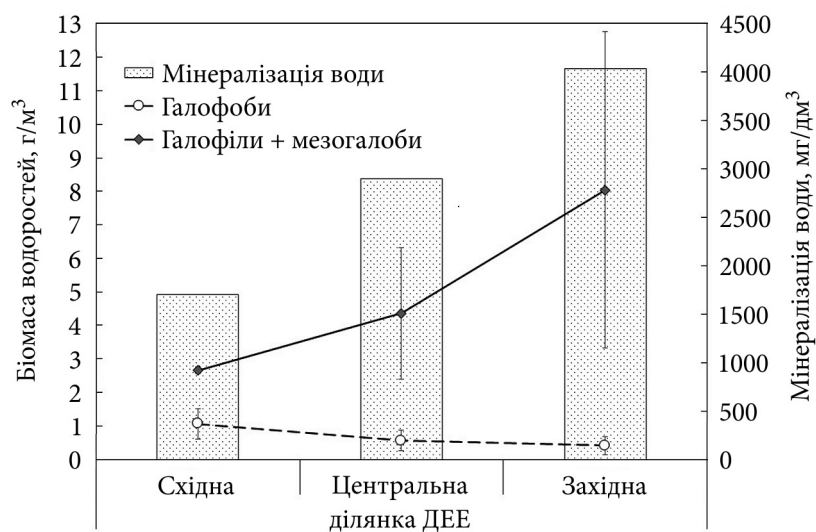


Рис. 5. Просторовий розподіл середньої біомаси галофобів, галофілів та мезогалобів у фітопланктоні ДЕЕ в сучасний період за різної мінералізації води [17]

Важливою ознакою сучасної сукцесії дніпровського фітопланктону, характерною як для естуарію, так і водосховища, є те, що серед водоростей різних систематичних відділів найбільш інтенсивною на зростання мінералізації (осолонення) води є реакція Bacillariophyta. Встановлено, що як більш інтенсивне осолонення, так і експансія солонуватоводно-морських форм Bacillariophyta більшою мірою притаманні ДЕЕ, ніж Київському водосховищу.

Реакція фітопланктону на зміну біогенного режиму. На прикладі Київського водосховища проведено кореляційний аналіз залежності між вмістом мінеральних форм азоту (NH_4^+ , NO_2^- , NO_3^-) і фосфору (PO_4^{3-}) та біомасою Cyanobacteria і Bacillariophyta.

Встановлено достовірну позитивну кореляцію ($r = 0,60$; $p = 0,001$) між вмістом амонійного азоту та біомасою Cyanobacteria (рис. 6, а). Це пояснюється тим, що Cyanobacteria серед мінеральних форм азоту віддають перевагу амонійній формі [24, 53].

Достовірну позитивну кореляцію ($r = 0,63$; $p = 0,001$) зареєстровано між вмістом фосфору фосфатів та часткою біомаси Cyanobacteria (рис. 6, б). Згідно з [65], конкурентна перевага Cyanobacteria перед іншими відділами зумовлена здатністю запасати фосфор безпосередньо у водоростевих клітинах.

Необхідно звернути увагу і на достовірну негативну кореляцію ($r = -0,56$; $p = 0,003$) між вмістом амонійного азоту та часткою біомаси Bacillariophyta (рис. 7, а). На нашу думку, кореляційний зв'язок між цими двома показниками не є «причинно-наслідковим», а зумовлений опосередкованою дією інших чинників:

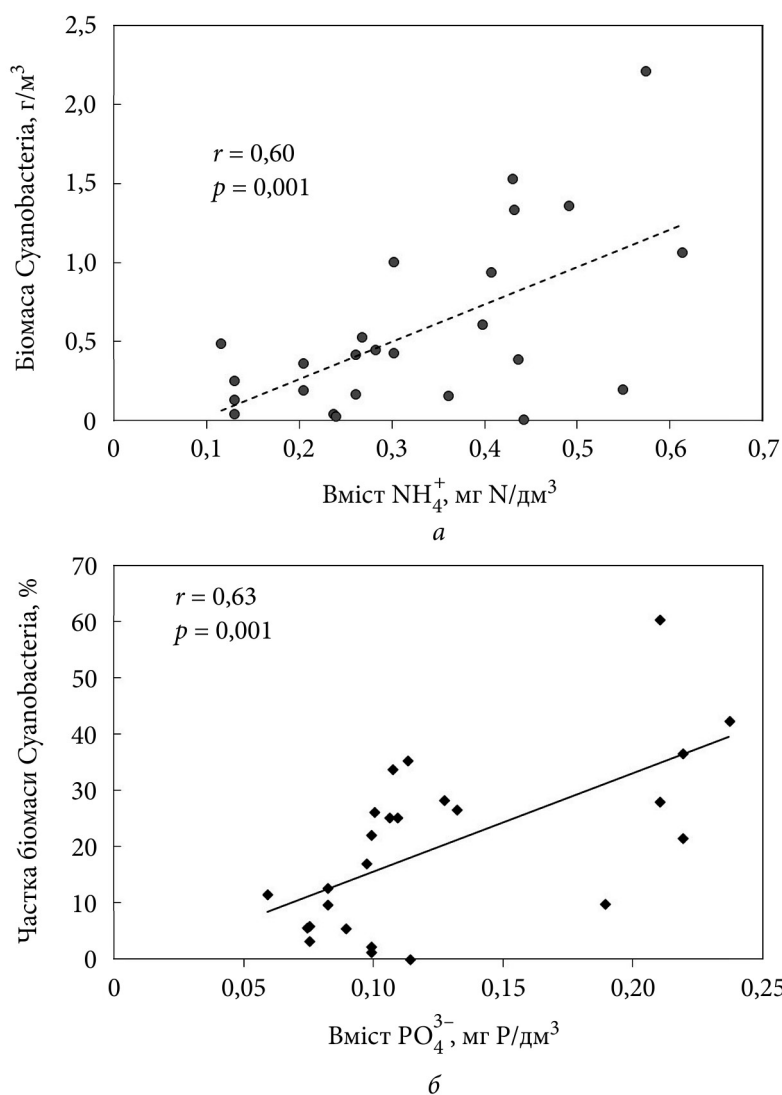


Рис. 6. Лінійна кореляція між вмістом біогенних елементів (а — амонійного азоту, б — фосфору) та кількісними характеристиками Суанобастерія у фітопланктоні Київського водосховища

1. Високий вміст амонійного азоту позитивно впливає на вегетацію Суанобастерія, які характеризуються низькою питомою вагою і, формуючи поверхневі плівки, «екранують» товщу води, де вегетують Bacillariophyta, питома вага яких більша [78];

2. Високий вміст амонійного азоту може бути наслідком інтенсивної деструкції органічних речовин. При цьому швидкість деструкції зростає з підвищенням температури води. На користь цього свідчить достовірна позитивна кореляція між вмістом амонійного азоту і температурою води ($r = 0,65$; $p < 0,001$). Оскільки для більшості видів Bacillariophyta опти-

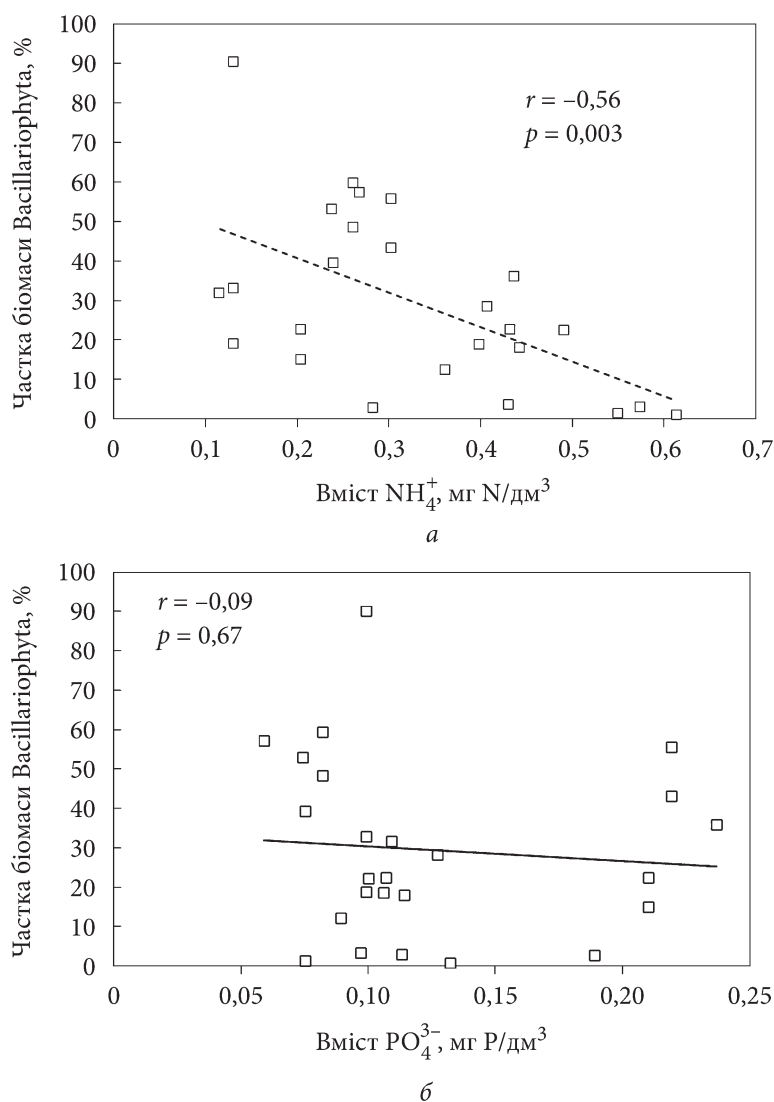


Рис. 7. Лінійна кореляція між вмістом біогенних елементів (а — амонійного азоту, б — фосфору) та часткою біомаси Bacillariophyta у фітопланктоні Київського водосховища

мальною температурою є 14—20 °С [77], то за високої температури води їхня біомаса знижується.

Відсутність достовірної залежності між біомасою Bacillariophyta та вмістом фосфору (рис. 7, б) може пояснюватись тим, що у теперішній час неорганічний фосфор у воді Київського водосховища є в надлишку і не лімітує розвиток водоростей [16].

Таким чином, у сучасних умовах існуючі концентрації мінеральних форм азоту і фосфору є достатніми для розвитку комплексу Суанобасте-

ria—Bacillariophyta — якісної і кількісної основи дніпровського фітопланктону.

Сучасна оцінка якості водного середовища. Київське водосховище. На основі узагальнених як опублікованих, так і авторських даних [12, 89]² проведено комплексну оцінку якості водного середовища: а) за гідрохімічними показниками (іонний склад води, мінералізація, вміст мінеральних форм азоту і фосфору); б) за біотичними показниками (співвідношення видів — індикаторів сапробності та індекси сапробності Пантле-Букк у модифікації Сладечека як за чисельністю (S_N), так і за біомасою (S_B) видів-індикаторів (табл. 3).

Відповідно, за гідрохімічними складовими отримано:

— згідно з динамікою вмісту іонів Cl^- , SO_4^{3-} і NO_2^- , якість води характеризується як «чиста»;

— за величиною мінералізації і вмісту NO_3^- — «чиста» — «брудна»;

— за NH_4^+ — «помірно забруднена» — «брудна», за PO_4^{3-} — «помірно забруднена».

Якість води за біологічними складовими водосховища за останнє десятиліття (2014—2020 рр.) характеризувалась від класу «чиста» до «помірно забруднених» — «брудних» вод.

Загалом модальним класом якості води Київського водосховища на сучасному етапі як за гідрохімічними, так і за біотичними показниками є «помірно забруднені» води, що характерно для більшості континентальних гідроекосистем України та ЄС.

Дніпровська естуарна екосистема. Якість водного середовища проаналізовано на основі узагальнення значного масиву авторських даних [4, 17].

Згідно з розрахованими 12 показниками, на сьогодні якість водного середовища ДЕЕ характеризується в широкому діапазоні: за гідрохімічними — це «чисті — брудні» води, а за вмістом іонів хлору (Cl^-) — «дуже брудні» (див. табл. 3).

Модальним класом якості води за гідрохімічними та біологічними складовими ДЕЕ є «помірно забруднені» води. Виняток становить тільки оцінка якості води за вмістом Cl^- для західної ділянки, що необхідно враховувати при проектуванні використання води естуарію (іригація, аквакультура).

Аналіз сучасних і ретроспективних даних не виявив статистично достовірних відмінностей порівняно з останніми десятиліттями ХХ ст. (за винятком зростання вмісту Cl^- на західній ділянці). Важливо, що зростання вмісту Cl^- в ДЕЕ узгоджується з літературними даними, отриманими для інших естуарних екосистем [33, 34].

Загалом якість водного середовища ДЕЕ в сучасних умовах відповідає такій, що характерна для більшості лотичних і лентичних екосистем України та ЄС.

² Повний перелік робіт з даними по гідрохімічних показниках наведено у попередній роботі «Характеристика фітопланктону різнотипних дніпровських екосистем: абіотичні чинники і таксономічне різноманіття фітопланктону» [79].

Таблиця 3

Оцінка якості водного середовища Київського водосховища та ДЄЕ за гідрохімічними і гідробіологічними складовими в сучасних умовах

№	Показники	Класи якості води			
		Київське водосховище		ДЄЕ	
Гідрохімічні складові:					
<i>Іонний склад</i>					
1.	Cl ⁻	Чисті		Чисті — дуже брудні	
2.	SO ₄ ³⁻	Чисті		Чисті	
3.	Мінералізація води	Чисті — брудні		Чисті — брудні	
<i>Біогенні елементи</i>					
4.	NH ₄ ⁺	Помірно забруднені — брудні		Помірно забруднені — брудні	
5.	NO ₂ ⁻	Чисті		Чисті — брудні	
6.	NO ₃ ⁻	Чисті		Чисті	
7.	PO ₄ ³⁻	Помірно забруднені		Чисті — брудні	
Біотичні складові:					
<i>За співвідношенням індикаторів сапробності</i>					
8.	χ—о-сапроби	32 %	Чисті	33 %	Чисті
9.	β-мезосапроби	61 %	Помірно забруднені	50 %	Помірно забруднені
10.	α-мезосапроби	7 %	Брудні	13 %	Брудні
<i>Індекс сапробності Пантле-Букк у модифікації Сладечека</i>					
11.	S _N	1,45—1,93 (1,89)	β-мезо-сапробна зона, помірно забруднені	1,57—2,28 (1,97)	β-мезо-сапробна зона, помірно забруднені
12.	S _B	1,54—2,04 (1,94)	β-мезо-сапробна зона, помірно забруднені	1,74—2,16 (1,97)	β-мезо-сапробна зона, помірно забруднені

Примітка. У дужках зазначено середні величини.

Таким чином, отримані дані щодо якості водного середовища вказують на переважання у дніпровських екосистемах «помірно забруднених вод». Погіршення якості води в естуарії зумовлено високим вмістом Cl⁻, особливо на західній ділянці.

Висновки

Кількісний розвиток фітопланктону Київського водосховища та Дніпровсько-Бузької естуарної екосистеми в літній період характери-

зується високими показниками чисельності і біомаси, притаманними високопродуктивним екосистемам.

Відмінності полягають у тому, що чисельність і біомаса фітопланктону, зокрема *Cyanobacteria*, в естуарії майже на порядок вищі, ніж у водосховищі. Оскільки вміст біогенних елементів в обох екосистемах є оптимальним, така відмінність, ймовірно, пов'язана з теплішим кліматом району ДЄЕ, а також зі зростанням кількісних показників фітопланктону від витоків до гирла.

Аналіз домінуючих комплексів фітопланктону показав, що у ДЄЕ спостерігався більш інтенсивний розвиток *Microcystis aeruginosa*, який є теплолюбним і витримує значні коливання мінералізації води. Водночас у водосховищі провідна роль належить видам р. *Anabaena*.

У Київському водосховищі на багаторічну динаміку *Cyanobacteria* вплинув не тільки температурний чинник, а й гідрологічний та гідрохімічний режим. Тому відмічено два основні піки розвитку ціанобактерій: у перші роки створення водосховища і в сучасний період у зв'язку з потеплінням клімату.

У ДЄЕ багаторічна динаміка біомаси *Cyanobacteria* пов'язана переважно з температурним режимом, що підтверджується достовірною лінійною залежністю між цими показниками.

Зростання мінералізації дніпровської води призводить до поширення солонуватоводних і морських видів водоростей. При цьому в естуарії цей процес протікає значно інтенсивніше, ніж у водосховищі.

Показано достовірну позитивну кореляцію між вмістом амонійного азоту та біомасою *Cyanobacteria*, що зумовлено їхньою перевагою до споживання цієї форми азоту. Відсутність достовірної залежності між біомасою *Bacillariophyta* та вмістом фосфору пов'язана з тим, що на сьогодні фосфор не є лімітуючим чинником для розвитку фітопланктону як у водосховищі, так і в естуарії.

На сучасному етапі еволюції дніпровської екосистеми якість водного середовища водосховища та естуарію в основному характеризується як «помірно забруднені води», що властиве для більшості лотичних і лентичних екосистем України та ЄС.

Отримані дані можуть бути використані як фонові для подальшої оцінки негативних наслідків та загроз збройної агресії РФ для дніпровських екосистем України, особливо після підриву греблі Каховської ГЕС і потрапляння значної кількості прісної води з річковим фітопланктоном у дніпровську естуарну екосистему.

Список використаної літератури

1. Генкал С.І., Щербак В.І. Нові дані про флору діатомових водоростей Київського водосховища. *Укр. ботан. журн.* 1987. Т. 43, № 1. С. 61—65.
2. Дніпровско-Бугская эстуарная экосистема. Киев : Наук. думка, 1989. 239 с.
3. Иванов А.И. Фитопланктон устьевых областей рек северо-западного Причерноморья. Киев : Наук. думка, 1982. 210 с.

4. Кутіщев П.С., Коржов Є.І., Гончарова О.В., Козлов Л.В. Екологічна оцінка якості води Дніпровсько-Бузької естуарної екосистеми за гідрохімічними показниками. *Тавр. наук. вісн.* 2021. № 120. С. 323—335.
5. Майстрова Н.В., Генкал С.И., Щербак В.И., Семенюк Н.Е. Centrophyceae урбанізованої частини Каневського водохранилища (Україна). *Альгологія.* 2007. Т. 17, № 4. С. 467—480.
6. Метеопост. Статистика погоди. Кліматичні дані за роками та місяцями. URL: <https://meteopost.com/weather/climate/> (дата звернення: 27.10.2023).
7. Планктон и бентос Днепровских водохранилищ как кормовая база рыб. Киев : Полиграфцентр «Лири», 2016. 217 с.
8. Приймаченко А.Д. Фитопланктон Днепровско-Бугского лимана. Киев : Изд-во АН УССР, 1956. 155 с.
9. Приймаченко А.Д. Фитопланктон и первичная продукция Днепра и днепровских водохранилищ. Киев : Наук. думка, 1981. 228 с.
10. Прошкина-Лавренко А.И. Диатомовые водоросли — показатели солёности. *Диатомовый сборник.* 1953. Вып. 1. С. 187—205.
11. Растительность и бактериальное население Днепра и его водохранилищ / Отв. ред. Н.В. Кондратьева. Киев : Наук. думка, 1989. 232 с.
12. Романенко В.Д., Якушин В.М., Щербак В.І. та ін. Біорізноманіття та біоресурсний потенціал екосистем дніпровських водосховищ в умовах кліматичних змін і розвитку біологічної інвазії. Київ : Наук. думка, 2019. 255 с.
13. Центральна геофізична обсерваторія імені Бориса Срезневського. Кліматичні дані по м. Київ. URL: <http://cgo-sreznevskiy.kyiv.ua/uk/diialnist/klimatolohichna/klimatychni-dani-ro-kyievu> (дата звернення: 27.10.2023).
14. Щербак В.І. Фітопланктон. Методи гідроекологічних досліджень поверхневих вод. Київ : ЛОГОС, 2006. С. 8—32.
15. Щербак В.І., Майстрова Н.В., Задорожна Г.М. Різноманіття дніпровського фітопланктону. Біорізноманіття та біоресурсний потенціал екосистем дніпровських водосховищ в умовах кліматичних змін і розвитку біологічної інвазії. Київ : Наук. думка, 2019. С. 67—78.
16. Щербак В.І., Семенюк Н.Є., Майстрова Н.В. Характеристика Cyanobacteria на різних етапах існування Київського водосховища. *Гідробіол. журн.* 2023. Т. 59, № 5. С. 3—27.
17. Щербак В.І., Шерман І.М., Кутіщев П.С. та ін. Сучасний екологічний стан і біорізноманіття Дніпровсько-Бузької естуарної системи у зв'язку з промисловою іхтіофауною. Херсон, 2020. 200 с.
18. Abirhire O., North R.L., Hunter K. et al. Environmental factors influencing phytoplankton communities in Lake Diefenbaker, Saskatchewan, Canada. *J. Great Lakes Res.* 2015. Vol. 41, Suppl. 2. P. 118—128.
19. Anderson N.J. Minireview: Diatoms, temperature and climatic change. *Eur. J. Phycol.* 2000. Vol. 35, Iss. 4. P. 307—314.
20. Arhonditsis G.B., Stow C.A., Paerl H.W. et al. Delineation of the role of nutrient dynamics and hydrologic forcing on phytoplankton patterns along a freshwater-marine continuum. *Ecological Modeling.* 2007. Vol. 208. P. 230—246.
21. Arnell N.W., Halliday S.J., Battarbee R.W. et al. The implications of climate change for the water environment in England. *Progress in Physical Geography.* 2015. Vol. 39, N 1. P. 93—120.
22. Barbosa A.B., Domingues R.B., Galvao H.M. Environmental forcing of phytoplankton in a Mediterranean estuary (Guadiana Estuary, South-western Iberia): A decadal study of anthropogenic and climatic influences. *Estuaries and Coasts.* 2010. Vol. 33. P. 324—341.
23. Borkman D.G., Smayda T. Multidecadal (1959—1997) changes in *Skeletonema* abundance and seasonal bloom patterns in Narragansett Bay, Rhode Island, USA. *Journal of Sea Research.* 2009. Vol. 61, N 1—2. P. 84—94.

24. Bottomley P.J., Grillo J.F., Van Baalen Ch., Tabita F.R. Synthesis of nitrogenase and heterocysts by *Anabaena* sp. CA in the presence of high levels of ammonia. *J. Bacteriology*. 1979. Vol. 140, N 3. P. 938—943.
25. Bussi G., Whitehead P.G., Bowes M.J. et al. Impacts of climate change, land-use change and phosphorus reduction on phytoplankton in the River Thames (UK). *Sci. Total Environ*. 2016. Vol. 572. P. 1507—1519.
26. Cereja R., Chainho P., Brotas V. et al. Spatial variability of physicochemical parameters and phytoplankton at the Tagus Estuary (Portugal). *Sustainability*. 2022. Vol. 14, N 20. Article N 13324. (<https://doi.org/10.3390/su142013324>).
27. Dembowska E.A. The use of phytoplankton in the assessment of water quality in the lower section of Poland's largest river. *Water*. 2021. Vol. 13, Iss. 23. P. 3471—3483.
28. Dodds W.K., Smith V.H. Nitrogen, phosphorus, and eutrophication in streams. *Inland Waters*. 2016. Vol. 6, N 2. P. 155—164.
29. Domingues R.B., Barbosa A., Galvao H. Nutrients, light and phytoplankton succession in a temperate estuary (the Guadiana, south-western Iberia). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 2005. Vol. 65. P. 249—260.
30. Estep L.R., Reavie E.D. The ecological history of lake Ontario according to phytoplankton. *Journal of Great Lakes Research*. 2015. Vol. 41, N 3. P. 669—687.
31. Filho W.L., Nagy G.J., Martinho F. Influences of climate change and variability on estuarine ecosystems: An impact study in selected European, South American and Asian Countries. *Intern. J. Environ. Res. Publ. Health*. 2022. Vol. 19, N 1. Article N 585 (<https://doi.org/10.3390/ijerph19010585>).
32. Fisher T.R., Peele E.R., Ammerman J.W., Harding Jr L.W. Nutrient limitation of phytoplankton in Chesapeake Bay. *Marine Ecology Progress Series*. 1992. Vol. 82. P. 51—63.
33. Garcia M., Cobos M., Magaca P., Dñez-Minguito M. Sensitivity of Iberian estuaries to changes in sea water temperature, salinity, river flow, mean sea level, and tidal amplitudes. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 2020. Vol. 236. Article N 106624. (<https://doi.org/10.1016/j.ecss.2020.106624>).
34. Ghalambor C.K., Gross E.S., Grosholz E.D. et al. Ecological effects of climate-driven salinity variation in the San Francisco Estuary: Can we anticipate and manage the coming changes. *San Francisco Estuary and Watershed Science*. 2021. Vol. 19, N 2. Article N 3. P. 1—30. (<https://doi.org/10.15447/sfews.2021v19iss2art3>).
35. Gillanders B.M., Elsdon T.S., Halliday I.A. et al. Potential effects of climate change on Australian estuaries and fish utilizing estuaries: a review. *Marine and Freshwater Research*. 2011. Vol. 62. P. 1115—1131.
36. Gomes A.L., Cunha C.J.S., Lima M.O. et al. Biodiversity and interannual variation of cyanobacteria density in an estuary of the Brazilian Amazon. *An Acad Bras Cienc*. 2021. Vol. 93, N 4. (doi: 10.1590/0001-3765202120191452).
37. Gophen M. Climate change-enhanced Cyanobacteria domination in Lake Kinneret: a retrospective overview. *Water*. 2021. Vol. 13, N 2, Article N 163. (<https://doi.org/10.3390/w13020163>).
38. Guiry M.D., Guiry G.M. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway, 2023. URL: <http://www.algaebase.org> (last accessed: 27.06.2023)
39. Hadas O., Kaplan A., Sukenik A. Long-term changes in Cyanobacteria population in Lake Kinneret (Sea of Galilee), Israel: an eco-physiological outlook. *Life*. 2015. Vol. 5, N 1. P. 418—431.
40. Hardenbicker P., Rolinski S., Weitere M., Fischer H. Contrasting long-term trends and shifts in phytoplankton dynamics in two large rivers. *Intern. Rev. Hydrobiol*. 2014. Vol. 99. P. 287—299.
41. Hein B., Viergutz C., Wyrwa J. et al. Impacts of climate change on the water quality of the Elbe Estuary (Germany). *J. Appl. Water Engineer. Res*. 2018. Vol. 6, N 1. P. 28—39.

42. Herbold B., Bush E., Castillo G. et al. Climate change effects on San Francisco Estuary aquatic ecosystems: A Review. *San Francisco Estuary and Watershed Science*. 2022. Vol. 20, N 2. Article N 1. P. 1—29. (<https://doi.org/10.15447/sfews.2022v20iss2art1>).
43. Hustedt F. Die Diatomeenflora des Flußsystems der Weser im Gebiet der Hanses-tadt Bremen. *Abhandl. Naturw. Ver. Bremen*. 1957. Vol. 34. P. 181—440.
44. Jassby A. Phytoplankton in the Upper San Francisco Estuary: Recent biomass trends, their causes and their trophic significance. *San Francisco Estuary and Watershed Science*. 2008. Vol. 6, N 1. Article N 2. (<https://doi.org/10.15447/sfews.2008v6iss1art2>).
45. Jöhnk K.D., Huisman J., Sharples J. et al. Summer heatwaves promote blooms of harmful cyanobacteria. *Global Change Biology*. 2008. Vol. 14, N 3. P. 495—512.
46. Johnson A.C., Acreman M.C., Dunbar M.J. et al. 2009. The British river of the future: How climate change and human activity might affect two contrasting river ecosystems in England. *Sci. Total. Environ.* **407**(17): 4787—4798. doi: 10.1016/j.scitotenv.2009.05.018.
47. Jørgensen S.E. Lake Management (Water Development, Supply and Management). Oxford: Pergamon Press, 1980. 167 p.
48. Kosten S., Huszar V.L.M., Bécares E. et al. Warmer climate boosts cyanobacterial dominance in shallow lakes. *Global Change Biology*. 2012. Vol. 18, N 1. P. 118—126.
49. Kozak A., Gołdyn R., Dondajewska R. Phytoplankton composition and abundance in restored Maltański Reservoir under the influence of physico-chemical variables and zooplankton grazing pressure. *PLOS ONE*. 2015. Vol. 10, N 4. P. 1—22. (<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0124738>).
50. Kutishchev P.S., Geyna K.M., Sherman I.M., Volichenko Yu.M. Actual state of phytoplankton of the Dnieper-Bug mouth area. *Hydrobiol. J.* 2018. Vol. 54, N 5. P. 3—16.
51. Lehman P.W. The influence of climate on phytoplankton community biomass in San Francisco Bay Estuary. *Limnol. Oceanogr.* 2000. Vol. 45, N 3. P. 580—590.
52. Lehman P.W., Boyer G., Hall C. et al. Distribution and toxicity of a new colonial *Microcystis aeruginosa* bloom in the San Francisco Bay Estuary, California. *Hydrobiologia*. 2005. Vol. 541, N 1. P. 87—99.
53. Lehman P.W., Kurobe T., Huynh K. et al. Covariance of phytoplankton, bacteria, and zooplankton communities within *Microcystis* blooms in San Francisco Estuary. *Frontiers in Microbiology*. 2021. Vol. 12. Article N 632264. P. 1—18. (<https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.632264>).
54. Lionard M., Muylaert K., Van Gansbeke D., Vyverman W. Influence of changes in salinity and light intensity on growth of phytoplankton communities from the Schelde river and estuary (Belgium/The Netherlands). *Hydrobiologia*. 2005. Vol. 540. P. 105—115.
55. Mackay E.B., Feuchtmayr H., De Ville M.M. et al. Dissolved organic nutrient uptake by riverine phytoplankton varies along a gradient of nutrient enrichment. *Science of the Total Environment*. 2020. Vol. 722. Article N 137837. (<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.137837>).
56. Mallin M.A., Cahoon L.B. The hidden impacts of phosphorus pollution to streams and rivers. *BioScience*. 2020. Vol. 70, N 4. P. 315—329.
57. Minaudo C., Abobnyi A., Leitro M. Long-term impacts of nutrient control, climate change, and invasive clams on phytoplankton and cyanobacteria biomass in a large temperate river. *Science of the Total Environment*. 2021. Vol. 756. Article N 144074. P. 1—11. (<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.144074>).
58. Moe S.J., Hobæk A., Persson J. et al. Shifted dynamics of plankton communities in a restored lake: exploring the effects of climate change on phenology through four decades. *Climate Research*. 2022. Vol. 86. P. 125—143.
59. Mullin Ch.A., Kirchhoff Ch.J., Wang G., Vlahos P. Future projections of water temperature and thermal stratification in Connecticut Reservoirs and possible implications for Cyanobacteria. *Water Resources Research*. 2020. Vol. 56, N 11. P. 1—18.
60. Najjar R.G., Pyke C.R., Adams M.B. et al. Potential climate-change impacts on the Chesapeake Bay. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 2010. Vol. 86. P. 1—20.

61. Ninio Sh., Lupu A., Viner-Mozzini Y. et al. Multiannual variations in *Microcystis* blooms episodes — Temperature drives shift in species composition. *Harmful Algae*. 2020. Vol. 92, Article N 101710. (<https://doi.org/10.1016/j.hal.2019.101710>).
62. Ostrovsky I., Rimmer A., Yacobi Y.Z. et al. Long-term changes in the Lake Kinnet Ecosystem: The effects of climate change and anthropogenic factors. *Climatic Change and Global Warming of Inland Waters: Impacts and Mitigation for Ecosystems and Societies* / Ed. by Ch.R. Goldman, M. Kumagai & R.D. Robarts. John Wiley & Sons, Ltd., 2013. P. 271—293.
63. Paerl H.W., Hall N.S., Calandrino E.S. Controlling harmful cyanobacterial blooms in a world experiencing anthropogenic and climatic-induced change. *Science of the Total Environment*. 2011. Vol. 409. P. 1739—1745.
64. Paerl H.W., Huisman J. Blooms like it hot. *Science*. 2008. Vol. 320, N 5872. P. 57—58.
65. Paerl H.W., Otten T.G. Harmful cyanobacterial blooms: causes, consequences, and controls. *Microbial Ecology*. 2013. Vol. 65, N 4. P. 995—1010.
66. Paerl H.W., Rossignol K.L., Hall S.N. et al. Phytoplankton community indicators of short- and long-term ecological change in the anthropogenically and climatically impacted Neuse River Estuary, North Carolina, USA. *Estuaries and Coasts*. 2010. Vol. 33. P. 485—497.
67. Paerl H.W., Valdes L.M., Peierls B.J. et al. Anthropogenic and climatic influences on the eutrophication of large estuarine ecosystems. *Limnol. Oceanogr.* 2006. Vol. 51, N 1, Part 2. P. 448—462.
68. Pätynen A., Elliott J.A., Kiuru P. et al. Modelling the impact of higher temperature on the phytoplankton of a boreal lake. *Boreal Environmental Research*. 2014. Vol. 19, N 1. P. 66—78.
69. Rabalais N.N., Turner R.E., Díaz R.J., Justić D. Global change and eutrophication of coastal waters. *ICES Journal of Marine Science*. 2009. Vol. 66. P. 1528—1537.
70. Rasconi S., Gall A., Winter K., Kainz M.J. Increasing water temperature triggers dominance of small freshwater plankton. *PLOS ONE*. 2015. Vol. 10, N 10. P. 1—17. (<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0140449>)
71. Reynolds C.S. *The Ecology of Phytoplankton*. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2006. 535 p.
72. Robins P.E., Skov M.W., Lewis M.J. et al. Impacts of climate change on UK estuaries: A review of past trends and potential projections. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 2016. Vol. 169. P. 119—135.
73. Roche K.F., Ferreira M.G.A., Galheiros D.F. Influence of nutrient levels, travel time and light availability on phytoplankton chlorophyll-*a* concentrations in a neotropical river basin. *Acta Limnologica Brasiliensia*. 2022, Vol. 34, e 18. (<https://doi.org/10.1590/S2179-975X0522>).
74. Rose V., Rollwagen-Bollens G., Bollens S.M., Zimmerman J. Seasonal and interannual variation in lower Columbia River phytoplankton (2005—2018): environment variability and a decline in large bloom-forming diatoms. *Aquatic Microbial Ecology*. 2021. Vol. 87. P. 29—46.
75. Sá A.K.D.S., Feitosa F.A.N., Cutrim M.V.J. et al. Phytoplankton community dynamics in response to seawater intrusion in a tropical macrotidal river-estuary continuum. *Hydrobiologia*. 2023. Vol. 850. P. 4351—4383.
76. Shcherbak V.I. Primary production of algae in the Dnieper and Dnieper Reservoirs. *Hydrobiol. J.* 1999. Vol. 35, N 1. P. 1—13.
77. Shcherbak V.I. Response of phytoplankton of the Kiev Reservoir to the increase in summer temperatures. *Ibid.* 2019. Vol. 55, N 1. P. 18—35.
78. Shcherbak V.I., Kuzmenko M.I. Intensity of photosynthesis by phytoplankton at various depths in the photic zone. *Ibid.* 1987. Vol. 23, N 2. P. 20—23.

79. Shcherbak V.I., Semeniuk N.Ye., Kutishchev P.S. et al. Phytoplankton characteristics in various ecosystems of the Dnieper River: Abiotic factors and phytoplankton taxonomic diversity. *Ibid.* 2024. Vol. 60, N 4. P. 3—23.
80. Shcherbak V.I., Semeniuk N.Ye., Lutsenko D.A. Diveristy and ecological characteristics of algae in the water column in the subbasin of the large Danube lakes during the autumn-winter period (Ukraine). *Intern. J. on Algae.* 2023. Vol. 25, N 1. P. 71—94.
81. Shcherbak V.I., Semenyuk N.Ye., Yakushyn V.M. Phytoplankton structural and functional organization in a large lowland reservoir under the global climate change (case study of the Kaniv Reservoir). *Hydrobiol. J.* 2022. Vol. 58, N 6. P. 3—27.
82. Shimoda Y., Azim M.E., Perhar G. et al. Our current understanding of lake ecosystem response to climate change: What have we really learned from the north temperate deep lakes. *J. Great Lakes Res.* 2011. Vol. 37, N 1. P. 173—193.
83. Sin Y., Wetzel R.L., Anderson I.C. Seasonal variations of size-fractionated phytoplankton along the salinity gradient in the York River estuary, Virginia (USA). *Journal of Plankton Research.* 2000. Vol. 22, N 10. P. 1945—1960.
84. Sipkay C., Kiss-Keve T., Vadadi-Fülöp C. et al. Simulation modeling of phytoplankton dynamics in a large eutrophic river, Hungary — Danubian Phytoplankton Growth Model (DPGM). *Biologia.* 2012. Vol. 67, N 2. P. 323—337.
85. Sun X., Zhang H., Wang Z. et al. Phytoplankton community response to environmental factors along a salinity gradient in a seagoing river, Tianjin, China. *Microorganisms.* 2023. Vol. 11. Article N 75. (<https://doi.org/10.3390/microorganisms11010075>).
86. Ułańczyk R., Kliś C., Łozowski B. et al. Phytoplankton production in relation to simulated hydro- and thermodynamics during a hydrological wet year — Goczałkowice reservoir (Poland) case study. *Ecological Indicators.* Vol. 121. Article N 106991 (<https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.106991>).
87. 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, N 1. P. 117—133.
88. Whitehead P.G., Wilby R.L., Battarbee R.W. et al. A review of the potential impacts of climate change on surface water quality. *Hydrological Sciences J.* 2009. Vol. 54, N 1. P. 101—123.
89. Yakushin V.M., Shcherbak V.I., Semenyuk N.Ye., Linchuk M.I. Hydrochemical characteristics of the Kiev Reservoir at the present time. *Hydrobiol. J.* 2017. Vol. 53, N 6. P. 96—109.
90. Zhang Y., Peng C., Wang C. et al. The species-specific responses of freshwater diatoms to elevated temperatures are affected by interspecific interactions. *Microorganisms.* 2018. Vol. 6, N 3. Article N 82. (<https://doi.org/10.3390/microorganisms6030082>).
91. Ziemińska-Stolarska A., Kempa M. Modeling and monitoring of hydrodynamics and surface water quality in the Sulejów Dam Reservoir, Poland. *Water.* 2021. Vol. 13, Iss. 3, Article N 296. P. 1—19.
92. Zou Y., Wang L., Zhang L. et al. Seasonal diatom variability of Yunlong Lake, southwest China — a case study based on sediment trap records. *Diatom Research.* 2018. Vol. 33, N 3. P. 381—396.

Надійшла 20.11.2023

V.I. Shcherbak, Dr. Sci. (Biol.), Prof., Leading Researcher,
Institute of Hydrobiology of the NAS of Ukraine,
Volodymyr Ivasyuk Avenue, 12, Kyiv, 04210, Ukraine
e-mail: ek424nat@ukr.net
ORCID 0000-0002-1237-6465

N. Ye. Semenyuk, Dr. Sci. (Biol.), Senior Researcher,
Institute of Hydrobiology of the NAS of Ukraine,
Volodymyr Ivasyuk Avenue, 12, Kyiv, 04210, Ukraine
e-mail: natasemenyuk@gmail.com
ORCID 0000-0003-4447-3507

P.S. Kutishchev, PhD (Biol.), Associate Professor,
Kherson State Agrarian and Economic University
Stritenska Street, 23, Kherson, 73006, Ukraine
e-mail: kutishev_p@ukr.net
ORCID 0000-0002-8875-3909

D.A. Lutsenko, Leading Engineer,
Institute of Hydrobiology of the NAS of Ukraine,
Volodymyr Ivasyuk Avenue, 12, Kyiv, 04210, Ukraine
e-mail: ecowaterkma@gmail.com
ORCID 0000-0002-9399-2250

E.Sh. Koziychuk, PhD (Biol.), Junior Researcher,
Institute of Hydrobiology of the NAS of Ukraine,
Volodymyr Ivasyuk Avenue, 12, Kyiv, 04210, Ukraine
e-mail: elina.koziychuk@gmail.com
ORCID 0009-0002-5762-938X

PHYTOPLANKTON PATTERNS IN VARIOUS ECOSYSTEMS OF THE DNEIPER
RIVER: QUANTITATIVE DEVELOPMENT, DOMINANT SPECIES COMPLEX,
RESPONSE OF ALGAE TO SOME ENVIRONMENTAL FACTORS AND
WATER QUALITY

Summer phytoplankton of the Kyiv Water Reservoir and the Dnieper Estuary showed high cell count and biomass, typical for highly productive ecosystems. However, in the estuary the phytoplankton cell count and biomass (in particular, those of Cyanobacteria) were almost one magnitude higher than in the water reservoir, which is probably associated with the warmer climate of the estuary region. In the Kyiv Water Reservoir the long-term dynamics of Cyanobacteria was driven by temperature, hydrological and hydrochemical factors. In the estuary the long-term dynamics of Cyanobacteria biomass is mainly related to the temperature driver. An increase in the Dnieper water salinity brings about brackish and salt-water algae expansion. In the estuary this process is much more intensive, than in the water reservoir. The water quality in the water reservoir and estuary is characterized as «moderately polluted», which is typical for the majority of lotic and lentic ecosystems of Ukraine and the European Union. The findings of these studies can serve as background data for assessing the negative impact of the RF's military aggression and arising hazards for the Dnieper ecosystems of Ukraine.

Key words: *phytoplankton, cell count, biomass, dominant species complex, Kyiv Water Reservoir, Dnieper Estuary, water temperature, salinity, nutrients.*