

ЗАГАЛЬНА ГІДРОБІОЛОГІЯ

УДК 581.526.323 (282.247.32+477—25)

А.В. ЖОРОВА, аспірантка,
Інститут гідробіології НАН України,
просп. Володимира Івасюка, 12, Київ, 04210, Україна
e-mail: annazhorova3417@gmail.com
ORCID 0000-0001-5240-4443

Г.Є. ГРИГОР'ЄВА, аспірантка,
Інститут гідробіології НАН України,
просп. Володимира Івасюка, 12, Київ, 04210, Україна
e-mail: annanika2930@gmail.com
ORCID 0000-0002-6406-1166

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

О.А. ДАВИДОВ, к. б. н., ст. наук. співроб., ст. наук. співроб.,
Інститут гідробіології НАН України,
просп. Володимира Івасюка, 12, Київ, 04210, Україна
e-mail: davydovoleg01@gmail.com
ORCID 0009-0004-2381-723X

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

ПРОСТОРОВА ДИНАМІКА ТА ВЗАЄМОЗВ'ЯЗКИ КОНТУРНИХ ВОДРОСТЕВИХ УГРУПОВАНЬ ВЕРХНЬОЇ ЧАСТИНИ КАНІВСЬКОГО ВОДОСХОВИЩА (Р. ДНІПРО, УКРАЇНА)^{1, 2}

Досліджено закономірності просторової динаміки мікрофітобентосу та фітоепіфітону ділянок з різним ступенем сполученості в межах верхньої частини Канівського водосховища. Встановлено, що стохастичні чинники (міграції та обмін

¹ Роботу виконано за рахунок бюджетної програми «Підтримка розвитку пріоритетних напрямів наукових досліджень (КПКВК 6541230)».

² Автори висловлюють подяку д. б. н., проф. В.І. Юришинцю та д. б. н., проф. В.І. Щербаку за наукові консультації під час написання даної роботи.

Ц и т у в а н н я: Жорова А.В., Григор'єва Г.Є., Семенюк Н.Є., Давидов О.А., Козійчук Е.Ш. Просторова динаміка та взаємозв'язки контурних водоростевих угруповань верхньої частини Канівського водосховища (р. Дніпро, Україна). *Гідробіол. журн.* 2025. Т. 61, № 2. С. 3—27.

видами) суттєво впливають на видовий склад та кількісні характеристики розвитку локальних водоростевих угруповань, які усі загалом можна розглядати як одне метаугруповання. Виявлено потенційні шляхи обміну видами в межах метаугруповання: по вертикалі, в горизонтальній площині та в тривимірному просторі. Значний рівень подібності контурних угруповань «ізолюваної» водойми й інших локалітетів у літній сезон 2023 р. був зумовлений аномально високим рівнем води навесні, який призвів до тимчасового гідрологічного зв'язку між водоймою і русловою ділянкою водосховища та, відповідно, до обміну видами між досліджуваними локальними угрупованнями. Показано, що основними типами просторової динаміки контурних водоростевих угруповань у локалітетах, які досліджувались, є сортування видів та мас-ефект, менш суттєва роль належить динаміці патчів.

Ключові слова: мікрофітобентос, фітоеніфітон, просторова динаміка, метаугруповання, мас-ефект, сортування видів, динаміка патчів.

Актуальним питанням гідробіології є вивчення просторового розподілу водоростевих угруповань — основних первинних продуцентів та важливих компонентів біорізноманіття водних екосистем. Особливий інтерес становить аналіз просторової динаміки водоростей у рівнинних річках, що являють собою систему водних об'єктів з різним ступенем сполученості та, відповідно, різними можливостями обміну речовинами та живими організмами [17]. У таких системах здатність видів до розселення і колонізації пов'язана головним чином з коливаннями рівня води, які зумовлюють з'єднання чи ізоляцію основного русла річки та заплавних водойм. У цьому контексті структура водоростевих угруповань є результатом впливу не тільки локальних чинників, але й інших процесів, які відбуваються в регіональному масштабі, а саме розселення видів [14, 17].

Сучасним теоретичним підґрунтям дослідження просторової динаміки гідробіонтів є теорія метаугруповань. *Метаугруповання* — це набір локальних угруповань, які пов'язані між собою шляхом розселення ряду потенційно взаємодіючих видів [28]. У контексті теорії метаугруповань усі процеси розглядаються в двох різних просторових масштабах: *локальному* (масштабі локалітету або патчу³) та *регіональному* (масштабі регіону⁴). Кожному з цих просторових масштабів відповідає свій рівень інтеграції угруповань: локалітету відповідає *локальне угруповання*, а регіону — *метаугруповання*.

Відповідно до теорії метаугруповань існує чотири основні парадигми (моделі) просторової динаміки [28].

Динаміка патчів. Усі патчі є ідентичними і кожен з них може містити популяції видів. Патчі можуть бути зайняті або незайняті. Локальне різноманіття видів обмежується розселенням. У просторовій динаміці домінує локальне вимирання та колонізація.

³ Ми використовуємо термін «локалітет» у значенні, в якому він трактується в роботі [28], тобто «дискретна площа місцеіснування, яка може містити локальне угруповання». У цитованій публікації терміни «локалітет» і «патч» вважаються синонімами.

⁴ Регіон — це велика площа місцеіснування, яка включає декілька локалітетів і може містити метаугруповання [28].

Сортування видів. Види займають найбільш сприятливі для них локалітети залежно від екологічної толерантності та взаємодії з іншими видами.

Мас-ефект. На динаміку локальних популяцій впливає імміграція та еміграція. У таких системах види можуть уникнути локального конкурентного вимирання в угрупованнях, де вони є «слабкими конкурентами» шляхом імміграції з угруповань, де вони є «сильними конкурентами».

Нейтральна парадигма. Згідно з цією моделлю всі види мають подібну конкурентну спроможність, здатність до розселення та пристосованість до умов існування. Взаємодія між видами відбувається у формі випадкових переміщень живих організмів між угрупованнями, які змінюють відносну частоту трапляння різних видів. Динаміка видового різноманіття визначається як імовірністю втрати видів (вимирання, еміграція), так і появи нових видів (імміграція).

Літературний пошук показав, що дослідження обміну видами між водоростевими угрупованнями у водних об'єктах з різним ступенем сполученості проводились для фітопланктону річок Дунай [11, 14, 30], Вісла [16, 18], Західний Буг [47], Десна [38], Бебжа (Польща) [20], Буре (Велика Британія) [31], водотоків Південної Америки [12, 17] тощо. Для контурних угруповань водоростей такі роботи виконувались, зокрема, на річках та водосховищах Південної Америки [8, 46], річках Франції [13, 36], Болгарії [35], США [34], річках і озерах Фінляндії [42, 45], водно-болотних угіддях Нідерландів [19] і Чехії [15] та ін.

Показано [8], що контурні угруповання водоростей є репрезентативними моделями для перевірки гіпотез, пов'язаних з різними парадигмами просторової динаміки, оскільки вони колонізують будь-який тип занурених субстратів, характеризуються різними біологічними властивостями, розмірами та міцністю прикріплення до субстрату.

Контурні водоростеві угруповання (мікрофітобентос, фітоепіфітон) річкової частини Канівського водосховища знайшли відображення в роботах [5, 7, 24, 25, 26, 32, 33, 37, 39, 40, 41, 44]. Проте у них просторова динаміка водоростей розглядається поза контекстом теорії метаугруповань. Зокрема, при аналізі чинників, які визначають структуру локальних угруповань, основну увагу приділено детерміністичним (локальним) чинникам, а саме, абіотичним (тип мілководь [44], гідродинамічний режим [41]) та біотичним (екологічна група рослин-субстратів [24]). Водночас стохастичні (регіональні) чинники, тобто процеси розселення видів та обміну видами між угрупованнями, залишаються практично не вивченими. Крім того, нечисленними є роботи, де розглядається обмін видами в тривимірному просторі, тобто між водоростевими угрупованнями різних екологічних груп [5, 6, 48].

З огляду на це, постає необхідність у поглибленому аналізі просторової динаміки контурних водоростевих угруповань Канівського водосховища в аспекті теорії метаугруповань.

Мета роботи — встановити закономірності просторової динаміки локальних контурних угруповань водоростей (мікрофітобентос, фітоепіфі-

тон) на ділянках з лентичними і лотичними умовами та різним ступенем сполученості в межах верхньої частини Канівського водосховища.

Матеріал і методика досліджень

Дослідження проводили на Канівському водосховищі в літній сезон (червень) 2023 р. та охоплювали локалітети, які характеризуються різним ступенем сполученості (рис. 1, табл. 1). Слід підкреслити, що в 2023 р. внаслідок ведення воєнних дій було порушено усталений гідрологічний режим Канівського водосховища. За даними Центральної геофізичної обсерваторії (ЦГО) [3] рівень води на гідрологічному посту Київ 17.04.2023 р. на 8 годину ранку складав 657 см, 17.05.2023 р. — 583 см. За таких високих показників рівня води усі локалітети, що досліджувались, були гідрологічно пов'язані. Так, «ізолювана» водойма у квітні-травні 2023 р. мала гідрологічне сполучення з основним руслом Канівського водосховища.

У червні, коли гідрологічний режим стабілізувався, рівень води знизився майже на 1,0—1,9 м порівняно з весняними спостереженнями. За даними ЦГО 07—08 червня 2023 р. рівень води становив вже 471—474 см [3]. У результаті «ізолювана» водойма втратила гідрологічний зв'язок з основним руслом («відшнурувалась»). Цікаво, що в літній сезон її водне дзеркало майже повністю заросло глечиками жовтими з проективним покриттям близько 100 %, та в ній спостерігався виражений кисневий дефіцит (див. табл. 1).

Проби мікрофітобентосу відбирали мікробентометром МБ-ТЄ в трьох повтореннях у затоці Собаче Гирло (ст. 3) і на русловій ділянці Канівського водосховища в районі парку «Наталка» (ст. 5) та фіксували 40 % розчином формальдегіду з розрахунку 1 : 10 [4].

Проби фітоепіфітону відбирали з домінуючих видів вищих водних рослин: *Typha angustifolia*, *Sparganium emersum*, *Nuphar lutea* в усіх локалітетах, зазначених у таблиці 1. Фрагменти вищих водних рослин (ВВР) довжиною 5—8 см зрізали під водою, поміщали в склянки об'ємом 100 см³ і заливали дистильованою водою. У лабораторії з рослин зчищали обростання й фіксували 40 % розчином формальдегіду з розрахунку 1 : 10 [1, 5].

Камеральну обробку проб водоростей проводили в камері Нажотта (об'ємом 0,02 см³) під світловими мікроскопами Carl Zeiss (Jena), МББ-1А, Axio Imager A1 з окулярами 7×, 15× об'єктивами 20×, 40×, 90× (імерсійний) [1, 4]. Для визначення діатомових водоростей виготовляли постійні препарати [2], використовуючи синтетичну діатомову смолу Naphrax фірми «Brunel Microscopes LTD» (Велика Британія) з індексом заломлення світла 1,74.

Таксономічну номенклатуру водоростей наведено відповідно до AlgaeBase станом на серпень 2023 р. [21].

Кількісні показники водоростей (чисельність, біомасу) розраховували загальноприйнятими методами [1, 4].

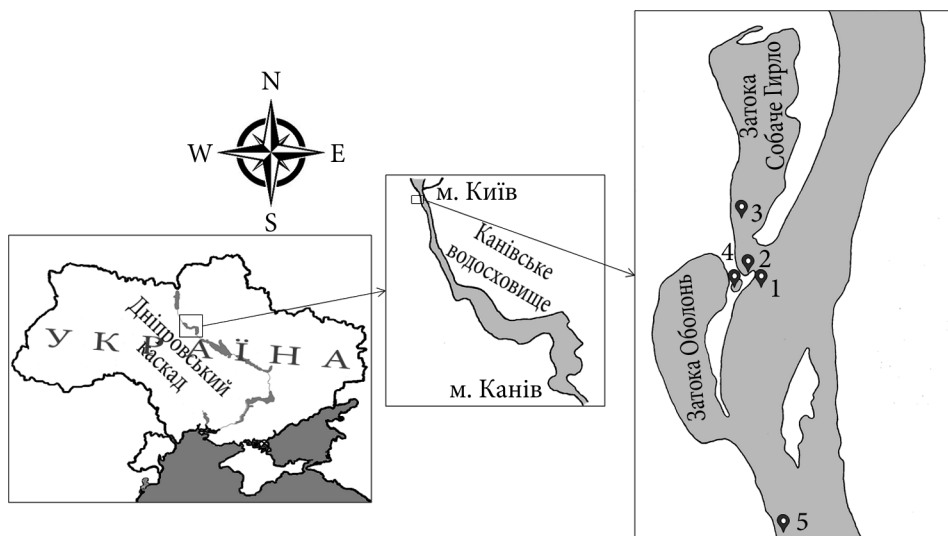


Рис. 1. Карта-схема досліджуваних лотичних і лентичних ділянок Канівського водосховища: 1—5 — станції відбору проб (локалітети)

Для кластерного аналізу локальних угруповань мікрофітобентосу та фітоепіфітону використовували індекс Серенсена (Sor) [23, 43] та індекс Брея-Кертиса (BC) [29] за біомасою (табл. 2). Дендрограми побудовано за алгоритмом «найближчого сусіда» [27].

З точки зору теорії метаугруповань, важливим є поглиблений аналіз процесів, які лежать в основі бета-різноманіття, тобто подібності / відмінності між локальними угрупованнями. Відомо [9, 10, 22], що всі можливі ситуації, за яких порівнювані угруповання не є ідентичними, є результатом поєднання двох різних процесів:

1. Обіг видів (*species turnover*) — це заміщення одних видів іншими як наслідок сортування видів чи дії якихось історичних чи просторових чинників.

2. Вкладеність видової структури (*nestedness*) — ситуація, коли локальні угруповання з меншою кількістю видів є підмножинами локалітетів з більшою кількістю видів, тобто відображається не випадковий процес втрати видів⁵ у зв'язку з будь-якими чинниками. У таких випадках широко поширені види трапляються в усіх угрупованнях, а рідкісні види — тільки в угрупованнях з більшим числом видів. Така закономірність може бути наслідком динаміки патчів, оскільки швидкість розселення може бути занадто повільною, аби компенсувати локальне вимирання видів.

Для того, щоб оцінити роль двох зазначених процесів у просторовій динаміці локальних угруповань водоростей, було використано індекси

⁵ Термін «втрата видів» використовується лише для того, аби показати, що деякі види відсутні у деяких локалітетах, незалежно від того, який механізм лежить в основі цього процесу [10].

Таблиця 1
Характеристика абіогічних та біогічних умов локалітетів верхньої частини Канівського водосховища в червні 2023 р.

Номери станцій	Локалітети	Географічні координати	Абіогічні показники				Домінуючі види вищих водних рослин
			t води, °C	O ₂ , мг/дм ³	O ₂ , %	pH	
1	Руслова ділянка Канівського водосховища нижче затоки Собаче Гирло	50,513613 п.ш., 30,525336 с.д.	21,4	6,32	72	7,63	<i>Typha angustifolia</i> — п/п 40 %, <i>Spartanium emersum</i> — п/п 20 %, <i>Niphar lutea</i> — п/п 10 %.
2	Вхід до затоки Собаче Гирло	50,51369 п.ш., 30,524312 с.д.	20,8	5,29	60	7,30	<i>Spartanium emersum</i> — п/п 20 %, <i>Niphar lutea</i> — п/п 5 %. Заболочена зона з дуже мулистим дном.
3	Затока Собаче Гирло, човнова станція	50,515321 п.ш., 30,523015 с.д.	21,2	7,24	82	8,07	Незначні за площею зарості <i>Spartanium emersum</i> з п/п близько 40 %.
4	«Ізольована» водойма біля затоки Собаче гирло	50,512828 п.ш., 30,523922 с.д.	21,4	2,95	34	7,08	Водне дзеркало повністю заросле <i>Niphar lutea</i> з п/п близько 100 %. Дно мулисте.
5	Руслова ділянка Канівського водосховища в районі парку «Наталка»	50,498783 п.ш., 30,525242 с.д.	19,4	5,61	61	7,85	Незначні за площею зарості <i>Typha angustifolia</i> з п/п близько 40 %.

Примітка. П/п — проективне покриття.

відмінності бета-Серенсена (β_{Sor}), бета-Сімпсона (β_{Sim}) та індекс вкладеності (β_{nes}) [10] (див. табл. 2).

Індекси відмінності β_{Sor} та β_{Sim} фактично дзеркально відображають індекси подібності Серенсена (*Sor*) та Сімпсона (*Sim*) відповідно. Слід підкреслити, що β_{Sor} — це інтегральний показник, який включає обидва аспекти бета-різноманіття: як обіг видів, так і вкладеність видової структури. У свою чергу, β_{Sim} відображає міру обігу видів. Різниця між індексами β_{Sor} і β_{Sim} буде мірою компоненту вкладеності видової структури (β_{nes}) (див. табл. 2). Сума індексу подібності Серенсена (*Sor*), індексу відмінності Сімпсона (β_{Sim}) та індексу вкладеності видової структури (β_{nes}) дорівнює одиниці.

При порівнянні угруповань з однаковою кількістю видів β_{Sim} буде завжди дорівнювати індексу β_{Sor} , а індекс вкладеності видової структури (β_{nes}) завжди дорівнюватиме нулю, оскільки всі види, не однакові для двох угруповань, в такому випадку «заміщуються».

Усі вищезазначені індекси розраховуються для пари локальних угруповань. Для одночасного порівняння декількох локальних угруповань розраховували множинні індекси подібності та відмінності: SOR , β_{SOR} , β_{SIM} та β_{NES} [10] (див. табл. 2).

Частоту трапляння видів (%) оцінювали як відношення кількості локалітетів, у яких даний вид зустрічався, до загальної кількості локалітетів, що досліджувались.

У роботі застосовано підхід до аналізу метаугруповань водоростей у тривимірному просторі, детально описаний раніше [6].

Результати досліджень та їх обговорення

Загальна характеристика контурних угруповань. У період досліджень у контурних угрупованнях верхньої частини Канівського водосховища виявлено 202 види та внутрішньовидові таксони водоростей включно з номенклатурним типом виду (ввт), які відносяться до 81 роду, 51 родини, 33 порядків, 13 класів і 6 відділів (*Cyanobacteria*, *Bacillariophyta*, *Miozoa*, *Chlorophyta*, *Euglenozoa*).

Видове багатство локальних угруповань мікрофітобентосу нараховувало від 60 до 92 ввт, а фітоепіфітону — 40—86 ввт з провідною роллю діатомових водоростей (83—94 %) (табл. 3).

Чисельність та біомаса мікрофітобентосу становили: 3383—5928 тис. кл./10 см² та 1,93—5,76 мг/10 см². Основу кількісних показників формували *Bacillariophyta*: 66—95 % чисельності та 95—96 % біомаси.

Кількісний розвиток фітоепіфітону був значно нижчим, ніж донних альгоугруповань. Так, його чисельність змінювалась від 29 до 1049 тис. кл./10 см², а біомаса — від 0,059 до 0,130 мг/10 см². У переважній більшості локалітетів за чисельністю домінували *Bacillariophyta* (47—83 %), за винятком «ізолюваної» водойми, де 93 % чисельності визначали *Cyanobacteria*. Структуру біомаси формували *Bacillariophyta* (50—95 %).

Порівняння видового складу локальних угруповань. Попарне порівняння видового складу локальних контурних угруповань за індексом

Таблиця 2

Індекси подібності та відмінності локальних угруповань, які застосовано в роботі

Індекси	Що відображають	Формули розрахунку	Посилання
Подібність Брея-Кертіса (BC)	Подібність видового складу пари локальних угруповань з урахуванням кількісних показників	Для пари локальних угруповань (парні індекси) $BC_{jk} = \frac{\sum_{i=1}^s \min(x_{ij}, x_{ik})}{\sum_{i=1}^s (x_{ij} + x_{ik})}, \text{ де}$ x_{ij}, x_{ik} — чисельність (біомаса) i -го виду в угрупованнях j і k відповідно.	[29]
Подібність Серенсена (Sor)	Подібність видового складу пари локальних угруповань	$Sor = \frac{2a}{2a + b + c}$ <p>Тут і в наступних рівняннях: a — кількість спільних видів для двох угруповань; b — кількість видів, які зустрічаються лише в першому угрупованні; c — кількість видів, які зустрічаються лише в другому угрупованні</p>	[23]
Подібність Сімпсона (Sim)	Подібність видового складу пари локальних угруповань, незалежно від різниці у видовому багатстві	$Sim = \frac{a}{a + \min(b, c)}$	[10]
Відмінність Серенсена (β_{Sor})	Інтегральний показник відмінності, який включає об'єм видів і вкладеність видової структури у парі угруповань	$\beta_{Sor} = 1 - Sor = \frac{b + c}{2a + b + c}$	[10]
Відмінність Сімпсона (β_{Sim})	Міра об'єму видів (заміщення одних видів іншими) у парі угруповань	$\beta_{Sim} = 1 - Sim = \frac{\min(b, c)}{a + \min(b, c)}$	[10]

Продовження табл. 2

Індекси	Що відображають	Формули розрахунку	Посилання
Вкладеність видової структури (β_{nes})	Міра відмінності пари локальних угруповань, зумовленої ефектом вкладеності (втратою чи появою видів)	$\beta_{nes} \quad \beta_{sor} \quad \beta_{sim}$	[10]
Відмінність Серенсена (β_{sor})	Інтегральний показник відмінності для декількох локальних угруповань	<p>Для декількох локальних угруповань (можливі індекси)</p> $\beta_{sor} = \frac{\left[\sum_{i<j} \min(b_i, b_j) \right] + \left[\sum_{i<j} \max(b_i, b_j) \right]}{2 \left[\sum_i S_i - S_T + \left[\sum_{i<j} \min(b_i, b_j) \right] + \left[\sum_{i<j} \max(b_i, b_j) \right] \right]}$ <p>Тут і в наступному рівнянні: S_i — кількість видів у локальному угрупованні i; S_T — загальна кількість видів в усіх порівнюваних угрупованнях; b_i, b_j — кількість видів, які зустрічаються лише в локальних угрупованнях i та j відповідно при попарному порівнянні</p>	[10]
Відмінність Сімпсона (β_{sim})	Міра обігу видів у декількох локальних угрупованнях	$\beta_{sim} = \frac{\left[\sum_{i<j} \min(b_i, b_j) \right]}{\left[\sum_i S_i - S_T + \left[\sum_{i<j} \min(b_i, b_j) \right] \right]}$	[10]
Вкладеність видової структури (β_{nes})	Міра відмінності декількох локальних угруповань, зумовленої ефектом вкладеності (втратою чи появою видів)	$\beta_{nes} = \beta_{sor} - \beta_{sim}$	[10]
Подібність Серенсена (SOR)	Подібність видового складу декількох локальних угруповань	$SOR = 1 - (\beta_{sor})$	[10]

Таблиця 3

Видове багатство, чисельність і біомаса локальних контурних угруповань локалітетів верхньої частини Канівського водосховища (червень 2023 р.)

Локалітети та локальні угруповання	Видове багатство		Чисельність		Біомаса	
	кількість ввт	Сyanobacteria : Bacillariophyta : Chlorophyta, %	тис. кл/10 см ²	Сyanobacteria : Bacillariophyta : Chlorophyta, %	мг/10 см ²	Сyanobacteria : Bacillariophyta : Chlorophyta, %
Ст. 1. ФЕ	67	<1 : 94 : 3	80	<1 : 93 : 4	0,059	<1 : 90 : 3
Ст. 2. ФЕ	72	<1 : 92 : 8	94	<1 : 69 : 31	0,064	<1 : 95 : 5
Ст. 3. ФЕ	40	3 : 88 : 10	29	<1 : 88 : 12	0,083	<1 : 94 : 6
Ст. 3. МФБ	60	3 : 92 : 3	5928	4 : 95 : 1	1,931	3 : 96 : 1
Ст. 4. ФЕ	86	5 : 84 : 5	1049	94 : 3 : 2	0,130	21 : 50 : 8
Ст. 5. ФЕ	40	5 : 83 : 10	81	16 : 47 : 14	0,064	16 : 47 : 14
Ст. 5. МФБ	92	2 : 85 : 7	3383	24 : 66 : 8	5,756	<1 : 81 : 16

П р и м і т к а. Нумерація станцій відповідає табл. 1. ФЕ — фітоепіфітон, МФБ — мікрофітобентос.

подібності Серенсена (*Sor*) з побудовою відповідної дендрограми (рис. 2) показало, що високий рівень подібності ($Sor > 0,50$) спостерігався:

— між фітоепіфітоном на вході до затоки Собаче Гирло (ст. 2 ФЕ) та в «ізолюваній» водоймі (ст. 4 ФЕ);

— між мікрофітобентосом у затоці (ст. 3 МФБ) та фітоепіфітоном в «ізолюваній» водоймі (ст. 4 ФЕ);

— між фітоепіфітоном руслової ділянки нижче затоки Собаче Гирло (ст. 1 ФЕ) та фітоепіфітоном «ізолюваної» водойми (ст. 4 ФЕ);

— між фітоепіфітоном руслової ділянки нижче затоки Собаче Гирло (ст. 1 ФЕ) та мікрофітобентосом руслової ділянки в районі парку «Наталка» (ст. 5 МФБ).

Відповідно, між парами зазначених локальних угруповань зареєстровано найбільшу кількість спільних (потенційно взаємодіючих) видів: від 38 до 45.

Звертає на себе увагу те, що фітоепіфітон «ізолюваної» водойми (ст. 4, ФЕ) характеризувався значним рівнем подібності з локальними угрупованнями інших локалітетів. Таку подібність можна пояснити впливом високого рівня води навесні 2023 р., який призвів до виникнення тимчасового гідрологічного зв'язку «ізолюваної» водойми з русловою ділянкою Канівського водосховища і затокою Собаче Гирло та, відповідно, до обміну видами між локальними угрупованнями. Це може бути проявом мас-ефекту, тобто, коли на динаміку локальних угруповань впливає імміграція чи еміграція. При зниженні рівня води у літній сезон «ізолю-

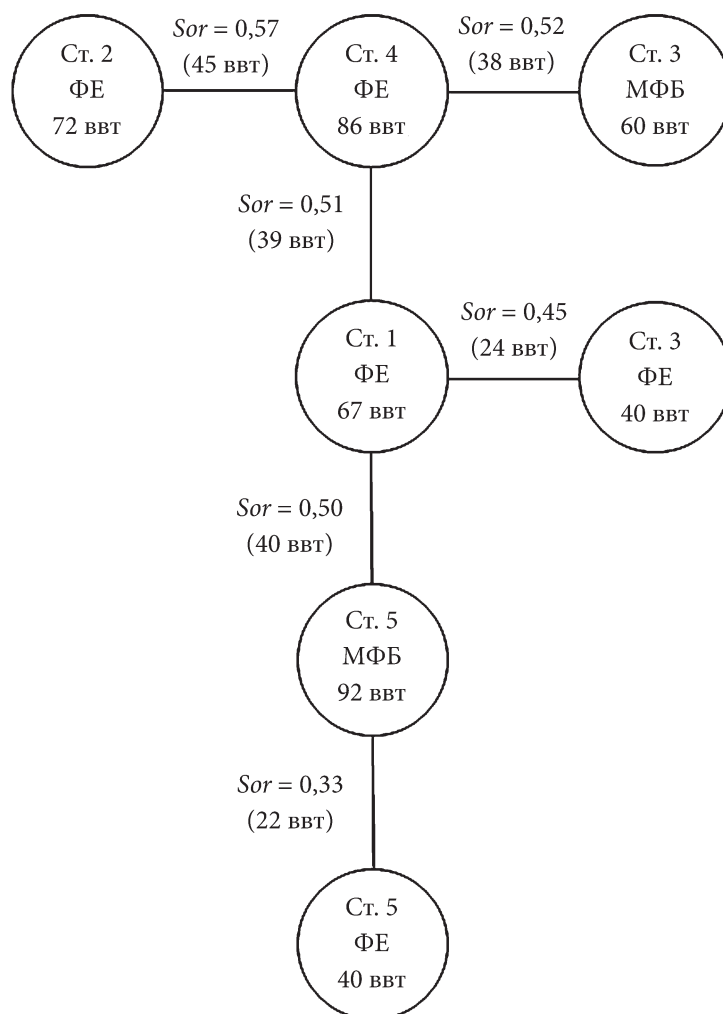


Рис. 2. Дендрограма подібності видового складу локальних контурних угруповань водоростей верхньої частини Канівського водосховища за коефіцієнтами Серенсена (Sor) (червень 2023 р.). У дужках зазначено кількість спільних (потенційно взаємодіючих) видів. ФЕ — фітоепіфітон. МФБ — мікрофітобентос

вана» водойма втратила гідрологічний зв'язок з іншими локалітетами, тому процес еміграції (виносу видів) з неї припинився, і, як наслідок, виводне різноманіття фітоепіфітону в ній було досить високим — 86 ввт.

Отримані нами результати узгоджуються з літературними даними. Наприклад, для фітопланктону р. Десни показано, що найкращі умови для обміну біофондами в річковій системі складаються в період весняної повені під час високого рівня води [38].

Необхідно також оцінити загальний рівень подібності між усіма досліджуваними локальними контурними угрупованнями водоростей, сукупність яких можна розглядати як метаугруповання. Множинний ін-

декс подібності Серенсена (SOR) складав 0,24. Тобто ступінь «перекриття» (*overlap*) серед множини локальних угруповань у межах метаугруповання за рахунок видів, які є спільними для двох і більше локальних угруповань, становить близько 24 %.

З огляду на це, постала необхідність визначити, скільки видів є потенційно взаємодіючими для більшості порівнюваних локальних угруповань, а скільки видів є «унікальними» [10] для якогось одного локального угруповання. Встановлено, що із загального списку видів (202 ввт) у локальних угрупованнях, що досліджувались, мінімальною частотою трапляння (14 %) характеризувались 101 ввт — їх було виявлено лише в якомусь одному з семи досліджуваних локальних угруповань. Розподіл таких видів по угрупованнях був наступним: Ст. 1 ФЕ — 10 ввт, Ст. 2 ФЕ — 15 ввт, Ст. 3 ФЕ — 6 ввт, Ст. 3 МФБ — 9 ввт, Ст. 4 ФЕ — 18 ввт, Ст. 5 ФЕ — 10 ввт, Ст. 5 МФБ — 33 ввт. Отже, найбільшу кількість «унікальних» видів зареєстровано для мікрофітобентосу руслової ділянки Канівського водосховища в районі парку «Наталка» (ст. 5) та фітоепіфітону «ізольованої» водойми (ст. 4). Це вочевидь є наслідком того, що ділянка Канівського водосховища в районі парку «Наталка» знаходиться нижче за течією від інших досліджуваних локалітетів, а «ізольована» водойма в літній сезон втратила гідрологічне сполучення з іншими локалітетами. Тобто спостерігались певні обмеження в розселенні водоростей, що є проявом динаміки патчів.

Водночас до видів, які зустрічались у більшості порівнюваних локальних угруповань та відрізнялись найвищою частотою трапляння (86—100 %), відносилось 11 ввт з відділу Bacillariophyta (табл. 4). Серед них присутні як види, типові для обростань, що міцно прикріплюються до субстрату всією поверхнею стулки (*Cocconeis euglypta*, *C. placentula*, *Planothidium lanceolatum*), так і види, більш характерні для мікрофітобентосу літоралі: стрічкоподібні та ланцюжкоподібні колоніальні форми (*Melosira varians*, *Pseudostaurosira brevistriata*, *Staurosira construens*) і рухливі форми (*Hippodonta capitata*).

Звертає на себе увагу те, що більшість видів, які характеризувались частотою трапляння 86 % (виявлені в шести локалітетах з семи), були відсутні в локальному угрупованні фітоепіфітону руслової ділянки Канівського водосховища в районі парку «Наталка». Тобто, існують певні обмеження в розселенні, які можуть бути проявом динаміки патчів, що потребує подальших поглиблених досліджень.

Порівняльний аналіз видового складу локальних угруповань з урахуванням кількісних показників. Для оцінки просторової динаміки водоростей необхідно враховувати не тільки видовий склад, але й показники кількісного розвитку локальних угруповань. З огляду на це, було проведено кластерний аналіз контурних угруповань досліджуваних локалітетів за індексом подібності Брея-Кертиса (рис. 3).

Важливим є те, що послідовність розташування локальних угруповань на дендрограмі за алгоритмом «найближчого сусіда» відповідає гід-

Таблиця 4
Види з максимальною частотою трапляння (86—100 %) у локальних контурних угрупованнях локалітетів верхньої частини Канівського водосховища (червень 2023 р.)

Види	Частота трапляння, %	Біомаса, мг/10 см ²									
		ст. 1. ФЕ	ст. 2. ФЕ	ст. 3. ФЕ	ст. 3. МФБ	ст. 4. ФЕ	ст. 5. ФЕ	ст. 5. МФБ			
<i>Cocconeis euglypta</i> Ehrenberg	100	<0,001	<0,001	<0,001	0,020	<0,001	0,006	<0,001	<0,001		
<i>Cocconeis placentula</i> Ehrenberg	100	0,011	0,001	<0,001	0,010	<0,001	0,008	<0,001	0,010		
<i>Melosira varians</i> C.Agardh	100	0,014	0,033	0,062	0,088	<0,001	0,007	<0,001	4,293		
<i>Planothidium lanceolatum</i> (Brébisson ex Kützing) Lange-Bertalot	100	<0,001	<0,001	<0,001	0,001	<0,001	<0,001	<0,001	0,002		
<i>Tabularia tabulata</i> (C. Agardh) Snoeijs	100	0,010	<0,001	<0,001	0,005	<0,001	0,002	<0,001	0,063		
<i>Ulnaria ulna</i> (Nitzsch) Compiere	86	—	0,008	0,005	0,051	0,018	0,005	0,050			
<i>Hippodonta capitata</i> (Ehrenberg) Lange-Bertalot, Metzeltin & Witkowski	86	<0,001	<0,001	0,001	0,011	<0,001	—	0,028			
<i>Nitzschia amphibia</i> Grunow	86	<0,001	<0,001	<0,001	0,001	<0,001	—	<0,001	<0,001		
<i>Operphora martyi</i> var. <i>polymorpha</i> (Jouravleva) Proshkina-Lavrenko	86	<0,001	<0,001	<0,001	0,002	<0,001	—	0,003			
<i>Pseudostaurastrum brevistriatum</i> (Grunow) D.M. Williams & Round	86	<0,001	0,013	<0,001	0,098	<0,001	—	<0,001	<0,001		
<i>Staurastrum constriatum</i> Ehrenberg	86	0,002	<0,001	<0,001	0,187	<0,001	—	<0,001	<0,001		

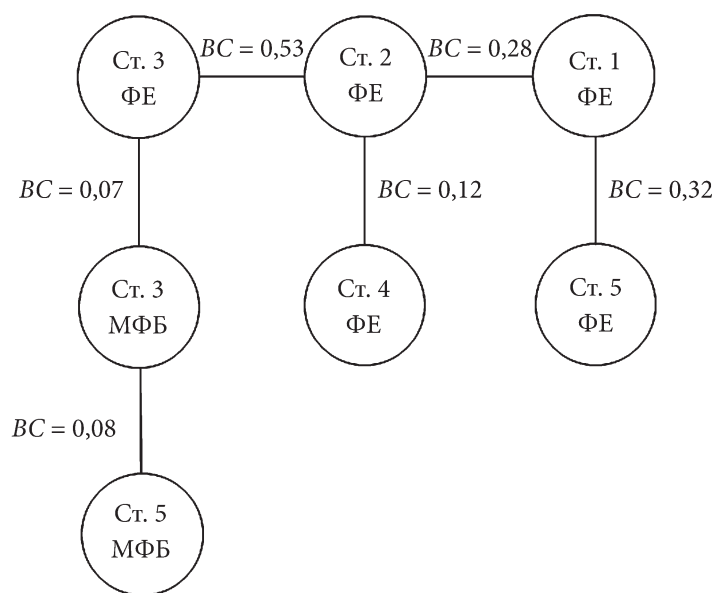


Рис. 3. Дендрограма подібності видового і кількісного складу локальних контурних водоростевих угруповань локалітетів верхньої частини Канівського водосховища за коефіцієнтом Брея-Кертиса (червень 2023 р.)

рологічному сполученню між локалітетами (див. рис. 1) та вказує на можливі шляхи обміну видами, наприклад:

- основне русло ↔ вхід до затоки ↔ затока;
- вхід до затоки ↔ «ізольована» водойма (переважно під час високого рівня води).

Також важливо, що дендрограма, побудована на основі індексу подібності Брея-Кертиса (див. рис. 3), точніше відобразила водне сполучення між локалітетами, ніж вищенаведена аналогічна дендрограма на основі індексу подібності Серенсена (див. рис. 2). Тобто регіональні стохастичні чинники (обмін видами) впливають не тільки на видовий склад, але й на кількісні показники розвитку локальних угруповань. Для підтвердження даного припущення слід розглянути структуру домінуючого комплексу фітоепіфітону та мікрофітобентосу досліджуваних локалітетів (табл. 5).

Спільними видами-домінантами для локальних угруповань основного русла Канівського водосховища, ділянки на вході до затоки та самої затоки були, зокрема, такі види як *Melosira varians*, *Ulnaria ulna*, *Cocconeis placentula* (див. табл. 5). Наприклад, у затоці Собаче гирло біомаса *M. varians* у фітоепіфітоні становила 0,062 мг/10 см², у мікрофітобентосі — 0,088 мг/10 см². У фітоепіфітоні на вході до затоки біомаса цього виду була в чотири рази меншою — 0,033 мг/10 см², а на русловій ділянці Канівського водосховища нижче затоки ще вдвічі меншою — 0,015 мг/10 см². Напрямок розселення даного виду доказово встановити

Таблиця 5
Структура домінуючого комплексу локальних контурних угруповань досліджуваних локалітетів верхньої частини Канівського водосховища (червень 2023 р.)

Домінуючі види	ст. 1. ФЕ	ст. 2. ФЕ	ст. 3. ФЕ	ст. 3. МФБ	ст. 4. ФЕ	ст. 5. ФЕ	ст. 5. МФБ
<i>Oscillatoria limnetica</i> Lemmermann	—	—	—	—	$\frac{0,024}{19}$	—	—
<i>Amphora libyca</i> Ehrenberg	—	—	—	$\frac{0,122}{6}$	—	—	—
<i>Aulacoseira italica</i> (Ehrenberg)	—	—	—	$\frac{0,063}{*}$	—	$\frac{0,003}{5}$	$\frac{0,320}{6}$
<i>Cocconeis euglypta</i> Ehrenberg	—	—	—	$\frac{0,020}{*}$	—	$\frac{0,006}{9}$	—
<i>Cocconeis placentula</i> Ehrenberg	$\frac{0,011}{19}$	$\frac{0,001}{*}$	—	$\frac{0,010}{*}$	—	$\frac{0,008}{13}$	*
<i>Gomphonema acuminatum</i> Ehrenberg	$\frac{0,003}{6}$	—	—	$\frac{0,002}{*}$	—	—	—
<i>Melosira varians</i> C. Agardh	$\frac{0,015}{25}$	$\frac{0,033}{52}$	$\frac{0,062}{73}$	$\frac{0,088}{5}$	—	$\frac{0,007}{11}$	$\frac{4,293}{73}$
<i>Navicula reinhardtii</i> (Grunow)	—	—	—	$\frac{0,026}{*}$	$\frac{0,009}{7}$	—	*
<i>Pinnularia viridis</i> (Nitzsch)	—	—	—	—	$\frac{0,011}{9}$	—	—
<i>Pseudostaurastrum brevistriatum</i> (Grunow) D.M. Williams & Round	—	$\frac{0,013}{20}$	—	$\frac{0,098}{5}$	—	—	—

Продовження табл. 5

Домінуючі види	ст. 1. ФЕ	ст. 2. ФЕ	ст. 3. ФЕ	ст. 3. МФБ	ст. 4. ФЕ	ст. 5. ФЕ	ст. 5. МФБ
<i>Staurosira binodis</i> (Ehrenberg) Lange-Bertalot	$\frac{0,001}{*}$	—	—	$\frac{0,680}{35}$	—	—	—
<i>Staurosira constriuens</i> Ehrenberg	$\frac{0,002}{5}$	—	—	$\frac{0,187}{10}$	—	—	—
<i>Surirella librile</i> (Ehrenberg) Ehrenberg	—	—	$\frac{0,002}{*}$	$\frac{0,173}{9}$	$\frac{0,002}{*}$	—	—
<i>Tabularia tabulata</i> (C. Agardh) Snoeijis	$\frac{0,011}{18}$	—	—	$\frac{0,005}{*}$	—	$\frac{0,002}{*}$	$\frac{0,063}{*}$
<i>Ulnaria amphirhynchus</i> (Ehrenberg) Compère & Bukhtiyarova	—	—	—	—	—	$\frac{0,005}{8}$	$\frac{0,001}{*}$
<i>Ulnaria oxurhynchus</i> (Kützing) Aboal	—	—	—	—	—	$\frac{0,005}{8}$	—
<i>Ulnaria ulna</i> (Nitzsch) Compère	—	$\frac{0,008}{12}$	$\frac{0,005}{6}$	$\frac{0,051}{*}$	$\frac{0,018}{14}$	$\frac{0,005}{8}$	$\frac{0,050}{*}$
<i>Randorina torum</i> (O.F. Müller)	—	—	—	—	$\frac{0,007}{5}$	—	—
<i>Phacus saudatus</i> Hübner	$\frac{0,004}{7}$	—	—	—	$\frac{0,010}{8}$	—	—
Загальна біомаса	0,059	0,064	0,083	1,931	0,130	0,064	5,756

Примітка. Над ризкою — біомаса домінуючого виду, мг/10 см²; під ризкою — частка (%) від загальної біомаси. * Вид зустрічався у даному локальному угрупованні, але не входив до складу домінуючого комплексу.

неможливо, проте з огляду на те, що найвища біомаса *M. varians* спостерігалась у затоці і знижувалась у напрямку до руслової ділянки, можна сформулювати гіпотезу про існування явища мас-ефекту цього виду від затоки до русла. Водночас в «ізольованій» водоймі *M. varians* не виявлено, що може свідчити про обмеження в розселенні, зумовлені «відшнурованням» водойми від Канівського водосховища в літній сезон (прояв динаміки патчів). Нижче за течією, на русловій ділянці в районі парку «Наталка», даний вид знову входить до складу домінуючого комплексу контурних угруповань. Варто відмітити високий показник біомаси *M. varians* у мікрофітобентосі цього локалітету — 4,293 мг/10 см², що на два—три порядки вище, ніж в інших локальних угрупованнях. Вірогідно це є одним із проявів сортування видів, коли види займають найбільш сприятливі для них локалітети. Отже, навіть на прикладі одного виду можна спостерігати різні типи просторової динаміки, проте дане питання потребує більш детальних досліджень.

Роль обігу видів та вкладеності видової структури у просторовій динаміці локальних угруповань. Поглиблений аналіз процесів, що визначають подібність / відмінність (бета-різноманіття) між локальними контурними угрупованнями, проведено на прикладі двох локалітетів: затоки Собаче гирло (Ст. 3) та руслової ділянки Канівського водосховища в районі парку «Наталка» (Ст. 5) (рис. 4). Вибір даних локалітетів для розрахунків зумовлений наступним:

- а) локалітети мають постійне гідрологічне сполучення;
- б) у цих локалітетах досліджували як фітоепіфітон, так і мікрофітобентос, що дозволяє проаналізувати динаміку локальних угруповань у тривимірному просторі згідно з раніше запропонованим підходом [6].

На рисунку 4 представлено схему потенційних взаємозв'язків між локальними угрупованнями водоростей бентосу та епіфітону з урахуванням напрямку течії. Вертикальні стрілки на схемі відображають обмін видами «по вертикалі», тобто між мікрофітобентосом та фітоепіфітоном у межах одного локалітету. Горизонтальні стрілки — це обмін видами в горизонтальній площині — між водоростевими угрупованнями одного типу в різних локалітетах. Діагональними стрілками позначено більш складні взаємозв'язки в тривимірному просторі — між угрупованнями різного типу в різних локалітетах. Для аналізу обміну видами необхідно спершу розглянути три типи взаємозв'язків, використовуючи інтегральний показник подібності (індекс Серенсена):

1. *Обмін видами по вертикалі.* Індекс Серенсена (*Sor*) між фітоепіфітоном і мікрофітобентосом затоки Собаче гирло (Ст. 3) становив 0,44 — найвищий показник серед усіх пар локальних угруповань, які включено до аналізу. Це результат того, що в літоральній зоні Собаче Гирло відбувається інтенсивний обмін видами між локальними угрупованнями водоростей на дні та на вищих водних рослинах внаслідок добових коливань рівня води, що викликані імпульсним режимом роботи Київської ГЕС. На русловій ділянці Канівського водосховища цей індекс був значно нижчим і становив 0,33. Це може бути зумовлено тим, що на русловій

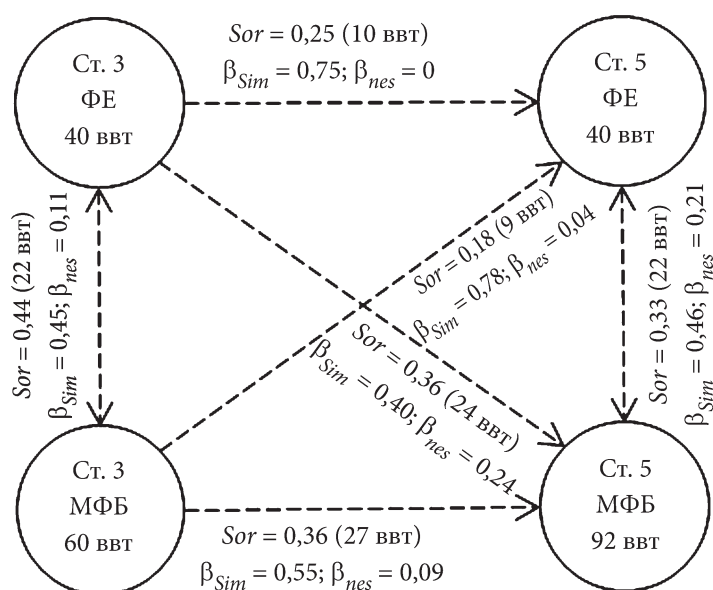


Рис. 4. Схема взаємозв'язків між локальними контурними угрупованнями водоростей (ФЕ — фітоепіфітон, МФБ — мікрофітобентос) у двох гідрологічно сполучених локалітетах верхньої частини Канівського водосховища: ст. 3 — затока Собаче Гирло, ст. 5 — руслова ділянка водосховища в районі парку «Наталка». Sor — індекс подібності Серенсена; β_{Sim} — індекс відмінності Сімпсона; β_{nes} — індекс вкладеності видової структури. У дужках після індексу Серенсена зазначена кількість спільних видів. Стрілками позначено можливі шляхи обміну видами

ділянці швидкість течії є вищою, ніж у затоці і частина видів, які вимушено емігрують з донних відкладів чи відриваються від поверхні вищих водних рослин, зноситься течією.

2. *Обмін видами в горизонтальній площині.* Індекс подібності Серенсена між угрупованнями фітоепіфітону затоки Собаче Гирло та руслової ділянки становив 0,25, а між аналогічними угрупованнями мікрофітобентосу — 0,36 (див. рис. 4). Така відмінність може бути зумовлена тим, що до складу фітоепіфітону переважно входять форми, які міцно прикріплені до субстрату (види з родів *Cocconeis*, *Achnanthydium*, *Planothidium*, *Gomphonema*, *Symbella*, *Encyonema*), на відміну від мікрофітобентосу, де велику частку складають рухливі види (з родів *Navicula*, *Nitzschia*, *Surirella*). Відповідно представники мікрофітобентосу є більш лабільними та легше відділяються від субстрату і зносяться течією в нижчерозташовані локалітети.

3. *Обмін видами в тривимірному просторі.* Індекс Серенсена між фітоепіфітоном затоки Собаче гирло та мікрофітобентосом руслової ділянки становив 0,36, тоді як між мікрофітобентосом затоки Собаче Гирло та фітоепіфітоном руслової ділянки був удвічі нижчим — 0,18. Така різниця вочевидь зумовлена тим, що види, які відриваються від поверхні ви-

щик водних рослин, можуть осідати на дно у локалітетах нижче за течією. Водночас види, які емігрують з мікрофітобентосу у водну товщу і зносяться течією, з більшою ймовірністю знову осядуть на дно, ніж затримуються на поверхні вищих водних рослин.

Наступним кроком є аналіз індексів обігу видів та вкладеності видової структури. З рисунку 4 видно, що індекси відмінності Сімпсона, що відображають міру обігу видів, змінювались від 0,40 до 0,78, а індекси вкладеності видової структури — від 0 до 0,24. Тобто у парах угруповань, що аналізувались, співвідношення процесів заміщення видів та втрати (появи) видів було дуже мінливим. Доцільно розглянути три контрастних приклади:

А. Пара локальних угруповань «Фітоепіфітон затоки Собаче Гирло (ст. 3 ФЕ) — фітоепіфітон руслової ділянки (Ст. 5 ФЕ)», або приклад просторової динаміки в горизонтальній площині. Дані локальні угруповання представлені однаковою кількістю видів (40). Індекс подібності Серенсена (Sor) дорівнює 0,25, індекс відмінності Серенсена (β_{Sor}) = 0,75. Оскільки угруповання представлені однаковою кількістю видів, то індекс відмінності Сімпсона (β_{Sim}) дорівнює індексу відмінності Серенсена, тобто 0,75. Відповідно всі види в парі порівнюваних угруповань заміщуються й індекс вкладеності видової структури (β_{nes}) дорівнює нулю. Отже, в даному випадку домінує процес обігу видів, що відповідає парадигмі сортування видів.

Б. Пара локальних угруповань «Фітоепіфітон затоки Собаче Гирло (ст. 3 ФЕ) — мікрофітобентос затоки Собаче Гирло (ст. 3 МФБ)», або приклад просторової динаміки по вертикалі. Локальні угруповання в даній парі представлені різною кількістю видів — відповідно 40 і 60. $Sor = 0,44$; $\beta_{Sor} = 0,56$. Індекс обігу видів (β_{Sim}) становить 0,45, а індекс вкладеності видової структури (різниця $\beta_{Sor} - \beta_{Sim}$) дорівнює 0,11. Якщо прийняти інтегральний індекс відмінності β_{Sor} за 100 %, можна розрахувати, що 80 % бета-різноманіття в даній парі локальних угруповань формується за рахунок обігу видів, а 20 % — за рахунок видів, які присутні у мікрофітобентосі, але відсутні у фітоепіфітоні.

В. Пара локальних угруповань «Фітоепіфітон затоки Собаче Гирло (ст. 3 ФЕ) — мікрофітобентос руслової ділянки (Ст. 5 МФБ)», або приклад динаміки в тривимірному просторі. Ці угруповання також представлені різною кількістю видів — відповідно 40 і 92. $Sor = 0,36$; $\beta_{Sor} = 0,64$. Індекс обігу видів (β_{Sim}) дорівнює 0,40, а індекс вкладеності видової структури (β_{nes}) — 0,24. Отже, у даній парі локальних угруповань 62 % бета-різноманіття визначається обігом видів, а 38 % — «появою» видів у мікрофітобентосі руслової ділянки, для якої існують інші джерела поповнення видами (наприклад, затока Оболонь або вищерозташована ділянка Канівського водосховища).

На рисунку 5 представлено графічну інтерпретацію розрахованих індексів подібності / відмінності у вигляді кругових діаграм. Оскільки $Sor + \beta_{Sor} = 1$, площу більшого кола на рисунку прийнято за одиницю. Менше коло відображає співвідношення різних компонентів бета-різноманіття

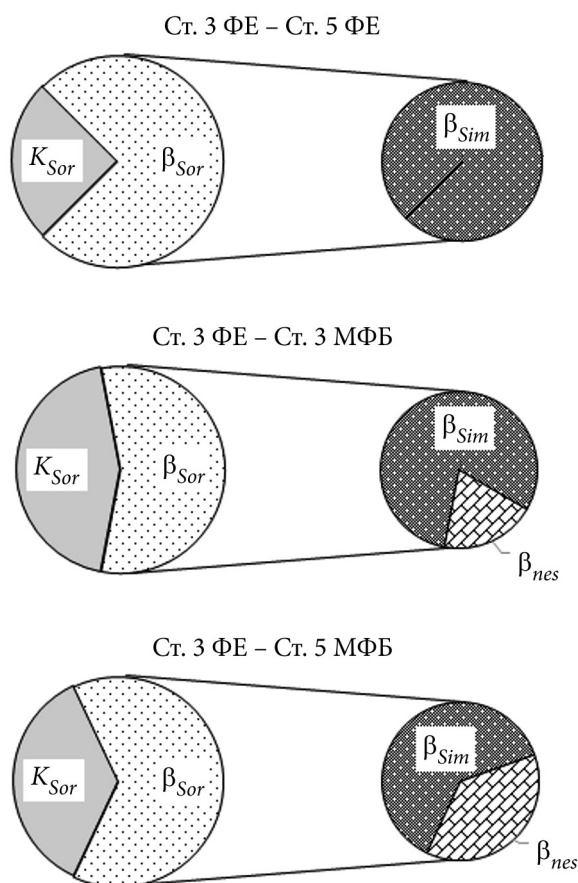


Рис. 5. Графічна інтерпретація індексів подібності / відмінності між трьома парами локальних угруповань: ФЕ — фітоепіфітон, МФБ — мікрофітобентос; ст. 3 — затока Собаче Гирло, ст. 5 — руслова ділянка водосховища в районі парку «Наталка». Sor — індекс подібності Серенсена; β_{Sim} — індекс відмінності Сімпсона; β_{nes} — індекс вкладеності видової структури

Таке «перекриття» частково може бути зумовлено міграцією видів з одного угруповання в інше, що можна описати парадигмою мас-ефекту чи нейтральною парадигмою. Загальна відмінність (бета-різноманіття) між локальними угрупованнями становить 76 %. Якщо прийняти відмінність ($\beta_{SOR} = 0,76$) за 100 %, то отриманий компонент обігу видів ($\beta_{SIM} = 0,68$) становить 90 %, а компонент вкладеності видової структури ($\beta_{NES} = 0,08$) — 10 %. Тобто відмінність між угрупованнями визначається сортуванням видів та динамікою патчів, проте переважає процес сортування видів.

(відмінності): компоненту обігу видів (β_{sim}) та компоненту вкладеності видової структури (β_{nes}). Іншими словами, менше коло відображає, які процеси визначають відмінність між угрупованнями.

Важливо також оцінити загальну роль процесів обігу та втрати видів у досліджуваному метаугрупованні водоростей. Вище було зазначено, що множинний індекс подібності Серенсена між усіма парами проаналізованих локальних угруповань (SOR) становив 0,24. Відповідно множинний індекс відмінності Серенсена β_{SOR} становить $1 - 0,24 = 0,76$. Множинний індекс відмінності Сімпсона (β_{SIM}) = 0,68, відповідно множинний індекс вкладеності видової структури (β_{NES}) = 0,76 - 0,68 = 0,08. Отже, у досліджуваному нами метаугрупованні водоростей ступінь «перекриття» серед множини локальних угруповань дорівнює 24 %.

Висновки

Дослідження контурних водоростевих угруповань на ділянках з лотичними і лентичними умовами та різним ступенем сполученості в межах верхньої частини Канівського водосховища в літній сезон 2023 р. показали, що стохастичні чинники (міграції, обмін видами, у тому числі мас-ефект) суттєво впливають на видовий склад та кількісні характеристики розвитку локальних угруповань.

Встановлено потенційні шляхи обміну видами серед локальних угруповань:

— по вертикалі — між фітоепіфітоном та мікрофітобентосом одного локалітету;

— у горизонтальній площині — між контурними угрупованнями одного типу в системі локалітетів: основне русло ↔ вхід до затоки ↔ затока; основне русло ↔ вхід до затоки ↔ «ізольована» водойма;

— у тривимірному просторі — між фітоепіфітоном затоки та мікрофітобентосом руслової ділянки, що розташована нижче за течією.

У сукупності локальних контурних угруповань, які можна розглядати як одне метаугруповання, множинний індекс подібності Серенсена становив 0,24, множинний індекс відмінності Сімпсона — 0,68, а множинний індекс вкладеності видової структури — 0,08. Тобто бета-різноманіття в межах метаугруповання переважно визначалось обігом видів (що відповідає парадигмі сортування видів), і лише незначною мірою — втраатою видів (що описується парадигмою динаміки патчів).

Список використаної літератури

1. Давидов О.А. Епіфітні угруповання водоростей. Методи гідроекологічних досліджень поверхневих вод. Київ : ЛОГОС, 2006. С. 33—37.
2. Топачевський О.В., Оксіук О.П. Діатомові водорості — Bacillariophyta. Визначник прісноводних водоростей Української РСР. Київ : Наук. думка, 1960. Вип. 9. 411 с.
3. Центральна геофізична обсерваторія імені Бориса Срезневського. Інформація щодо рівня води та температури р. Дніпро (Канівське вдсх.). URL: <http://cgo-sreznevskiy.kyiv.ua/uk/diialnist/hidrolohichna?id=152> (дата звернення: 10.06.2023).
4. Щербак В.І. Фітомікробентос. Методи гідроекологічних досліджень поверхневих вод. Київ : ЛОГОС, 2006. С. 28—32.
5. Щербак В.І., Семенюк Н.Є., Давидов О.А., Ларіонова Д.П. Сучасна характеристика фітопланктону, мікрофітобентосу та фітоепіфітону Канівського водосховища. Повідомлення 1: Таксономічне, екологічне різноманіття та просторовий розподіл. *Альгологія*. 2023. Т. 33, № 3. С. 147—184. <https://doi.org/10.15407/alg33.03.147>.
6. Юришинець В.І., Семенюк Н.Є., Щербак В.І. та ін. Деякі актуальні проблеми застосування теорії метаугруповань при комплексному вивченні фітопланктону, мікрофітобентосу, фітоперифітону континентальних водних екосистем. *Укр. журн. природн. наук*. 2024. № 9. С. 56—73.
7. Ярмошенко Л.П. Формування мікрофітобентосу верхньої частини Канівського водосховища за умов антропогенного впливу: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. Київ, 2007. 24 с.
8. Algarte V.M., Rodrigues L., Landeiro V.L. et al. Variance partitioning of deconstructed periphyton communities: does the use of biological traits matter? *Hydrobiologia*. 2014. Vol. 722. P. 279—290. <https://doi.org/10.1007/s10750-013-1711-6>.

9. Almeida-Neto M., Guimarães P., Guimarães P.R. Jr. et al. A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos*. 2008. Vol. 117. P. 1227—1239. <https://doi.org/10.1111/j.2008.0030-1299.16644.x>.
10. Baselga A. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 2010. Vol. 19. P. 134—143. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00490.x>.
11. Beshkova M.B., Botev I.S. Phytoplankton community structure of three temporary wetlands on Belene Island (Bulgarian sector of the Danube River). *Phytol. Balcan.* 2004. Vol. 10, N 1. P. 11—19.
12. Bortolini J.C., Silva P.R.L., Baumgartner G., Bueno N. C. Response to environmental, spatial, and temporal mechanisms of the phytoplankton metacommunity: comparing ecological approaches in subtropical reservoirs. *Hydrobiologia*. 2019. Vol. 830. P. 45—61. <https://doi.org/10.1007/s10750-018-3849-8>.
13. Bottin M., Soininen J., Alard D., Rosebery J. Diatom cooccurrence shows less segregation than predicted from niche modelling. *PLoS ONE*. 2016. Vol. 11, Iss. 4. Article No. e0154581. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0154581>.
14. Chaparro G., Horváth Z., O'Farrell I. et al. Plankton metacommunities in floodplain wetlands under contrasting hydrological conditions. *Freshwater Biology*. 2018. Vol. 63. P. 380—391. <https://doi.org/10.1111/fwb.13076>.
15. Černá K. Small-scale spatial variation of benthic algal assemblages in a peat bog. *Limnologica*. 2010. Vol. 40. P. 315—321. <https://doi.org/10.1016/j.limno.2009.11.015>.
16. Dembowska E.A., Napiórkowski P. A case study of the planktonic communities in two hydrologically different oxbow lakes, Vistula River, Central Poland. *J. Limnol.* 2015. Vol. 74, N 2. P. 346—357. <https://doi.org/10.4081/jlimnol.2014.1057>.
17. Devercelli M., Scarabotti P., Mayora G. et al. Unravelling the role of determinism and stochasticity in structuring the phytoplanktonic metacommunity of the Paraná River floodplain. *Hydrobiologia*. 2016. Vol. 764, N 1. P. 139—156. <https://doi.org/10.1007/s10750-015-2363-5>.
18. Gadzinowska J. Plankton communities in oxbow lakes of the River Vistula (Oświęcim Basin) with bottom sediments heterogeneously contaminated with heavy metals. *Limnological Review*. 2013. Vol. 2. P. 93—104. <https://doi.org/10.2478/limre-2013-0011>.
19. Goldenberg Vilar A., Van Dam H., Van Loon E. et al. Eutrophication decreases distance decay of similarity in diatom communities. *Freshwater Biology*. 2014. Vol. 59, N 7. P. 1522—1531. <https://doi.org/10.1111/fwb.12363>.
20. Grabowska M., Glińska-Lewczuk K., Obolowski K. et al. Effects of hydrological and physicochemical factors on phytoplankton communities in floodplain lakes. *Pol. J. Environ. Stud.* 2014. Vol. 23, N 3. P. 713—725.
21. Guiry M.D., Guiry G.M. *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway, 2023. URL: <http://www.algaebase.org> (last accessed: 01.08.2023).
22. Jamoneau A., Passy S.I., Soininen J. et al. Beta diversity of diatom species and ecological guilds: Response to environmental and spatial mechanisms along the stream watercourse. *Freshwater Biology*. 2018. Vol. 63. P. 62—73. <https://doi.org/10.1111/fwb.12980>.
23. Kiernan D. *Natural resources biometrics*. Geneseo, NY: Open SUNY Textbooks, Milne Library, State University of New York at Geneseo, 2014. 251 p.
24. Klochenko P., Shevchenko T. Distribution of epiphytic algae on macrophytes of various ecological groups (the case study of water bodies in the Dnieper River basin). *Oceanol. & Hydrobiol. Studies*. 2017. Vol. 46, N 3. P. 283—293. <https://doi.org/10.1515/ohs-2017-0030>.
25. 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. <https://doi.org/10.1615/HydrobJ.v49.i4.50>.
26. Klochenko P.D., Shevchenko T.F., Tarashchuk O.S. Phytoepiphyton of the additional net of the Kanev Reservoir. *Ibid.* 2016. Vol. 52, N 3. P. 22—37. <https://doi.org/10.1615/HydrobJ.v52.i3.30>.

27. Larose D.T., Larose C.D. Hierarchical and k -mean clustering / Data mining and predictive analytics. John Wiley & Sons, Inc, 2015. P. 523—530.
28. Leibold M.A., Hoyoak M., Mouquet N. et al. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*. 2004. Vol. 7. P. 601—613. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00608.x>.
29. Ludwig J.A., Reynolds J.F. Statistical ecology. A primer on methods and computing. New York: John Wiley and Sons, 1988. 368 p.
30. Mihaljević M., Špoljarić D., Stević F. et al. The influence of extreme floods from the River Danube in 2006 on phytoplankton communities in a floodplain lake: Shift to a clear state. *Limnologica*. 2010. Vol. 40. P. 260—268. <https://doi.org/10.1016/j.limno.2009.09.001>.
31. Moss B., Booker I., Balls H., Manson K. Phytoplankton distribution in a temperate floodplain lake and river system. I. Hydrology, nutrient sources and phytoplankton biomass. *Journal of Plankton Research*. 1989. Vol. 11, N 4. P. 813—838. <https://doi.org/10.1093/plankt/11.4.813>.
32. Oksiyuk O.P., Davydov O.A., Karpezo Yu.I. Microphytobenthos as bioindicator of state of aquatic ecosystems. *Hydrobiol. J.* 2011. Vol. 47, N 1. P. 72—85. <https://doi.org/10.1615/HydrobJ.v47.i1.70>.
33. Oksiyuk O.P., Davydov O.A., Karpezo Yu.I. Sanitary and hydrobiological assessment of the state of the river section of the Kanev Reservoir in terms of the structural indices of microphytobenthos algae cenoses. *Hydrobiol. J.* 2012. Vol. 48, N 5. P. 53—68. <https://doi.org/10.1615/HydrobJ.v48.i5.50>.
34. Passy S.I. Diatom ecological guilds display distinct and predictable behavior along nutrient and disturbance gradients in running waters. *Aquatic Botany*. 2007. Vol. 86. P. 171—178. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2006.09.018>.
35. Passy S.I., Pan Y., Lowe R.L. Ecology of the major periphytic diatom communities from the Mesta River, Bulgaria. *Internat. Rev. Hydrobiol.* 1999. Vol. 84. P. 129—174. <https://doi.org/10.1002/iroh.199900017>.
36. Rimet F., Bouchez A. Life-forms, cell-sizes and ecological guilds of diatoms in European rivers. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*. 2012. Vol. 406. P. 1—14. <https://doi.org/10.1051/kmae/2012018>.
37. Semenyuk N.Ye., Shcherbak V.I. Structural and functional organization of phytoepiphyton of the Dnieper reservoirs and factors influencing its development. Report 1. Role of some hydrophysical factors. *Hydrobiol. J.* 2016. Vol. 52, N 5. P. 3—17. <https://doi.org/10.1615/HydrobJ.v52.i5.10>.
38. Sereda T.M., Gromova Yu.F. Seasonal pattern of plankton drift in the estuarine section of the Desna River in the riverbed—floodplain system: mechanisms of biofund exchange. *Ibid.* 2022. Vol. 58, N 1. P. 3—14. <https://doi.org/10.1615/HydrobJ.v58.i1.10>.
39. Shcherbak V.I., Yakushin V.M., Zadorozhnaya A.M. et al. Seasonal and interannual dynamics of phytoplankton, phytomicroepiphyton, and nutrients content in the River Section of the Kanev Reservoir. *Ibid.* 2016. Vol. 52, N 1. P. 49—61. <https://doi.org/10.1615/HydrobJ.v52.i1.50>.
40. 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. <https://doi.org/10.1615/HydrobJ.v47.i3.10>.
41. Shevchenko T.F., Klochenko P.D., Timchenko V.M., Dubnyak S.S. Epiphyton of a cascade plain reservoir under different hydrodynamic conditions. *Ecohydrology and Hydrobiology*. 2019. Vol. 19, N 3. P. 407—416. <https://doi.org/>
42. Soininen J., Heino J. Relationships between local population persistence, local population persistence, local abundance and regional occupancy of species: distribution patterns of diatoms in boreal streams. *J. Biogeogr.* 2005. Vol. 32. P. 1971—1978. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01342.x>.
43. Sørensen T. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content and its application to analyses of the vegetation of

Danish commons. *Kongelige Danske Videnskabernes Selskab Biologiske Skrifter*. 1948. Vol. 5, N 4. P. 1—46.

44. Tarashchuk O.S. Epiphyton algae communities of the river section of the Kanev Reservoir depending on ecological factors. *Hydrobiol. J.* 2009. Vol. 46, N 5. P. 33—50. <https://doi.org/10.1615/HydrobJ.v45.i6.30>.

45. Vilmi A., Tolonen K.T., Karjalainen S.M., Heino J. Metacommunity structuring in a highly-connected aquatic system: effects of dispersal, abiotic environment and grazing pressure on microalgal guilds. *Hydrobiologia*. 2017. Vol. 790. P. 125—140. <https://doi.org/10.1007/s10750-016-3024-z>.

46. Wetzel C. E., Bicudo D. de C., Ector L. et al. Distance decay of similarity in neotropical diatom communities. *PLoS ONE*. 2012. Vol. 7, N 9. e45071. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0045071>.

47. Wojciechowska W., Pasztaleniec A., Solis M. et al. Phytoplankton of the two river lakes in relation to flooding period (River Bug, Eastern Poland). *Polish J. Ecol.* 2005. Vol. 53, N 3. P. 419—425.

48. Zadorozhna H., Semeniuk N., Shcherbak V. Interaction between phytoplankton and epiphytic algae in the Kaniv Water Reservoir (Ukraine). *Intern. Letters of Natural Sciences*. 2017. Vol. 61. P. 56—68. <https://doi.org/10.18052/www.scipress.com/ILNS.61.56>.

Надійшла 05.09.2024

A.V. Zhorova, Post-Graduate Student,
Institute of Hydrobiology of the NAS of Ukraine,
Volodymyr Ivasyuk Avenue, 12, Kyiv, 04210, Ukraine
e-mail: annazhorova3417@gmail.com
ORCID 0000-0001-5240-4443

H.Ye. Hryhoriyeva, Post-Graduate Student,
Institute of Hydrobiology of the NAS of Ukraine,
Volodymyr Ivasyuk Avenue, 12, Kyiv, 04210, Ukraine
e-mail: annanika2930@gmail.com
ORCID 0000-0002-6406-1166

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

O.A. Davydov, PhD (Biol.), Senior Researcher, Senior Researcher,
Institute of Hydrobiology of the NAS of Ukraine,
Volodymyr Ivasyuk Avenue, 12, Kyiv, 04210, Ukraine
e-mail: davydovoleg01@gmail.com
ORCID 0009-0004-2381-723X

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

SPATIAL DYNAMICS AND INTERACTIONS OF CONTOUR ALGAL
COMMUNITIES IN THE UPPER SECTION OF KANIV RESERVOIR (DNIPRO
RIVER, UKRAINE)

The paper deals with spatial dynamics of microphytobenthos and phytoepiphyton in the localities with different degree of connectivity within the upper section of Kaniv Reservoir. The stochastic factors (migrations and exchange of species) have been proven to make a significant effect upon the species composition and abundance of local communities, which can be considered as one metacommunity. Potential paths of species exchange wit-

hin the metacommunities have been revealed: along the vertical axis, in the horizontal plane and in the three-dimensional space. A high level of similarity of contour algal communities in the «isolated» water body and other localities in summer 2023 was explained by abnormally high water level in spring, which caused a temporary hydrological connection between the water body and the main river channel, and, respectively, exchange of species among the local communities under study. The main types of spatial dynamics of contour algal communities in the localities under study are species sorting and mass effect, less significant role is played by patch dynamics.

Key words: *microphytobenthos, phytoepiphyton, spatial dynamics, metacommunities, mass effect, species sorting, patch dynamics.*