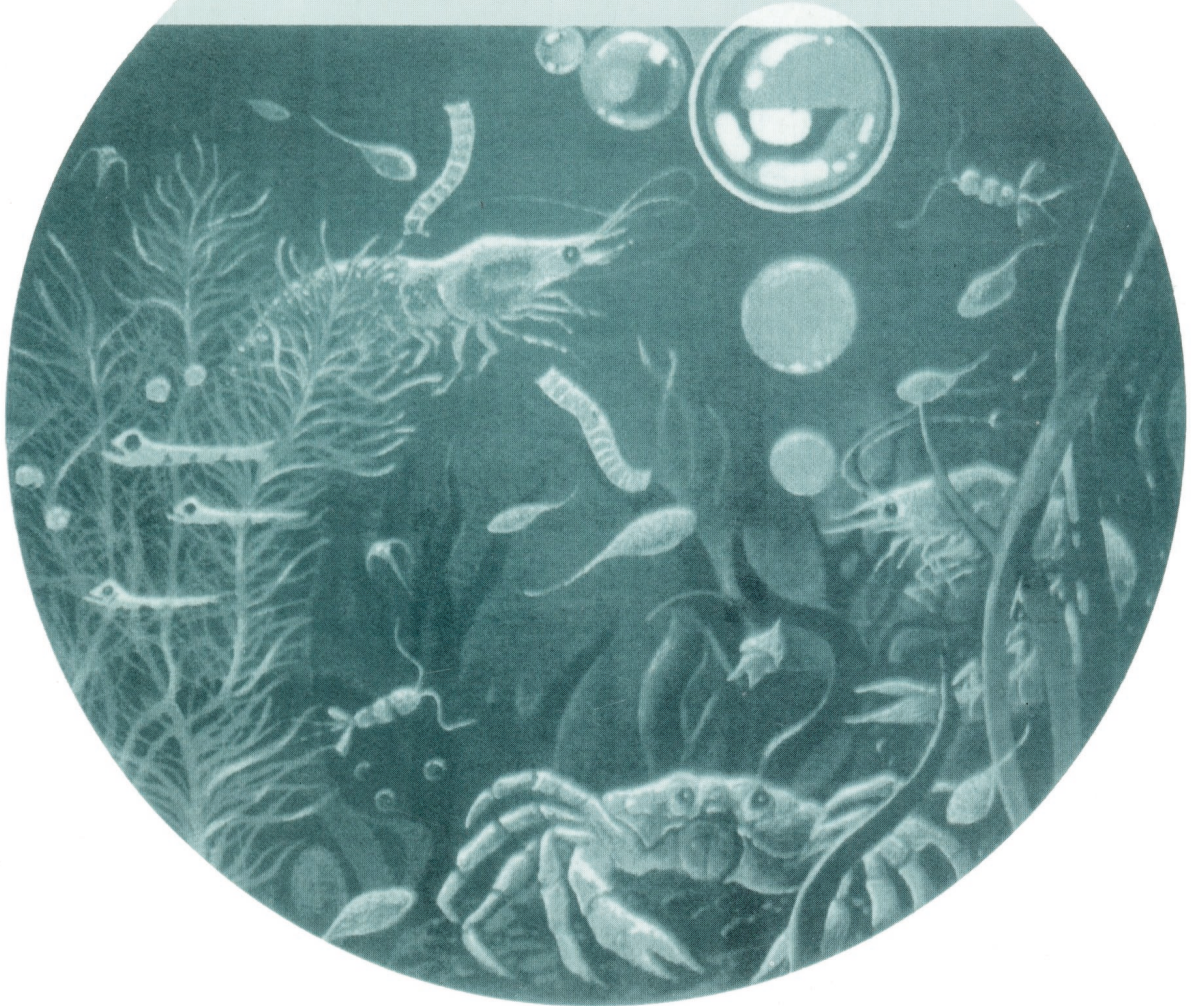


ISSN 0375-8990

ГІДРОБІОЛОГІЧНИЙ ЖУРНАЛ



2(368)

ТОМ 62 • 2026

Засновники: Національна академія наук України та Інститут гідробіології НАН України

Видавець: Інститут гідробіології НАН України

Редакційна колегія

С.О. Афанасьєв, головний редактор, Ін-т гідробіології НАН України; *В.І. Юришинець*, заст. головного редактора, Ін-т гідробіології НАН України; *Л.І. Калініна*, відповідальний секретар редакції, Ін-т гідробіології НАН України; *Р. Банадук*, Ун-т Сібіу, Румунія; *Л. Бурлакова*, Буффало-коледж при Державному Університеті, США; *Д.І. Гудков*, Ін-т гідробіології НАН України; *Йонгтуан Жу*, Ін-т міського середовища Китайської академії наук, КНР; *Б. Здановський*, Ін-т риб. госп. внутр. водойм, м. Ольштин, Польща; *О. Каратаєв*, Центр з вивчення Великих Озер, США; *П.Д. Клоченко*, Ін-т гідробіології НАН України; *Ю.Г. Крот*, Ін-т гідробіології НАН України; *П.М. Линник*, Ін-т гідробіології НАН України; *К. Оболевський*, Ун-т Казіміра Великого, Польща; *О.О. Протасов*, Ін-т гідробіології НАН України; *О.В. Романенко*, Нац. мед. ун-т ім. О.О. Богомольця, Україна; *Я. Слободнік*, Ін-т навколишнього середовища, Словацька республіка; *І.К. Тодераш*, Ін-т зоології АН Молдови; *Й.І. Узунов*, Ін-т біорізноманітності та екосистемних досліджень Болгарської академії наук; *К. Феррагут*, Ін-т ботаніки, Бразилія; *Т.Ф. Шевченко*, Ін-т гідробіології НАН України; *В.І. Щербак*, Ін-т гідробіології НАН України; *В.М. Якушин*, Ін-т гідробіології НАН України

Свідоцтво про державну реєстрацію друкованого засобу масової інформації — серія KB № 13477-2361ПР від 26.10.2007

Ідентифікатор медіа у Реєстрі суб'єктів у сфері друкованих медіа R30-02509. Рішення Національної ради України з питань телебачення і радіомовлення № 224 від 01.02.2024

Журнал включений до Переліку наукових фахових видань України з приєднанням категорії «А»

Журнал перевидається ВД Begell House. Англomовна версія «Hydrobiological Journal» входить до бази даних Scopus

Editorial Board

S.A. Afanasyev, Editor-in-Chief, Institute of Hydrobiology, NAS of Ukraine; *V.I. Yuryshynets*, Deputy Editor-in-Chief, Institute of Hydrobiology, NAS of Ukraine; *L.I. Kalinina*, Editorial Board Executive Secretary, Institute of Hydrobiology, NAS of Ukraine; *D. Bănăduc*, Lucian Blaga University of Sibiu, Romania; *L.E. Burlakova*, SUNY Buffalo State, USA; *C. Ferragut*, Institute of Botany São Paulo, Brazil; *D.I. Gudkov*, Institute of Hydrobiology, NAS of Ukraine; *A.Y. Karatajev*, SUNY Buffalo State, USA; *P.D. Klochenko*, Institute of Hydrobiology, NAS of Ukraine; *Yu.G. Krot*, Institute of Hydrobiology, NAS of Ukraine; *P.N. Linnik*, Institute of Hydrobiology, NAS of Ukraine; *K. Obolewski*, Kazimierz Wielki University, Poland; *A.A. Protasov*, Institute of Hydrobiology, NAS of Ukraine; *A.V. Romanenko*, Bogomolets National Medical University, Ukraine; *V.I. Shcherbak*, Institute of Hydrobiology, NAS of Ukraine; *T.F. Shevchenko*, Institute of Hydrobiology, NAS of Ukraine; *J. Slobodnik*, Environmental Institute, Slovakia; *I. Toderaş*, Institute of Zoology, Academy of Sciences of Moldova; *Y. Uzunov*, Institute of Biodiversity and Ecosystem Research of Bulgarian Academy of Sciences; *V.M. Yakushin*, Institute of Hydrobiology, NAS of Ukraine; *B. Zdanowski*, Inland Fisheries Institute, Poland; *Y.G. Zhu*, Institute of Urban Environment, Chinese Academy of Sciences

ГІДРОБІОЛОГІЧНИЙ ЖУРНАЛ

МІЖНАРОДНИЙ НАУКОВИЙ ЖУРНАЛ
ВИХОДИТЬ 6 РАЗІВ НА РІК
ЗАСНОВАНИЙ У ЛЮТОМУ 1965 р.
КИЇВ

2 (368)
том 62 • 2026

ЗМІСТ

Загальна гідробіологія

- Щербак В.І., Семенюк Н.Є., Майстрова Н.В.* Вплив біогенних елементів на фітопланктон дніпровських водосховищ на сучасному етапі 3
- Зоріна-Сахарова К.Є., [Ляшенко А.В.]* Особливості структури та чинники формування метагруповання донних безхребетних Кілійської дельти Дунаю 23
- Протасов О.О., Новосьолова Т.М.* Риси озерного континууму у просторовому розподілі фітопланктону водойми-охолоджувача енергетичної станції 42

Екологічна фізіологія і біохімія водних рослин

- Пасічна О.О., Клоченко П.Д., Харченко Г.В., Платонов М.О., Годлевська О.О.* Особливості акумуляції важких металів зеленими нитчастими водоростями у водоймах з різним ступенем антропогенного забруднення 56
- [Усенко О.М.], Крот Ю.Г., Леонтєва Т.О.* Вміст фотосинтетичних пігментів у клітинах зелених мікроводоростей за умов їх штучного вирощування 69
- Чвалюк Г.В., Грубінко В.В.* Біотехнологічні механізми очищення води за допомогою мікроводоростей: екологічна альтернатива традиційним технологіям і перспективи використання (огляд) 79

Екологічна фізіологія і біохімія водних тварин

- Потрохов О.С., Гудков Д.І., Худіяш Ю.М., Беляєв В.В., Федоренко Л.В.* Фізіолого-біохімічні показники риб у водоймах Чорнобильської зони відчуження 91

Водна токсикологія

- Коваленко В.Ф., Гончарук В.В.* Вплив води з різним ізотопним складом на життєдіяльність гідробіонтів 105

Затверджено до друку Вченою радою інституту (протокол № 1 від 15.01.2026 р.)

Адреса редакції та видавця

Інститут гідробіології НАН України,
просп. Володимира Івасюка, 12, Київ-210, 04210, Україна
Тел. 418-60-04, e-mail: hydrobioljournal@gmail.com

Редактори *О.В. Жук, О.В. Мантурова*
Комп'ютерна верстка та макетування *Л.Є. Десницька*
Комп'ютерний набір *А.А. Цибульська*

Підп. до друку 03.03.2026. Формат 70 × 108/16. Гарн. Minion Pro.
Ум. друк. арк. 8,75. Обл.-вид. арк. 13,0. Тираж 90 прим.

Віддруковано ТОВ «Про формат». Україна, 04080, м. Київ, вул. Кирилівська, 86.
Свідоцтво про внесення суб'єкта видавничої справи ДК № 5942 від 11 січня 2018 р.

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., в. о. пров. наук. співроб.
Інститут гідробіології НАН України,
просп. Володимира Івасюка, 12, Київ, 04210, Україна
e-mail: natasemenyuk@gmail.com
ORCID 0000-0003-4447-3507

Н.В. МАЙСТРОВА, к. б. н., ст. наук. співроб., ст. наук. співроб.
Інститут гідробіології НАН України,
просп. Володимира Івасюка, 12, Київ, 04210, Україна
e-mail: n_maystrova@ukr.net
ORCID 0000-0001-5335-4695

ВПЛИВ БІОГЕННИХ ЕЛЕМЕНТІВ НА ФІТОПЛАНКТОН ДНІПРОВСЬКИХ ВОДОСХОВИЩ НА СУЧАСНОМУ ЕТАПІ¹

Розглянуто вплив біогенних елементів та їхнього співвідношення на фітопланктон верхньокаскадних дніпровських водосховищ. Встановлено достовірну пряму кореляцію між концентрацією азоту і кількісними показниками розвитку фітопланктону. Між концентраціями неорганічного фосфору і біомасою фітопланктону було отримано поліноміальну залежність. За концентрації фосфору нижче порогової величини 0,05 мг/дм³, яка відповідає «перетину Редфілда» (16 N : 1 P), існує достовірна позитивна кореляція між $P_{неорг}$ та біомасою фітопланктону, а за концентрації вище 0,05 мг/дм³ достовірної кореляції не зареєстровано. Встановлено, що найбільше видове багатство, чисельність і біомаса фітопланктону спостерігались за співвідношення азоту та фосфору в діапазоні 11—30. Доведено, що в мезотрофно-евтрофних екосистемах Київського та Канівського водосховищ закон Фолленвайдера не спрацьовує, оскільки в теперішній час, на відміну від 1960—1980-их рр., фосфор не є лімітуючим чинником для вегетації фітопланктону.

Ключові слова: фітопланктон, азот, фосфор, N:P співвідношення, дніпровські водосховища, лімітуючий чинник.

¹Роботу виконано в рамках бюджетної програми «Підтримка розвитку пріоритетних напрямків наукових досліджень (КПКВК 6541230)».

Ц и т у в а н н я: Щербак В.І., Семенюк Н.Є., Майстрова Н.В. Вплив біогенних елементів на фітопланктон дніпровських водосховищ на сучасному етапі. *Гідробіол. журн.* 2026. Т. 62, № 2. С. 3—22.

Загальновідомо, що склад і кількісний розвиток водоростевих угруповань, як і будь-якого автотрофного компонента біорізноманіття, залежить від цілої низки екологічних чинників. Одними з найважливіших серед них є біогенні елементи [18, 21, 23, 28, 33, 44], до яких зазвичай відносять неорганічні сполуки азоту (NH_4^+ , NO_2^- , NO_3^-) і фосфору ($\text{P}_{\text{неорг}}$).

У цьому контексті необхідно згадати так зване співвідношення (або число) Редфілда, яке показує, що фітопланктон асимілює вуглець, азот і фосфор у співвідношенні 106 С : 16 N : 1 P [32]. Слід підкреслити, що співвідношення Редфілда — це не універсальне оптимальне співвідношення біогенних елементів для фітопланктону, а усереднена величина оптимальних видо-специфічних співвідношень. Наприклад, для різних видів прісноводного фітопланктону оптимальне N:P співвідношення коливається від 4,1 до 133,3 [25, 43, 48].

Оскільки різні види фітопланктону характеризуються різними потребами в азоті і фосфорі, зміни N:P співвідношення можуть вплинути на міжвидові взаємодії в угрупованні (зокрема, конкуренцію). Так, види, що є ефективними конкурентами, домінують за оптимального N:P співвідношення, а толерантні види — за субоптимального співвідношення [33, 50]. Дисбаланс N:P у водному середовищі може відігравати важливу роль у формуванні структури фітопланктону та співіснуванні різних видів у ньому [50].

Результати досліджень концентрації неорганічних форм азоту і фосфору в Дніпрі і дніпровських водосховищах (по мірі їх створення) було узагальнено в роботах [1—3].

Вплив біогенних елементів на фітопланктон дніпровських водосховищ аналізувався Я.В. Роллом [8], Ю.М. Марковським [9], колективом авторів під час дослідження проблем «цвітіння» води [13], ці роботи продовжили Л.Я. Сіренко [11, 12] і Г.Д. Приймаченко [7]. Так, Г.Д. Приймаченко вважала, що у Київському водосховищі лімітуючим чинником для розвитку фітопланктону є неорганічний фосфор, тоді як концентрації неорганічного азоту є достатніми для вегетації фітопланктону. Високу концентрацію неорганічного азоту в воді Київського водосховища підтверджують і дані щодо відношення загального вмісту неорганічних сполук азоту до фосфору (N:P), які в період 1965—1970 рр. коливались у межах 19,7—38,8, у середньому 33:1. Надалі ці роботи в основному носили фрагментарний характер [26].

Перебудова в економічній, сільськогосподарській, соціальній сферах в Україні, яка розпочалась у 1990-тих роках, призвела до певних змін в обсягах надходження біогенних елементів до дніпровських водосховищ та в співвідношенні концентрації азоту і фосфору у воді. Важливою зміною було зниження співвідношення N:P, зумовлене, окрім інших причин, широким використанням фосфорвмісних миючих засобів в останні десятиліття.

З огляду на це, мета роботи — проаналізувати вплив біогенних елементів на розвиток фітопланктону верхньокаскадних дніпровських водосховищ на сучасному етапі їхнього існування.

Матеріал і методика досліджень

Представлено результати досліджень впливу біогенних елементів та відношення загального вмісту неорганічних сполук азоту до фосфору (N:P) на фітопланктон верхньокаскадних дніпровських водосховищ — Київського і Канівського (за період 2007—2022 рр.).

Вибір об'єктів досліджень зумовлений тим, що Київське водосховище — головне у Дніпровському каскаді — акумулює річкові води Дніпра і Прип'яті. Канівське водосховище — внутрішньокаскадне, знаходиться під впливом мегаполіса (м. Києва). Відповідно, кожне водосховище характеризується специфічним режимом біогенних елементів. Багаторічну динаміку біогенних елементів проаналізовано за ретроспективними [2, 3] і сучасними [41, 49] даними². Матеріали щодо фітопланктону в основному опубліковано в роботах [16, 17, 36—41].

Карти-схеми станцій спостереження, методи відбору та камерально-го опрацювання гідрохімічних та альгологічних проб наведені у цитованих вище публікаціях. Таксономічну номенклатуру водоростей представлено згідно з міжнародним електронним каталогом AlgaeBase [20].

Результати досліджень та їх обговорення

Багаторічна динаміка біогенних елементів

Азот. Основними формами неорганічного азоту є амонійна (NH_4^+) та нітратна (NO_3^-). Концентрація NH_4^+ у липні 2007—2020 рр. в Київському водосховищі коливалась у межах кількох порядків — 0,06—0,93 мг N/дм³, концентрація NO_3^- — від 0,02 до 0,24 мг N/дм³. У Канівському водосховищі в 2007—2022 рр. концентрація NH_4^+ складала 0,22—0,30 мг N/дм³, NO_3^- — 0,08—0,30 мг N/дм³.

Вважаємо, що відмінності між Київським і Канівським водосховищами зумовлені надходженням до акваторій останнього неорганічних сполук азоту у вигляді NO_3^- з «розсіяних» джерел забруднення м. Києва [6] і двох «точкових» джерел — стоку р. Либідь і Бортницької станції аерації — до 1,50—2,52 мг N/дм³.

Концентрація нітритного азоту (NO_2^-) у Київському водосховищі коливалась у межах 0,001—0,004 мг N/дм³, а в Канівському водосховищі — 0,003—0,008 мг N/дм³.

У цілому, сучасні дані, у порівнянні з 1960—1980-ми рр., показують, що в Київському водосховищі концентрація NH_4^+ знизилась майже у 2,5 разів, а NO_3^- — у 2 рази. Аналогічне зниження концентрації неорганічного азоту притаманне і для Канівського водосховища.

Фосфор. У сучасних умовах концентрація неорганічного фосфору змінювалась по акваторії Київського водосховища від 0,012 до 0,107 мг/дм³, що підтверджують і інші дослідники [4]. У цілому, порівнян-

²Гідрохімічні дані щодо Київського та Канівського водосховищ за останні роки люб'язно надані співавтором виконаних бюджетних тем Інституту гідробіології НАН України м. н. с. Лінчук М.І., за що автори висловлюють щире вдячність.

ня сучасних даних із ретроспективними показало, що концентрація $P_{\text{неорг}}$ у водній товщі Київського водосховища значно зросла.

У Канівському водосховищі концентрація фосфору була вищою — 0,048—0,158 мг/дм³ і, як і для азоту, найвищі значення фіксувалися у зонах впливу скидів р. Либідь і Бортницької станції аерації.

З огляду на глобальне зростання надходження фосфору у водне середовище і тенденцію до зниження концентрації азоту в дніпровській воді, дослідження взаємодії в системі «біогенні елементи — фітопланктон» нині є особливо важливими, зокрема потребують відповіді питання:

1. Чи коректною є інтерпретація закону Фолленвайдера [45] для екосистем дніпровських водосховищ у сучасний період? Як відомо, закон (або правило) Фолленвайдера є широко цитованим, особливо в 70—90-х рр. ХХ ст., і основна його суть полягає в тому, що чим вище концентрація $P_{\text{неорг}}$ у воді, тим інтенсивніше розвивається фітопланктон зі зростанням чисельності й біомаси. Для об'єктивної оцінки цього процесу для дніпровських водосховищ необхідно звернути увагу на об'єкти досліджень поважного вченого. Так, положення його закону базуються на дослідженнях низки оліготрофних озер Скандинавії, де навіть незначне зростання концентрації $P_{\text{неорг}}$ сприяло «спалаху» розвитку фітопланктону [45]. Надалі автор продовжив роботи на оліготрофних озерах Канади і, відповідно, були отримані аналогічні результати [46].

Але верхньокаскадні водосховища Дніпра є мезотрофно-евтрофними екосистемами [10, 34], у яких концентрація $P_{\text{неорг}}$ є значно вищою, ніж в оліготрофних озерах Скандинавії та Північної Канади, тому це питання потребує більш глибоких досліджень.

2. На які з домінуючих відділів фітопланктону (Cyanobacteria, Bacillariophyta, Chlorophyta) найбільшою мірою впливає: а) сучасний режим біогенних елементів; б) їхнє співвідношення (N:P)?

Оцінка взаємозв'язку «біогенні елементи — фітопланктон»

Дослідження впливу біогенних елементів на автотрофні організми, започатковане ще в ХІХ ст. Ю. Лібіхом у 1840 р. (закон мінімуму Ю. Лібіха) [27 цит. за 28], на сьогодні має значний доробок і для водоростей морських та континентальних гідроєкосистем. Не вдаючись до переліку численних робіт, які стосуються дніпровських водосховищ³, відзначимо, що в результаті багаторічних досліджень на стаціонарній моніторинговій станції Інституту гідробіології НАНУ [15, 41, 42] отримано дані щодо сезонної динаміки загального вмісту неорганічних сполук азоту ($N_{\text{неорг}}$), неорганічного фосфору ($P_{\text{неорг}}$), чисельності (N) і біомаси (B) фітопланктону (рис. 1).

Максимальні чисельність і біомаса фітопланктону дніпровських водосховищ реєструються в літній період. Тоді як динаміка біогенних елементів є дещо відмінною. Найбільші концентрації азоту реєструються у

³Цитування конкретних робіт, які мають безпосереднє відношення до цього питання, наводитиметься у тексті статті.

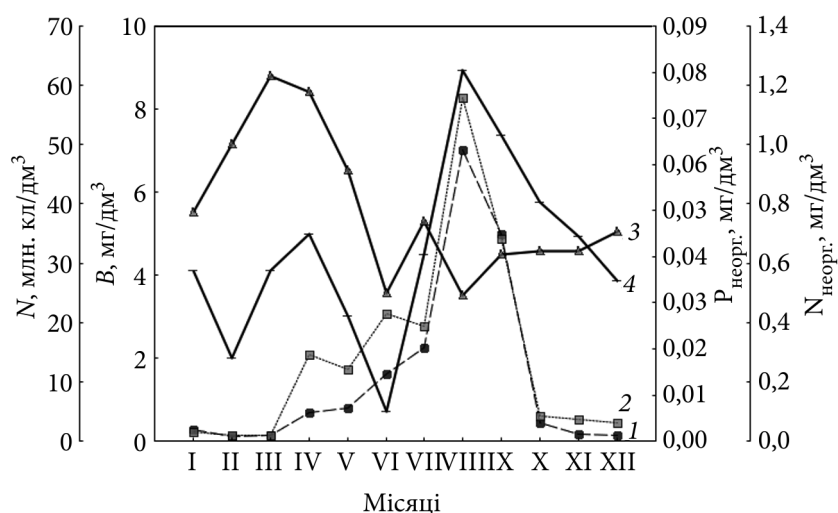


Рис. 1. Сезонна динаміка чисельності (1), біомаси (2) фітопланктону, загального вмісту неорганічних сполук азоту (3) та фосфору (4) у поверхневих горизонтах Канівського водосховища

весняний період, а мінімальні — у літній. Для фосфору притаманна інша закономірність — максимальні концентрації відмічаються влітку — в період масового розвитку фітопланктону. На думку О.І. Денисової [3] і А.В. Ліщук [5], така динаміка фосфору пояснюється його колообігом, регенерацією та зростанням антропогенного навантаження у літній період.

З огляду на те, що домінуючими відділами водоростей у планктоні дніпровських водосховищ є Cyanobacteria, Bacillariophyta і Chlorophyta, важливо проаналізувати сезонну динаміку їхніх біомас (рис. 2).

Аналіз представлених даних дозволяє стверджувати наступне:

- весняній вегетації фітопланктону з домінуванням Bacillariophyta відповідає максимальна концентрація азоту і мінімальна — фосфору;
- максимальні біомаси Cyanobacteria і Chlorophyta відмічаються влітку за найвищих концентрацій фосфору і зниження концентрації азоту.

Кореляційні залежності між біогенними елементами та фітопланктоном у Київському водосховищі

Азот. Встановлено достовірну позитивну кореляцію між загальним вмістом неорганічних сполук азоту ($N_{\text{неорг}}$) та чисельністю фітопланктону (N) ($r = 0,51$, $p = 0,02$, $n = 20$), і, відповідно, біомасою (B) ($r = 0,50$, $p = 0,02$, $n = 20$) (рис. 3, а).

Аналогічні позитивні кореляції кількісних показників розвитку фітопланктону зареєстровані з концентрацією амонійного азоту (NH_4^+) як основної форми неорганічного азоту у Київському водосховищі: $r = 0,51$, $p = 0,02$, $n = 20$ для чисельності фітопланктону; $r = 0,52$, $p = 0,02$, $n = 20$ для біомаси (рис. 3, б).

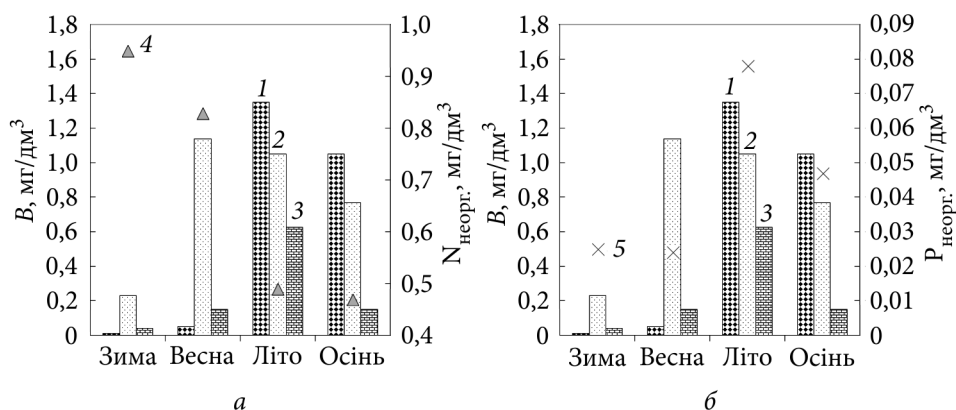


Рис. 2. Сезонна динаміка біомаси домінуючих відділів фітопланктону за впливу загального вмісту неорганічних сполук азоту (а) і фосфору (б) у поверхневих горизонтах Канівського водосховища: 1 — Cyanobacteria; 2 — Bacillariophyta; 3 — Chlorophyta; 4 — $N_{\text{неорг.}}$; 5 — $P_{\text{неорг.}}$

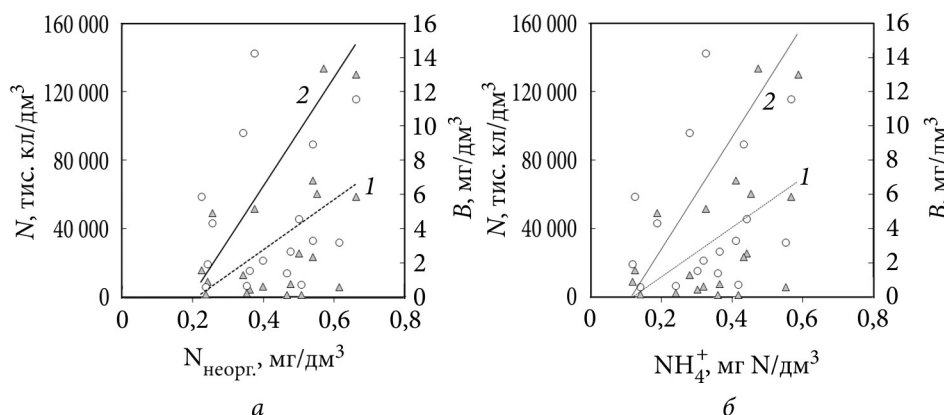


Рис. 3. Залежність між концентрацією неорганічних сполук азоту (а — загальний вміст неорганічних сполук азоту; б — амонійний азот) та кількісними показниками фітопланктону в поверхневих горизонтах пелагіалі Київського водосховища: 1 — чисельність фітопланктону, 2 — біомаса фітопланктону

Важливість амонійного азоту у функціонуванні фітопланктону можна продемонструвати й на прикладі домінуючих відділів Cyanobacteria (рис. 4, а) і Chlorophyta (рис. 4, б). Так, коефіцієнт кореляції між концентрацією NH_4^+ та чисельністю Cyanobacteria склав $r = 0,50$; $p = 0,02$, $n = 20$; між NH_4^+ та їхньою біомасою — $r = 0,58$; $p = 0,007$, $n = 20$. Для Chlorophyta аналогічні коефіцієнти кореляції відповідно склали: $r = 0,45$; $p = 0,05$, $n = 20$ та $r = 0,52$; $p = 0,02$, $n = 20$.

Отже, незважаючи на тенденцію до зниження концентрації неорганічних сполук азоту, встановлено статистично достовірні позитивні кореляційні залежності між загальним вмістом неорганічних сполук азоту і

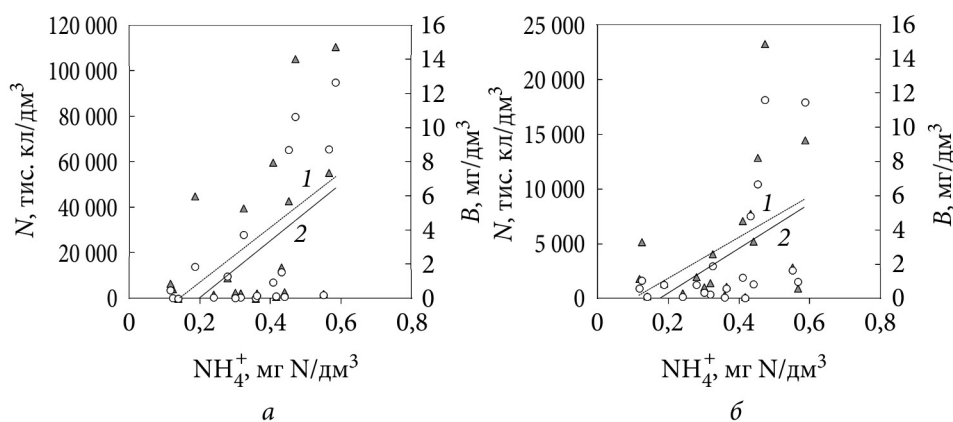


Рис. 4. Залежність між концентрацією амонійного азоту та кількісними показниками Суанобacteria (а) і Chlorophyta (б) у фітопланктоні поверхневих горизонтів пелагіалі Київського водосховища: 1 — чисельність, 2 — біомаса

кількісними показниками фітопланктону. Аналогічні статистично достовірні залежності чисельності і біомаси від концентрації амонійного азоту вказують на важливу роль цього біогенного елемента у функціонуванні фітопланктону дніпровських водосховищ як у перші роки існування дніпровських водосховищ, так і за сучасних умов.

Таким чином, важливим є і те, що сучасні концентрації неорганічного азоту є достатніми для вегетації фітопланктону.

Фосфор. Аналіз залежності між біомасою літнього фітопланктону пелагіалі і концентрацією $P_{\text{неорг}}$ показав, що отримана точкова діаграма характеризується найвищою достовірністю апроксимації до поліноміальної лінії тренду (рис. 5).

Аналіз отриманих даних дозволяє виділити модальний пул із концентраціями $P_{\text{неорг}}$ від «слідових значень» до 0,05 мг/дм³. У цьому діапазоні спостерігається зростання біомаси фітопланктону при збільшенні концентрації $P_{\text{неорг}}$.

У той же час у пулі вищих показників концентрації $P_{\text{неорг}}$ — від 0,05 мг/дм³ і до максимально зареєстрованих (0,13—0,15 мг/дм³) — залежність між концентрацією фосфору та біомасою фітопланктону відсутня.

Для підтвердження отриманих результатів можна навести опубліковані дані інших дослідників, зокрема для норвезьких озер різної трофності — від оліготрофних до евтрофних [24]. Основним висновком автора було те, що сприятливий вплив фосфору на розвиток фітопланктону спостерігається за концентрацій $P_{\text{неорг}}$ в основному в межах 0,01—0,03 мг/дм³. Подібні висновки наводяться за результатами досліджень фітопланктону і біогенного режиму низки польських озер [22].

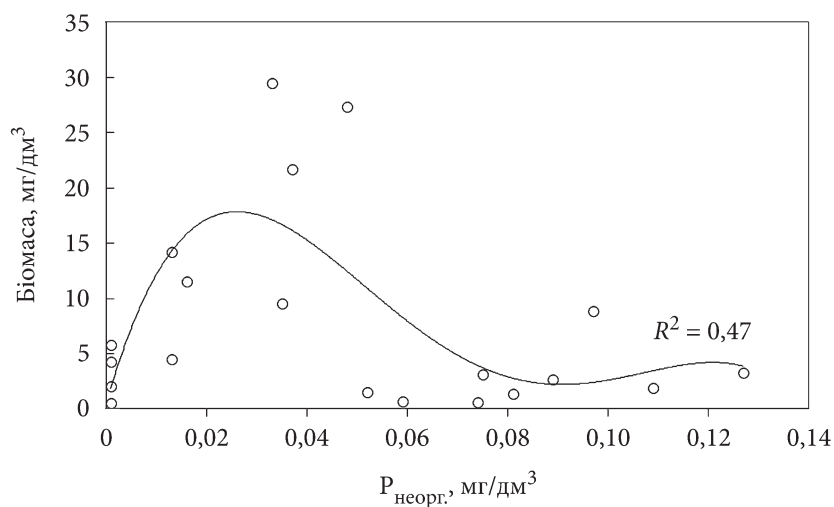


Рис. 5. Залежність між концентрацією $P_{\text{неорг}}$ і біомасою літнього фітопланктону поверхневих горизонтів пелагіалі Київського водосховища

З огляду на це, було розраховано коефіцієнти кореляції між концентрацією фосфору та біомасою фітопланктону окремо для кожного пулу $P_{\text{неорг}}$:

1. У діапазоні $P_{\text{неорг.}} \leq 0,05$ мг/дм³ встановлено достовірну позитивну кореляційну залежність між концентрацією фосфору та біомасою фітопланктону ($r = 0,85$, $p = 0,0009$, $n = 11$) (рис. 6, а).

2. За концентрацій $P_{\text{неорг.}} > 0,05$ мг/дм³ достовірної залежності відсутня ($r = 0,40$, $p = 0,28$, $n = 9$) (рис. 6, б).

Отже, отримані результати досліджень чітко вказують на наступне:

— у мезотрофно-евтрофних і евтрофних верхньокаскадних дніпровських водосховищах закон Фолейвайдера [45] не спрацьовує. Тим паче, його недопустимо застосовувати для екосистем більш високої трофності, наприклад Кременчуцького водосховища [35];

— статистично достовірний взаємозв'язок між біомасою фітопланктону і концентрацією фосфору (у діапазоні $P_{\text{неорг.}} \leq 0,05$ мг/дм³) в основному відповідає закономірностям, викладеним в роботах С.Е. Йоргенсена [24].

З огляду на результати натурних досліджень, беремо на себе відповідальність висловити думку, що подальше зростання надходження неорганічного фосфору до дніпровських водосховищ вже не є лімітуючим чинником розвитку фітопланктону.

Побудова точкових діаграм для домінуючих відділів водоростей дозволила отримати поліноміальні залежності між $P_{\text{неорг}}$ в усьому діапазоні його концентрацій і відповідними величинами біомаси Cyanobacteria, Bacillariophyta і Chlorophyta у фітопланктоні (рис. 7).

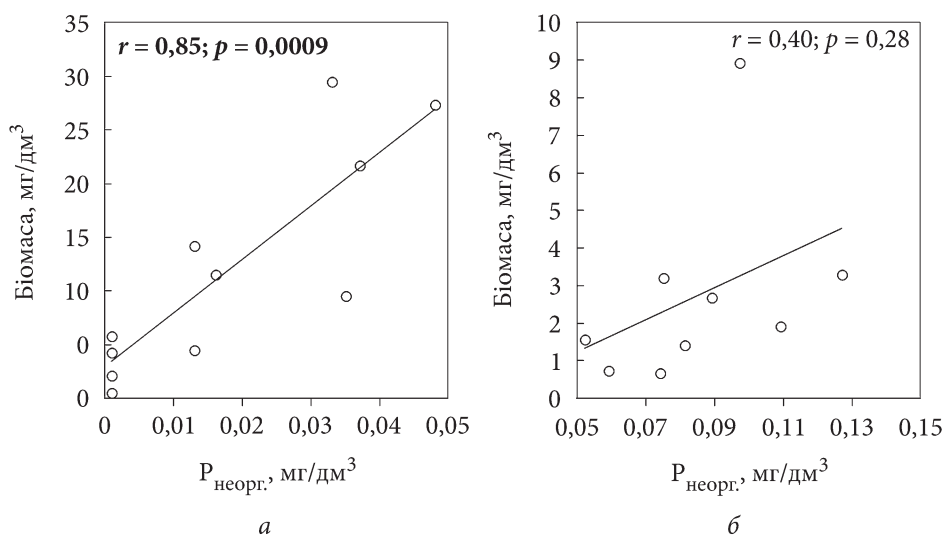


Рис. 6. Залежність між концентрацією фосфору та біомасою фітопланктону окремо для двох пулів P_{неорг}: а — за концентрації P_{неорг} ≤ 0,05 мг/дм³; б — за концентрації P_{неорг} > 0,05 мг/дм³

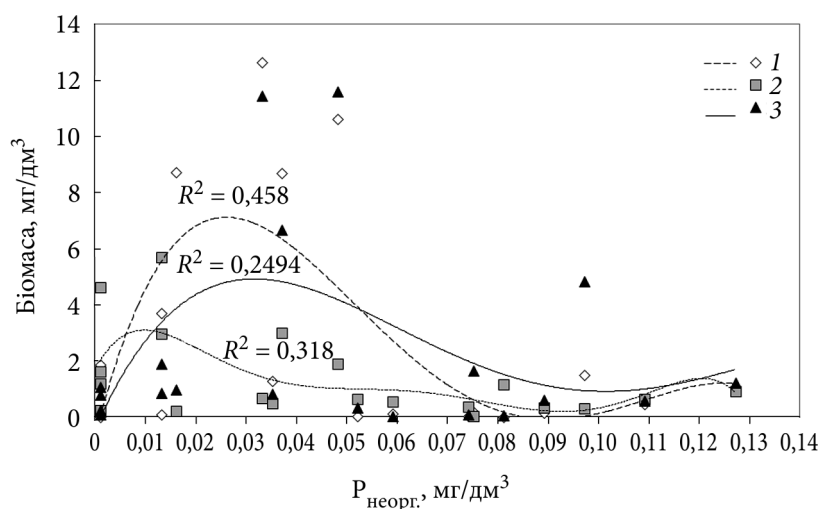


Рис. 7. Залежність між концентрацією фосфору і біомасою домінуючих відділів у фітопланктоні поверхневих горизонтів пелагіалі Київського водосховища: 1 — Cyanobacteria, 2 — Bacillariophyta, 3 — Chlorophyta

З рис. 7 видно, що отримані залежності для окремих відділів водоростей, аналогічно як і для загальної біомаси фітопланктону, можна розділити на два пули. Для біомаси Cyanobacteria встановлено пряму статистично достовірну кореляцію із концентрацією фосфору ($r = 0,74, p = 0,009, n = 11$) за P_{неорг} ≤ 0,05 мг/дм³ і відсутність статистично достовірної кореляції ($r = 0,65, p = 0,06, n = 9$) за P_{неорг} > 0,05 мг/дм³ (рис. 8).

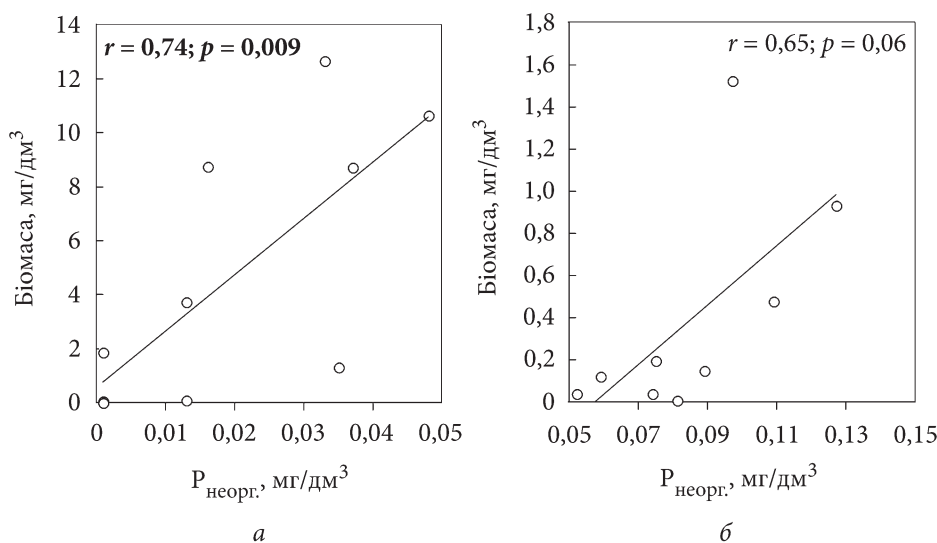


Рис. 8. Залежність між концентрацією фосфору та біомасою *Cyanobacteria* окремо для двох пулів $P_{\text{неорг}}$: *а* — за концентрації $P_{\text{неорг}} \leq 0,05$ мг/дм³; *б* — за концентрації $P_{\text{неорг}} > 0,05$ мг/дм³

Слід зазначити, що позитивна залежність розвитку *Cyanobacteria* від концентрації фосфору узгоджується з літературними даними. Так, згідно з [29], конкурентна перевага *Cyanobacteria* серед інших відділів зумовлена здатністю запасати фосфор безпосередньо у водоростевих клітинах.

Аналогічні закономірності отримані і для *Chlorophyta*: за $P_{\text{неорг}} \leq 0,05$ мг/дм³ — достовірна позитивна кореляція ($r = 0,79$, $p = 0,004$, $n = 11$); за $P_{\text{неорг}} > 0,05$ мг/дм³ — відсутність кореляції ($r = 0,34$, $p = 0,37$, $n = 9$) (рис. 9).

За аналогічним алгоритмом дій для біомаси *Bacillariophyta* не було зареєстровано статистично достовірної кореляції: за $P_{\text{неорг}} \leq 0,05$ мг/дм³ — $r = -0,14$, $p = 0,68$, $n = 11$; за $P_{\text{неорг}} > 0,05$ мг/дм³ — $r = 0,24$, $p = 0,52$, $n = 9$.

Отримані результати дозволяють стверджувати, що для полідомінантного комплексу *Cyanobacteria* — *Bacillariophyta* — *Chlorophyta* у дніпровських водосховищах існує пряма статистично достовірна кореляційна залежність від концентрації у воді фосфору в діапазоні $\leq 0,05$ мг/дм³, а за вищих концентрацій вона відсутня.

Таким чином, результати проведених натурних досліджень щодо взаємозв'язку фітопланктону дніпровських водосховищ та концентрації неорганічного фосфору ($P_{\text{неорг}}$) показали, що позитивний відгук фітопланктону реєструється при зростанні концентрацій $P_{\text{неорг}}$ від аналітичного нуля до 0,05 мг/дм³. Можна стверджувати, що в межах цих концентрацій фосфор є лімітуючим чинником у розвитку фітопланктону дніпровських водосховищ. За вищих концентрацій цей біогенний елемент пере-

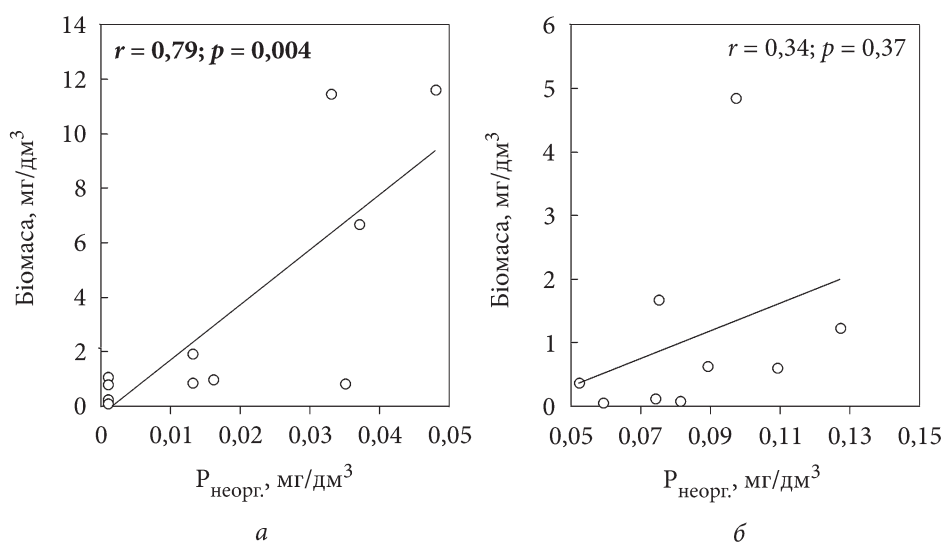


Рис. 9. Залежність між концентрацією фосфору та біомасою Chlorophyta окремо для двох пулів $P_{\text{неорг}}$: а — за концентрації $P_{\text{неорг}} \leq 0,05$ мг/дм³; б — за концентрації $P_{\text{неорг}} > 0,05$ мг/дм³

стає бути лімітуючим чинником і зростання його концентрацій на пряму не впливає на величини біомаси фітопланктону.

Співвідношення між неорганічними формами азоту і фосфору (N:P). Очевидно, що встановлений на сьогоднішній дисбаланс у динаміці пулів неорганічних сполук азоту ($N_{\text{неорг}}$) і фосфору ($P_{\text{неорг}}$) є новим, фактично інтегральним чинником, що впливає як на фітопланктон у цілому, так і на Cyanobacteria, Bacillariophyta і Chlorophyta, які домінують у його видовому багатстві, чисельності та біомасі. Слід підкреслити, що порівняно з ретроспективними даними [7], на теперішній час співвідношення N:P суттєво знизилось [14] і в Київському водосховищі в літній сезон складає 1,9—42,3, у Канівському водосховищі — 7,8—31,2. На зростання концентрації фосфору і зниження азоту в дніпровських водосховищах і, відповідно, зниження співвідношення N:P вказано і в роботах [5, 26].

Оцінка залежності між структурним показником фітопланктону — видовим багатством та співвідношенням N:P показала, що залежність апроксимується до поліноміальної (квадратичної) лінії тренду (рис. 10, а): за N:P ≤ 10 — кількість видів коливалась у межах 19—61 (у середньому 31); за N:P 11—30 — кількість видів складала 45—64 (у середньому 51); за N:P ≥ 31 — кількість видів 26—38 (у середньому 32 види відповідно).

Аналогічний алгоритм був застосований для аналізу зв'язку N:P з чисельністю (рис. 10, б) та біомасою фітопланктону (рис. 10, в). Відповідно, також отримано поліноміальні залежності. Максимальні кількісні показники фітопланктону зареєстровані за N:P 11—30: чисельність — 51 839—133 975 (у середньому 94203 тис. кл/дм³), біомаса — 14,261—29,552 (у середньому 23,238 мг/дм³).

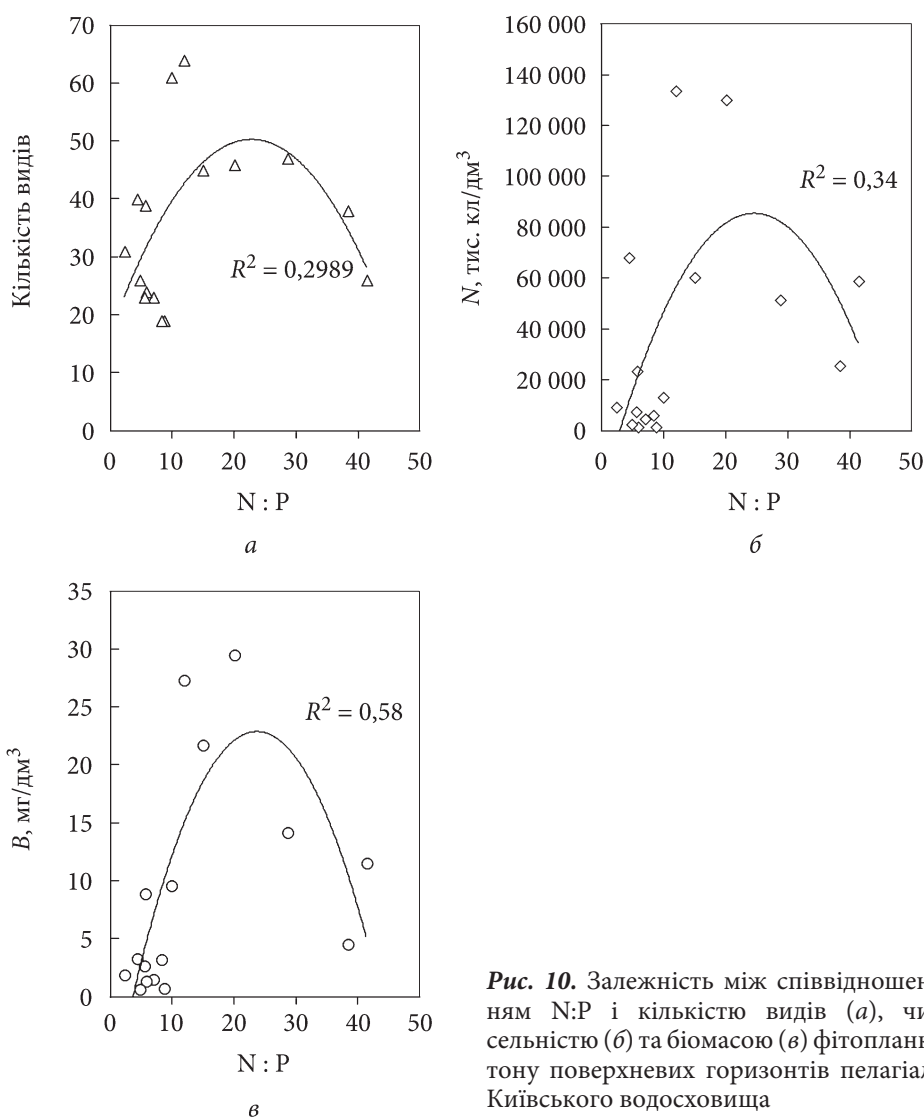


Рис. 10. Залежність між співвідношенням N:P і кількістю видів (а), чисельністю (б) та біомасою (в) фітопланктону поверхневих горизонтів пелагіалі Київського водосховища

Отже, співвідношення N:P можна умовно поділити на три класи: I — $N:P \leq 10$; II — $N:P 11-30$; III — $N:P \geq 31$. Перший клас відповідає сучасним умовам, другий теж близький до них, а третій — це гідрохімічний режим 1960—1980-их років.

Також розглянуто зв'язок між співвідношенням N:P та біомасою окремо для кожного домінуючого відділу фітопланктону, та отримано аналогічні поліноміальні залежності (рис. 11).

Аналіз натурних даних показав, що модальним класом найвищих кількісних показників Cyanobacteria і Chlorophyta є II клас співвідношення N:P, а для Bacillariophyta — як II, так і III клас співвідношення N:P (табл. 1).

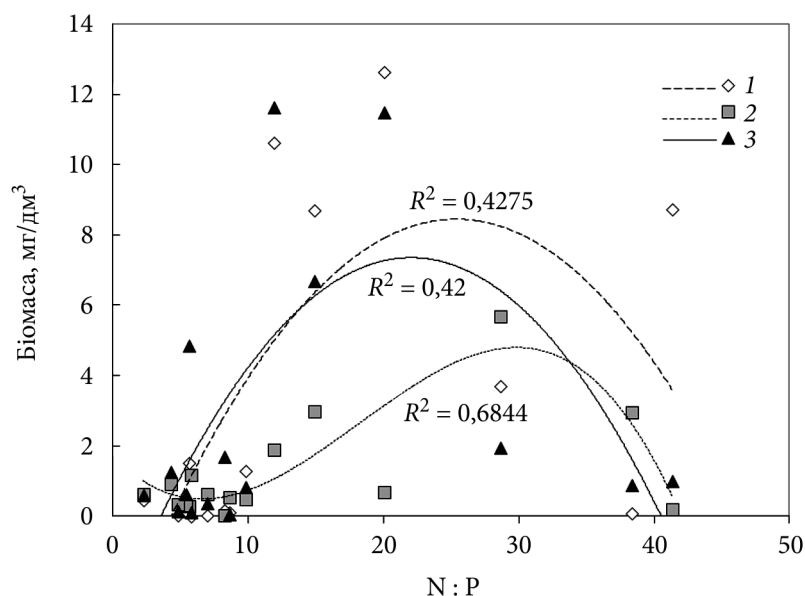


Рис. 11. Залежність між співвідношенням N:P та біомасою домінуючих відділів фітопланктону поверхневих горизонтів пелагіалі Київського водосховища: 1 — Суанобактерія, 2 — Bacillariophyta, 3 — Chlorophyta

Така відмінність пояснюється тим, що діатомові водорості характеризуються досить мінливим внутрішньоклітинним співвідношенням N:P, оскільки їхньою головною потребою є кремній, і вони запасують азот у досить малій кількості [19, 50].

Наведені натурні дані щодо багаторічної динаміки співвідношення N:P і його впливу на чисельність і біомасу як фітопланктону в цілому, так і Суанобактерія, Bacillariophyta, Chlorophyta, дозволяють стверджувати:

- два останніх десятиліття XXI ст., у порівнянні з 60—90-ми рр. XX ст., характеризуються зміною гідрохімічного режиму, яка проявилась у зниженні співвідношення N:P;

- ця закономірність характерна як для головного у каскаді Київського, так і внутрішньокаскадного Канівського водосховищ;

- узагальнення ретроспективних і сучасних натурних даних щодо співвідношення N:P дозволяє виділити три класи, за яких реструються різні реакції кількісних характеристик фітопланктону;

- модальним класом N:P, за якого видове багатство, чисельність і біомаса фітопланктону максимальні, є другий клас — N:P 11—30;

- аналогічні закономірності характерні для чисельності і біомаси Chlorophyta і, особливо, Суанобактерія;

- для Bacillariophyta модальними класами співвідношення N:P є другий і до певної міри третій клас — N:P \geq 31. Це співпадає з даними Г.Д. Приймаченко [7] за 1960—1970-і рр., коли фосфор був лімітуючим чинником;

Таблиця 1

Показники чисельності (*N*) та біомаси (*B*) домінуючих відділів фітопланктону поверхневих горизонтів пелагіалі Київського водосховища за різних класів співвідношення N:P

Відділи	Класи N:P		
	<10	11—30	>31
Чисельність, тис. кл/дм ³			
Cyanobacteria	34–60 009 9 952	39 703–110 749 74 704	3 074–55 448 29 261
Bacillariophyta	50–1134 658	1 418–3 747 2 934	450–4 128 2 134
Chlorophyta	216–7 814 2 502	4 095–23 300 13 706	975–5 245 3 110
Біомаса, мг/дм ³			
Cyanobacteria	0,006–1,524 0,479	3,727–12,662 8,938	0,106–8,748 4,427
Bacillariophyta	0,040–1,177 0,548	0,686–5,701 2,820	0,203–2,975 1,589
Chlorophyta	0,061–4,860 1,055	1,941–11,639 7,942	0,879–1,000 0,939

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

— на даному етапі генезису дніпровських екосистем неорганічний фосфор не є лімітуючим чинником у вегетації як фітопланктону в цілому, так і полідомінантного комплексу Cyanobacteria — Bacillariophyta — Chlorophyta.

Отже, сучасний режим біогенних елементів у верхньокаскадних дніпровських водосховищах не є оптимальним для високого видового багатства чисельності, біомаси фітопланктону. Важливо, що є певна диференціація реакції водоростей різних відділів на зміни гідрохімічного режиму. Так, більш адаптовані до сучасного гідрохімічного режиму Chlorophyta і, особливо, Cyanobacteria, у меншій мірі — Bacillariophyta. Очевидно, що ці актуальні питання потребують подальших комплексних гідробіологічних досліджень як на водосховищах Дніпровського каскаду, так і інших водоймах і водотоках.

Результати проведених досліджень узгоджуються з літературними даними. Так, узагальнення даних, отриманих на 3874 озерах світу, дозволило встановити криволінійну залежність між концентрацією фосфору та інтенсивністю розвитку фітопланктону [31]. Авторами було виявлено, що «точка перелому» на кривій залежності між концентрацією фосфору та вмістом хлорофілу співпадає з так званим «перетином (порогом) Ред-

філда». Під «перетином Редфілда» автори розуміють таку концентрацію фосфору, за якої N:P співвідношення дорівнює числу Редфілда, тобто 16:1.

Для пояснення отриманих нами даних було застосовано методичний підхід, викладений у цитованій вище публікації, та побудовано графік залежності між концентрацією фосфору та N:P співвідношенням у воді Київського водосховища (рис. 12).

Графік засвідчує, що так званий «перетин Редфілда» для Київського водосховища відповідає концентрації неорганічного фосфору $0,05 \text{ мг/дм}^3$. А отже, порогова величина $0,05 \text{ мг/дм}^3$, після якої залежність між концентрацією фосфору та біомасою фітопланктону втрачає лінійний характер, є цілком обґрунтованою з точки зору оптимального співвідношення біогенних елементів. Отже, за концентрації фосфору менше $0,05 \text{ мг/дм}^3$, існує пряма достовірна кореляція між концентрацією фосфору та біомасою фітопланктону. Коли концентрація фосфору перевищує $0,05 \text{ мг/дм}^3$ (N:P менше співвідношення Редфілда), достовірна залежність відсутня.

Слід зауважити, що порогові величини концентрації неорганічного фосфору, до яких спостерігається лінійна залежність між концентрацією фосфору та біомасою фітопланктону, можуть відрізнятися у різних водних екосистемах. Зокрема, в роботі [31] така порогова величина концентрації неорганічного фосфору для озер складає $0,23 \text{ мг/дм}^3$, проте ця величина відповідає «перетину Редфілда» (16 N : 1 P), що узгоджується з даними наших досліджень.

Перспективним напрямком досліджень є з'ясування впливу змін біогенного режиму на домінуючі види фітопланктону та оцінка його ролі у

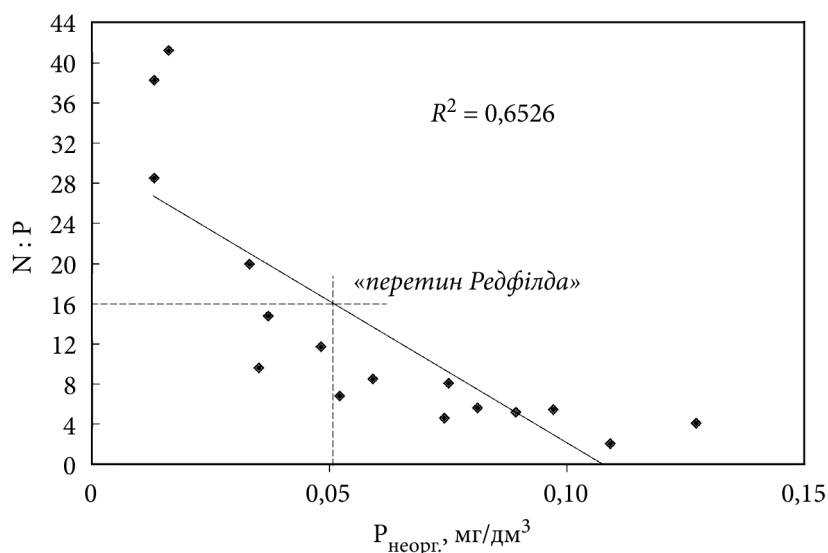


Рис. 12. Залежність між концентрацією неорганічного фосфору та співвідношенням N:P у воді Київського водосховища і «перетин Редфілда», який відповідає концентрації фосфору $0,05 \text{ мг/дм}^3$

Таблиця 2

Кореляційний аналіз залежності між концентрацією біогенних елементів та біомасою видів роду *Anabaena* у Київському водосховищі

Біогенні елементи	<i>r</i>	<i>p</i>
NH ₄ ⁺ , мг N/дм ³	0,47	0,0008
NO ₃ ⁻ , мг N/дм ³	-0,03	0,83
P _{неорг} , мг/дм ³	-0,26	0,07
N:P	0,05	0,73

Примітка. Достовірний коефіцієнт кореляції позначено жирним шрифтом.

просторовій динаміці локальних угруповань. При цьому особливий інтерес становлять види-домінанти гетероцистних ціанобактерій з родів *Anabaena*, *Aphanizomenon*, які здатні до фіксації атмосферного азоту (N₂) і, відповідно, можуть отримувати конкурентну перевагу у біотичних взаємодіях з іншими видами водоростей в умовах сучасного зниження співвідношення N:P. З огляду на це було проаналізовано залежність між концентрацією біогенних елементів та біомасою видів роду *Anabaena* (табл. 2).

Отже, достовірна позитивна кореляція спостерігається з концентрацією амонійного азоту, що пояснюється тим, що ціанобактерії віддають перевагу саме цій формі азоту.

Слід звернути увагу на відсутність кореляції між біомасою видів роду *Anabaena* та N:P співвідношенням, хоча теоретично між цими двома показниками має спостерігатись обернена кореляція. Це може пояснюватись наступними причинами.

1. Концентрація нітратів у воді вища за 0,02 мг N/дм³. Показано, що азотфіксуючі ціанобактерії є слабкими конкурентами за нітрати, порівняно з іншими представниками фітопланктону, і за концентрації NO₃⁻ > 0,02 мг N/дм³ вони як правило не домінують [30].

2. Процеси азотфіксації можуть призводити до збільшення загального вмісту азоту у воді, що відповідно впливає на N:P співвідношення [47].

У цілому, вважаємо, що це питання потребує додаткових досліджень.

Важливо, що концентрації неорганічних сполук азоту і фосфору, якими оперують автори ретроспективних і сучасних публікацій, є фактично «надлишковими», що рееструються в екосистемі після «забезпечення» функціонування автотрофної ланки, до якої крім фітопланктону входять і вищі водянні рослини. Очевидно, що оцінка впливу біогенного режиму на функціонування фітопланктону потребує додаткових спеціальних досліджень.

Висновки

Сучасний гідрохімічний режим водосховищ Дніпровського каскаду характеризується зниженням концентрацій неорганічних сполук азоту,

зростанням фосфору, та зменшенням співвідношення N:P, що в свою чергу впливає на розвиток фітопланктону.

Отримано статистично достовірну позитивну кореляцію між загальним вмістом неорганічних сполук азоту (а також його амонійною формою) і чисельністю та біомасою фітопланктону. Аналогічні закономірності встановлено і для основних відділів фітопланктону (Cyanobacteria, Bacillariophyta, Chlorophyta).

Між концентраціями неорганічного фосфору і біомасою фітопланктону було встановлено поліноміальну залежність.

Достовірна позитивна кореляція між концентраціями $P_{\text{неорг}}$ і біомасою фітопланктону спостерігається в діапазоні від «слідових» концентрацій до порогової величини $0,05 \text{ мг/дм}^3$, яка відповідає «перетину Редфілда», тобто оптимальному співвідношенню між неорганічними формами азоту та фосфору (16 N: 1 P). За концентрацій $P_{\text{неорг}} > 0,05 \text{ мг/дм}^3$ достовірної кореляції не зареєстровано.

Встановлено, що найбільше видове багатство, чисельність і біомаса фітопланктону спостерігались за співвідношення N:P в діапазоні 11—30.

Доведено, що в мезотрофно-евтрофних екосистемах Київського та Канівського водосховищ закон Фолленвайдера не спрацьовує, оскільки в теперішній час, на відміну від 1960—1980-их рр., фосфор не є лімітуючим чинником для вегетації фітопланктону.

Додаткових спеціальних досліджень потребує реакція на зміну біогенного режиму на рівні окремих видів водоростей, адже концентрація азоту і фосфору є важливим чинником, що визначає просторову динаміку локальних угруповань фітопланктону та структуру метаугруповань. При цьому особливий інтерес становлять види-домінанти гетероцистних ціанобактерій з родів *Anabaena*, *Aphanizomenon*, які здатні до фіксації атмосферного азоту і, відповідно, можуть отримувати конкурентну перевагу у біотичних взаємодіях з іншими видами планктонних водоростей в умовах сучасного зниження співвідношення N:P.

Список використаної літератури

1. Алмазов А.М., Денисова А.И., Майстренко Ю.Г., Нахшина Е.П. Гидрохимия Днепра, его водохранилищ и притоков. Киев: Наук. думка, 1967. 316 с.
2. Денисова А.И. Формирование гидрохимического режима водохранилищ Днепра и методы его прогнозирования. Киев: Наук. думка, 1979. 289 с.
3. Денисова А.И. Гидрохимический режим водохранилищ. *Гидрология и гидрохимия Днепра и его водохранилищ*. Под ред. М.А. Шевченко. Киев: Наук. думка, 1989. С. 116—169.
4. Линник П.Н. Формирование гидрохимического режима водохранилищ. *Гидроэнергетика и окружающая среда*. Под общ. ред. Ю. Ландау, Л. Сиренко. Киев: Либра, 2004. С. 219—236.
5. Ліщук А.В. Еколого-фізіологічні основи формування фітопланктону прісноводних екосистем: автореф. дис. ... докт. біол. наук. Київ, 2007. 38 с.
6. Плигин Ю.В., Щербак В.И., Арсан О.М. и др. Влияние поверхностного стока на биоту Каневского водохранилища в районе г. Киева и рекомендации по его очистке. Материалы Междунар. науч.-практ. конф. «Экология городов и рекреационных зон» (Одесса, 25—26 июня 1998 г.). Одесса: Астропринт, 1998. С. 272—277.

7. Приймаченко А.Д. Фитопланктон и первичная продукция Днепра и днепровских водохранилищ. Киев: Наук. думка, 1981. 228 с.
8. Ролл Я.В. Развитие гидробиологической науки в Украине за 40 років радянської влади. *Розвиток науки в УРСР за 40 років*. Київ: Вид-во АН УРСР, 1957. С. 340—353.
9. Ролл Я.В., Марковский Ю.М. Планктон среднего Днепра в связи с прогнозом Кременчугского водохранилища. *Зоол. журн.* 1955. Т. 34, № 3. С. 506—577.
10. 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. 275 с.
11. Сиренко Л.А. Физиологические основы размножения синезелёных водорослей в водохранилищах. Киев: Наук. думка, 1972. 202 с.
12. Сиренко Л.А., Гавриленко М.Я. «Цветение воды» и евтрофирование. Киев: Наук. думка, 1978. 231 с.
13. «Цветение» воды. Под ред. А.В. Топачевского. Киев: Наук. думка, 1968. 388 с.
14. Щербак В.І., Майстрова Н.В. Реакція дніпровського фітопланктону на зміну біогенного режиму. Перспективи гідроекологічних досліджень в контексті проблем довкілля та соціальних викликів: зб. матеріалів VIII З'їзду Гідроекол. тов-ва України, присвяченого 110-річчю заснуванню Дніпровської біологічної станції (Київ, 6—8 лист. 2019). Київ, 2019. С. 100—102.
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., 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.
17. Щербак В.І., Семенюк Н.Є., Давидов О.А., Ларіонова Д.П. Сучасна характеристика фітопланктону, мікрофітобентосу та фітоепіфітону Канівського водосховища. Повідомлення 2: Абіотичні чинники, кількісне різноманіття, домінуючий комплекс, трофічність та оцінка якості водного середовища. *Альгологія*. 2023. Т. 33, № 4. С. 1—32.
18. Frost P.C., Peace N.J.T., Berger S.A. Interactive effects of nitrogen and phosphorus on growth and stoichiometry of lake phytoplankton. *Limnology and Oceanography*. 2023. Vol. 68. P. 1172—1184.
19. Garcia N.S., Sexton J., Eiggins T. et al. High variability in cellular stoichiometry of carbon, nitrogen, and phosphorus conditions. *Frontiers in Microbiology*. 2018. Vol. 9. Article N 543.
20. Guiry M.D., Guiry G.M. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway, 2023. URL: <http://www.algaebase.org> (last accessed: 07.03.2023)
21. Happe A., Buttyán B., Gergác B. et al. Nutrient pulse scenarios drive contrasting patterns in the functional stability of freshwater phytoplankton. *Limnology and Oceanography*. 2025. Article N 9999. P. 1—14.
22. Hillbricht-Ilkowska A. Trophic relations and energy flow in pelagic plankton. Polish Scientific Publ., 1977. 98 p.
23. Hutchinson G.E. A Treatise on Limnology. Vol. 1. Geography, Physics, and Chemistry. London: John Wiley (Chapman and Hall), 1957. 1015 p.
24. Jørgensen S.E. Lake Management (Water Development, Supply and Management). Oxford: Pergamon Press, 1980. 167 p.
25. Klausmeier C.A., Litchman E., Daufresne T., Levin S.A. Optimal nitrogen-to-phosphorus stoichiometry of phytoplankton. *Nature*. 2004. Vol. 429. P. 171—174.
26. Kureishevich A.V. Response of phytoplankton of eutrophic reservoirs to the increase in the content of phosphorus and nitrogen in their waters. *Hydrobiol. J.* 2005. Vol. 41, N 6. P. 3—22.

27. Liebig J. Chemistry in Its Application to Agriculture and Physiology. London: Taylor and Walton, 1840.
28. Odum E.P. Fundamental of Ecology. Sec. ed. Philadelphia, London: W.B. Saunders Company, 1959. 546 p.
29. Paerl H.W., Otten T.G. Harmful cyanobacterial blooms: causes, consequences, and controls. *Microbial Ecology*. 2013. Vol. 65, N 4. P. 995—1010.
30. Présing M., V.-Balogh K., Vörös L., Shafik H.M. Relative nitrogen deficiency without occurrence of nitrogen fixing blue-green algae in a hypertrophic reservoir. *Hydrobiologia*. 1997. Vol. 342—343. P. 55—61.
31. Quinlan R., Filazzola A., Mahdiyan O. et al. Relationships of total phosphorus and chlorophyll in lakes worldwide. *Limnology and Oceanography*. 2021. Vol. 66. P. 392—404.
32. Redfield A.C. The biological control of chemical factors in the environment. *American Scientist*. 1958. Vol. 46. P. 205—221.
33. Reynolds C.S. The Ecology of Phytoplankton. Cambridge University Press, 2006. 535 p.
34. Shcherbak V.I. Primary production of algae in the Dnieper and Dnieper reservoirs. *Hydrobiol. J.* 1999. Vol. 35, N 1. P. 1—13.
35. Shcherbak V.I. Successions and main stages of phytoplankton formation in the Kremenchug Reservoir. *Ibid.* 1999. Vol. 35, N 4. P. 18—24.
36. 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.
37. Shcherbak V.I., Semenyuk 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.
38. Shcherbak V.I., Semenyuk N.Ye., Kutishchev P.S. et al. Phytoplankton characteristics in various ecosystems of the Dnieper River: quantitative indices, dominant complex, response of algae to the influence of certain ecological factors, and water quality. *Ibid.* 2025. Vol. 61, N 3. P. 3—29.
39. Shcherbak V.I., Semenyuk N.Ye., Maistrova N.V. Characteristics of Cyanobacteria at different stages of existence of the Kyiv Reservoir. *Ibid.* 2024. Vol. 60, N 1. P. 3—27.
40. 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). *Ibid.* 2022. Vol. 58, N 6. P. 3—27.
41. 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.
42. Shcherbak V.I., Zadorozhnaya A.M. Seasonal dynamics of phytoplankton of the Kiev Section of the Kanev Reservoir. *Ibid.* 2013. Vol. 49, N 4. P. 26—36.
43. Smith V.H. The nitrogen and phosphorus dependence of algal biomass in lakes: an empirical and theoretical analysis. *Limnology and Oceanography*. 1982. Vol. 27. P. 1101—1112.
44. Tilman D. Resource competition between plankton algae: an experimental and theoretical approach. *Ecology*. 1977. Vol. 58. P. 338—348.
45. Vollenweider R.A. Scientific fundamentals of the eutrophication of lakes and flowing waters, with particular reference to phosphorus and nitrogen as factors in eutrophication. OECD Technical Report DAS/CS1/68.27. 1968. 159 p.
46. Vollenweider R.A., Munawar M., Stadelmann P. A comparative review of phytoplankton and primary production in the Laurentian Great Lakes. *J. Fish. Res. Board Can.* 1974. Vol. 31. P. 739—762.
47. Wan Z., Jonasson L., Bi H. N/P ratio of nutrient uptake in the Baltic Sea. *Ocean Science*. 2011. Vol. 7. P. 693—704.
48. Wang H.-J., Liang X.-M., Jiang P.-H. et al. TN : TP ratio and planktivorous fish do not affect nutrient-chlorophyll relationships in shallow lake. *Freshwater Biology*. 2008. Vol. 53. P. 935—944.

49. 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.

50. Yang Y., Pan J., Han B.-P., Naselli-Flores L. The effects of absolute and relative nutrient concentrations (N/P) on phytoplankton in a subtropical reservoir. *Ecological Indicators*. 2020. Vol. 115. Article N 106466.

Надійшла 16.07.2025

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, Acting Leading 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

N. V. Maistrova, PhD (Biol.), Senior Researcher,
Institute of Hydrobiology of the NAS of Ukraine,
Volodymyr Ivasyuk Avenue, 12, Kyiv, 04210, Ukraine
e-mail: n_maystrova@ukr.net
ORCID 0000-0001-5335-4695

EFFECT OF NUTRIENTS UPON THE PHYTOPLANKTON OF THE DNIEPER RESERVOIRS AT THE PRESENT TIME

The paper considers the effect of nutrients and their ratio upon the phytoplankton in the upper-cascade Dnieper reservoirs. A significant positive correlation has been found between the inorganic nitrogen and phytoplankton quantitative characteristics. The relation between the inorganic phosphorus and phytoplankton biomass was of polynomial character. Within the range of the phosphorus content below the threshold value of 0.05 mg/L, corresponding to the «Redfield intercept» (16 N : 1 P), there is significant positive correlation between P_{inorg} and phytoplankton biomass. When phosphorus concentrations exceed 0.05 mg/L, no significant correlation is observed. The highest phytoplankton species diversity, cell count and biomass have been registered within the N:P 11—30. Our results show that the Vollenweider law does not work in mesotrophic — eutrophic ecosystems of Kyiv and Kaniv reservoirs, because nowadays, unlike in the 1960s—1970s, the phosphorus content is no longer a limiting factor for phytoplankton vegetation.

Key words: phytoplankton, nitrogen, phosphorus, N:P ratio, the Dnieper reservoirs, limiting factor.

УДК 574.592.(282.243.7)

К.Є. ЗОРІНА-САХАРОВА, к. б. н., ст. наук. співроб.,
Інститут гідробіології НАН України,
просп. Володимира Івасюка, 12, Київ, 04210, Україна
e-mail: katernazorinasakharova@gmail.com
ORCID 0000-0001-6159-2642

А.В. ЛЯШЕНКО, д. б. н., ст. наук. співроб., пров. наук. співроб.,
Інститут гідробіології НАН України,
просп. Володимира Івасюка, 12, Київ, 04210, Україна
e-mail: ArtemLyashenko@bigmir.net
ORCID 0000-0003-0028-4974

ОСОБЛИВОСТІ СТРУКТУРИ ТА ЧИННИКИ ФОРМУВАННЯ МЕТАУГРУПОВАННЯ ДОННИХ БЕЗХРЕБЕТНИХ КІЛІЙСЬКОЇ ДЕЛЬТИ ДУНАЮ

Метою роботи було дослідження сукупності локальних угруповань донних безхребетних Кілійської дельти Дунаю з позицій концепції метаугруповання, визначення ключових чинників і групи взаємопов'язаних видів, які зумовлюють формування та існування її просторової структури. За результатами використання шаблонного (pattern-based approach) підходу (EMS) встановлено, що метаугруповання донних безхребетних Кілійської дельти Дунаю за типом структури відповідає квазі-кLEMENTСЬКІЙ моделі і складається з відокремлених груп видів солонуватоводних водойм, прісноводних водойм та водотоків, між якими спостерігається розмитість або відсутність перехідної зони. Просторова структура метаугруповання підтримується завдяки взаємодії 27 характерних видів, які забезпечують зв'язок окремих локалітетів як в межах виділених груп водних об'єктів, так і між ними. Вплив на розповсюдження характерних видів солоності вод та інтенсивності течії, а також взаємна віддаленість локальних угруповань один від одного призводять до переважання механізмів сортування видів в цьому метаугрупованні вздовж відповідного середовищного градієнта.

Ключові слова: локальне угруповання, квазі-кLEMENTСЬКА модель просторової структури, донні безхребетні, характерні види, екологічні та просторові чинники.

Одним з традиційних методів вивчення біотичної складової гідроекосистем є дослідження угруповань водних тварин та рослин. Попри різні підходи до визначення та виділення таких комплексів видів [9, 15, 20, 33, 34, 42], всі вони в результаті дають уявлення про склад та структуру біоти певної території або акваторії, але не розкривають причин взаємо-

Ц и т у в а н н я: Зоріна-Сахарова К.Є., [Ляшенко А.В.](#) Особливості структури та чинники формування метаугруповання донних безхребетних Кілійської дельти Дунаю. *Гідробіол. журн.* 2026. Т. 62, № 2. С. 23—41.

дії окремих угруповань та не відповідають на питання щодо їхнього утворення та сталого функціонування як єдиної біологічної системи в межах певного водного об'єкту.

Одним із підходів до вирішення вищезазначених задач є розгляд сукупності біотичних угруповань з позицій концепції метаугруповання, яка дозволяє дослідити механізми, що формують та підтримують певне просторове розташування комплексів видів [6, 22, 31, 37]. Метаугруповання — це сукупність локальних угруповань, які пов'язані розселенням чисельних потенційно взаємодіючих видів [23]. Цей підхід з'ясовує роль умов місцевого (локального) рівня (зокрема конкуренція та вплив абіотичних чинників) та регіонального (розселення) у співіснуванні видів на різних ділянках певного ландшафту. Для цих досліджень використовується механістичний [23, 37] та шаблонний (EMS) [22, 37] підходи.

Підхід EMS [22, 37] базується на розподілі видів уздовж прихованих градієнтів навколишнього середовища для визначення найкращих відповідних моделей, які пов'язують локальні угруповання між собою. За допомогою аналізу трьох ключових індикаторів (когерентності, або узгодженості локалізації видів вздовж екологічного градієнту, обороту, або взаємозамінності видів в різних частинах екологічного градієнту, та скупченості, або співпадіння границь ареалів) виділяють декілька основних шаблонів (моделей) метаугруповань: клементська [9], глісенська [15], вклада (з трьома варіантами залежно від наявності скупчень видів) [32], рівномірного розподілу [40], «шахова дошка» [12] та випадкова моделі [10], а також похідні перших чотирьох типів — квазі-моделі [22].

Останніми роками дослідженням метаугруповань різних типів водних об'єктів приділяється багато уваги, зокрема вивчалась структура планктонних [7, 8, 39], бентосних [17, 18, 26, 35, 36, 41] метаугруповань, а також іхтіофауни [14, 38, 46]. Окремо проводились дослідження метаугруповань річкових дельт [26, 44, 45], де при взаємодії між прісноводною та морською солоноводною екосистемами утворюються унікальні екологічні моделі біологічних спільнот, відмінні від озер, річок і океанів [26].

Кілійська дельта Дунаю є акваторією, де водні організми знаходяться під почерговою дією річкових та морських вод, що зумовлює формування різноманітних за складом біотичних угруповань. Протягом багатьох років для дослідження донних угруповань дельти застосовували біотопічний підхід в широкому розумінні цього слова, розглядаючи їх як населення різних субстратів (мули, піски, глини та їх комбінації) в різнотипних водних об'єктах або їхніх частинах [2—5, 21, 24, 27—30]. Нашими останніми дослідженнями в акваторії дельти було виділено 25 первинних угруповань донних безхребетних основних біотопів [24] і встановлено, що склад та структура цих угруповань зумовлені в першу чергу режимом солоності вод. Однак питання механізмів взаємодії окремих угруповань залишилось відкритим. Метою цієї роботи було дослідження сукупності локальних угруповань донних безхребетних дельти як метаугруповання, встановлення типу його структури і з'ясування, які саме чинники і які

групи взаємопов'язаних видів є ключовими для його формування та підтримки.

Матеріал і методика досліджень

Основу досліджень метагрупування Кілійської дельти Дунаю склали попередньо визначені та описані локальні угруповання донних безхребетних [24] за виключенням угруповань узмор'я. На основі масиву даних була створена бінарна матриця наявності-відсутності видів донних безхребетних у 23 локальних угрупованнях, яка містила 156 таксонів, що були присутні мінімум в двох локалітетах.

Визначення структури метагрупування за допомогою EMS. Стівпці та рядки матриці наявності-відсутності видів попередньо впорядковували з використанням аналізу відповідностей (Correspondence Analysis — CA) за методом взаємного усереднення, яке максимізує близькість видів з однаковим розподілом, а також близькість ділянок з подібним видовим складом [37]. Взаємне усереднення визначає латентний екологічний градієнт, який включає численні фактори навколишнього середовища, важливі для розподілу видів на певній акваторії [22, 37]. Процедура визначення шаблону (pattern) структури метагрупування полягала в аналізі трьох основних елементів метаструктури: когерентності (coherence), обороту видів (species turnover) та наявності скупчень видів (boundary clumping), яка визначалась за індексом Морісіта. Для створення ідеалізованих моделей було застосовано метод «*r1*» [43], згідно з яким видове багатство ділянок вважалось незмінним, а вірогідність виявлення будь-якого виду була пропорційна його зустрічальності. Достовірність когерентності та обороту видів метагрупування визначали за допомогою *z*-критерію, а індексу Морісіта — за тестом χ^2 . Аналіз типу метагрупування проводили з використанням пакету аналізу Metacom для RStudio [11].

Визначення основних просторових чинників та чинників зовнішнього середовища. Для аналізу використовували отримані протягом досліджень значення основних просторових параметрів (координати місця відбору проб певного локального угруповання у форматі десяткових градусів) та параметрів зовнішнього середовища (солоність вод, рН, концентрація розчиненого кисню у воді, інтенсивність течії). Екологічні параметри були отримані за допомогою відповідних приладів: солоність вимірювали кондуктометром HANNA HI 9835, рН — рН-метром PH-3011, концентрацію розчиненого кисню — оксиметром АЖА-101М. Інтенсивність течії визначали візуально і для кожного угруповання встановлювали переважаючий тип течії за такою градацією: 0 — направлена течія відсутня, 1 — слабка течія, 2 — середня інтенсивність течії, 3 — інтенсивна течія.

Результати виміру просторових параметрів та чинників навколишнього середовища в місцях розташування локальних угруповань Кілійської дельти Дунаю наведено в таблиці 1.

Множинний регресійний аналіз за методом найменших квадратів було використано для оцінки важливості просторових параметрів та

Таблиця 1

Просторові параметри та основні екологічні чинники навколишнього середовища в місцях розташування локальних угруповань Кілійської дельти Дунаю ($x \pm SD$)

№ п/п	Локалізація	Координати	Солоність, ‰	pH, од.	O ₂ , мг/л	Течія, бал
1	зат. Бистрий Кут, біля рук. Бистрий	45.330066, 29.765492	0,55±0,77	8,36±0,37	9,59±1,99	1
2	зат. Бистрий Кут, біля рук. Восточний	45.305912, 29.755669	0,35±0,36	7,55±0,48	13,78±7,70	1
3	зат. Потапів Кут, вхід від рукава	45.446751, 29.761917	0,59±0,46	7,74±0,72	12,54±0,48	1
4	зат. Потапів Кут, середина	45.445404, 29.764771	0,36±0,19	8,96±0,72	10,68±0,81	0
5	зат. Делюків Кут, вхід від рукава	45.409201, 29.755591	0,32±0,17	7,81±0,27	11,24±1,63	1
6	зат. Делюків Кут, середина	45.408561, 29.755215	0,33±0,26	7,84±0,42	6,82±2,27	0
7	зат. Ананькін Кут, середина	45.277547, 29.734008	0,28±0,08	7,85±0,59	6,40±3,86	0
8	зат. Бадіка Кут, вихід в море	45.482392, 29.631123	4,56±3,00	8,88±0,65	7,51±1,36	0
9	зат. Бадіка Кут, середина	45.483186, 29.625671	3,41±2,54	8,51±0,67	8,20±2,41	0
10	зат. Бадіка Кут, вершина	45.477391, 29.609484	2,75±1,91	8,16±0,66	7,61±4,20	0
11	зат. Солоний Кут, вихід в море	45.473259, 29.649998	4,97±2,36	8,30±0,44	10,08±2,59	1
12	зат. Солоний Кут, середина	45.463687, 29.645522	5,86±2,94	8,29±0,41	8,52±2,76	1
13	зат. Шабош Кут, вихід в море	45.466204, 29.682468	8,77±1,67	8,32±0,27	9,32±3,60	0
14	зат. Шабош Кут, середина	45.462073, 29.678202	7,85±4,38	8,42±0,46	8,97±2,73	0
15	рук. Кілійський, біля м. Вилкове	45.391747, 29.599043	0,22±0,03	8,08±0,51	8,88±2,59	2
16	рук. Білгородський, середина	45.453205, 29.609829	0,25±0,05	7,96±0,32	6,25±1,56	1
17	рук. Очаківський, середина	45.425545, 29.647739	0,21±0,03	7,91±0,73	9,24±2,65	2
18	рук. Старостамбульський, середина	45.329848, 29.659389	0,20±0,02	7,77±0,54	9,85±2,13	3

Провоження табл. 1

№ п/п	Локалізація	Координати	Солоність, ‰	pH, од.	O ₂ , мг/л	Течія, бал
19	рук. Бистрий, гирло	45.339455, 29.759306	0,28±0,18	7,88±0,24	9,27±2,60	3
20	рук. Бистрий, виток	45.346916, 29.686928	0,22±0,07	7,86±0,65	8,39±2,01	3
21	рук. Восточний, гирло	45.303349, 29.754042	0,31±0,01	8,32±0,21	13,39±4,64	1
22	рук. Восточний, виток	45.313242, 29.726466	0,23±0,04	8,00±0,53	9,01±2,72	1
23	рук. Циганка, середина	45.246311, 29.726208	0,22±0,06	7,79±0,58	10,03±1,71	2

Примітка. Характеристику балів течії дивитись у тексті.

чинників навколишнього середовища (незалежних змінних, предикторів) на розподіл видів у метагрупуванні. Як залежна змінна (відгук) для кожного локального угруповання було обрано бали першої осі СА. Оцінку проводили за нормованим коефіцієнтом детермінації R_{adj}^2 , який являє собою відсоток взаємопов'язаних змін відгуку від обраних параметрів середовища, скоригований на кількість змінних у моделі, що дозволяє використовувати його для порівняння моделей з різною кількістю предикторів. Значимість регресійної моделі встановлювалась за дисперсійним аналізом, а предиктори, які мали важливий вплив для структури метагрупування, характеризувались рівнем значущості 5,0 % ($p > 0,05$). Регресійний аналіз проводили окремо для просторових параметрів ($\sum S$) і окремо для чинників навколишнього середовища ($\sum E$) метагрупування. Сукупний вплив просторових та екологічних чинників, а також їх інтегральний вплив ($\sum S+E$) розраховували з використанням лише параметрів з достовірним впливом на структуру локальних угруповань.

Виділення груп локальних угруповань і чинників, які впливають на формування їхнього видового складу, проводили із застосуванням канонічного кореляційного аналізу (Canonical Correspondence analysis — CCA), де як чинники середовища використовувались лише значимі предиктори. Достовірність різниці представленості окремих таксономічних груп безхребетних у сукупностях локальних угруповань встановлювали з використанням ANOVA та критерію достовірної різниці середніх значень Tukey test. Результати виражені як середнє значення та стандартне відхилення ($x \pm SD$). Відмінності між даними вважали достовірними при $p < 0,05$.

Регресійний аналіз та ANOVA проведено в програмі BioStat, Analyst-Soft Inc. — програма статистичного аналізу. Версія 7.

Визначення видів, які характерні для певних умов навколишнього середовища, або груп ділянок і зумовлюють подібність в межах кожної групи локальних угруповань, проводили із застосуванням оцінки індикаторного значення видів (Indicator species analysis (ISA)) [13]. Для отримання індикаторного балу (IndVal) виду було використано матрицю з чисельністю кожного виду після Log_{10} трансформації.

Для з'ясування ступеню взаємозв'язку між чисельністю характерних видів у межах кожної групи водних об'єктів, а також їхнього зв'язку з ключовими чинниками середовища розраховували попарні кореляційні коефіцієнти Пірсона. Для досягнення нормального розподілу та зменшення кількості викидів показники чисельності видів було попередньо трансформовано до Log_{10} . Для побудови діаграми взаємозв'язків використовували лише коефіцієнти з рівнем статистичної значущості 5,00 % ($p < 0,05$).

CA, CCA, ISA та розрахунок кореляційних коефіцієнтів Пірсона між характерними видами і графічне представлення результатів виконані в програмному пакеті PAST 5.02 [16]. Розрахунок коефіцієнтів Пірсона між характерними видами та ключовими чинниками зовнішнього середовища проводили в RStudio за допомогою функції *cor.test*, графічна візуалізація результатів виконана з використанням пакетів аналізу Igraph та Ggraph.

Результати досліджень

Загалом для аналізу шаблону метаугруповання було включено 156 видів безхребетних, серед яких 22 види Mollusca, 39 — Annelida, 35 — Crustacea, 58 — Insecta, а також по одному — Porifera та Nematoda. Серед усіх видів донних безхребетних лише 26 зустрічались більше ніж у 50,0 % угруповань, серед них Chironomidae — 14 видів, Oligochaeta — 8, Crustacea — 3 та один вид Mollusca. Найбільша зустрічальність була характерною для *Limnodrilus* sp. — 100,0 %, *Limnodrilus hoffmeisteri* Claparède — 95,7 і *Chironomus* sp. — 91,3 %.

За результатами CA вздовж всього екологічного градієнту було виявлено 67 видів донних безхребетних (рис. 1), незначна їх кількість (14 видів) знаходиться і не виходить за межі локальних угруповань 8—14, а більшість видів (75) зустрічається на іншому кінці градієнту в локальних угрупованнях 1—7 та 15—23.

Для локальних угруповань всієї дельти характерною є достовірно менша ніж в ідеалізованих моделях кількість пропусків видів, що визначає позитивну когерентність і свідчить про їхню узгоджену структуру (табл. 2). Значення обороту видів більше за прогнозований оборот в ідеалізованих моделях, але ця різниця недостовірна і вказує на квазі-структуру, а суттєво більший за 1 індекс Морісіта свідчить про квазі-кLEMENTську модель метаугруповання.

За результатами регресійного аналізу встановлено, що структуру метаугруповання всієї дельти визначають серед просторових параметрів широта і довгота, а серед екологічних чинників — солоність, рН та інтен-

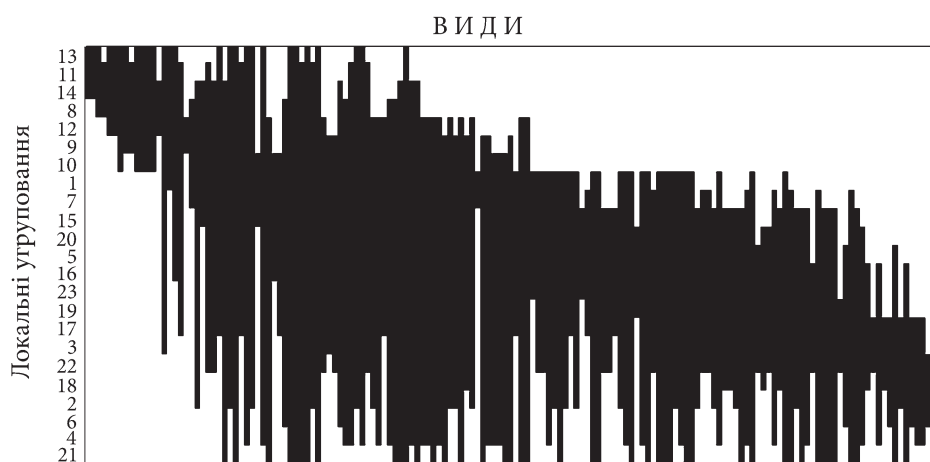


Рис. 1. Розподіл видів по локальним угрупованням в Кілійській дельті Дунаю: види та угруповання розташовані в порядку збільшення їхніх балів для першої осі СА, отриманих методом взаємного усереднення з використанням аналізу відповідностей; ареали видів попередньо узгоджено, нумерацію угруповань дивитись табл. 1

сивність течії (табл. 3). Сумарний ефект просторових та екологічних чинників становить 90,0 %. Просторові чинники зумовлюють 39,9 % розподілу видів метагрупування дельти загалом, а екологічні — 88,8 %. У метагрупуванні дельти вплив екологічних чинників суттєвіший за вплив просторових у 2,2 раза.

За результатами ССА (рис. 2) перші дві канонічні осі зумовлюють розподіл 74,57 % локальних угруповань, в тому числі Axis1 пояснює 55,67 %, а Axis2 — 18,90 % варіації. З віссю Axis1 пов'язані солоність ($E_{Axis1} = 0,96$), географічна широта ($E_{Axis1} = 0,65$) та рН ($E_{Axis1} = 0,57$), і вона зумовлює відокремлення локальних угруповань солонуватоводних водойм від угруповань прісноводних об'єктів. З віссю Axis2 пов'язані течія ($E_{Axis1} = -0,72$) та географічна довгота ($E_{Axis1} = 0,61$), ця вісь відмежовує угруповання водотоків від угруповань прісноводних водойм.

Локальні угруповання кожної з окреслених груп водних об'єктів відрізняються за видовим багатством окремих таксонів. Середня представленість молюсків у локалітетах солонуватоводних водойм становила $1,87 \pm 2,42$ %, прісноводних водойм — $14,06 \pm 9,02$ %, водотоків — $16,68 \pm 3,37$ %, різниця цього показника у локальних угрупованнях прісноводних акваторій не була достовірною (рис. 3, а).

Відносна представленість кільчастих черв'яків в солонуватоводних водоймах становила $37,15 \pm 8,85$ %, у прісних водоймах — $26,63 \pm 5,12$ %, а у водотоках — $27,43 \pm 3,65$ %, але різниця була значущою тільки між прісними і солоними водними об'єктами (рис. 3, б).

Як і для кільчастих черв'яків найбільшою представленістю ракоподібних характеризувались локальні угруповання солонуватоводних заток ($35,58 \pm 8,87$ %), що було достовірно більше, ніж у прісних водоймах

Таблиця 2

Визначення моделі (шаблону) метагрупування донних безхребетних дельти Дунаю на основі величин показників метаструктури локальних угруповань (n = 23)

Елементи метаструктури	Показники елементів метаструктури	Отримані значення показників метаструктури
Когерентність	Досліджені відсутності	1464
	Прогнозовані відсутності	2365
	<i>z</i> значення елемента	-29,87 +
Оборот видів	Досліджений оборот видів	167579
	Прогнозований оборот видів	146890
	<i>z</i> значення елемента	1,60 —
Наявність скупчень видів	Індекс Морісіта	1,37
Модель метагрупування		Квазі-кLEMENTська градієнтна модель

Примітка. Показники, які виділено напівжирним шрифтом, значущі на рівні 5,0 % ($p < 0,05$).

Таблиця 3

Результати регресійного аналізу зв'язку просторових параметрів та чинників навколишнього середовища та структури метагрупування*

Коефіцієнт	Значення коефіцієнту для параметрів біотопів (предикторів) локальних угруповань								
	широта	довгота	солоність	pH	концентрація O ₂ у воді	інтенсивність течії	ΣS	ΣE	ΣE+S
$R^2_{adj.}$	0,401	0,201	0,884	0,298	0,014	0,189	0,399	0,888	0,900

Примітка. * структура метагрупування виражена через бали CA1, отримані шляхом впорядкування матриці наявності — відсутності видів за методом взаємного усереднення з використанням CA; напівжирним шрифтом виділено коефіцієнти, значущі на рівні 5,0 % ($p < 0,05$).

(11,33±8,73 %) та водотоках (16,23±3,54 %), різниця між якими за цим показником не була значущою (рис. 3, в).

Представленість комах достовірно відрізнялась лише для водойм з різною солоністю: найменшим цей показник був у солонуватоводних затоках (24,41±13,09 %), а найбільшим — у прісноводних водоймах (46,48±15,31 %). В локальних угрупованнях водотоків частка видів комах (38,59±

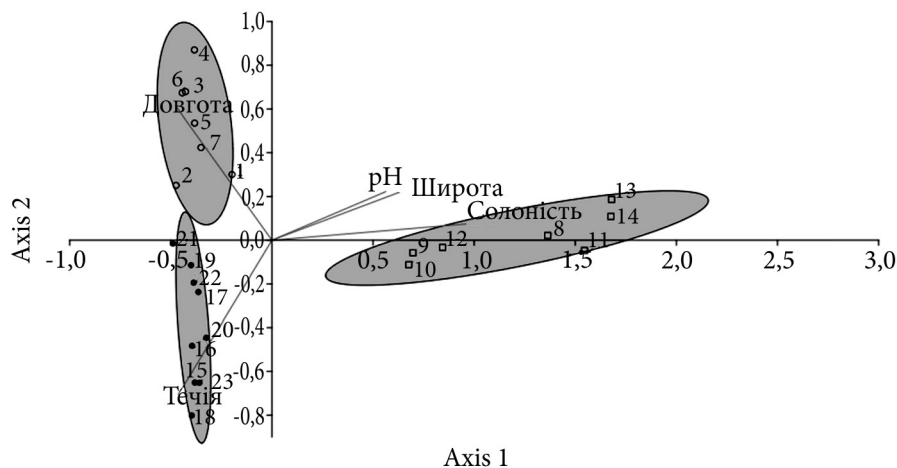


Рис. 2. Результати ССА залежності розташування локальних угруповань від екологічних та просторових чинників: нумерація угруповань як в табл. 1; квадрат — локальні угруповання солонуватоводних заток, чорні кола — локальні угруповання водотоків, світлі кола — локальні угруповання прісноводних водойм; еліпсами окреслені сукупності, які відрізняються між собою за видовим складом на рівні достовірності 74,0 %

5,04 %) була проміжною між водоймами обох типів і значуще від них не відрізнялась (рис. 3, з).

За результатами ISA подібність видового складу донних безхребетних в угрупованнях солонуватоводних заток забезпечувалась завдяки дев'яти видам (табл. 4). Найбільший індикаторний бал (100,0 %) характерний для *P. littoralis*, *G. aequicauda* та *Nereididae* sp, які зустрічались в усіх локальних угрупованнях солонуватоводних заток і не зустрічались в інших типах водних об'єктів. До них приєднується *H. diversicolor*, який крім того, що зустрічався в значних кількостях у всіх локальних угрупованнях солонуватоводних заток, зареєстрований і в локальних угрупованнях інших типів, зокрема у прісних водоймах. *I. balthica*, *P. simplex*, *M. slabberi* і *P. cercarioides* — зареєстровані в більшості локальних угруповань цієї групи, але характеризувались меншими показниками чисельності, ніж попередні види. *C. volutator* знайдено в значних кількостях в усіх локальних угрупованнях солонуватоводних заток, але також цей вид зустрічався в окремих локальних угрупованнях рукавів та прісних водойм, хоча і характеризувався меншими кількісними показниками.

У прісноводних водоймах виділено чотири характерні види донних безхребетних. *C. plumosus*, *L. udekemianus* та *E. octocullata* зустрічались також у локальних угрупованнях водотоків, а *A. aquaticus* — в усіх трьох групах водних об'єктів, однак значного кількісного розвитку всі ці види досягали саме в угрупованнях прісноводних водойм.

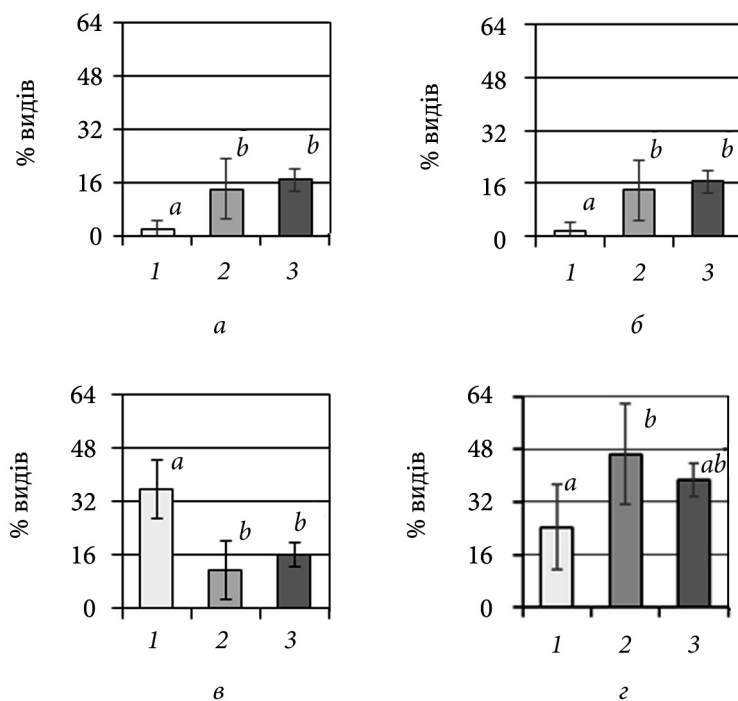


Рис. 3. Порівняння представленості окремих таксономічних груп безхребетних виділених сукупностей локальних угруповань: 1 — солонуватоводні водойми ($n = 7$); 2 — прісноводні водойми ($n = 8$); 3 — водотоки ($n = 8$); а — Mollusca, б — Annelida; в — Crustacea; г — Insecta; $\bar{x} \pm SD$; однаковими літерами в межах кожного таксону позначено вибірки, які достовірно не відрізняються одна від одної за результатами Tukey test ($p > 0,05$)

До характерних видів водотоків належать 14 представників донних угруповань (див. табл. 4). Типово, що види, які зустрічались виключно в локальних угрупованнях водотоків (*M. daudebartii* та *T. fluviatilis*), характеризувались не максимальним індикаторним балом, що пов'язано з їхньою слабкою розповсюдженістю в межах локальних угруповань цієї групи. Більшість же характерних видів водотоків реєструвалась також у прісноводних водоймах (*E. esperi*, *L. naticoides*, *P. nubeculosum*, *P. bicrenatum*, *P. scalaenum*, *D. polymorpha* та *P. fontinalis*), в солонуватоводних затоках (*O. obesus* та *P. hammoniensis*) або ж в усіх типах водних об'єктів (*C. curvispinum* і *T. newaensis*). Однак саме у водотоках ці види характеризувались суттєвими показниками чисельності.

Розраховані коефіцієнти Пірсона показують, що в солонуватоводних затоках *C. volutator* має найбільшу кількість достовірних кореляційних залежностей і пов'язує всі характерні види цієї групи. Разом з *H. diversicolor* вони об'єднують локальні угруповання, які містять види, існування яких рознесено у просторі (*G. aequicauda* та *P. litoralis*) (рис. 4, а).

Таблиця 4

IndVal характерних видів та залежність їх кількісного розвитку від екологічних та просторових чинників

Таксони безхребетних	Коди видів	IndVal (%) таксонів в групах локальних угруповань*		
		солоні затоки	прісні водойми	водотоки
<i>Nereididae</i> sp.	Ner	100,00	—	—
<i>Paranais litoralis</i> (Müller)	P_lit	100,00	—	—
<i>Gammarus aequicauda</i> (Martynov)	G_aeq	100,00	—	—
<i>Hediste diversicolor</i> (O.F. Müller)	H_div	93,04	+	—
<i>Idotea balthica</i> (Pallas)	I_bal	85,71	—	—
<i>Paranais simplex</i> Hrabě	M_sla	71,43	—	—
<i>Mesopodopsis slabberi</i> (Van Beneden)	P_sim	71,43	—	—
<i>Pseudocuma cercarioides</i> Sars	P_cer	71,43	—	—
<i>Corophium volutator</i> (Pallas)	C_vol	63,63	+	+
<i>Esperiana esperi</i> (Férussac)	E_esp	—	+	84,75
<i>Lithoglyphus naticoides</i> (C. Pfeiffer)	L_nat	—	+	71,84
<i>Tubifex newaensis</i> (Michaelsen)	T_new	+	+	69,09
<i>Polypedilum scalaenum</i> Schrank	P_sca	—	+	65,89
<i>Polypedilum bicrenatum</i> Kieffer	P_bic	—	+	65,74
<i>Microcolpia daudebartii</i> (Prevost)	M_dau	—	—	63,64
<i>Theodoxus fluviatilis</i> (Linnaeus)	T_flu	—	—	63,64
<i>Obesogammarus obesus</i> (G.O. Sars)	O_obe	+	—	61,98
<i>Chelicorophium robustum</i> (G.O. Sars)	C_rob	+	—	60,70
<i>Chelicorophium curvispinum</i> (G.O. Sars)	C_cur	+	+	60,60
<i>Polypedilum nubeculosum</i> (Meigen)	P_nub	—	+	58,22
<i>Physa fontinalis</i> (Linnaeus)	P_fon	—	+	57,85
<i>Dreissena polymorpha</i> (Pallas)	D_pol	—	+	57,43
<i>Potamothenix hammoniensis</i> (Michaelsen)	P_ham	+	—	54,36
<i>Chironomus plumosus</i> (Linnaeus)	C_plu	—	83,10	+
<i>Erpobdella octoculata</i> (Linnaeus)	E_oct	—	75,71	+
<i>Asellus aquaticus</i> (Linnaeus)	A_aqu	+	73,94	+
<i>Limnodrilus udekemianus</i> Claparède	L_ude	—	69,89	+

П р и м і т к а. * Наведені коефіцієнти IndVal значущі на рівні 5,0 % ($p < 0,05$); «+» — вид зустрічається в групі локальних угруповань, але значення IndVal недостовірні, «—» — вид у групі локальних угруповань відсутній.

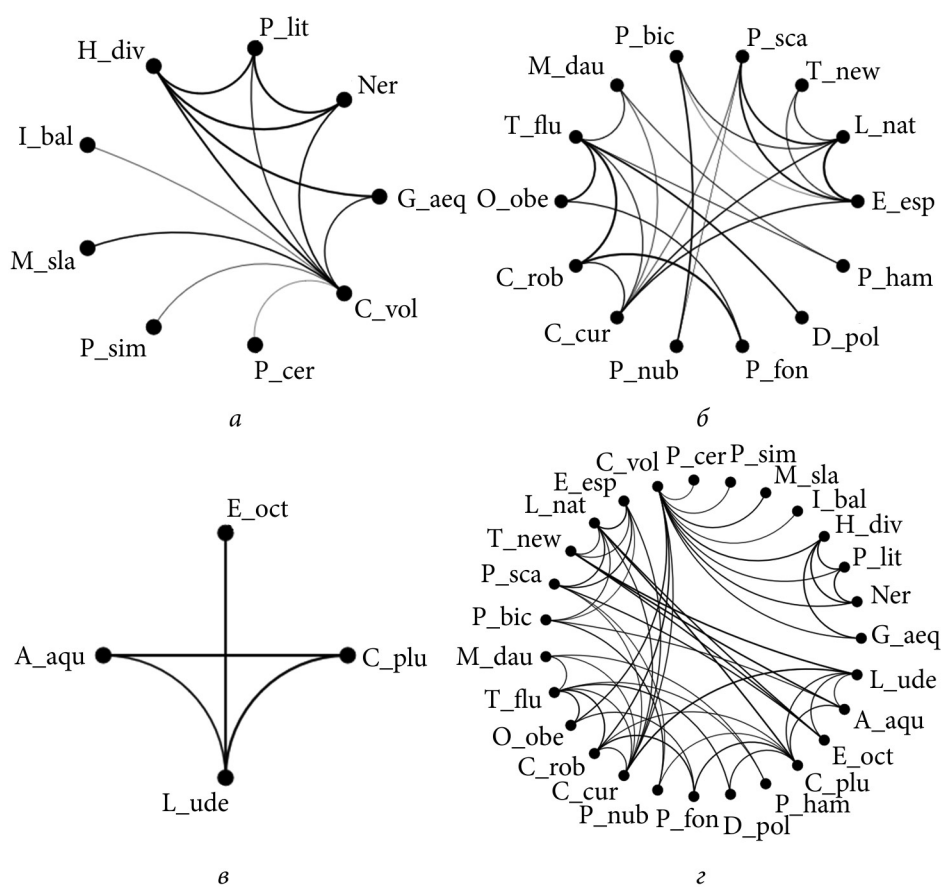


Рис. 4. Кореляційні залежності між характерними видами в групах локальних угруповань: лінії відображають зв'язки між видами з коефіцієнтами кореляції Пірсона $> 0,50$ з рівнем значущості 5,0 % ($p < 0,05$); а — солонуватоводні водойми; б — водотоки; в — прісні водойми; г — дельта загалом; коди видів див в табл. 5

Кореляційний аналіз виявив дві групи характерних видів донних угруповань водотоків. Перша з них пов'язана з розповсюдженням молюсків *E. esperi* та *L. naticoides*, а друга — з молюсками *T. fluviatilis* (рис. 4, б). Обидві групи об'єднуються в межах водотоків ракоподібними *C. curvispinum*, кількісні показники та розповсюдження яких достовірно пов'язані з 6 із 14 характерних видів водотоків.

З чотирьох характерних видів прісноводних водойм три (*C. plumosus*, *A. aquaticus* та *L. udekemianus*) утворюють спільну групу, а представленість *E. octoculata* достовірно корелює лише з представленістю *L. udekemianus* (рис. 4, в).

У межах всіх локальних донних угруповань дельти Дунаю зареєстровано високі кореляційні залежності між характерними видами різних типів водних об'єктів (рис. 4, г). Так, угруповання солонуватоводних водойм пов'язані з угрупованнями водотоків через *C. volutator*, для якого

відмічаються достовірні кореляційні зв'язки з ракоподібними рукавів дельти (*O. obesus*, *C. robustum* та *C. curvispinum*). Також всі характерні види прісних водойм пов'язані з видами водотоків, найбільша кількість достовірних кореляцій зареєстрована для *C. plumosus* та *T. newaensis*.

Результати встановлених залежностей чисельності характерних видів донних безхребетних від основних чинників середовища наведено на рисунку 5. Зазначимо, що для *A. aquaticus* достовірні коефіцієнти кореляції були отримані з показниками довготи ($r = 0,43$; $p = 0,04$), а для *P. hammoniensis* — з інтенсивністю течії ($r = 0,49$; $p = 0,02$), але в зв'язку з тим, що значення $r < 0,50$, вони на рисунку не наведені.

Солоність вод мала суттєвий вплив на розвиток 15 характерних видів (55,56 %). Для чисельності всіх характерних видів солонуватоводних заток зареєстровано тісний позитивний зв'язок зі збільшенням солоності води ($r = 0,60$ — $0,92$; $p < 0,05$), негативний достовірний вплив цього показника відмічається для частини видів водотоків (*E. esperi*, *L. naticoides* і Chironomidae р. *Polypedilum*), а також для характерного виду прісноводних водойм *L. udekemianus*.

Наявність та інтенсифікація течії зумовлює зростання показників чисельності для 10 характерних видів водотоків ($r = 0,51$ — $0,81$; $p < 0,05$) і пригнічує розвиток лише *H. diversicolor* ($r = -0,53$; $p = 0,01$). Загалом цей предиктор пов'язаний з чисельністю 40,74 % характерних видів.

Показники рН змінюються у дельті в незначних межах (див. табл. 1), найбільш суттєво серед предикторів рН корелює з географічною широтою ($r = 0,53$, $p = 0,02$). Загалом достовірна залежність розвитку від цього показника зареєстрована у семи характерних видів (25,93 %): позитивна — для таксонів солонуватоводних заток ($r = 0,51$ — $0,58$, $p < 0,05$) та негативна — для моллюсків водотоків *D. polymorpha* ($r = -0,58$, $p = 0,004$) та *E. esperi* ($r = -0,53$, $p = 0,01$).

Залежність зміни чисельності від географічної широти відмічено для 16 характерних видів (59,26 %). Загалом цей показник пов'язаний зі змінами солоності вод ($r = 0,61$, $p = 0,002$) та течією ($r = 0,50$, $p = 0,01$). Зі зростанням географічної широти збільшується чисельність восьми характерних видів солонуватоводних заток ($r = 0,52$ — $0,71$, $p < 0,05$) та зменшується — для восьми характерних видів водотоків (r змінюється в діапазоні від $-0,52$ до $-0,69$ при $p < 0,05$).

Лише для чотирьох видів (14,81 %) відмічається достовірна залежність розвитку від показників географічної довготи, зокрема позитивний зв'язок зареєстровано для характерних видів прісноводних водойм *C. plumosus* ($r = 0,54$, $p = 0,01$) та *E. octoculata* ($r = 0,69$, $p = 0,0003$) та негативний — для видів солонуватоводних заток *P. litoralis* ($r = -0,53$, $p = 0,01$) і *G. aequicauda* ($r = -0,54$, $p = 0,01$).

Обговорення результатів досліджень

Квазі-кLEMENTська модель, як і основна кLEMENTська модель, вказує на те, що метагруповання складається з окремих видів, які виявляють схожу реакцію на градієнти навколишнього середовища та змінюються

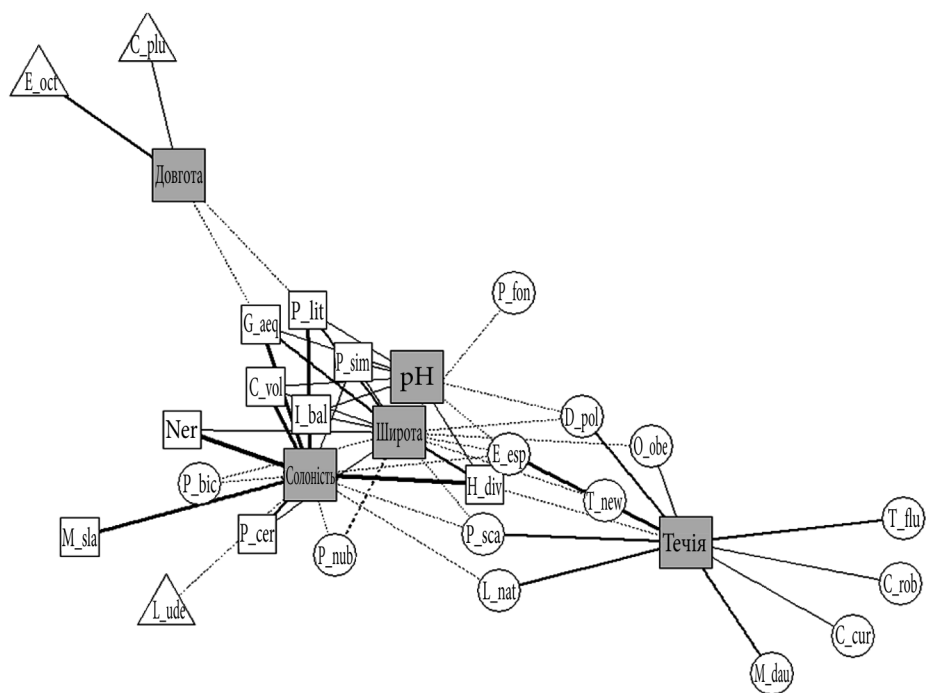


Рис. 5. Кореляційні залежності між характерними видами та просторовими і екологічними чинниками середовища: наведені $r > 0,50$ значущі на рівні 5,0 % ($p < 0,05$); суцільна лінія — кореляція позитивна, пунктирна лінія — кореляція негативна, товщина лінії збільшується пропорційно коефіцієнтам кореляції від 0,5 до 1,0; сірі прямокутники — чинники, білі квадрати — характерні види солонуватоводних водойм, білі трикутники — характерні види прісних водойм, білі кола — характерні види водотоків; коди видів як у табл. 5

групами в просторі [9, 22]. Отже, на різних кінцях екологічного градієнту формуються дискретні угруповання безхребетних, зв'язані через перехідну зону, однак в квазі-кLEMENTській структурі ця перехідна зона слабо виражена. Межі ареалів квазі-кLEMENTських структур згруповані на кінцях латентного градієнта навколишнього середовища, але більшість видів охоплює більшу його частину, що свідчить про композиційну єдність метаугруповання [37].

На відміну від кLEMENTської структури метаугруповань, яка є найбільш розповсюдженою в гідроекосистемах [19, 25], квазі-кLEMENTська модель діагностується не часто. Зокрема, цей шаблон був характерним для метаугруповання бентосних безхребетних природних ділянок дельти р. Хуанхе [26] і зумовлювався переважно просторовими чинниками, на відміну від відновлених акваторій, де структура характеризувалась вкладеною моделлю розподілу за умови екологічної фільтрації видів залежно від чинників зовнішнього середовища.

Структура донних угруповань Кілійської дельти Дунаю виражається в просторовій віддаленості та відокремленні групи морських і солонува-

товодних видів від прісноводних, а також видів прісноводних водойм від водотоків. Проте значна кількість евригаліних форм, а також взаємопроникнення видів з різною толерантністю до солоності та інтенсивності течії в нетипові для них акваторії з током прісних або морських вод [29] зумовлює тісний зв'язок означених сукупностей. Водночас формування прісноводних заток дельти відбувається в тісній взаємодії з гирловими ділянками рукавів [1], що зумовлює високий зв'язок складу локальних донних угруповань прісноводних водойм та водотоків, тобто донні комплекси прісноводних водойм дельти є не типовим озерними, а в основі складаються із залишків угруповань водотоків. Отже, квазі-модель метаугруповання донних безхребетних дельти, в першу чергу, пов'язана розмитістю перехідної зони (за видовим складом) як між солонуватоводними та прісноводними локальними угрупованнями, так і між прісними водоймами та водотоками, зокрема відсутністю типової водойменої компоненти.

Ядро локальних угруповань у солонуватоводних водоймах формують ракоподібні *C. volutator*, з якими пов'язана більшість характерних видів цієї групи. Для водотоків такими центрами консолідації є молюски, які об'єднують дві підгрупи локальних угруповань, перша з яких пов'язана з *E. esperi* і *L. naticoides*, а друга — з *T. fluviatilis*. Зв'язок між двома цими комплексами водотоків забезпечують ракоподібні *C. curvispinum*. В опріснених водоймах характерні види тісно пов'язані як між собою через центральний вид *L. udekemianus*, так і з характерними видами водотоків, що зумовлює єдність прісноводної частини метаугруповання. Зв'язок прісної та солоної частин дельти здійснюється завдяки рухливим формам ракоподібних *C. volutator*, *O. obesus*, *C. curvispinum* і *C. robustum*.

Структура метаугруповання Кілійської дельти формується під сукупною дією просторових та екологічних чинників, з суттєвим переважанням останніх (див. табл. 3), серед яких солоність має ключове значення. Видова структура локальних угруповань солонуватоводних заток достовірно відрізняється від прісних водних об'єктів за представленістю молюсків, кільчастих червів та ракоподібних, а для комах така закономірність відмічається для різних груп водойм (див. рис. 4). Високі показники солоності у солонуватоводних затоках сприяють розвитку морських борео-атлантичних видів, переважна більшість яких не проникає в прісноводні акваторії.

Окрім солоності структуру донних угруповань визначає також течія. За цим параметром локальні угруповання водотоків у своїй більшості відокремлюються від водойм (як солонуватоводних, так і прісноводних) (див. рис. 2), а для розподілу переважної кількості характерних видів рукавів дельти цей чинник є визначальним.

Зростання показника рН кореляційно пов'язане зі змінами солоності у солонуватоводних водоймах і позитивно впливає на розвиток більшості характерних видів локальних угруповань цього типу, а також знижує показники чисельності окремих молюсків водотоків.

Поява серед ключових чинників географічної широти зумовлена широтними змінами основних предикторів (солоності та течії) в дельті Дунаю, а географічна довгота впливає лише на розвиток деяких характерних видів водойм (рис. 5), що, можливо, пояснюється віддаленістю локальних угруповань водних об'єктів цього типу в паралельному напрямку із заходу на схід.

Отже, структура метаугруповання донних безхребетних Кілійської дельти Дунаю зумовлена сортуванням видів вздовж градієнта навколишнього середовища, пов'язаного насамперед зі змінами солоності вод та інтенсивністю течії. Розсіювання також належить до ключових чинників формування моделі метаугруповання і зумовлено розгалуженою мережею протоків, які з'єднують між собою локальні угруповання різних частин дельти.

Висновки

Сукупність локальних угруповань донних безхребетних Кілійської дельти Дунаю описується як метаугруповання квазі-кLEMENTської моделі і складається з відокремлених груп видів солонуватоводних водойм, прісноводних водойм та водотоків, між якими спостерігається розмитість або відсутність перехідної зони. Формування та існування цього метаугруповання підтримується завдяки взаємодії комплексів видів з абіотичними чинниками зовнішнього середовища (зокрема солоністю та рН вод, а також інтенсивністю течії) та зумовлюється їх поширенням через розгалужену мережу протоків дельти.

В метаугрупованні загалом визначено 27 характерних видів (9 — для солонуватоводних угруповань, 4 — для угруповань прісноводних водойм та 14 — для водотоків), які пов'язують локальні угруповання в межах окремих груп. Ядро угруповань солонуватоводних водойм складають бореоатлантичні ракоподібні *C. volutator*, прісноводних водотоків — червононогі молюски *E. esperi*, *L. naticoides*, *T. fluviatilis*, а прісноводних водойм — *L. udekemianus*. Локальні угруповання прісних водойм є похідними угруповань водотоків, що підтверджується високими кореляційними зв'язками між характерними видами обох типів сукупностей локалітетів. Зв'язок між солонуватоводними та прісноводними локальними угрупованнями забезпечується розповсюдженням ракоподібних Corophiidae та Gammaridae. Кількісна представленість характерних видів у дельті пов'язана переважно з солоністю вод, інтенсивністю течії та взаємною віддаленістю локальних угруповань одне від одного, що підтверджує переважання механізмів сортування видів вздовж градієнта навколишнього середовища у формуванні моделі метаугруповання донних безхребетних Кілійської дельти Дунаю.

Список використаної літератури

1. Гидрология дельты Дуная. Москва: ГЕОС, 2004. 448 с.
2. Левина О. В. Макрозообентос советского участка Дуная. Киев, 1988. 29 с. Деп. в ВИНТИ, № 7833-88.

3. Марковский Ю.М. Фауна беспозвоночных низовьев рек Украины. Условия ее существования и использования. Часть III. Водоемы Килийской дельты Дуная. Киев: Изд-во АН УССР, 1955. 280 с.
4. Оливари Г.А. Бентос советского участка Дуная. *Дунай и придунайских водоемов в пределах СССР*. Киев: Изд-во АН УССР, 1961. Т. 36. С. 145—165.
5. Харченко Т.А. Макрозообентос. *Гидроэкология украинского участка Дуная и сопредельных водоёмов*. Киев: Наук. думка, 1993. С. 164—178.
6. Brown B.L., Swan C.M., Auerbach D.A. et al. Metacommunity theory as a multispecies, multiscale framework for studying the influence of river network structure on riverine communities and ecosystems. *Journal of the North American Benthological Society*, 2011. Vol. 30. P. 310—327.
7. Chaparro G., Horvath Z., O'Farrell I. et al. Plankton metacommunities in floodplain wetlands under contrasting hydrological conditions. *Freshwater Biol.* 2018. Vol. 53, N 4. P. 331—406. <https://doi.org/10.1111/fwb.13076>
8. Chaparro G., O'Farrell I., Hein T. Multi-scale analysis of functional plankton diversity in floodplain wetlands: Effects of river regulation. *Science of The Total Environment*. 2019. Vol. 667. P. 338—347.
9. Clements F.E. Plant succession: analysis of the development of vegetation. Washington: Carnegie Institution of Washington Publication Sciences, 1916. 512 p.
10. Connor E.F., Simberloff D. The assembly of species communities: chance or competition. *Ecology*. 1979. Vol. 60. P. 1132—1140.
11. Dallas T. Metacom: an R package for the analysis of meta-community structure. *Ecography*. 2014. Vol. 37. P. 402—405.
12. Diamond J.M. Assembly of species communities. *Ecology and evolution of communities*. Cambridge: Harvard University Press. 1975. P. 342—444.
13. Dufrene M., Legendre P. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*. 1997. Vol. 67. P. 345—366.
14. Erős T., Takács P., Sály P. et al. Quantifying temporal variability in the metacommunity structure of stream fishes: the influence of non-native species and environmental drivers. *Hydrobiologia*. 2014. Vol. 722. P. 31—43. DOI 10.1007/s10750-013-1673-8
15. Gleason H.A. The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. 1926. Vol. 53, N 1. P. 7—26. <https://doi.org/10.2307/2479933>
16. Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*. 2001. Vol. 4, N 1. 9 p. http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm
17. Heino J. Environmental heterogeneity, dispersal mode and co-occurrence in stream macroinvertebrates. *Ecology and Evolution*. 2013. Vol. 3, N 2. P. 344—355. DOI: 10.1002/ece3.470
18. Heino J., Mykrä H., & Rintala J. Assessing patterns of nestedness in stream insect assemblages along environmental gradients. *Écoscience*. 2010. Vol. 17, N 4. P. 345—355. <https://doi.org/10.2980/17-4-3263>
19. Heino J., Melo A. S., Siqueira T. et al. Metacommunity organisation, spatialextent and dispersal in aquatic systems: patterns, processes and prospects. *Freshwater Biology*. 2015. Vol. 60, N 5. P. 845—869. <https://doi.org/10.1111/fwb.12533>
20. Hubbell S. P. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton: Princeton University Press. 2001. 375 p.
21. Kharchenko T.A., Lyashenko A.V. Structural and functional parameters of macrozoobenthos of water ecotones and indicators of the ecotone boundaries. *Hydrobiological Journal*. 1998. Vol. 34. N 2—3. P. 111—119.
22. Leibold M.A., Mikkelsen G.M. Coherence, species turnover, and boundary clumping: elements of meta-community structure. *Oikos*. 2002. Vol. 97, N 2. P. 237—250.
23. Leibold M. A., Holyoak M., Mouquet N. et al. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*. 2004. Vol. 7, N 7. P. 601—613. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00608.x>

24. Lyashenko A.V., Zorina-Sakharova K.Ye. Communities of benthos invertebrates of the Kiliya delta of the Danube River. *Hydrobiol. J.* 2023. Vol. 59, N 6, P. 3—19. DOI: 10.1615/HydrobJ.v59.i6.10
25. Liborio C.H.L., Loyola-Bartra O. Lake metacommunity structures are consistent among ecoregions and taxonomic groups across the United States. *Freshwater Biology.* 2025. Vol. 70, N 6: e70065. <https://doi.org/10.1111/fwb.70065>.
26. Liu D., Yu H., Lu K. et al. Freshwater releases into estuarine wetlands change the determinants of benthic invertebrate metacommunity structure. *Frontiers in Ecology and Evolution.* 2021. Vol. 9. 721628. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.721628>
27. Lyashenko A.V., Zorina-Sakharova Ye.Ye. Comparative characteristics of the indices of invertebrates macrofauna diversity in the Ukrainian and Romanian sections of the Danube River delta. *Hydrobiol. J.* 2009. Vol. 45, N 6. P. 17—32.
28. Lyashenko A.V., Zorina-Sakharova K.Ye. Edge effect display in the communities of benthic invertebrates of the Danube River delta. *Ibid.* 2021. Vol. 56, N 6. P. 19—37.
29. Lyashenko A.V., Zorina-Sakharova K.Ye., Guleykova LV., Pogoryelova M.S. Peculiarities of the structural and functional characteristics of contact hydrobiocenoses. *Ibid.* 2020. Vol. 56, N 1. P. 3—23.
30. Lyashenko A.V., Zorina-Sakharova Ye.Ye., Sanzhak Yu.O., Makovskiy V.V. Comparative characteristics of the taxonomic composition of the macrofauna of the Kiliya delta of the Danube River. *Ibid.* 2013. Vol. 49, N 3. P. 27—40.
31. Meynard C.N., Lavergne S., Boulangeat I. et al. Disentangling the drivers of metacommunity structure across spatial scales. *Journal of Biogeography.* 2013. Vol. 40, N 8. P. 1560—1571. <https://doi.org/10.1111/bi.12116>.
32. Patterson B. D., Atmar A. Nested subsets and the structure of insular mammalian faunas and archipelagos. *Biological Journal of the Linnean Society.* 1986. Vol. 28, N 1—2. P. 65—82.
33. Petersen C.G.J. On the animal communities of the sea bottom in the Skagerrak, the Christiania Fjord and the Danish waters. *Report from the Danish Biological Station.* 1915. Vol. 23. 28 p.
34. Petersen C.G.J. A brief survey of the animal communities in Danish waters. *American Journal of Science* (Ser. 5). 1924. Vol. 7, N 41. P. 343—354.
35. Petsch D.K., Pinha G.D., Takeda A.M. Dispersal mode and flooding regime as drivers of benthic metacommunity structure in a Neotropical floodplain. *Hydrobiologia.* 2017. Vol. 788. P. 131—141. <https://doi.org/10.1007/s10750-016-2993-2>
36. Pires M.M., Bieger L., Boelter T. et al. Spatiotemporal assembly patterns of macroinvertebrate metacommunity structure in subtropical wetlands with different hydroperiods. *International Review of Hydrobiology.* 2021. Vol. 106, N 5—6. P. 239—248. <https://doi.org/10.1002/iroh.202002072>
37. Presley S.J., Higgins C.L., Willig M.R. A comprehensive framework for the evaluation of metacommunity structure. *Oikos.* 2010. Vol. 119, N 6. P. 908—917
38. Rodrigues-Filho C.A.S., Gurgel-Lourenço R.C., Ramos E.A. et al. Metacommunity organization in an intermittent river in Brazil: the importance of riverine networks for regional biodiversity. *Aquatic Ecology.* 2020. Vol. 54. P. 145—161. <https://doi.org/10.1007/s10452-019-09732-1>
39. Soininen J., Kokocinski M., Estlander S. et al. Neutrality, niches, and determinants of plankton metacommunity structure across boreal wetland ponds. *Ecoscience.* 2007. Vol. 14, N 2. P. 146—154. [https://doi.org/10.2980/1195-6860\(2007\)14\[146:NNADOP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2980/1195-6860(2007)14[146:NNADOP]2.0.CO;2)
40. Tilman D. Resource competition and community structure. Princeton University Press, Princeton. 1982. 296 p.
41. Valanko S., Heino J., Westerbom M. et al. Complex metacommunity structure for benthic invertebrates in a low-diversity coastal system. *Ecology and Evolution.* 2015. Vol. 5, N 22. P. 5203—5215. <https://doi.org/10.1002/ece3.1767>
42. Whittaker R.H. Communities and ecosystems. The Macmillan Company, New York. 1975. 385 p.

43. Wright D., Patterson B., Mikkelsen G. et al. A comparative analysis of nested subset patterns of species composition. *Oecologia*. 1998. Vol. 113. P. 1—20. <https://doi.org/10.1007/s004420050348>

44. Yang M.Y., Lu K.L., Batzer D.P., Wu H.T. Freshwater release into estuarine wetlands changes the structure of benthic invertebrate assemblages: a case study from the Yellow River Delta. *Science of The Total Environment*. 2019. Vol. 687, P. 752—758. DOI:10.1016/j.scitotenv.2019.06.154

45. Yang W., Li X., Sun T. et al. Macrobenthos functional groups as indicators of ecological restoration in the northern part of china's yellow river delta wetlands. *Ecological Indicators*. 2017. Vol. 82, P. 381—391. DOI:10.1016/j.ecolind.2017.06.057

46. Yunoki T., Velasco L.T. Fish metacommunity dynamics in the patchy heterogeneous habitats of varzea lakes, turbid river channels and transparent clear and black water bodies in the Amazonian Lowlands of Bolivia. *Environmental Biology of Fishes*. 2016. Vol. 99. P. 391—408. <https://doi.org/10.1007/s10641-016-0481-1>

Надійшла 12.08.2025

K.Ye. Zorina-Sakharova, PhD (Biol.), Senior Researcher,
Institute of Hydrobiology of the NAS of Ukraine,
Volodymyr Ivasyuk Avenue, 12, Kyiv, 04210, Ukraine
e-mail: katernazorinasakharova@gmail.com
ORCID 0000-0001-6159-2642

A.V. Liashenko, Dr. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Leading Researcher,
Institute of Hydrobiology of the NAS of Ukraine,
Volodymyr Ivasyuk Avenue, 12, Kyiv, 04210, Ukraine
e-mail: artemLyashenko@bigmir.net
ORCID 0000-0003-0028-4974

FEATURES OF THE STRUCTURE AND FORMING FACTORS OF THE BENTHIC INVERTEBRATE METACOMMUNITY IN THE KILIYA DELTA OF THE DANUBE

The aim of this study was to investigate the assemblage of local benthic macroinvertebrate communities in the Kiliya branch of the Danube Delta from the perspective of metacommunity theory, with a focus on identifying key environmental drivers and species groups that determine the formation and maintenance of its spatial structure. Based on the application of the pattern based Elements of Metacommunity Structure (EMS) approach, the metacommunity of benthic invertebrates in the Kiliya Delta corresponds to a quasi-Clementsian structure, consisting of distinct species groups associated with brackish waterbodies, freshwater waterbodies, and lotic habitats, with a blurred or absent transition zone between them. This structure is maintained by the distribution patterns of 27 typical species, which mediate connections both within and across the identified groups. The distribution of these typical species is primarily shaped by water salinity and flow intensity, along with spatial isolation between local assemblages. These factors result in species sorting mechanisms prevailing along environmental gradients within this metacommunity.

Keywords: local communities, quasi-Clementsian metacommunity structure, benthic invertebrates, typical species, environmental and spatial factors.

УДК (574.63:621.311.25)

О.О. ПРОТАСОВ, д. б. н., проф., пров. наук. співроб.,
Інститут гідробіології НАН України,
просп. Володимира Івасюка, 12, Київ, 04210, Україна
e-mail: labtech-hb@ukr.net
ORCID 0000-0002-0204-2007

Т.М. НОВОСЬОЛОВА, мол. наук. співроб.,
Інститут гідробіології НАН України,
просп. Володимира Івасюка, 12, Київ, 04210, Україна
e-mail: labtech-hb@ukr.net
ORCID 0000-0002-9594-9846

РИСИ ОЗЕРНОГО КОНТИНУУМУ У ПРОСТОРОВОМУ РОЗПОДІЛІ ФІТОПЛАНКТОНУ ВОДОЙМИ-ОХОЛОДЖУВАЧА ЕНЕРГЕТИЧНОЇ СТАНЦІЇ

У статті розглядаються особливості просторового розподілу фітопланктону водойми-охолоджувача у застосуванні до концепції лімничного континууму. Показано, що при роботі одного або обох енергоблоків електростанції та за відсутності вітру розподіл фітопланктону відбувається вздовж радіальних векторів від центру водойми до берегової лінії, що відповідає ідеї лімничного континууму. При сильному вітрі, який впливає на локалізацію техногенного потоку та його площу, радіальний характер змін показників фітопланктону порушується.

Ключові слова: континуум, фітопланктон, техноекосистема, техногенний потік.

Водойми-охолоджувачі (ВО) техноекосистем енергетичних станцій мають різноманітні морфометричні, конструктивні та експлуатаційні характеристики [1, 2, 9, 24]. Специфіка гідроморфологічних та гідрологічних умов у водоймах техноекосистем визначає просторовий розподіл біоти. У загальних рисах розподіл гідробіонтів у різних техноекосистемах можна розглядати як в рамках річкового [23], так і озерного [22] континууму. Певно можна говорити і про існування окремої моделі водосховищного континууму. Основою моделі озерного континууму є наявність радіальної симетрії у розподілі основних векторів [22]. Такі штучні водойми, як ВО Криворізької ТЕС та Хмельницької АЕС за своєю конст-

Ц и т у в а н н я: Протасов О.О., Новосьолова Т.М. Риси озерного континууму у просторовому розподілі фітопланктону водойми-охолоджувача енергетичної станції. *Гідробіол. журн.* 2026. Т. 62, № 2. С. 42—55.

рукцією мають озероподібний вигляд [2, 8, 9], тобто є передумови розглядати такі водойми в рамках озерного континууму.

Метою дослідження було з'ясувати особливості просторового розподілу фітопланктону в умовах технічної водойми лімничного типу. Робочою гіпотезою було припущення, що, попри специфічні техногенні впливи, просторовий розподіл фітопланктону у такій водоймі зберігає риси лімничного континууму.

Матеріал і методика досліджень

Досліджена ВО атомної електростанції розташована у північно-західній частині України, має площу близько 20 км² та об'єм близько 120 млн. м³. Детальна її характеристика наведена у роботах [9, 16]. Від виходу відвідного каналу до входу у підвідний формується техногенний потік охолоджувальної води, який, залежно від режиму роботи АЕС та вітрових умов, може впливати на гідрологічну ситуацію тільки окремих районів або водойми в цілому [9,10].

У роботі використано результати досліджень фітопланктону на 23 станціях ВО у вересні 2021 р. (рис. 3) та для порівняння — у червні 1998 р., вересні 2014 р., вересні 2015 р. і вересні 2023 р. Одну із станцій з певних розділів аналізу було вилучено (див. нижче). При відборі та обробці проб користувалися загальноприйнятими в гідробіології методами [3]. Паралельно ртутним термометром вимірювали температуру води з точністю 0,1 °С.

Відстань між станціями досліджень встановлювали за допомогою мап Google Earth (<https://earth.google.com>).

Для опису таксономічного багатства гідробіонтів використовували термін НІТ — нижчий ідентифікований таксон, який визначає таксони як видового, так і більш високого та низького рангу, відповідно до можливостей ідентифікації організмів. Назви та систематична приналежність таксонів водоростей наведені згідно [13]. Для обрахунку застосовували програмний пакет WaCo [20]. Силу зв'язку між змінними встановлювали за шкалою Чеддока [12]. Домінуючими вважали види або НІТ, частка яких сумарно складала 50 % загальної чисельності або біомаси. Статистичні обрахунки виконували за [5]. Різноманіття за чисельністю та біомасою розраховували за індексом Шеннона [4].

Індекс континуальності [19] розраховували за формулою:

$$I_k = \frac{1}{V_c + CV_N + CV_B} \cdot b,$$

де: V_c — частка (%) видів (НІТ), частота трапляння яких менше 50 %; CV_N — коефіцієнт варіації показників чисельності (%); CV_B — коефіцієнт варіації показників біомаси (%); b — коефіцієнт для конвертації отриманого значення у цілі значення приймали рівним 10 000.

Результати досліджень

Під час відбору проб у 2021 р. була штильова погода. Температура води змінювалася від 23,6 °С (західний район) до 28,2 °С (східний район, вихід відвідного каналу). Багатство фітопланктону у 2021 р. становило 101 НІТ. Більшість НІТ (близько 95 %) було визначено до рівня виду або до варієтету. Флористичний спектр формували сім відділів, з яких Euglenozoa, Charophyta, Miozoa та Cryptophyta налічували по 2 НІТ, Cyanobacteria — 6, Bacillariophyta — 24, Chlorophyta — 63 НІТ. Багатство фітопланктону на окремих станціях було в межах 18—32 НІТ.

У попередніх дослідженнях [19] показано, що розподіл фітопланктону саме пелагічної частини ВО був досить гомогенним порівняно із таким в лотичній системі р. Гнилий Ріг. Однак і у межах водойми можна виділити певні рівні континуальності та гетерогенності. Так, прибережна зона досить неоднорідна біотопічно внаслідок контакту з береговою лінією, наявності гідроспород та заростання частини берега вищими водними рослинами (ВВР). Тут формуються різні гідрологічні умови. Із 20,4 км берегової лінії близько 7 км займає бетонна гребля [9], також є ділянки з різним рівнем розвитку ВВР.

У фітопланктоні прибережної зони було зареєстровано 75 НІТ (у пелагічній частині — 70) з семи відділів: Miozoa, Euglenozoa, Cryptophyta та Charophyta (по два НІТ), Cyanobacteria (5), Bacillariophyta (17), Chlorophyta (45 НІТ). Чисельність становила $9,41 \pm 2,75$ млн. кл/дм³, біомаса — $5,28 \pm 2,43$ мг/дм³.

Загалом для прибережної зони порівняно із пелагіаллю був характерний нижчий рівень кількісного розвитку (у середньому чисельність нижча у 1,7 раза, а біомаса — у 3,6 раза) та більш гетерогенний розподіл кількісних показників вздовж берегової лінії. Спостерігалася досить чітко виражена тенденція до зменшення показників від центральної зони до берегів у радіальному розподілі чисельності (рис. 1) та біомаси (рис. 2).

У градієнті фітопланктону від центра водойми можна виділити три зони — центральну, проміжну та прибережну (рис. 3). Виділення проміжної зони досить умовне, але воно доречне, тому що відповідає системі поступових змін показників по радіальних векторах за принципом лімічного континууму.

Станція 32 вирізняється своїми біотопічними умовами. Вона розташована у зоні виходу відвідного каналу, тобто зоні найвищої температури і турбулентності. Кількісний розвиток фітопланктону на цій станції в період досліджень був у середньому вдвічі нижчим, ніж на решті станцій пелагіалі (табл. 1), але близьким до такого у відвідному каналі (ст. 32 — $7,77$ млн. кл/дм³ та $6,82$ мг/дм³, середина відвідного каналу — $7,68$ млн. кл/дм³ та $6,25$ мг/дм³). Просторово ця станція не може бути з певністю віднесена ні до прибережної, ні до пелагічної зони, за своїми характеристиками вона ближче до відвідного каналу, ніж до решти пелагіалі. З огляду на це, вона була виключена з розподілу зон.

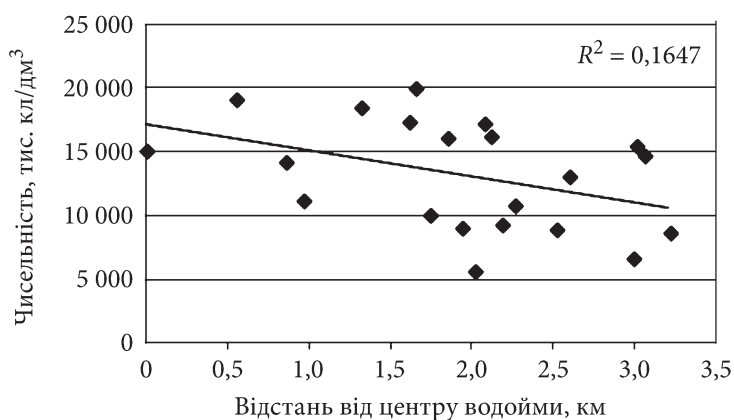


Рис. 1. Розподіл чисельності фітопланктону у водоймі-охолоджувачі за відстанню від геометричного центру водойми (ст. 9), 2021 р.

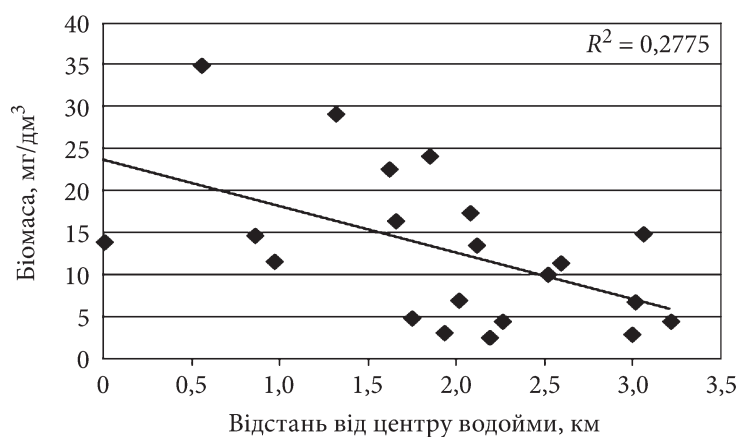


Рис. 2. Розподіл біомаси фітопланктону у водоймі-охолоджувачі за відстанню від геометричного центру водойми (ст. 9), 2021 р.

Розвиток фітопланктону у межах виділених зон мав певні особливості. Питоме багатство (кількість НІТ на станції) зменшувалося від прибережної зони принаймні до межі з центральною (рис. 4), де воно було дещо вищим, ніж могло бути прогнозоване вищеописаною тенденцією.

Кількість НІТ з частотою трапляння нижче 50 % у фітопланктоні зон поступово збільшувалася від центру до берегової зони (див. табл. 1).

Для всієї водойми зареєстровано лише три види водоростей з частотою трапляння 100 %. Серед них *Aulacoseira granulata* (Ehrenberg) Simpson регулярно входила до складу домінантних комплексів за чисельністю та біомасою по всій акваторії та на більшості станцій була монодомінантом за біомасою, *Desmodesmus magnus* (Meyen) Tsarenko — домінант першого або другого рангу за чисельністю та *Rhodomonas pusilla* (Bach-

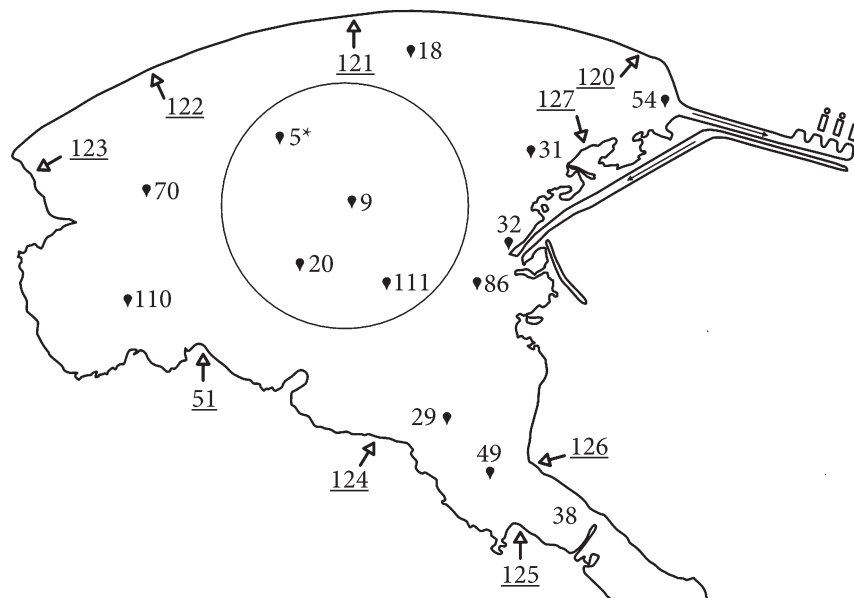


Рис. 3. Схема розташування станцій відбору проб у водоймі-охолоджувачі і зон просторового розподілу фітопланктону у 2021 р. Колом відокремлені станції (5, 9, 20, 111), які увійшли до центральної зони; стрілками по контуру водойми позначені станції прибережної зони (51, 120, 121, 122, 123, 124, 125, 126, 127). Решта станцій (18, 29, 31, 32, 38, 49, 54, 70, 86, 110) відноситься до проміжної зони

mann) Javornický, рівень розвитку якого був невисоким. Аналіз розподілу складу фітопланктону по окремих зонах показав, що із 101 НІТ 47 зустрічалися лише в одній із зон: чотири відмічені лише в центральній зоні, 15 — лише у проміжній, 28 — лише в прибережній. Підвищення багатства в напрямку прибережної зони відбувалося завдяки притаманним лише даній зоні НІТ: у центральній зоні вони становили 9 % від загальної кількості НІТ, у проміжній — 25, у прибережній — 37 %. Кореляція між індексом континуальності та кількістю НІТ, частота трапляння яких менше 50 %, у зоні була помірною та мала від'ємне значення: $r = -0,525$.

Склад домінантних комплексів за чисельністю у центральній та проміжній зонах був подібним, але співвідношення показників їхньої чисельності та біомаси було різним. У прибережній зоні кількість видів, що входила до складу домінантних комплексів за чисельністю, була більшою, і їхній ранговий розподіл відрізнявся від такого у зонах пелагічної частини ВО (рис. 5). По всій водоймі значна частка біомаси формувалася *A. granulata*, а у центральній зоні до складу домінантного комплексу входив також *Ceratium hirundinella* (O.F. Müller) Dujardin (рис. 6).

Значення індексу різноманіття Шеннона зростали за відцентровим вектором (рис. 7). А отже, структура фітопланктону ускладнювалася, причому саме через підвищення вирівняності, тобто більш рівномірного

Таблиця 1

Структурні показники фітопланктону у водоймі-охолоджувачі у межах виділених зон та у пелагії в цілому

Показники	Центральна зона	Проміжна зона	Прибережна зона	Пелагіяль в цілому (центральна + проміжна)
Загальна кількість НІТ	45	60	75	70
Чисельність, млн. кл/дм ³	14,9 ±3,24	16,67±2,17	9,41±2,75	16,08±2,58
Біомаса, мг/дм ³	18,98±10,86	18,82±6,02	5,28±2,43	18,88±7,43
CV _N , %	21,77±7,36	13,03±3,20	29,26±6,37	16,02±3,19
CV _B , %	57,21±15,72	31,97±7,28	46,13±9,11	39,36±7,02
Частка рідкісних НІТ в зоні*, %	46,67	60,00	78,67	67,14
Індекс континуальності	79,59	95,24	64,91	81,62

Примітка. * Частка НІТ, частота трапляння яких менше 50 %.

розподілу екологічних ніш ценопопуляцій: чим ближче до берега, тим меншою була різниця біомас окремих видів. Навіть при підвищенні багатства на показники різноманіття впливала саме вирівняність, про що свідчить слабкий зв'язок між показниками багатства та вирівняності ($r = 0,213$). Відомо [6], що показники різноманіття та рясності, насамперед біомаси, пов'язані зворотною залежністю, що підтверджується встановленими залежностями (див. рис. 2 і 7).

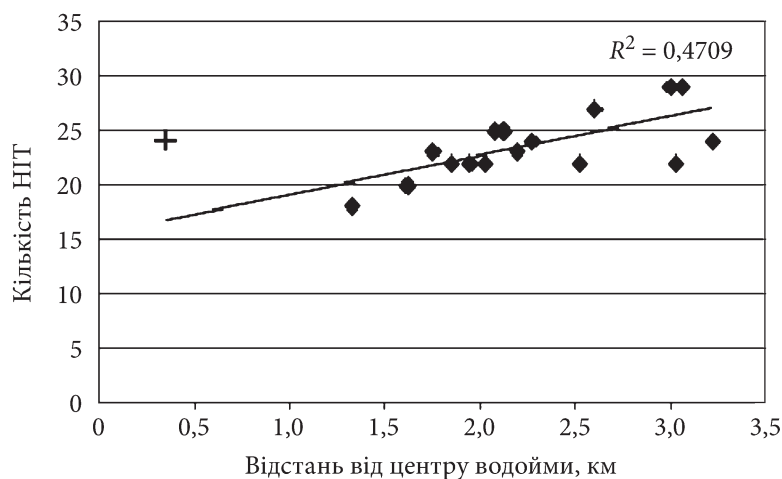


Рис. 4. Розподіл питомого багатства (НІТ/станція) у проміжній та прибережній зонах водойми-охолоджувача за відстанню від геометричного центру водойми (ст. 9). + — середнє значення питомого багатства НІТ центральної зони

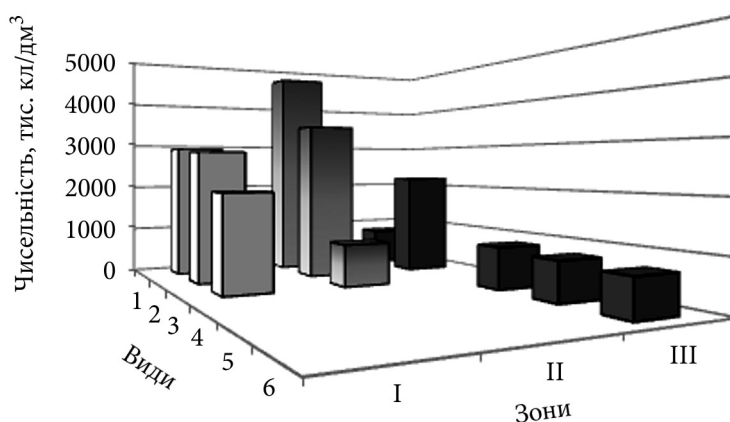


Рис. 5. Домінанти фітопланктону за чисельністю у різних зонах водойми-охолоджувача у 2021 р.: 1 — *Aulacoseira granulata*; 2 — *Desmodesmus magnus*; 3 — *Microcystis aeruginosa* (Kützing) Kützing; 4 — *Desmodesmus armatus* (Chodat) E.H. Hegewald; 5 — *Binuclearia lauterbornii* (Schmidle) Proshkina-Lavrenko; 6 — *Aphanocapsa incerta* (Lemmermann) G.Cronberg & Komárek. I — центральна зона; II — проміжна зона; III — прибережна зона

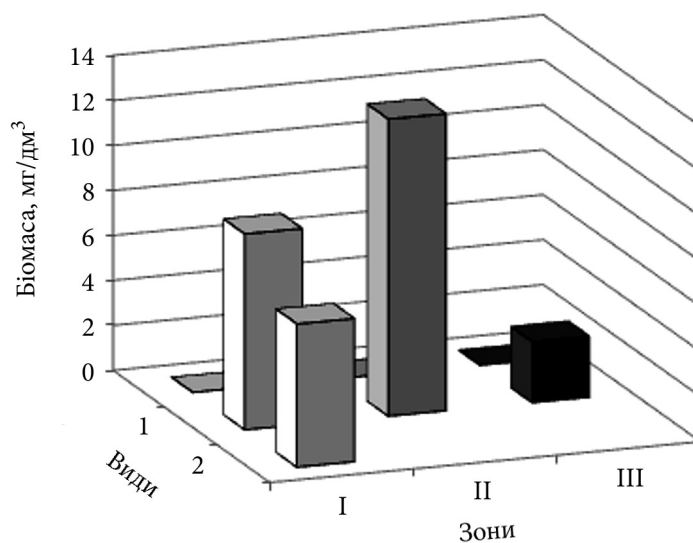


Рис. 6. Домінанти фітопланктону за біомасою у різних зонах водойми-охолоджувача у 2021 р.: 1 — *Aulacoseira granulata*; 2 — *Ceratium hirundinella*. I — центральна зона; II — проміжна зона; III — прибережна зона

Оцінка континуальності за індексом Ік дає можливість проаналізувати особливості просторового розподілу фітопланктону у новому аспекті. Метод розрахунку Ік спирається на особливості розподілу показників рясності і звичайних та рідкісних для конкретного дослідження НІТ [19]. У нашому дослідженні спостерігався тренд зменшення континуальності у

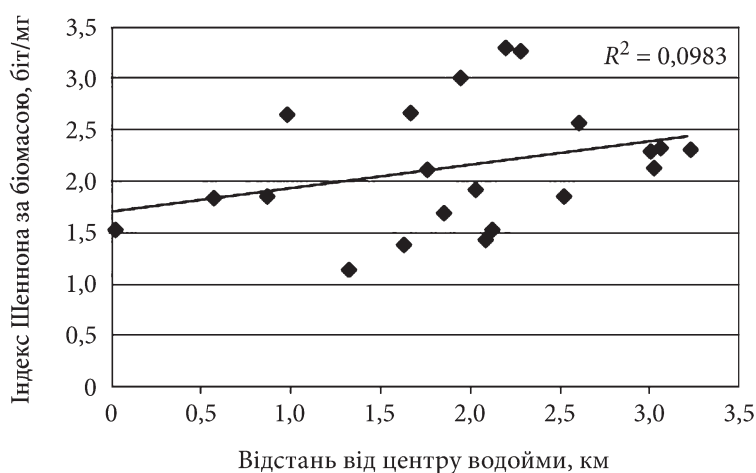


Рис. 7. Зміни індексу Шеннона за відстанню від геометричного центру водойми

напрямку від центра, але зі збільшенням цього показника в проміжній зоні (див. табл. 1).

Обговорення результатів досліджень

У гідробіології сформульовано низку концепцій, що вийшли за рамки власне гідробіологічних досліджень і увійшли до складу концептуальних положень загальної та спеціальної екології, біогеоміки і біогеографії [18].

Концепція річкового континууму (КРК) [23] відіграла важливу роль у формуванні найбільш загальних уявлень про лотичні екосистеми. Це була вдала спроба дати узагальнену характеристику цілого біогеому [7, 11, 18]. За всієї їхньої різноманітності, лентичні екосистеми також у найбільш загальному вигляді можуть бути розглянуті у рамках лімнічного біогеому [7, 17]. У цій моделі ми бачимо інші, ніж в КРК, вектори та градієнти. Основні вектори тут такі: від берегової лінії, від літоралі до профундальної серединної зони водойми, а також вектор глибини. Ідеальним прикладом такої системи може бути карстове озеро, що має вигляд округлої в плані воронки. Розподіл ценотичних угруповань у певному сенсі відповідає векторам змін гідроморфологічних показників. Множинність векторів визначає радіально симетричну структуру умов і ценотичних структур. Слід також зазначити, що для річкового та озерного континуумів екологічний час—простір організований по-різному: для лотичних систем час є більш циклічним, аніж поступальним, періодично повторюються подібні процеси і стани; для лентичних, навпаки, переважають поступальні й незворотні процеси.

Щодо особливостей водосховищ, то вони можуть мати риси як водойм, так і водотоків. Але у руслових водосховищах є виражений особливий тип континууму, якій можна назвати водосховищним. Наприклад,

згідно наших досліджень [21], характер розвитку та розподіл фітопланктону у двох водоймах Південноукраїнського енергокомплексу — Олександрівському та Ташлицькому (охолоджувач АЕС) водосховищах визначався особливостями гідроморфологічних та термічних умов. Олександрівське водосховище є типовим русловим водосховищем, з вираженими верхньою річковою та нижньою озероподібною ділянками. Ташлицьке водосховище також створено шляхом побудови греблі та подальшого наповнення каньона малої річки, однак за розподілом гідроморфологічних, гідрологічних умов (характер та швидкість течії, характеристика прибережної зони) це водосховище має риси озерного, чи лімничного, континууму, тоді як Олександрівське має риси своєрідного водосховищного континууму. Техногенні водойми настільки різноманітні, що можуть мати в різних співвідношеннях риси усіх трьох континуумів.

Загальні закономірності розподілу фітопланктону та його продукційних характеристик в озерних екосистемах у загальних рисах добре відомі і узагальнені зокрема у роботах [14, 15].

У цій роботі в основу аналізу було покладено гіпотезу лімничного континууму, який встановлює радіально симетричну структуру як біотопічних, так і біономічних елементів екосистеми. Також було взято до уваги, що особливості техноекосистеми можуть накладатися на «класичну» картину лімничного континууму, у цьому випадку слід зважати на наявність техногенного потоку.

Техногенний потік у ВО формують скидні підігріті води від виходу відвідного каналу (ст. 32) до входу у підвідний канал (ст. 54). Площа акваторії, на яку розповсюджується техногенний потік, залежить від кількості працюючих блоків і швидкості та напрямку вітру [9, 10]. Під час відбору проб у вересні 2021 р. була штильова погода, працювали обидва енергоблоки. За таких умов техногенний потік охоплював східну та частково центральну частини водойми. Техногенний потік є своєрідним континуумом лінійного характеру у просторі, в якому температура закономірно знижується від виходу скидного каналу до входу у підвідний (рис. 8). Отже, на лімничний континуум немов би накладався лінійний, що, ймовірно, могло зруйнувати радіальну структуру лімничного континууму. Однак в умовах цього дослідження у штильову погоду цього не відбулося. Зміна температури у потоці не відобразилась на кількісних показниках фітопланктону; сила корелятивного зв'язку між біомасою та температурою була дуже слабкою ($r = -0,065$), між чисельністю та температурою — помітною ($r = -0,422$). Щодо багатства НІТ, потрібно звернути увагу на те, що його зростання від скиду відбувалося завдяки контакту техногенного потоку з водними масами проміжної та центральної зон, тому кореляція з температурою, що закономірно змінювалась у просторі, була високою ($r = -0,863$). Тобто, у підвідний канал надходила вода з фітопланктоном, багатство НІТ якого майже на 35 % більше, ніж на виході з відвідного каналу.

Довжина потоку, за яку приймали сумарну відстань між усіма станціями, якими проходить техногенний потік від ст. 32 до входу в підвідний

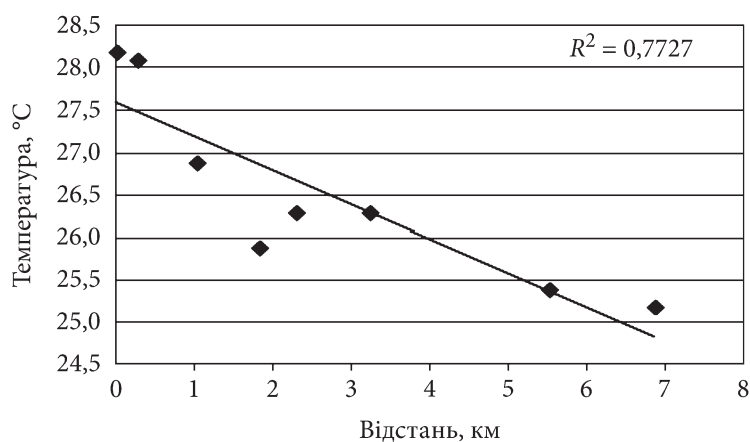


Рис. 8. Динаміка температури у техногенному потоці за відстанню від виходу відвідного каналу (ст. 32) до входу у підвідний канал (ст. 54) у 2021 р.

канал, у різні періоди досліджень змінювалась залежно від напрямку та сили вітру: від 4,43 км при штильових умовах до 9,61 км при східному вітрі (табл. 2).

За результатами багаторічних досліджень встановлено, що при відстані від ст. 32 по потоку до 3 км багатство НІТ зростає (в середньому

Таблиця 2

Кореляційні зв'язки між температурою, багатством НІТ і різноманіттям фітопланктону у техногенному потоці та відстанню від виходу відвідного каналу (ст. 32)

Показники	Роки			
	2014	2015	2021	2023
Швидкість вітру, м/с	3,4	3,5	Штиль	Штиль
Напрямок вітру	Північно-західний	Східний південно-східний		
Кількість енергоблоків, що працювали	1	1	2	1
Довжина потоку, км	8,78	9,61	6,87	4,43
Зв'язок з температурою (коефіцієнт кореляції)	-0,76	-0,72	-0,88	-0,91
Зв'язок з багатством НІТ фітопланктону (коефіцієнт кореляції)	0,10	0,14	0,91	-0,41
Зв'язок з різноманіттям за чисельністю (коефіцієнт кореляції)	0,79	0,57	0,79	0,68
Зв'язок з різноманіттям за біомасою (коефіцієнт кореляції)	0,59	-0,47	0,59	0,79

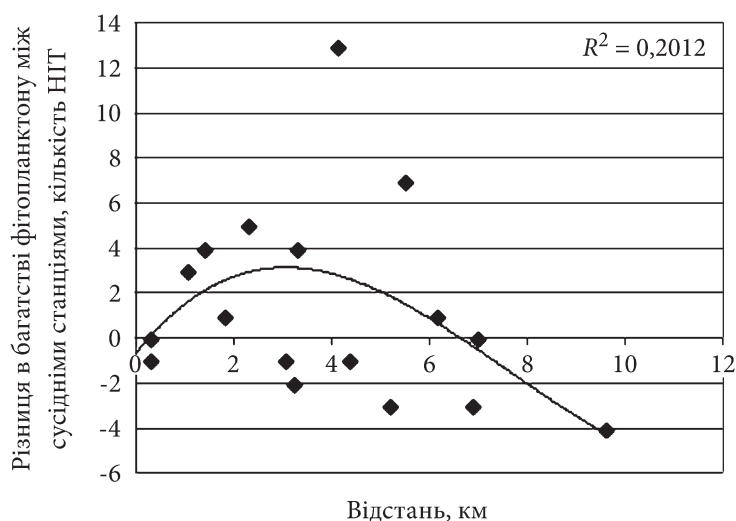


Рис. 9. Динаміка багатства НІТ фітопланктону на станціях у техногенному потоці за різних вітрових умов з урахуванням відстані від виходу відповідного каналу у вересні 2014, 2015, 2021 та 2023 рр.

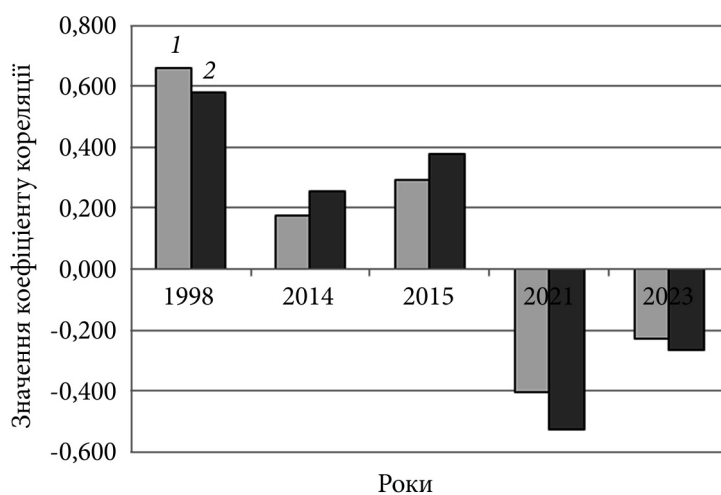


Рис. 10. Кореляція між кількісними показниками фітопланктону та відстанню від геометричного центра водойми за різних погодних та техногенних умов: 1 — між чисельністю та віддаленістю, 2 — між біомасою та віддаленістю

градієнт прирощення становить 1—2 види на 1 км потоку). При подальшому збільшенні довжини приріст поступово знижується і на відстані близько 7 км він змінюється спадом (рис. 9). Такі зміни у видовому багатстві відбувалися на фоні відсутності вираженого континууму другого

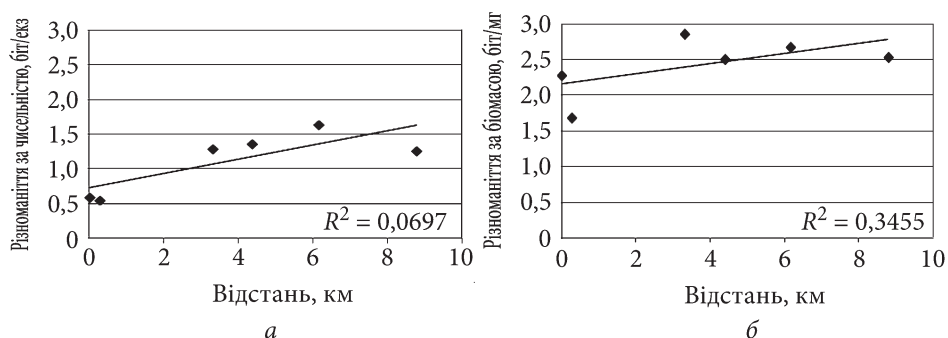


Рис. 11. Зміни індексу Шеннона за чисельністю (а) і біомасою (б) у техногенному потоці за відстанню від виходу з відповідного каналу у 2014 р.

роду: у більшості випадків спостерігалася значима (більше 0,5 за індексом Серенсена) подібність складу фітопланктону між несусідніми станціями.

За результатами досліджень, проведених у 2021 р., за відсутності вітру загалом у ВО структура як абіотичних, так і біотичних показників відповідала принципам лімничного континууму. Тобто розподіл показників рясності фітопланктону відбувався за радіальними векторами, кореляція між відстанню від центра та чисельністю та біомасою — від’ємна. Це підтверджують і дані 2023 р. (рис. 10).

За інших вітрових умов [9, 10] загальна гідродинамічна картина суттєво змінюється. Так, при східних вітрах техногенний потік може охоплювати всю ВО, при південних — лише половину східної частини.

За нештільбових умов картина більш складна. Так, у 1998 р. за північно-західного вітру швидкістю 4,2 м/с та відсутності техногенного впливу (єдиний на той час енергоблок був виведений у плановий ремонт), відмічено значне підвищення кількісних показників фітопланктону на периферії (позитивна кореляція), а саме у південній половині водойми, зі зниженням показників у центральному та північному районах.

У період досліджень в 2015 р. на розподіл фітопланктону впливав антициклонльний кругообіг, який сформувався за дії східних вітрів швидкістю близько 3,5 м/с завдяки розтягуванню техногенного потоку майже на всю акваторію водойми [10].

У 2014 р. при північному вітрі формувалася картина техногенних течій, подібна до такої у 2015 р., але техногенна циркуляція антициклонального характеру охоплювала дещо меншу за площею акваторію, не зачепивши західний та північно-західний райони. На зниження кореляції відносно 2015 р. впливав дуже нерівномірний розподіл кількісних показників у прибережній зоні (від 0,32 до 10,15 мг/дм³).

За даними 2014 і 2015 рр., у потоках формувалася своєрідний континуум другого роду, тобто відмічено поступову зміну деяких показників фітопланктону по ходу потоку. Так, збільшувалося багатство НІТ і уск-

ладнювалася структура угруповань, про що свідчить зростання індексів різноманіття за чисельністю та біомасою (рис. 11)

Висновки

За відсутності вітрового впливу в озероподібній водоймі-охолоджувачі розподіл фітопланктону в загальних рисах відповідав лімничному континууму. Зміна показників відбувалася вздовж радіальних векторів від центру до периферії водойми. Зокрема, зменшення чисельності та біомаси спостерігалось в градієнті від центральної зони до берегів. Збільшення частки НІТ з низькою частотою трапляння, відбувалося в тому ж напрямку. Крім того, спостерігався тренд зменшення континуальності (за індексом континуальності) у напрямку від центра, але зі збільшенням цього показника в проміжній зоні. Техногенний потік не впливав суттєво на радіальну структуру розподілу, саме за умов штилевої погоди. В умовах вітрового впливу на розподіл фітопланктону у ВО істотно впливали трансформації, що відбувалися за умов взаємодії техногенного потоку та водних мас всієї водойми.

Список використаної літератури

1. Водоем-охладитель Ладъжинской ГРЭС / отв. ред. О. Г. Кафтанникова. Киев: Наук. думка, 1978. 132 с.
2. Гидробиология водоемов-охладителей тепловых и атомных электростанций Украины / отв. ред М. Ф. Поливанная. Киев: Наук. думка, 1991. 192 с.
3. Методи гідроекологічних досліджень поверхневих вод / за ред. В.Д. Романенка. Київ: Логос, 2006. 408 с.
4. Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. Москва: Наука, 1982. 287 с.
5. Плохинский Н.А. Биометрия. Москва: Изд-во Моск. ун-та, 1970. 368 с.
6. Протасов А.А. Биоразнообразиие и его оценка. Концептуальная диверсикология. Киев, 2002. 105 с.
7. Протасов О.О. Біогеоміка. Екосистеми світу в структурі Біосфери. Інститут гідробіології НАН України. Київ: Академперіодика. 2017. 382 с.
8. Протасов А.А., Силаева А.А. Контурные группировки гидробионтов в техно-экосистемах ТЭС и АЭС. Киев, 2012. 274 с.
9. Техно-экосистема АЭС. Гидробиология, абиотические факторы, экологические оценки / под ред. А.А. Протасова. Киев, 2011. 234 с.
10. Тимченко В.М., Тимченко О.В, Гуляева О.А. Эколого-гидродинамическая характеристика водоема-охладителя Хмельницкой АЭС. *Ядерна енергетика та довкілля*. 2014. № 1. С. 39—43
11. Узунов Й., Ковачев С. Хидробиология. София: PENSOFT, 2002. 342 с.
12. Chaddock Robert Emmet. Principles and Methods of Statistics. Hardcover, Houghton, Mifflin. 1925. 471 p.
13. Guiry M.D., Guiry G.M. AlgaeBase. World-wide electronic publication. National University of Ireland. Galway. 2019. Режим доступу: [http://www.algaebase.org].
14. Hakanson L., Boulion V.V. Regularities in primary production, Secchi and fish yield and a new system to define trophic and humic state indices for lake ecosystems. *Internat. Rev. Ges. Hydrobiol.* 2001 Vol. 86, N 1. P. 23—62.
15. Ilmavirta V., Jones R. I., Kairesalo T. The structure and photosynthetic activity of pelagial and littoral plankton communities in Lake Pääjärvi, southern Finland. *Ann. Bot. Fennici*. 1977. Vol. 14, N 1. P. 7—16.

16. Novoselova T.N., Protasov A.A. Phytoplankton of cooling ponds of techno-ecosystems of nuclear and thermal power stations (a review). *Hydrobiol. J.* 2015. Vol. 51, N 2. P. 37—52.
17. Protasov A. A. River and Lake Continua: An Attempt at Analysis and Synthesis. *Inland Water Biol.* 2008. Vol. 1, N 2. P. 105—113.
18. Protasov A.A. Biogeomes of hydrosphere and land as elements of the biosphere structure. *Ecology and noospherology.* 2016. Vol. 27, N 1—2. P. 5—15
19. Protasov O.O., Novosolova T. M., Hromova Yu. F. Ecological continuum and discontinuum in the river — nuclear power station cooling pond system. *Hydrobiol. J.* 2024. Vol. 60, N 2. P. 3—23.
20. Protasov A.A., Sinitsina O.O., Kolomiets A.V. Use of the WaCo (Water Communities) package to process the hydrobiological samples and create the databases on zoology and algology (FoxPro) *Тр. Зоол. ин-та РАН.* 1999. Т. 278. С. 132.
21. Protasov A., Tomchenko O., Novoselova T. et al. Remote sensing and in-situ approach for investigation of pelagic communities in the reservoirs of the electrical power complex. *Front. Biosci.* 2022. Vol. 27 N 7. P. 221
22. Protasov A.A., Uzunov Y.I., Sylaiieva A.A. et al. Ecological continuum: fundamental concepts and use in applied hydrobiology. *Hydrobiol. J.* 2022. Vol. 58, N 5. P. 3—15.
23. Vannote R.L., Minshall G.W., Cummins K.W. The River continuum concept. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1980. Vol. 37, N 1. P. 130—137.
24. Zdanowski B., Korycka A., Gebicka A. Long-term variation in habitat and trophic factors in the Konin lakes (Poland) under the influence of heated-water discharge and pollution. *Ecol. Pol.* 1998. Vol 36, N 1—2. P. 47—77

Надійшла 21.03.2025

O.O. Protasov, Dr. Sci (Biol.), Prof., Leading Researcher,
Institute of Hydrobiology of the NAS of Ukraine,
Volodymyr Ivasyuk Avenue, 12, Kyiv, 04210, Ukraine
e-mail: labtech-hb@ukr.net
ORCID 0000-0002-0204-2007

T.M. Novosolova, junior researcher,
Institute of Hydrobiology of the NAS of Ukraine,
Volodymyr Ivasyuk Avenue, 12, Kyiv, 04210, Ukraine
e-mail: labtech-hb@ukr.net
ORCID 0000-0002-9594-9846

FEATURES OF THE LAKE CONTINUUM IN THE SPATIAL DISTRIBUTION OF PHYTOPLANKTON IN THE POWER PLANT COOLING POND

The features of the spatial distribution of phytoplankton in the cooling pond of the power plant in view of the concept of limnic continuum are discussed in the paper. It has been shown that when one or both power units of the power plant are operating and in the absence of wind, the distribution of phytoplankton occurs along radial vectors from the center of the water body to the shoreline, which corresponds to the idea of a limnic continuum. In strong winds, which affect the localization of the technogenic flow and its area, the radial nature of changes in phytoplankton indices is disrupted.

Keywords: *continuum, phytoplankton, technoecosystem, technogenic current.*

ЕКОЛОГІЧНА ФІЗІОЛОГІЯ І БІОХІМІЯ ВОДНИХ РОСЛИН

УДК 574.64:581.526.3

О.О. ПАСІЧНА, к. б. н., ст. наук. співроб.,
Інститут гідробіології НАН України,
просп. Володимира Івасюка, 12, Київ, 04210, Україна,
e-mail: ecorasichna@gmail.com
ORCID 0009-0008-4297-5291

П.Д. КЛОЧЕНКО, д. б. н., проф., завідувач відділу,
Інститут гідробіології НАН України,
просп. Володимира Івасюка, 12, Київ, 04210, Україна
e-mail: pklochenko@ukr.net
ORCID 0000-0003-4886-6746

Г.В. ХАРЧЕНКО, к. б. н., наук. співроб.,
Інститут гідробіології НАН України,
просп. Володимира Івасюка, 12, Київ, 04210, Україна
ORCID 0000-0002-6102-2129

М.О. ПЛАТОНОВ, к. б. н., наук. співроб.,
Інститут гідробіології НАН України,
просп. Героїв Сталінграда, 12, Київ, 04210, Україна,
e-mail: n.platonov73@gmail.com
ORCID 0009-0008-4075-4604

О.О. ГОДЛЕВСЬКА, к. фіз.-мат. н., доцент,
Національний університет біоресурсів і природокористування України,
вул. Героїв Оборони, 15, Київ, 03041, Україна
e-mail: godlevok@gmail.com
ORCID 0000-0001-9446-1112

ОСОБЛИВОСТІ АКУМУЛЯЦІЇ ВАЖКИХ МЕТАЛІВ ЗЕЛЕНИМИ НИТЧАСТИМИ ВОДОРОСТЯМИ У ВОДОЙМАХ З РІЗНИМ СТУПЕНЕМ АНТРОПОГЕННОГО ЗАБРУДНЕННЯ

Показано, що макроскопічні зелені нитчасті водорості Spirogyra sp. та Oedogonium sp. зі ставків НПП «Голосіївський» (Україна) накопичують і концентрують значну кількість важких металів (Fe, Mn, Zn, Cu, Ni, Cr, Pb, Co) з водного середовища, призводячи до його очищення та детоксикації. Встановлено високі значення коефіцієнтів біологічного накопичення металів водоростями, які становлять від сотень і тисяч (для Zn, Co, Cr, Cu, Ni, Pb) до десятків тисяч (для Fe і Mn). За величиною коефіцієнтів накопичення у водоростях досліджувані метали розташовано у ряду: Fe > Mn > Zn > Ni, Co > Cu, Pb, Cr.

Ц и т у в а н н я: Пасічна О.О., Клоченко П.Д., Харченко Г.В., Платонов М.О., Годлевська О.О. Особливості акумуляції важких металів зеленими нитчастими водоростями у водоймах з різним ступенем антропогенного забруднення. *Гідробіол. журн.* 2026. Т. 62, № 2. С. 56—68.

Встановлено значний рівень зв'язку між вмістом важких металів у нитчастих водоростях *Spirogyra* sp. та *Oedogonium* sp. і концентрацією розчинної форми металів у воді ставків НПП «Голосіївський», що дозволяє рекомендувати ці види для використання як біомоніторів забруднення водойм важкими металами.

Ключові слова: зелені нитчасті водорості, важкі метали, акумуляція, біомоніторинг, ставки, Національний природний парк «Голосіївський»

Зростання темпів урбанізації та індустріалізації призвело до збільшення забруднення водойм речовинами різної хімічної природи, зокрема важкими металами, яке на сьогодні стало серйозною екологічною проблемою. Це пов'язано з тим, що, потрапляючи у водні екосистеми, важкі метали зумовлюють як хронічний, так і гострий токсичний вплив на морську та прісноводну біоту [7]. Важкі метали характеризуються стійкістю, нездатністю до біологічного розкладання, значним біоаккумуляційним потенціалом і високою токсичністю, основними механізмами якої вважають інактивацію ферментів та окиснювальні реакції [4, 13]. Через споживання забрудненої води та харчові ланцюги важкі метали можуть накопичуватися в організмі людини та призводити до різноманітних токсичних, включно з мутагенними і канцерогенними, ефектів та серйозного погіршення здоров'я [19, 26].

Для видалення важких металів із води застосовують різні хімічні методи, зокрема електролітичні технології, йонний обмін, осадження, хімічну екстракцію, гідроліз, полімерну мікрокапсуляцію та вилуговування. Однак більшість з цих підходів є дорогими для застосування у великих масштабах, а також вимагають виснажливого контролю та постійного моніторингу [26]. Крім того, зазначені методи мають певні обмеження у використанні внаслідок утворення вторинних забруднюючих речовин, зокрема у вигляді осаду, а також значну потребу в енергії та хімікатах. Також вони є економічно неефективними при низьких концентраціях металів у водному середовищі [29].

У зв'язку з цим для відновлення забрудненого важкими металами водного середовища перевагу надають більш екологічно чистим та ефективним методам біоремедіації [22, 26, 28, 29]. Зокрема, альтернативою існуючим хімічним технологіям видалення важких металів з води є біосорбція, насамперед завдяки доступній і недорогій сировині та високій ефективності при низькій собівартості [6]. Використання водоростей як біосорбенту на сьогодні вважається перспективним, екологічно чистим та економічно вигідним способом видалення важких металів з природних та стічних вод [9, 16, 26, 29]. Цьому також сприяє наявність значної біомаси водоростей у прісноводних та морських водоймах [16, 29].

Доведено, що біосорбція та біоаккумуляція — це основні механізми, які лежать в основі накопичення водоростями металів з водного середовища [26]. Це складні процеси, які включають йонний обмін, комплексоутворення та інактивацію металів в організмі водоростей [13].

В експериментальних умовах встановлено, що зелені нитчасті водорості *Cladophora* sp., *Oedogonium* sp., *Spirogyra* sp. ефективно накопичу-

ють і видаляють метали з водних розчинів [11, 12, 20]. При цьому доведено, що на здатність водоростей до біосорбції та біоаккумуляції металів впливає низка чинників, таких як біомаса, рН, тривалість впливу металу, температура, взаємодія йонів при поглинанні, а також їхня концентрація у водному середовищі [16, 20].

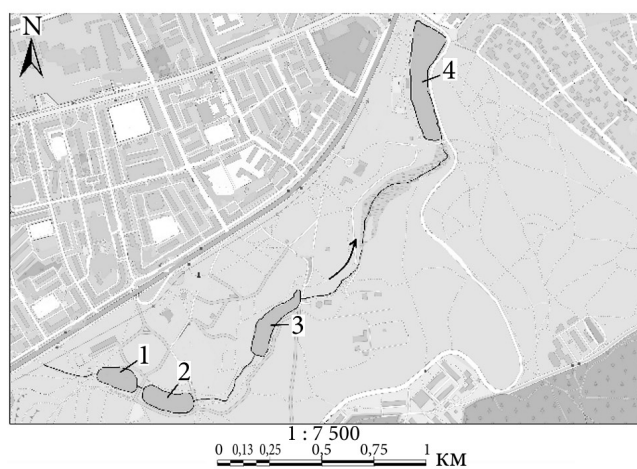
Дослідження акумуляційної здатності водоростей у природних умовах показало, що деякі види зелених нитчастих водоростей, серед інших *Enteromorpha intestinalis* (Linnaeus) Nees, *Cladophora glomerata* (Linnaeus) Kützinger, *Microspora quadrata* Hazen, можуть використовуватись як біоіндикатори забруднення важкими металами водойм, які зазнають антропогенного впливу, зокрема внаслідок надходження в них забруднених промислових, побутових чи сільськогосподарських стічних вод, та сприяти видаленню важких металів [5, 8]. Отже, дослідження акумуляційної здатності водоростей у природних умовах є достатньо актуальними, оскільки дають можливість відібрати ті види, які можуть бути рекомендовані для біоіндикації та біомоніторингу забруднення водного середовища важкими металами. З огляду на це метою нашої роботи було визначення рівня накопичення металів зеленими нитчастими водоростями з природних водойм, які відрізняються ступенем антропогенного забруднення.

Матеріал і методика досліджень

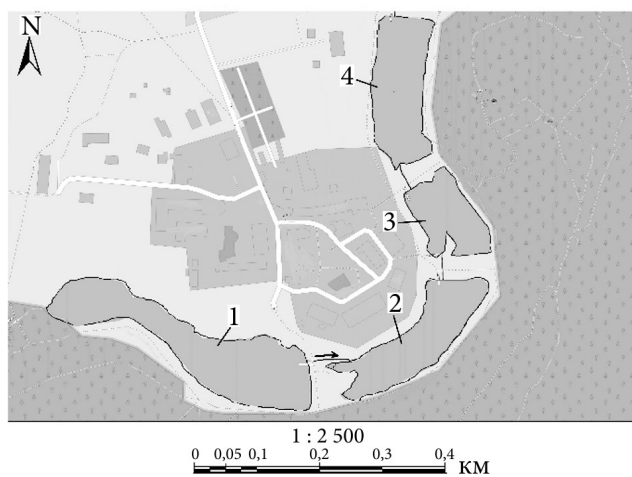
Об'єктами досліджень були широко розповсюджені у водоймах м. Києва макроскопічні зелені нитчасті водорості *Spirogyra* sp. та *Oedogonium* sp. Відбір їхньої біомаси та проб води проводили влітку 2023 р. зі ставків, що розташовані на території Національного природного парку «Голосіївський» (м. Київ, Україна). Вони формують три каскади з чотирьох сполучених між собою штучно створених водойм кожен, відомих як Горіховатські, Китаївські та Дідорівські ставки (рис. 1), які характеризуються різним ступенем антропогенного забруднення [10]. У Горіховатських та Дідорівських ставках були відібрані водорості *Spirogyra* sp., у Китаївських — *Oedogonium* sp.

У лабораторних умовах зразки водоростей промивали дистильованою водою для видалення бруду і поміщали на фільтрувальний папір для зменшення вмісту води. Потім біомасу водоростей висушували до повітряно-сухої маси в кімнатних умовах при температурі 28 ± 4 °C без потрапляння прямих сонячних променів та з достатньою вентиляцією. Перед взяттям наважок рослинний матеріал досушували протягом 8 год при 70 °C у сушильній шафі та подрібнювали до порошкоподібного стану. Для кислотного озолення (концентрованою азотною кислотою) рослинного матеріалу використовували мікрохвильову (НВЧ) піч MWS-2 (Berghoff, Німеччина) [3].

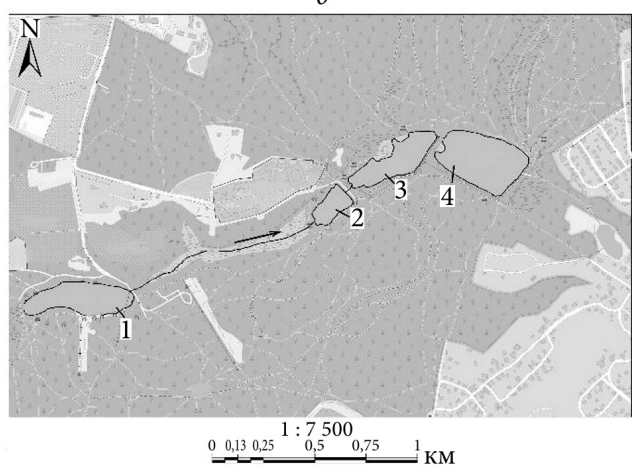
Відібрані проби води зберігали і транспортували у поліпропіленових ємностях. Для визначення металів у розчиненій формі ($\text{Fe}_{\text{розч}}$, $\text{Mn}_{\text{розч}}$, $\text{Zn}_{\text{розч}}$, $\text{Cu}_{\text{розч}}$, $\text{Pb}_{\text{розч}}$, $\text{Ni}_{\text{розч}}$, $\text{Co}_{\text{розч}}$, $\text{Cr}_{\text{розч}}$) відібрану воду фільтрували через нітроцелюлозні мембранні фільтри Fioroni (КНП) з діаметром пор



a



б



в

Рис. 1. Карта-схема ставків Національного природного парку «Голосіївський»: *a* — Горіховатські; *б* — Китаївські; *в* — Дідорівські; цифрами позначено номери водойм

0,45 мкм, потім підкисляли концентрованою азотною кислотою (з розрахунку 12 см³ кислоти на 1 дм³ води) [2].

Визначення вмісту важких металів (Fe, Mn, Zn, Cu, Pb, Ni, Co, Cr) в озолоному рослинному матеріалі та концентрації розчинної форми металів у воді проводили методом оптичної емісійної спектроскопії з індуктивно-зв'язаною плазмою на оптичному емісійному спектрометрі iCAP 6300 Duo (Thermo-Fisher Corporation, США) [3].

Коефіцієнти біологічного накопичення металів (КБН) для водоростей визначали як співвідношення: вміст металу в рослинному матеріалі (мг/кг сухої маси)/концентрація металу у воді (мг/дм³) [19].

Статистичну обробку одержаних даних (розрахунок середнього значення та стандартного відхилення ($M \pm m$) з 3—4 визначень, а також коефіцієнтів кореляції Пірсона) проводили за допомогою програми MS Excel 2016.

Результати досліджень та їх обговорення

Зелені нитчасті водорості широко розповсюджені у прісноводних водоймах та характеризуються інтенсивним ростом і значною поглинальною здатністю щодо біогенних речовин, мікро- і макроелементів [1]. Доведено, що завдяки своїм морфолого-фізіологічним характеристикам, зокрема наявності центральної вакуолі та її участі в забезпеченні високої інтенсивності мінерального живлення, а також значній асиміляційній поверхні, зелені нитчасті водорості здатні накопичувати і видаляти з водного середовища значну кількість важких металів, таким чином сприяючи його очищенню, що робить можливим їх використання у біоремедіаційних технологіях [1, 8, 15 та ін.].

Дослідження щодо накопичення металів (Fe, Mn, Zn, Cu, Ni, Cr, Pb, Co) зеленими нитчастими водоростями *Spirogyra* sp. та *Oedogonium* sp. зі ставків НПП «Голосіївський» виявили, що вміст акумульованих металів був різний у зразках, зібраних з водойм, які характеризуються різним ступенем антропогенного забруднення (рис. 2). Про це свідчить, зокрема, той факт, що нитчасті водорості, зібрані з Горіховатських ставків, накопичували цинку (93,4—148,6 мкг/г сухої маси) та купруму (17,0—31,2 мкг/г сухої маси) більше, ніж водорості з Дідорівських (відповідно 22,1—71,0 і 6,4—14,6 мкг/г сухої маси) та Китаївських ставків (відповідно 10,3—19,1 і 6,0—8,1 мкг/г сухої маси).

Також у нитчастих водоростях з Горіховатських ставків виявлено значний вміст плюмбуму і кобальту, який становив відповідно 4,4—9,3 і 1,4—2,9 мкг/г сухої маси (див. рис. 2). При цьому можна відмітити максимальний вміст Pb у нитчастих водоростях *Spirogyra* sp. з Горіховатського ставка № 1 (9,3 мкг/г сухої маси) і Co — у водоростях *Spirogyra* sp. з Горіховатських ставків № 1 і № 3 (2,2 і 2,9 мкг/г сухої маси). Натомість зелені нитчасті водорості *Spirogyra* sp. та *Oedogonium* sp. з Дідорівських та Китаївських ставків характеризувалися меншим вмістом Pb і Co (відповідно 2,2—6,2 і 0,5—1,8 мкг/г сухої маси та 1,4—2,6 і 0,3—0,9 мкг/г сухої маси).

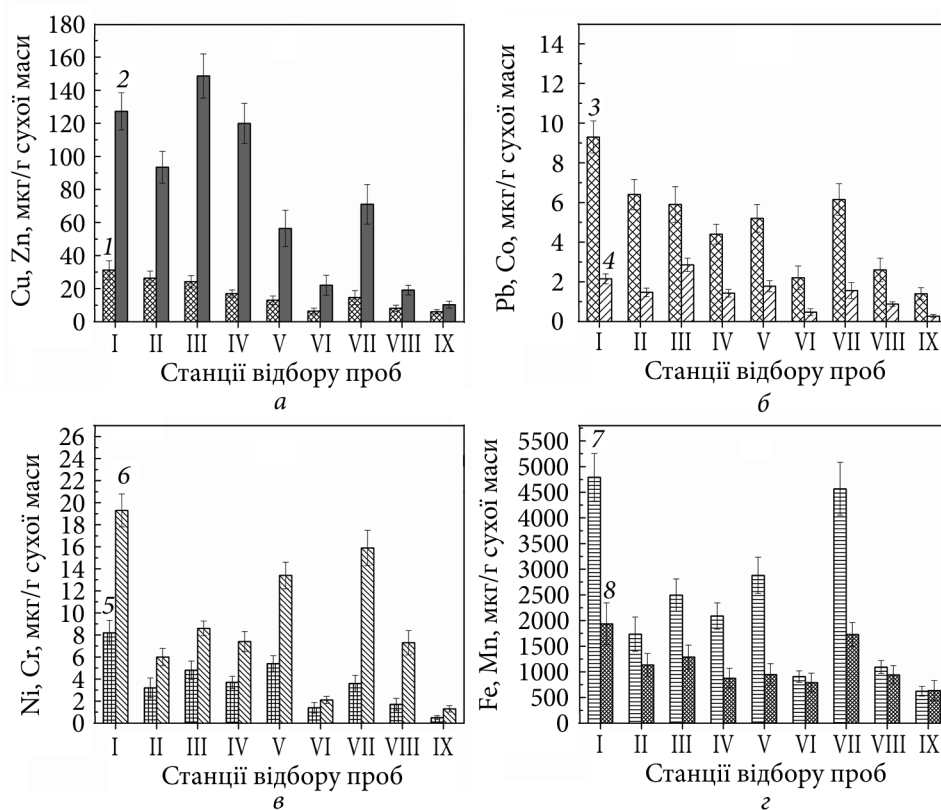


Рис. 2. Вміст важких металів у зелених нитчастих водоростях із ставків НПП «Голосіївський»: а — Cu (1), Zn (2); б — Pb (3), Co (4); в — Ni (5), Cr (6); г — Fe (7), Mn (8). Тут і на рис. 3—4: Горіховатські ставки: I — № 1, II — № 2, III — № 3, IV — № 4; Дідорівські ставки: V — № 1, VI — № 3, VII — № 4; Китаївські ставки: VIII — № 1, IX — № 2. $M \pm m$; $n = 3-4$

Найбільший вміст нікелю та хрому виявлено у нитчастих водоростях *Spirogyra* sp. з Горіховатського ставка № 1 (відповідно 8,2 і 19,3 мкг/г сухої маси, а найменший — у водоростях *Oedogonium* sp. з Китаївського ставка № 2 (0,5 та 1,3 мкг/г сухої маси). Вміст цих металів у водоростях *Spirogyra* sp. та *Oedogonium* sp. з інших досліджуваних водойм знаходився в межах 1,4—5,4 та 2,1—15,9 мкг/г сухої маси, відповідно.

Встановлено, що вміст феруму і мангану досягає максимальних значень у нитчастих водоростях *Spirogyra* sp. з Горіховатського ставка № 1 (відповідно 4793 і 1934 мкг/г сухої маси) та з Дідорівського ставка № 4 (4567 і 1729 мкг/г сухої маси). У досліджених водоростях з інших водойм НПП «Голосіївський» вміст Fe і Mn знаходився в межах 623—3463 та 635—1287 мкг/г сухої маси відповідно (див. рис. 2).

Отже, в результаті проведених досліджень встановлено, що зелені нитчасті водорості *Spirogyra* sp. та *Oedogonium* sp. здатні в значній мірі накопичувати метали з водного середовища. Цьому, очевидно, сприяють

особливості їхньої структури, а саме велика відносна площа поверхні [1]. Однак виявлено, що водорості з Горіховатських ставків у більшості випадків характеризувалися вмістом важких металів у кілька разів більшим, ніж водорості з інших водойм НПП «Голосіївський». Це, ймовірно, пов'язано з більшим забрудненням води Горіховатських ставків важкими металами внаслідок потрапляння в них зливових та комунальних стоків [10].

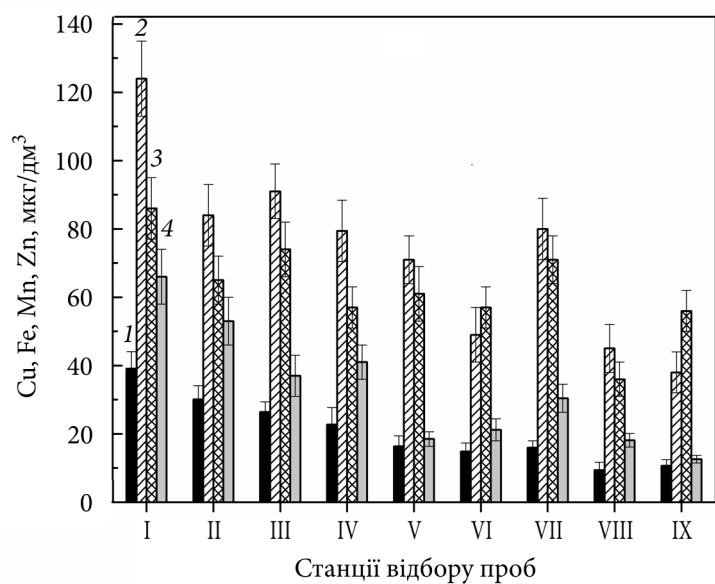
Аналіз вмісту важких металів у зелених нитчастих водоростях з водойм НПП «Голосіївський» показав, що найбільші його значення були для феруму і мангану. Вміст інших досліджуваних металів у водоростях був значно меншим (див. рис. 2). Таким чином, за величиною одержаних значень вмісту у водоростях важкі метали можна розташувати у ряду: $Fe > Mn > Zn > Cu > Cr, Ni, Pb > Co$. Така різниця, вочевидь, пов'язана як з їхнім біологічним значенням, так і з концентрацією у воді. Так, відомо, що такі метали, як Mn, Fe, Zn, Cu, Co, Ni, у мікрокількостях є «мікроелементами», необхідними для росту водоростей. Однак накопичення у водоростях значної кількості цих металів може спричинити стрес і погіршити життєздатність рослинних організмів [18, 21, 24]. Інші метали, зокрема Cd, Pb, Cr та Hg, не мають відомої біологічної ролі і виявляють токсичність навіть у незначних концентраціях [26].

З огляду на те, що біодоступність металів для гідробіонтів, зокрема для водоростей, визначається передусім концентрацією їхньої розчинної форми [17], було проведено визначення концентрацій $Mn_{розч}$, $Fe_{розч}$, $Zn_{розч}$, $Cu_{розч}$, $Pb_{розч}$, $Ni_{розч}$, $Co_{розч}$, $Cr_{розч}$ у воді ставків НПП «Голосіївський». Встановлені концентрації розчинної форми металів у воді досліджуваних водойм влітку (у період активної вегетації водоростей) відображено на рисунку 3.

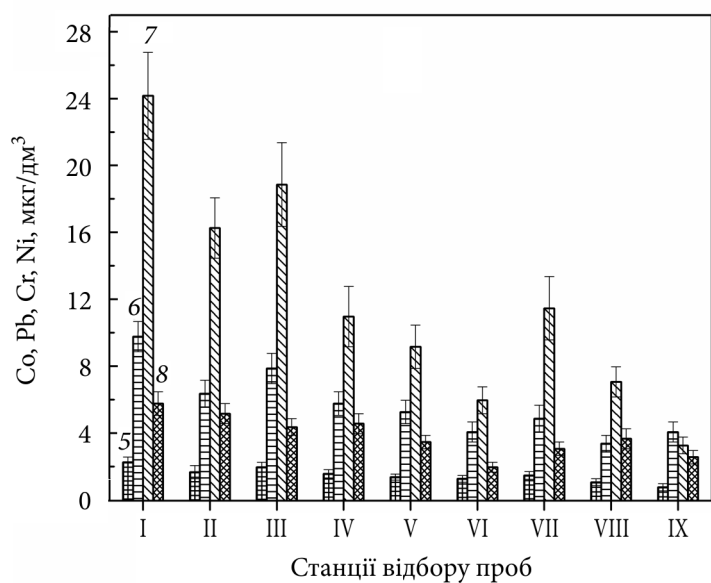
Дослідження концентрацій розчинної (найбільш біологічно доступної) форми металів у воді ставків НПП «Голосіївський» виявило найвищі концентрації Fe і Mn (див. рис. 3). Цей факт, як і встановлена важливість біологічних функцій цих металів (ферум і манган необхідні для перебігу таких процесів життєдіяльності рослинних організмів, як фотосинтез, дихання, синтез ДНК та антиоксидантів [25]), очевидно, і зумовлює найбільше накопичення у водоростях Fe і Mn порівняно з іншими металами.

Доведено, що вміст важких металів у зелених нитчастих водоростях значною мірою корелює з концентраціями розчинної форми металів у воді водойм НПП «Голосіївський». Про це свідчать значення коефіцієнтів кореляції Пірсона (r), які для більшості досліджуваних металів (Fe, Mn, Pb, Zn) знаходяться в межах $0,70 < r < 0,80$, що вказує на високий рівень зв'язку між накопиченням цих металів у водоростях та їхньою концентрацією у воді ставків. Для таких металів, як Cr, Co, Ni, цей показник знаходиться в межах $0,60 < r < 0,70$ (помірний зв'язок), а його максимальне значення ($r = 0,86$) встановлено для Cu.

Високий рівень накопичення металів нитчастими водоростями відображають так звані коефіцієнти біологічного накопичення (рис. 4). Виз-



a



б

Рис. 3. Концентрація розчинної форми важких металів у воді ставків НПП «Голосіївський»: а — Cu (1), Fe (2), Mn (3), Zn (4); б — Co (5), Pb (6), Cr (7), Ni (8)

начення коефіцієнтів накопичення металів водними рослинами дає можливість оцінити їхню біоремедіаційну здатність [19, 23].

Встановлено найбільші значення коефіцієнтів накопичення феруму (більше 30 000) у водоростях *Spirogyra* sp. з Горіховатських ставків № 1, 3, 4 та з Дідорівських ставків № 1 і 4; мангану (більше 20 000) — у водоростях

з Горіховатських ставків № 1 і 3 та з Дідорівського ставка № 4. Вищі значення коефіцієнтів накопичення цинку, купруму і плюмбуму розраховано для зелених нитчастих водоростей *Spirogyra* sp. з Горіховатських ставків № 1, 2, 3 (відповідно у межах 3013—4712, 797—915 і 953—1182); хрому — для водоростей з Горіховатських ставків № 1 і 2 (1460 і 1328); нікелю — для водоростей з Горіховатських ставків № 1 і 3 (1581 і 1426); кобальту — для водоростей з Горіховатських ставків № 2 і 3 (1228 і 1505) (див. рис. 4).

Серед Дідорівських ставків найбільшими величинами значень коефіцієнтів накопичення цинку, купруму, плюмбуму, хрому, нікелю і кобальту характеризувалися нитчасті водорості зі ставків № 1 і 4 (відповідно 2211 і 2005, 563 і 586, 806 і 850, 804 і 373, 990 і 766, 1110 та 1097).

Щодо Китаївських ставків, то найвищі значення коефіцієнтів накопичення більшості досліджуваних металів були встановлені для нитчастих водоростей із ставка № 1 (див. рис. 4).

На основі одержаних результатів можна зробити висновок, що серед досліджуваних металів найбільші значення коефіцієнтів накопичення нитчастими водоростями були характерні для феруму і мангану (десятки тисяч), дещо менші — для цинку (максимальне значення коефіцієнту накопичення Zn у *Spirogyra* sp. з Горіховатського ставка № 1 становило 4712). Коефіцієнти накопичення інших досліджуваних металів (Cu, Co, Cr, Ni, Pb) у зелених нитчастих водоростях *Spirogyra* sp. та *Oedogonium* sp. з водойм НПП «Голосіївський» були меншими (їхні значення знаходились в діапазоні від сотень до тисяч), що, ймовірно, пов'язано як з різною біологічною роллю і рівнем токсичності конкретного металу, так і з його концентрацією у воді (див. рис. 3). За величиною значень коефіцієнтів накопичення у нитчастих водоростях досліджувані метали можна розташувати у ряду: Fe > Mn > Zn > Ni, Co > Cu, Pb, Cr.

Слід зазначити, що коефіцієнти накопичення важких металів нитчастими водоростями за своїми значеннями близькі до коефіцієнтів накопичення металів зануреними вищими водними рослинами [14, 23], що, можливо, пов'язано з деякою подібністю їхньої морфологічної будови, біохімічного складу та фізіологічних функцій [1].

Відомо, що у процесі біоаккумуляції йони важких металів надходять у клітини водоростей через мембрани шляхом активного та пасивного транспорту і накопичуються у клітинах. Надмірне накопичення важких металів всередині клітин викликає пригнічення активності фотосинтезу, а отже, інгібування росту водоростей, руйнування білкових структур, що призводить до порушення цілісності мембрани (необоротне підвищення проникності плазмалеми спричиняє втрату клітиною розчинених речовин), зниження активності ферментів та порушення їхньої структури [25, 26]. Токсичний вплив важких металів призводить до погіршення функціонування системи антиоксидантного захисту клітин і зумовлює окиснювальний стрес, що характеризується надмірним накопиченням активних форм кисню [18]. Активні форми кисню, індуковані важкими металами, викликають перекисне окиснення ліпідів, руйнування мембран, пошкодження ДНК, білків і вуглеводів [27].

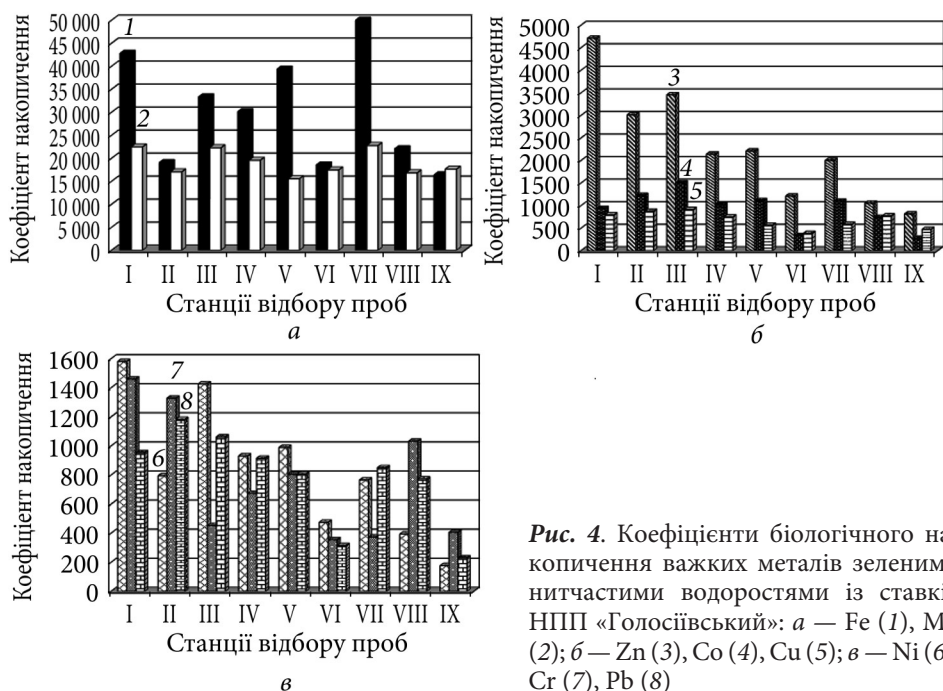


Рис. 4. Коефіцієнти біологічного накопичення важких металів зеленими нитчастими водоростями із ставків НПП «Голосіївський»: а — Fe (1), Mn (2); б — Zn (3), Co (4), Cu (5); в — Ni (6), Cr (7), Pb (8)

Однак, в результаті різноманітних досліджень виявлено, що водні рослини, зокрема водорості, мають механізми захисту від впливу надлишку важких металів, які спрямовані на те, щоб запобігти або принаймні зменшити стрес і пошкодження. Серед них варто зазначити: зменшення поглинання металів та їх виведення з клітин через плазматичну мембрану [19]; зв'язування металів з клітинною стінкою та епібіонтами; іммобілізацію важких металів внаслідок утворення комплексів у вакуолі; синтез сполук, що накопичуються в цитоплазмі і зв'язують метали шляхом утворення комплексів і хелатів (пролін, металотіонеїни, фітохелатини) [27]; активацію антиоксидантної системи, зокрема підвищення активності антиоксидантних ферментів, таких як супероксиддисмутаза, аскорбатпероксидаза, глутатіонпероксидаза і каталаза [18, 25, 27]; збільшення продукції антиоксидантних метаболітів, таких як глутатіон і аскорбат, в органелах і цитоплазмі водоростей [18]. Вважають, що трипептид глутатіон — низькомолекулярний тіол — відіграє головну роль у детоксикації йонів металів [26]. Синтез фітохелатинів і металотіонеїнів в організмі водоростей також розглядають як біомаркери впливу важких металів [27].

Отже, механізми детоксикації йонів важких металів водоростями пов'язані з адсорбцією, внутрішньоклітинним і позаклітинним їх зв'язуванням та перетворенням найбільш токсичної розчинної форми металів у нетоксичні форми. Це відбувається як внаслідок комплексоутворення, так і через зв'язування металів зі специфічними внутрішньоклітинними органелами, синтезованими фітохелатинами або металотіонеїнами, а та-

кож шляхом їх транспортування та секвестрування у певних клітинних компонентах (вакуолі) [19].

Висновки

Показано, що макроскопічні зелені нитчасті водорості *Spirogyra* sp. та *Oedogonium* sp. зі ставків НПП «Голосіївський» накопичують і концентрують значну кількість важких металів (Fe, Mn, Zn, Cu, Ni, Cr, Pb, Co) з водного середовища, призводячи до його очищення та детоксикації. Водорості здатні адсорбувати, а також транспортувати всередину клітин та зв'язувати найбільш токсичну розчинну (йонну) форму металів.

Встановлено високі значення коефіцієнтів біологічного накопичення металів водоростями, які становлять від сотень і тисяч (для Zn, Co, Cr, Cu, Ni, Pb) до десятків тисяч (для Fe і Mn) та свідчать про значну інтенсивність їхнього поглинання. Загалом за величиною значень коефіцієнтів накопичення у водоростях досліджувані метали можна розташувати у ряду: Fe > Mn > Zn > Ni, Co > Cu, Pb, Cr.

Доведено, що вміст важких металів у зелених нитчастих водоростях *Spirogyra* sp. та *Oedogonium* sp. значною мірою корелює зі ступенем забруднення водойм НПП «Голосіївський», що дає можливість розглядати досліджувані водорості як біоіндикатори якості води.

Високі значення коефіцієнтів накопичення металів зеленими нитчастими водоростями *Spirogyra* sp. та *Oedogonium* sp., їхня достатня стійкість до токсичної дії цих полютантів, швидкий приріст біомаси, широкий ареал, тривалий період вегетації, невибагливість до умов навколишнього середовища та вмісту поживних речовин дозволяють стверджувати, що зазначені водорості відповідають вимогам для їхнього науково обґрунтованого використання як потенційних біомоніторів рівня розчинної (біологічно доступної) форми металів у водному середовищі.

Список використаної літератури

1. Величко И.М. Экологическая физиология зеленых нитчатых водорослей. Киев: Наук. думка, 1982. 198 с.
2. Інструкція з відбирання, підготовки проб води і ґрунту для хімічного та гідробіологічного аналізу гідрометеорологічними станціями і постами. Затверджено наказом ДСНС України № 30 від 19.01.2016 р. <https://zakon.rada.gov.ua/rada/show/v0030388-16#Text>
3. Національний Ботанічний сад ім. М.М. Гришка: ЦККП «СЦЕА». www.nbg.kiev.ua/scientific_activity/scea/
4. Abd Elnabi M.K., Elkaliny N.E., Elyazied M.M. et al. Toxicity of heavy metals and recent advances in their removal: a review. *Toxics*. 2023. Vol. 11, N 7. Art. 580.
5. Al-Homaidan A.A., Al-Ghanayem A.A., Alkhalifa A.H. Green algae as bioindicators of heavy metal pollution in Wadi Hanifah Stream, Riyadh, Saudi Arabia. *Intern. J. Water Res. Arid Environ.* 2011. Vol. 1, N 1. P. 10—15.
6. Arumugam N., Chelliapan Sh., Kamyab H. et al. Treatment of wastewater using seaweed: a review. *Intern. J. Environ. Res. Public Health*. 2018. Vol. 15, N 12. Art. 2851.
7. Barra L., Sardo A., Moros M. et al. Identification of a green algal strain collected from the Sarno River Mouth (Gulf of Naples, Italy) and its exploitation for heavy metal remediation. *Microorganisms*. 2022. Vol. 10, N 12. Art. 2445.

8. Das M., Ramanujam P. Metal content in water and in green filamentous algae *Microspora quadrata* Hazen from coal mine impacted streams of Jaintia Hills District, Meghalaya, India. *Intern. J. of Botany*. 2011. Vol. 7, N 2. P. 170—176.
9. Fabre E., Dias M., Costa M. et al. Negligible effect of potentially toxic elements and rare earth elements on mercury removal from contaminated waters by green, brown and red living marine macroalgae. *Sci. Total Environ.* 2020. Vol. 724. Art. 138133.
10. Gorbatiuk L.O., Pasichna O.O., Klochenko P.D. et al. Content of pollutants and their potential toxicity in the water bodies of the «Golosiyivsky» National Nature Park (Ukraine). *Hydrobiol. J.* 2025. Vol. 61, N 2. P. 61—74.
11. Gupta V.K., Rastogi A. Biosorption of lead from aqueous solutions by green algae *Spirogyra* species: kinetics and equilibrium studies. *J. Hazard. Mater.* 2008. Vol. 152, N 1. P. 407—414.
12. Gupta V.K., Rastogi A. Equilibrium and kinetic modelling of cadmium (II) biosorption by nonliving algal biomass *Oedogonium* sp. from aqueous phase. *J. Hazard. Mater.* 2008. Vol. 153, N 1—2. P. 759—766.
13. He J., Chen J.P. A comprehensive review on biosorption of heavy metals by algal biomass: materials, performances, chemistry, and modeling simulation tools. *Bioresour. Technol.* 2014. Vol. 160. P. 67—78.
14. Klochenko P.D., Kharchenko G.V., Zubenko I.B., Shevchenko T.F. Some peculiarities of accumulation of heavy metals by macrophytes and epiphyton algae in water bodies of urban territories. *Hydrobiol. J.* 2007. Vol. 43, N 6. P. 46—57.
15. Lee Yi-Ch., Chang Sh.-P. The biosorption of heavy metals from aqueous solution by *Spirogyra* and *Cladophora* filamentous macroalgae. *Bioresour. Technol.* 2011. Vol. 102, N 9. P. 5297—5304.
16. Lin Z., Li J., Luan Y., Dai W. Application of algae for heavy metal adsorption: a 20-year meta-analysis. *Ecotoxicol. Environ. Saf.* 2020. Vol. 190. Art. 110089.
17. Linnik P.N., Zhezherya V.A., Ignatenko I.I. Role of suspended matter fractions differing in the size of their particles in the accumulation and migration of metals in lake systems. *Hydrobiol. J.* 2019. Vol. 55, N 6. P. 91—107.
18. Moenne A., Gonz6lez A., S6ez C.A. Mechanisms of metal tolerance in marine macroalgae, with emphasis on copper tolerance in Chlorophyta and Rhodophyta. *Aquat Toxicol.* 2016. Vol. 176. P. 30—37.
19. Olgun E.J., S6nchez-Galv6n G. Heavy metal removal in phytofiltration and phytoremediation: the need to differentiate between bioadsorption and bioaccumulation. *New Biotechnol.* 2012. Vol. 30, N 1. P. 3—8.
20. Pasichna O.O. Use of macrophytes for biomonitoring and purification of the aquatic environment at combined pollution by heavy metals. *Hydrobiol. J.* 2013. Vol. 49, N 6. P. 72—79.
21. Pasichna O.O. Content of pigments in *Cladophora glomerata* under the influence of copper (II) and manganese (II) ions in the aquatic environment. *Ibid.* 2017. Vol. 53, N 1. P. 65—74.
22. Pasichna O.O., Gorbatiuk L.O., Godlevska O.O. Regularities of the accumulation of heavy metals by aquatic macrophytes and prospects of their use for biomonitoring and phytoremediation. *Ibid.* 2021. Vol. 57, N 1. P. 64—77.
23. Pasichna O.O., Gorbatiuk L.O., Platonov M.O. et al. Biomonitoring of heavy metals pollution in lakes of Kyiv (Ukraine) using submerged macrophytes and assessment of their phytoremediative potential. *Ibid.* 2023. Vol. 57, N 1. P. 64—77.
24. Pasichnaya Ye.A. Toxicity of copper for hydrophytes: Accumulation, effects on photosynthesis, respiration and pigment system (a review). *Ibid.* 2002. Vol. 38, N 4. P. 103—118.
25. Ray S., Singh P.K., Mankotia S. et al. Iron homeostasis in plants and its crosstalk with copper, zinc, and manganese. *Plant Stress.* 2021. Vol. 1. Art. 100008.
26. Salama El.-S., Roh H.-S., Dev S. et al. Algae as a green technology for heavy metals removal from various wastewater. *World J. Microbiol. Biotechnol.* 2019. Vol. 35, N 5. Art. 75.

27. Shahid M., Pourrut B., Dumat C. et al. Heavy-metal-induced reactive oxygen species: phytotoxicity and physicochemical changes in plants. *Rev. Environ. Contam. Toxicol.* 2014. Vol. 232. P. 1–44.

28. Singh A., Pal D.B., Mohammad A. et al. Biological remediation technologies for dyes and heavy metals in wastewater treatment: new insight. *Bioresour. Technol.* 2022. Vol. 343. Art. 126154.

29. Znad H., Awual Md R., Martini S. The utilization of algae and seaweed biomass for bioremediation of heavy metal-contaminated wastewater. *Molecules.* 2022. Vol. 27, N 4. Art. 1275.

Надійшла 07.04.2025

O.O. Pasichna, PhD (Biol.), Senior Researcher,
Institute of Hydrobiology of the NAS of Ukraine,
Volodymyr Ivasyuk Avenue, 12, Kyiv, 04210, Ukraine,
e-mail: ecopasichna@gmail.com
ORCID 0009-0008-4297-5291

P.D. Klochenko, Dr. Sci. (Biol.), Prof., Head of Department,
Institute of Hydrobiology of the NAS of Ukraine,
Volodymyr Ivasyuk Avenue, 12, Kyiv, 04210, Ukraine
e-mail: pklochenko@ukr.net
ORCID 0000-0003-4886-6746

G.V. Kharchenko, PhD (Biol.), Researcher,
Institute of Hydrobiology of the NAS of Ukraine,
Volodymyr Ivasyuk Avenue, 12, Kyiv, 04210, Ukraine
e-mail: harchenkogallina@gmail.com
ORCID 0009-0002-6102-2129

M.O. Platonov, PhD (Biol.), Researcher,
Institute of Hydrobiology of the NAS of Ukraine,
Volodymyr Ivasyuk Avenue, 12, Kyiv, 04210, Ukraine
e-mail: n.platonov73@gmail.com
ORCID 0009-0008-4075-4604

O.O. Godlevska, PhD (Phys. and Math.), Assoc. Prof.,
National University of Life and Environmental Sciences of Ukraine,
Heroyiv Oborony str. 12, Kyiv, 03041, Ukraine,
e-mail: godlevok@gmail.com
ORCID 0000-0001-9446-1112

PECULIARITIES OF HEAVY METALS ACCUMULATION BY GREEN FILAMENTOUS ALGAE IN WATER BODIES WITH DIFFERENT LEVELS OF ANTHROPOGENIC POLLUTION

It has been shown that macroscopic green filamentous algae *Spirogyra* sp. and *Oedogonium* sp. from the ponds of the «Golosiivsky» National Nature Park (Ukraine) accumulate and concentrate a significant amount of heavy metals (Fe, Mn, Zn, Cu, Ni, Cr, Pb, Co) from the aquatic environment, leading to its purification and detoxification. The established values of the coefficients of biological accumulation of metals by algae ranged from hundreds and thousands (for Zn, Co, Cr, Cu, Ni, Pb) to tens of thousands (for Fe and Mn). According to the values of accumulation coefficients in algae, the studied metals are arranged in the following order: Fe > Mn > Zn > Ni, Co > Cu, Pb, Cr.

A significant correlation between the content of heavy metals in filamentous algae *Spirogyra* sp. and *Oedogonium* sp. and the concentration of soluble form of metals in the water of the ponds of the «Golosiivsky» National Nature Park has been established. This fact makes it possible to recommend these species for use as biomonitors of heavy metal pollution of water bodies.

Keywords: green filamentous algae, heavy metals, accumulation, biomonitoring, ponds, the «Golosiivsky» National Nature Park.

УДК 582.263:581.132:581.17

О.М. УСЕНКО, к. б. н., ст. наук. співроб., ст. наук. співроб.,
Інститут гідробіології НАН України,
просп. Володимира Івасюка, 12, Київ, 04210, Україна
e-mail: oleg.mikh.usenko@gmail.com
ORCID 0000-0002-0782-7292

Ю.Г. КРОТ, к. б. н., ст. наук. співроб., пров. наук. співроб.,
Інститут гідробіології НАН України,
просп. Володимира Івасюка, 12, Київ, 04210, Україна
e-mail: yuriikrot@ukr.net
ORCID 0000-0001-8732-1322

Т.О. ЛЕОНТЬЄВА, д-р філос., м. н. с.,
Інститут гідробіології НАН України,
просп. Володимира Івасюка, 12, Київ, 04210, Україна
e-mail: leontieva3394@gmail.com
ORCID 0000-0003-4482-328X

ВМІСТ ФОТОСИНТЕТИЧНИХ ПІГМЕНТІВ У КЛІТИНАХ ЗЕЛЕНИХ МІКРОВОДОРОСТЕЙ ЗА УМОВ ЇХ ШТУЧНОГО ВИРОЩУВАННЯ

Досліджено вміст фотосинтетичних пігментів у клітинах зелених мікрородоростей *Tetradestmus dimorphus* (Turpin) M.J. Wunne та *Desmodesmus brasiliensis* (Bohlin) E. Hegew. при формуванні ценобіїв в умовах штучного вирощування. Встановлено, що в обох видів мікрородоростей вміст хлорофілу *a*, *b* та каротиноїдів упродовж досліджуваного періоду росту культур мав тенденцію до зростання. При цьому суттєве збільшення фотосинтетичних пігментів у *T. dimorphus* спостерігалось на початку експозиції культури, а у *D. brasiliensis* — наприкінці. У досліджених культур водоростей відмічено високі показники співвідношення $C_{chl\ a}/C_{chl\ b}$ і $C_{кар}/C_{chl\ a}$, що вказує на їхню значну функціональну активність. Показано, що культура *T. dimorphus*, яка характеризується низьким ступенем формування ценобіїв, на початкових етапах свого росту мала високий вміст хлорофілу *a*, який у подальшому поступово знижувався. Водночас вміст хлорофілу *a* у клітинах *D. brasiliensis* при активному формуванні високої частки 4-клітинних ценобіїв істотно знижувався, а при їхньому розпаді — підвищувався. Видоспецифічність досліджуваних ценобіяльних зелених мікрородоростей полягає у переважанні одноклітинних форм у процесі росту *T. dimorphus*, а 2- і 4-клітинних ценобіїв — у процесі росту *D. brasiliensis*.

Ключові слова: фотосинтетичні пігменти, зелені мікрородорості, ценобії, штучне вирощування.

Ц и т у в а н н я: [Усенко О.М.], Крот Ю.Г., Леонтєва Т.О. Вміст фотосинтетичних пігментів у клітинах зелених мікрородоростей за умов їх штучного вирощування. *Гідробіол. журн.* 2026. Т. 62, № 2. С. 69—78.

Фотосинтез є найбільш чутливим процесом, що протікає у клітинах мікроводоростей при їхньому вирощуванні. Його інтенсивність та спрямованість значною мірою залежить від виду водоростей, фізіологічного стану, впливу абіотичних та біотичних чинників [24].

Основним компонентом фотосинтетичного апарату мікроводоростей є пігментний комплекс, який у зелених водоростей складається з хлорофілів *a* і *b* та каротиноїдів [21, 22].

Ефективність первинних процесів фотосинтезу визначається здебільшого пігментним складом фоторецепторних систем, структурою пігмент-білкових комплексів, загальною організацією фотосинтетичних одиниць та швидкістю регенерації реакційних центрів. Процеси утворення і руйнування хлорофілів у клітинах пов'язані із загальним метаболізмом мікроводоростей. Збільшення їхнього вмісту свідчить про переважання синтезу над деградацією [25].

Хлорофіл *a* є основним компонентом світлозбирального комплексу хлоропластів [19]. Його вміст у клітинах є важливим фізіологічним параметром, що характеризує функціональну активність фотосинтетичного апарату рослин та їхню реакцію на вплив негативних чинників середовища [6]. Зменшення вмісту хлорофілу *a* свідчить про пригнічення фотосинтетичної активності клітин мікроводоростей або їхнє «старіння» [19]. Хлорофіл *b* — допоміжний пігмент, який розширює спектр світла, що поглинається мікроводоростями для фотосинтезу. Загальна кількість хлорофілу *a* і *b* у мікроводоростей знаходиться в межах 0,5—1,5 % від їхньої біомаси [22].

Величина співвідношення хлорофілу *a* і *b* також залежить від інтенсивності освітлення, викликаного ростом біомаси («ефект упаковки»). Збільшення цього показника свідчить про більш ефективне здійснення фотосинтезу за участі хлорофілу *a* [16].

Каротиноїди є допоміжним компонентом фотосинтетичних систем [23]. Вони є більш стабільним компонентом пігментної системи, ніж хлорофіл *a* [1]. Їхня концентрація у мікроводоростях становить близько 0,1—0,2 % від біомаси [22]. Виділяють дві основні групи каротиноїдів: каротини та їхні кисневмісні похідні — ксантофіли. Останні виконують світлозбиральну функцію шляхом поглинання світлових хвиль в синьо-зеленому діапазоні спектру і передають поглинену енергію хлорофілу *a*. Водночас каротини виконують захисну функцію: вони здатні «гасити» надлишкову енергію триплетних станів хлорофілу та синглетного кисню [23]. Загальна кількість каротиноїдів відображає здатність мікроводоростей пристосовуватися до умов середовища існування, а підвищення вмісту жовтих пігментів у клітинах свідчить про погіршення їхнього фізіологічного стану.

Метою роботи було дослідити вміст фотосинтетичних пігментів у зелених мікроводоростей при формуванні їхніх ценобіїв за умов штучного вирощування.

Матеріал і методика досліджень

Об'єктом досліджень були альгологічно чисті культури зелених мікродоростей (Chlorophyta) із колекції культур (HPDP) Інституту гідробіології НАН України [2], а саме: *Tetradesmus dimorphus* (Turpin) M.J. Wynne (= *Acutodesmus dimorphus* (Turpin) P. Tsarenko) HPDP-108 і *Desmodesmus brasiliensis* (Bohlin) E. Hegew. HPDP-102.

Експериментальні дослідження проводили у спеціально розробленому боксі, обладнаному обігрівачами з терморегуляторами, світильниками з лампами денного світла (щільність фотосинтетичного фотонного потоку (PPFD) становила 47,5 мкмоль/м²·с) і реле часу (режим чергування світла і темряви — 16:8 год). Температурний режим становив 31,0 °С та 28,0 °С відповідно для *T. dimorphus* та *D. brasiliensis*, який є для даних культур найбільш сприятливим за показником питомої швидкості росту [15].

Посів інокуляту (0,5 млн. кл/см³) проводили на середовище, що містило відстояну водопровідну воду, біогенні елементи (азот і фосфор) та інші мінеральні сполуки у кількості, аналогічній середовищу Фітцджеральда в модифікації Цендера і Горема [7]. Вміст азоту нітратів та фосфору фосфатів становив: для *D. brasiliensis* — відповідно 81,7 мг N/дм³ і 7,1 мг P/дм³, а для *T. dimorphus* — 692,7 мг N/дм³ і 60,0 мг P/дм³, що є оптимальним для накопичення біомаси цих видів водоростей [15].

Культури перемішували шляхом подачі у культивацийні ємності стислого атмосферного повітря (38 дм³/хв). Експозиція тривала 39 діб.

Оцінку функціональної активності зелених мікродоростей здійснювали за вмістом фотосинтетичних пігментів ($C_{chl\ a}$, $C_{chl\ b}$, $C_{кар}$) та величинами співвідношень $C_{chl\ a}/C_{chl\ b}$ і $C_{кар}/C_{chl\ a}$.

Вміст фотосинтетичних пігментів у культурах водоростей упродовж їхнього росту визначали стандартним спектрофотометричним методом з використанням відповідних рівнянь [14, 20].

Відносний вміст хлорофілу *a* ($C_{chl\ a}$ /кл) розраховували з використанням значень чисельності клітин водоростей та вмісту хлорофілу *a* в кожній відібраній пробі суспензії.

Отримані результати опрацьовано статистично за допомогою програмного пакета Microsoft Excel. Достовірність показників ($n = 3$) оцінювали при рівнях значущості $p \leq 0,95$ — $0,99$.

Результати досліджень та їх обговорення

При вирощуванні зелених мікродоростей *T. dimorphus* і *D. brasiliensis* у накопичувальному режимі відмічено динамічний приріст хлорофілу *a* впродовж усього періоду росту культур (рис. 1, *a*).

Показано, що вміст хлорофілу *a* у культурі *T. dimorphus* зростав інтенсивно до 25-ї доби експозиції із подальшим незначним зменшенням на 39-ту добу (див. рис. 1, *a*), тоді як у *D. brasiliensis* вміст цього пігменту впродовж перших 14 діб зростав досить повільно (1,9 мкг/доба — з 1-ї по

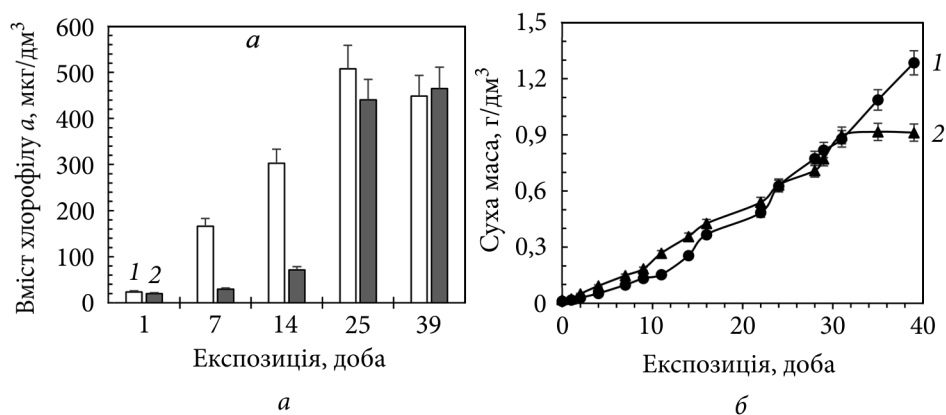


Рис. 1. Вміст хлорофілу *a* (а) та біомаси (б) у культурах зелених мікродоростей *T. dimorphus* (1) і *D. brasiliensis* (2) в процесі їхнього росту

7-му добу і 7,7 мкг/доба — з 7-ї по 14-ту добу), а найвищого приросту (30,6 мкг/доба) досягав з 14-ї по 25-ту добу.

Можна припустити, що збільшення вмісту хлорофілу *a* у клітинах досліджуваних видів мікродоростей упродовж росту їхніх культур відбувається завдяки активному приросту біомаси (див. рис. 1, б) та через більший розмір клітин у *D. brasiliensis*.

Динаміка вмісту хлорофілу *b* у культурах *T. dimorphus* та *D. brasiliensis* мала подібний характер до змін вмісту хлорофілу *a* впродовж усієї експозиції, але з дещо меншими значеннями (рис. 2).

Аналіз вмісту каротиноїдів у клітинах досліджених культур вказує на подібність до динаміки накопичення хлорофілу *a*. Зокрема, упродовж перших 14 діб росту вміст даного пігменту був незначним (рис. 3), що, ймовірно, свідчить про сприятливий фізіологічний стан культур.

Динаміка вмісту каротиноїдів у культурі *T. dimorphus* характеризувалася підвищенням їхнього вмісту на 137 % з 14-ї до 25-ї доби експозиції, з подальшим незначним зменшенням на 39-ту добу. Натомість для *D. brasiliensis* спостерігалось підвищення вмісту каротиноїдів упродовж другої половини періоду росту культури (14—39-та доба) на 342 % (див. рис. 3), що могло бути наслідком високої біомаси культур (див. рис. 1, б). Водночас на збільшення вмісту цих пігментів, вірогідно, впливало і лімітування поживними речовинами у даний період, яке призводило до подальшого переходу культури на стаціонарну фазу росту, оскільки водорості використовують каротиноїди як антиоксиданти для захисту від стресу [23].

Відомо [18], що між вмістом хлорофілів *a* і *b* та кількістю каротиноїдів існує прямий зв'язок. На нашу думку, певна залежність вмісту хлорофілів від кількості жовтих пігментів може бути обумовлена антиоксидантними та протекторними властивостями каротиноїдів, які беруть участь у захисті фотосинтетичних мембран від фотоокиснення та знешкодженні пероксидних радикалів. Зміни кількості каротиноїдів запобіга-

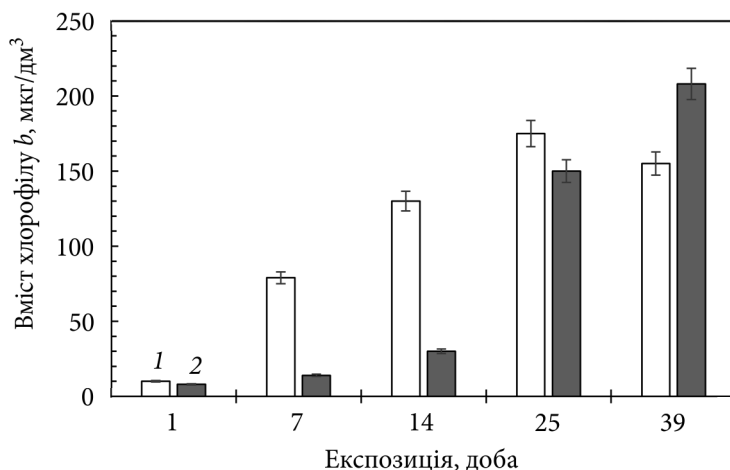


Рис. 2. Вміст хлорофілу *b* у культурах зелених мікродоростей *T. dimorphus* (1) і *D. brasiliensis* (2) в процесі їхнього росту

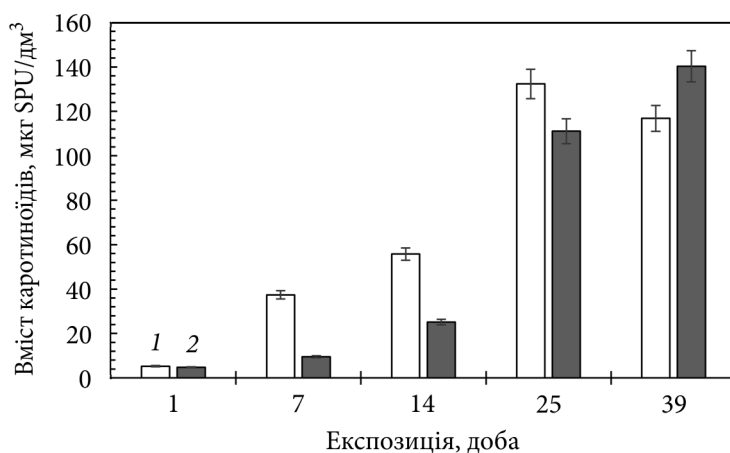


Рис. 3. Вміст каротиноїдів (мкгSPU/дм³) у культурах *T. dimorphus* (1) і *D. brasiliensis* (2) в процесі їхнього росту

ють окисненню ліпідів мембран хлоропластів та руйнуванню хлорофілу [12].

З огляду на те, що для об'єктивної оцінки фізіологічного стану водоростей використовують величини співвідношень вмісту пігментів ($C_{chl\ a}/C_{chl\ b}$ та $C_{кар}/C_{chl\ a}$) [17], було доцільним проаналізувати зміни цих показників для культур досліджуваних видів водоростей.

Відомо [6, 11, 17], що за допомогою співвідношення $C_{chl\ a}/C_{chl\ b}$ можна охарактеризувати фотосинтетичну активність водоростей, зокрема, зменшення величини цього показника вказує на те, що відбувається «ста-

ріння» їхніх клітин. Одержані дані свідчать, про те, що у *T. dimorphus* та *D. brasiliensis* до 25-ої доби експозиції культур спостерігалось збільшення величини співвідношення $C_{\text{хл } a} / C_{\text{хл } b}$ (відповідно на 33 і 42 % порівняно з 1-ю добою) і подальше зменшення на 39-ту добу (відповідно на 4 і 28 % порівняно з 25-ю добою) (рис. 4).

Найвищі значення $C_{\text{хл } a} / C_{\text{хл } b}$ для обох видів водоростей дорівнювали 2,8 (25-та доба), що вказує на те, що фотосинтетична активність досліджених культур до 25-ї доби була однаковою. Надалі зменшення величини зазначеного співвідношення з 25-ї до 39-ї доби вказує на «старіння» клітин водоростей у цей період росту, яке у *D. brasiliensis* відбувалося дещо помітніше (див. рис. 4).

За допомогою співвідношення $C_{\text{кар}} / C_{\text{хл } a}$ також можна оцінити фотосинтетичну активність водоростей [3, 9, 17]. Відомо, що каротиноїди є більш стійкими пігментами до дії несприятливих чинників, порівняно з хлорофілом *a*, який першим руйнується за таких умов [3, 8, 13]. Тому низькі значення $C_{\text{кар}} / C_{\text{хл } a}$ вважаються індикатором сприятливих умов для «нормального» фізіологічного стану мікрowodоростей, тоді як високі, навпаки, відображають пригнічений стан клітин.

Результати проведених експериментів показали, що величина співвідношення $C_{\text{кар}} / C_{\text{хл } a}$ для *T. dimorphus* з 1-ї і по 14-ту добу росту культури мала тенденцію до зменшення на 21 %, з подальшим підвищенням на 41 % (24—39-та доба). Водночас у *D. brasiliensis* спостерігалась зворотна тенденція — підвищення величини даного співвідношення на 40 % з 1-ї і по 14-ту добу росту з подальшим незначним зменшенням (14—39-та доба) (рис. 5).

Отже, отримані величини співвідношення $C_{\text{кар}} / C_{\text{хл } a}$ свідчать про високий рівень функціональної активності *T. dimorphus* протягом першої половини періоду росту культури, а у *D. brasiliensis* — наприкінці експозиції.

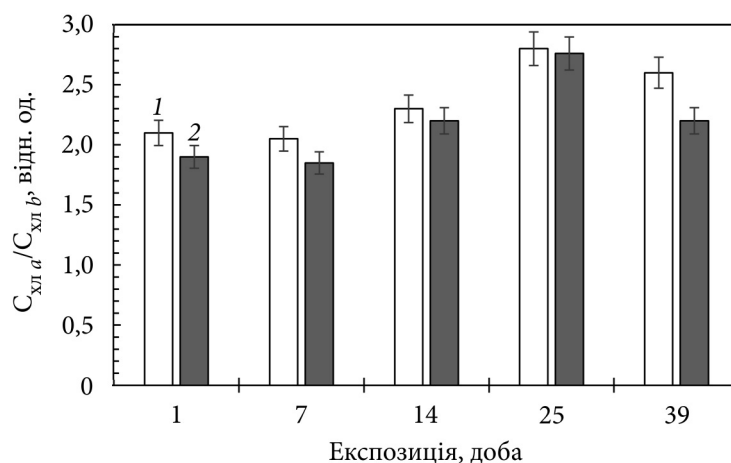


Рис. 4. Співвідношення $C_{\text{хл } a} / C_{\text{хл } b}$ у клітинах зелених мікрowodоростей *T. dimorphus* (1) і *D. brasiliensis* (2) в процесі росту їхніх культур

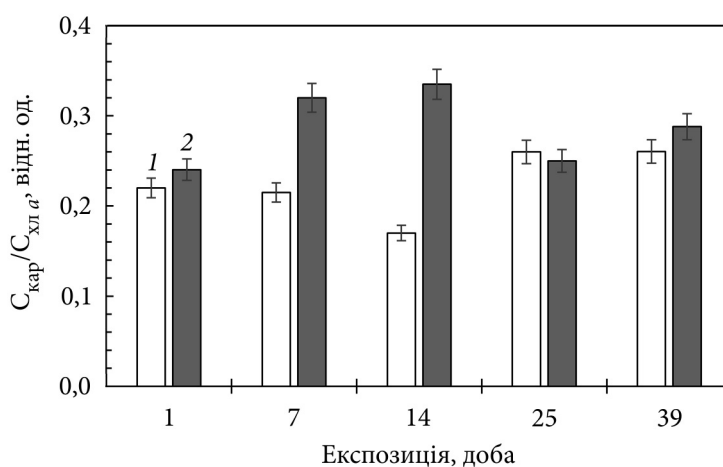


Рис. 5. Співвідношення $C_{\text{кар}}/C_{\text{хл } a}$ у клітинах зелених мікроводоростей *T. dimorphus* (1) і *D. brasiliensis* (2) в процесі їхнього росту

Згідно літературних даних [6, 11], за оптимальних умов вирощування *T. dimorphus* величина співвідношення $C_{\text{кар}}/C_{\text{хл } a}$ зростає лінійно зі значеннями 1,2—1,3.

Співставлення отриманих даних щодо співвідношень $C_{\text{хл } a}/C_{\text{хл } b}$ і $C_{\text{кар}}/C_{\text{хл } a}$ свідчить про те, що характеристика фізіологічного стану клітин водоростей за цими показниками в умовах штучного вирощування *T. dimorphus* співпадає, тоді як для *D. brasiliensis* це спостерігається не завжди.

Однією з особливостей досліджуваних видів водоростей є формування ними ценобіальних колоній. Так, за умов штучного вирощування культура *T. dimorphus* впродовж усього періоду росту характеризується низькою часткою ценобіїв (1 %), тоді як *D. brasiliensis* — високою (90—94 %) [4]. Відомо також, що ценобії синтезують меншу кількість хлорофілу *a*, ніж окремі клітини [10]

Проведений розрахунок відносного вмісту хлорофілу *a* ($C_{\text{хл } a}/\text{кл}$) показав деяку різницю в динаміці цього показника для досліджуваних видів водоростей (рис. 6). Так, у *T. dimorphus* на початку активного росту культури (1-ша—7-ма доба) відбувалося збільшення вмісту $C_{\text{хл } a}/\text{кл}$ на 21 %, з подальшим зниженням його величини на 73 % (7-ма — 39-та доба) що, очевидно, зумовлено ефектом «затемнення» культури внаслідок зростання біомаси [4, 6].

Водночас величина $C_{\text{хл } a}/\text{кл}$ у *D. brasiliensis* на початку експоненційної фази періоду росту зменшувалася на 76 % (1-ша — 7-ма доба), з наступним збільшенням на 71 % (14—25-та доба) у другій половині експозиції (див. рис. 6). Зменшення величини даного показника у *D. brasiliensis*, вірогідно, може бути пов'язано з високою часткою 4-клітинних ценобіїв [4], коли внаслідок здрібнення клітин у перші 10 діб росту культури на 29 % знижувався синтез цього пігменту. Отже, за умов «колоніального за-

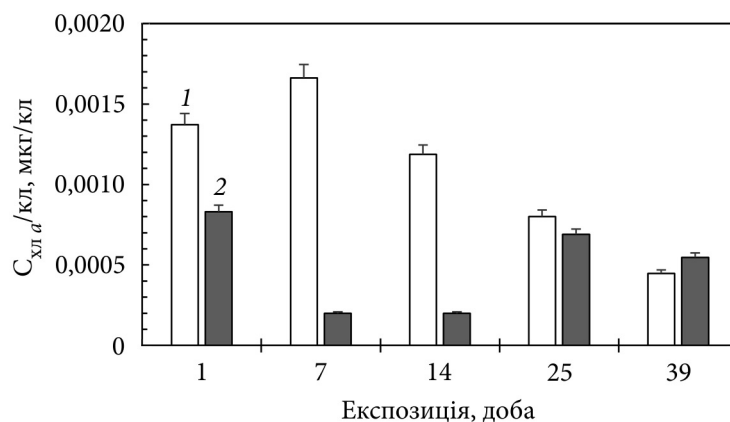


Рис. 6. Відносний вміст хлорофілу *a* ($C_{chl\ a}$ /кл) у культурах *T. dimorphus* (1) і *D. brasiliensis* (2) в процесі їхнього росту

темнення» ценобії синтезують меншу кількість хлорофілу *a*, ніж окремі клітини, що описано у роботах інших авторів [10]. Надалі, при розпаді 4-клітинних ценобіїв на 2-клітинні, який відбувався у другу половину експозиції культур, відносний вміст хлорофілу *a* у *D. brasiliensis* зростав.

Висновки

При вирощуванні зелених мікроводоростей *T. dimorphus* та *D. brasiliensis* у штучних умовах відмічалось зростання вмісту хлорофілів *a* і *b* та каротиноїдів упродовж досліджуваного періоду росту культур.

Високі величини співвідношення $C_{chl\ a}/C_{chl\ b}$ для культур *T. dimorphus* та *D. brasiliensis* свідчать про значну функціональну активність клітин водоростей та посилений синтез хлорофілу *a*.

Отримані величини співвідношення $C_{кар}/C_{chl\ a}$ свідчать про високий рівень функціональної активності клітин *T. dimorphus* упродовж першої половини періоду росту культури, а у *D. brasiliensis* — наприкінці експозиції.

Культура *T. dimorphus*, з низьким ступенем формування ценобіїв, на початкових етапах росту характеризувалась високими значеннями $C_{chl\ a}$ /кл з тенденцією їхнього подальшого зниження. Водночас у *D. brasiliensis*, при активному формуванні великої кількості 4-клітинних ценобіїв, зазначений показник істотно знижувався, а при їхньому розпаді — підвищувався.

Список використаної літератури

1. Дмитрович Н.П., Козлова Т.В. Влияние физиологического состояния микроводорослей на соотношение в их клетках различных пигментов. *Вест. Полес. гос. ун-та. Серия природовед. наук.* 2015. Т. 1. С. 40—43.
2. Колекція культур мікроводоростей HPDP / Білоус О.П., Незбрицька І.М., Ключенко П.Д., Кірпенко Н.І. Київ: Альтерпрес, 2018. 36 с.

3. Курейшевич А.В., Сиренко Л.А., Медведь В.А. Многолетняя динамика содержания хлорофилла *a* и особенности развития фитопланктона в Днепродзержинском водохранилище. *Гидробиол. журн.* 1999. Т. 35, № 2. С. 49—62.
4. Леонтьева Т.О., Крот Ю.Г., Усенко О.М., Красюк Ю.М. Особенности формирования ценобиів зелених мікроводоростей (Chlorophyta) при їхньому вирощуванні в штучних умовах. *Гидробиол. журн.* 2025. Т. 61, № 4 С. 64—73.
5. Малева М.Г., Некрасова Г.Ф., Борисова Г.Г. Влияние тяжелых металлов на фотосинтетический аппарат и антиоксидантный статус элодеи. *Физиология растений.* 2012. Т. 59, № 2. С. 216—224.
6. Малішук І.В., Чебан Л.М., Марченко М.М. Особливості культивування *Acutodesmus dimorphus* (Turpin) Tsarenko на скидній воді із рибоводної установки замкнутого водопостачання. *Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту. Сер. Біол.* 2015. № 3—4(64). С. 428—431.
7. Методы физиолого-биохимического исследования водорослей в гидробиологической практике / Сиренко Л.А. и др. Киев: Наук. думка, 1975. 248 с.
8. Сиренко Л.А., Курейшевич А.В., Усенко О.М., Медведь В.А. Содержание хлорофилла *a* в планктоне как показатель обилия водорослей в районах водозаборов. *Альгология.* 2001. Т. 11, № 4. С. 474—485.
9. Трофимова В.В., Макаревич П.Р. Суточная динамика хлорофилла *a* фитопланктонного сообщества эстуарной зоны Кольского залива (Баренцево море). *Альгология.* 2009. Т. 19, № 2. С. 145—154.
10. Albin D., Fowler M.S., Llewellyn C., Tang K.W. Reversible colony formation and the associated costs in *Scenedesmus obliquus*. *J. Plankton Res.* 2019. Vol. 41, N 4. P. 419—429.
11. Cheban L., Aleksa E., Marchenko M. Productivity of the mixed culture of microalgae *Desmodesmus armatus* (Chod.) Hegew. and *Acutodesmus dimorphus* (Turpin) Tsarenko. *Bioloichni systemy.* 2019. Vol. 11, N 1. P. 10—14.
12. Demmig A. Carotenoids and photoprotection in plants: a role for the xanthophyll zeaxanthin. *Biochim. Biophys. Acta.* 1990. Vol. 1020. P. 1—24.
13. Hendry G.A.F., Price A.H. Methods in comparative plant ecology. London: Chapman Hall, 1993. 252 p.
14. Jeffrey S.W., Humphrey G.F. New spectrophotometric equations for determining chlorophylls *a*, *b*, *c*₁ and *c*₂ in higher plants, algae and natural phytoplankton. *Biochem. Physiol. Pflanz.* 1975. Vol. 167, N 2. P. 191—194.
15. Leontieva T.O., Krot Yu.G., Usenko O.M. Physiological and biochemical state of green microalgae (Chlorophyta) under different nutrients' content in the cultural medium. *Hydrobiol. J.* 2024. Vol. 60, N 5. P. 47—57.
16. Leontieva T.O., Krot Yu.G., Usenko O.M. et al. Criteria for evaluation the production potential of green microalgae (Chlorophyta) for mass cultivation *Hydrobiol. J.* 2024. Vol. 60, N 2. P. 57—65.
17. Medved' V.O. Phytoplankton spectral pigment indices in the lakes of the city of Kyiv. *Hydrobiol. J.* 2023. Vol. 59, N 4. P. 30—46.
18. Medved' V.O., Kharchenko G.V. Epiphyton pigment indices in the river section of the Kaniv Reservoir (Ukraine). *Hydrobiol. J.* 2024. Vol. 60, N 4. P. 57—71.
19. Nakamura A., Akai M., Yoshida E. et al. Reversed-phase HPLC determination of chlorophyll *a'* and phylloquinone in Photosystem I of oxygenic photosynthetic organisms. Universal existence of one chlorophyll *a'* molecule in Photosystem I. *Eur. J. Biochem.* 2003. Vol. 270, N 11. P. 2446—2458.
20. Parsons T.R., Strickland J.D.H. Discussion of spectrophotometric determination of marine-plant pigments and carotenoids. *J. Marine. Res.* 1963. Vol. 21, N 3. P. 155—163.
21. Richmond A., Hu Q. Handbook of microalgal culture: Applied phycology and biotechnology. John Wiley & Sons. 2013. 736 p.
22. Rowan K.S. Photosynthetic pigments of algae. Cambridge: Cambridge University Press, 1989. 334 p.

23. Takaichi S. Carotenoids in algae: distributions, biosyntheses and functions. *Mar. Drugs*. 2011. Vol. 9, N 6. P. 1101—1118.

24. Tanaka Y., Nishiyama Y., Murata N. Acclimation of the photosynthetic machinery to high temperature in *Chlamydomonas reinhardtii* requires synthesis de novo of proteins encoded by the nuclear and chloroplast genomes. *Plant Physiol*. 2000. Vol. 124, N 1. P. 441—450.

25. Tingting R. Primary factors affecting growth of microalgae optimal light exposure duration and frequency. *Graduate Theses and Dissertations*. 2014. P. 13793.

Надійшла 30.01.2025

[O.M. Usenko], PhD (Biol.), Senior researcher, Senior researcher,
Institute of Hydrobiology of the NAS of Ukraine,
Volodymyr Ivasyuk Avenue, 12, Kyiv, 04210, Ukraine
e-mail: oleg.mikh.usenko@gmail.com
ORCID 0000-0002-0782-7292

Yu.G. Krot, PhD (Biol.), Senior researcher, Head of Department,
Institute of Hydrobiology of the NAS of Ukraine,
Volodymyr Ivasyuk Avenue, 12, Kyiv, 04210, Ukraine
e-mail: yuriikrot@ukr.net
ORCID 0000-0001-8732-1322

T.O. Leontieva, PhD (Biol.), Junior researcher,
Institute of Hydrobiology of the NAS of Ukraine,
Volodymyr Ivasyuk Avenue, 12, Kyiv, 04210, Ukraine
e-mail: leontieva3394@gmail.com
ORCID 0000-0003-4482-328X

CONTENT OF PHOTOSYNTHETIC PIGMENTS IN THE CELLS OF GREEN MICROALGAE UNDER CONDITIONS OF THEIR CULTIVATION

The content of photosynthetic pigments in the cells of the green microalgae *Tetradismus dimorphus* (Turpin) M.J. Wynne and *Desmodesmus brasiliensis* (Bohlin) E. Hegew was determined during the formation of their coenobia under conditions of cultivation. It has been found that in both species of microalgae the content of chlorophyll *a*, *b*, and carotenoids during the studied period of growth had tends to increase. At the same time, a significant increase in the content of photosynthetic pigments in *T. dimorphus* was observed at the beginning of exposure, and in *D. brasiliensis* — at its end. High values of the ratio of $C_{chl\ a}/C_{chl\ b}$ and $C_{car}/C_{chl\ a}$ were noted in the studied cultures, which indicate their high functional activity. It was shown that the culture of *T. dimorphus*, which is characterized by a low degree of coenobia formation, had high chlorophyll *a* content at the initial stages of its growth, which subsequently gradually decreased. At the same time, the content of chlorophyll *a* in *D. brasiliensis* cells during the active formation of a high number of 4-celled coenobia significantly decreased, and during their disintegration — increased. The species specificity of the studied coenobial green microalgae is the predominance of unicellular forms in the growth process of *T. dimorphus*, and 2- and 4-celled coenobia — in *D. brasiliensis*.

Key words: photosynthetic pigments, green microalgae, coenobia, cultivation.

УДК: 628.16:582.26:577.1

Г.В. ЧВАЛЮК, аспірант,

Тернопільський національний педагогічний університет ім. Володимира Гнатюка,

вул. Максима Кривоноса, 2, Тернопіль, 46027, Україна

e-mail: 0986372888g@gmail.com

ORCID 0000-0003-4146-0815

В.В. ГРУБІНКО, д. б. н., проф.,

Тернопільський національний педагогічний університет ім. Володимира Гнатюка,

вул. Максима Кривоноса, 2, Тернопіль, 46027, Україна

e-mail v.grubinko@gmail.com

ORCID 0000-0002-4057-9374

БІОТЕХНОЛОГІЧНІ МЕХАНІЗМИ ОЧИЩЕННЯ ВОДИ ЗА ДОПОМОГОЮ МІКРОВОДОРОСТЕЙ: ЕКОЛОГІЧНА АЛЬТЕРНАТИВА ТРАДИЦІЙНИМ ТЕХНОЛОГІЯМ І ПЕРСПЕКТИВИ ВИКОРИСТАННЯ (ОГЛЯД)

У статті висвітлено перспективи застосування мікробіодоростей для очищення водних середовищ від токсичних металів, широкого спектра органічних мікробіодоростів, розчинених органічних речовин, фармацевтичних препаратів, антибіотиків (зокрема сульфаметоксазолу та хлортетрацикліну), пестицидів, а також фосфатовмісних і азотовмісних сполук, що сприяють евтрофікації. Особливу увагу приділено аналізу механізмів біодеградації токсикантів за участю мікробіодоростей, а також використанню іммобілізованих мікробіодоростей на різних матрицях. Встановлено, що тривалість гідравлічного утримання та природне освітлення є ключовими факторами, що визначають ефективність біоочищення.

Ключові слова: мікробіодорості, очищення природних водойм, біотехнологічні аспекти, біодеградація, гідролітичний фермент, евтрофікація, мікробіодорості.

Антропогенне навантаження на гідроекосистеми належить до числа найглибших екологічних загроз сьогодення, що суттєво впливають на біорізноманіття та функціональну стабільність водних екосистем. Застосування класичних методів водоочищення, таких як хімічна коагуляція, аерація та механічна фільтрація, у багатьох випадках не забезпечує належної ефективності або потребує значних економічних витрат, особливо в умовах дифузного типу забруднення та інтенсивного розвитку евтрофікаційних процесів. Крім того, класичні технології, зазвичай, не адап-

Ц и т у в а н н я: Чвалюк Г.В., Грубінко В.В. Біотехнологічні механізми очищення води за допомогою мікробіодоростей: екологічна альтернатива традиційним технологіям і перспективи використання (огляд). *Гідробіол. журн.* 2026. Т. 62, № 2. С. 79—90.

товані для вилучення мікрозабруднювачів, що охоплюють широкий спектр біологічно активних і хімічно стійких речовин. До них належать фармацевтичні препарати, пестициди, поліциклічні ароматичні вуглеводні, поверхнево-активні речовини, органічні мікрозабруднювачі, метали. Ці інгредієнти здатні негативно впливати на гідробіонтів (зоопланктон, макробезхребетних, риб), спричиняючи порушення трофічних зв'язків та екологічної рівноваги у водних біоценозах [13, 27, 32].

Серйозне занепокоєння викликає той факт, що ці речовини характеризуються високою стійкістю до зовнішніх чинників, мають токсичні властивості та здатні до біоаккумуляції, що створює потенційно значну загрозу для здоров'я людини та безпеки довкілля. Вказані сполуки можуть індукувати онкогенні, генетичні та ембріотоксичні порушення [41]. Завдяки ліпофільним властивостям ці речовини мають тенденцію до біоаккумуляції в жирових тканинах організмів. Також для зазначених сполук характерна біомагніфікація, що призводить до підвищення токсичності та екологічного ризику для навколишнього середовища [28].

Очищення виробничих, промислових, побутових та аграрних стічних вод може бути реалізоване шляхом застосування фітореMediaційних і пікоремедіаційних технологій [45], що передбачають використання мікроорганізмів для трансформації та нейтралізації різноманітних забруднювальних речовин. Цей підхід активно досліджується з середини ХХ століття [21, 41, 46].

Як основні фотосинтезуючі організми гідроекосистем, мікрководорості не лише забезпечують первинну продукцію, а й слугують інформативними біоіндикаторами якості водного середовища, впливаючи на його хімічний склад і трофічну структуру. На сучасному етапі активно досліджується потенціал мікрководоростей у зменшенні та вилученні біогенних забруднювальних компонентів зі стоків з використанням попередніх фізико-хімічних процедур, серед яких осадження та злив надлишкової рідини зі стоків, методи вторинної біологічної обробки, такі як активний мул і аеробні канали. Забезпечується зв'язування вуглецю та очищення води від азото-, фосфоро-, металовмісних домішок і різноманітних органічних забруднювачів. На даний момент відомо близько 40 видів водоростей, які можна використовувати для очищення та біоремедіації природних водойм чи побутових стоків [2].

Накопичення металів у біомасі водних фотосинтетиків

Як ключові первинні продуценти, що формують основу трофічних ланцюгів водних екосистем, мікрководорості є невід'ємним елементом підтримання екологічної рівноваги. Завдяки здатності поглинати токсичні сполуки вони не лише сприяють очищенню водного середовища, а й беруть участь у механізмах трофічного накопичення цих сполук, що має значення для розподілу контамінантів у біоценозі [3]. Існує значна кількість наукових праць, що засвідчують накопичення токсичних металів у біомасі водних організмів [6]. Це, зокрема, підтверджують результати досліджень [8], які показали, що мікрководорість *Chlorella vulgaris* за умов

експозиції до 1 мг/л кожного з металів виявляє високу біоаккумуляційну здатність, особливо щодо Zn (0,83 мг/г сухої маси), Cu (0,67 мг/г) та Mn (0,52 мг/г). Накопичення Cr (0,45 мг/г) і Cd (0,38 мг/г) також було значним, тоді як Pb характеризувався найнижчим рівнем акумуляції — 0,12 мг/г.

У морському середовищі мікробіодорість *Phaeodactylum tricornerutum* здатна накопичувати Zn, Cu та Cd у концентраціях понад 30 мг/кг у донних осадах, що свідчить про її адаптацію до умов хронічного забруднення та потенціал у біомоніторингу морських екосистем [19].

Мікробіодоростеві технології очищення поєднують низьку собівартість з можливістю одночасного вилучення забруднювачів та генерації біомаси з високим ресурсним потенціалом [5].

Біодеградація фармацевтичних та лікарських препаратів

Завдяки адаптивності до зовнішніх чинників, мікробіодорості ефективно функціонують у процесах депурації води від органічних мікробіодоростевих забруднювачів, незалежно від типу стоку та екологічних параметрів [34]. Мікроорганічні забруднювачі тут охоплюють фармацевтичні речовини, засоби особистої гігієни, пестициди, поліхлоровані біфеніли, гормони, промислові хімікати [42]. Проте ці сполуки часто залишаються у водному середовищі, акумулюючись у поверхневих шарах. Зокрема, ступінь видалення диклофенаку, ібупрофену, парацетамолу та метопрололу за допомогою *Chlorella sorokiniana* становив 60—100 %. Водночас ефективність виведення карбамазепіну та триметоприму була обмеженою і не перевищувала 30 та 60 % відповідно, що свідчить про різну чутливість фармацевтичних сполук до біофотохімічної трансформації [49]. Хімічна взаємодія між розчиненими органічними речовинами і мікробіодоростями здатна впливати на ферментативний профіль, що визначає швидкість та повноту деградації мікробіодоростевих забруднювачів [26].

Chlamydomonas acidophila демонструє вищу ефективність порівняно з іншими видами мікробіодоростей у біодеградації макролідних антибіотиків, зокрема еритроміцину та кларитроміцину, забезпечуючи їх видалення зі стічних вод на рівні 93—65 і 64—50 % відповідно [23]. Дослідні дані підтверджують, що фармацевтичні речовини у надвисоких концентраціях не чинять інгібуючого впливу на неї, що підкреслює її потенціал як стійкого біоагента для водоочищення [12, 23, 25].

Значну увагу привертає біоремедіація стічних вод, забруднених фармацевтичними препаратами, ціанобактерією *Spirulina platensis*. Вчені виявили, що 0,3 г/л глюкози збільшило виведення карбамазепіну з 30 до 50 % через посилення біодеградації карбамазепіну в серійних експериментах [48].

Штами *Pseudokirchneriella subcapitata*, *Scenedesmus quadricauda*, *Sc. obliquus*, *Sc. acuminatus* і *Chlorella pyrenoidosa* виявили високу здатність до кометаболічної трансформації сульфаметоксазолу, що підтверджує їхню доцільність у складі біоочисних систем. У ході дослідження встановлено, що мікробіодорості здатні до ко-метаболічної трансформації сульфаніл-

аміду, що може бути використано в майбутніх системах очищення води [51].

Фотоліз забруднюючих речовин за участю мікроводоростей

Мікроводорості відіграють ключову роль у процесах фотолізу забруднюючих речовин завдяки своїй здатності до фотосинтезу, генерації активних форм кисню та участі в біохімічних реакціях окиснення. Під дією світла фотосинтетичні пігменти мікроводоростей, зокрема хлорофіли та каротиноїди, переходять у збуджений стан, що спричиняє утворення синглетного кисню (O_2), гідроксильних радикалів ($\cdot OH$) та перекису водню (H_2O_2). Ці реактивні форми кисню здатні окиснювати широкий спектр органічних забруднювачів, включно з фармацевтичними залишками, барвниками, фенолами та пестицидами, сприяючи їх мінералізації до CO_2 , H_2O та інших нетоксичних сполук [9, 32].

Висока сорбційна активність *Chlorella vulgaris* щодо токсикантів дозволяє використовувати її як перспективний біоагент у системах водочищення [8]. Дослідження підтвердили, що фотодеструкція хлортетрацикліну за участю мікроводоростей відбувається з підвищеною швидкістю, зумовленою дією позаклітинних органічних компонентів, які виступають каталізаторами процесу [47].

У відповідь на зміни освітлення *Chlorella vulgaris* активує багаторівневі адаптаційні механізми, що охоплюють реорганізацію фотосинтетичних структур, переключення метаболічних маршрутів та регуляцію білків, залучених до транспорту і нейтралізації токсичних сполук [16]. Це забезпечує стабільну життєдіяльність мікроводоростей у середовищах із високим рівнем абіотичних навантажень, характерних для техногенно трансформованих водойм.

Сезонна мінливість складу міських стоків ускладнює стабільність біоремедіаційних процесів, а світлова інтенсивність виступає ключовим фактором, що регулює фотосинтетичну активність, ферментативний профіль і здатність мікроводоростей до трансформації забруднюючих речовин [17].

Поєднання тривалого часу гідравлічного утримання з природним освітленням активує фотосинтетичні та ферментативні механізми мікроводоростей, що забезпечує ефективну елімінацію фармацевтичних мікробабуднювачів (до 90 %) та патогенів [34].

Засвоєння мікроводоростями біогенних сполук та біологічний розпад екотоксикантів

Застосування біоремедіаційних технологій для нейтралізації забруднювачів є екологічно безпечним, універсальним і економічно доцільним підходом до рекультивації антропогенно трансформованих ділянок [50]. За допомогою культивування мікроводоростей *Chlorella* sp. можливе очищення стоків від біогенних речовин. Швидкість росту біомаси *Chlorella* sp. у межах 0,34—0,98 %/день супроводжується високою ефективністю видалення аміаку та нітратів (74—82 %) зі стічних вод. Мікроводорості

роду *Chlorella* демонструють високу ефективність у вилученні фосфору та азоту зі стічних вод, а також у зниженні показників хімічного та біохімічного споживання кисню. Їхня очисна здатність зберігається за широкого діапазону часу гідравлічного утримання — від 10 год до 42 днів, що свідчить про технологічну гнучкість та адаптивність до різних умов експлуатації [41].

Крім того, нами проведено дослідження сезонної динаміки концентрацій фосфатів (PO_4^{3-}) та йонів амонію (NH_4^+) у Тернопільському водосховищі протягом 2023—2024 рр., з оцінкою ролі *Chlorella vulgaris* у біологічній оптимізації цих показників. Отримані результати підтверджують здатність мікробіодорості до ефективного засвоєння біогенних елементів, що сприяє покращенню якості водного середовища [7].

Поряд із сорбційними властивостями, водорості здатні каталізувати біологічний розпад екоотоксикантів [34], тобто відіграють провідну роль у біологічному розкладанні речовин, що потрапляють у водне середовище внаслідок техногенної та аграрної діяльності [1] (пестицидів, залишків нафтових продуктів). Ці характеристики роблять їх ключовими компонентами біоремедіаційних систем [4].

Завдяки здатності до ефективного засвоєння азотних і фосфорних сполук із побутових та промислових стоків, *Chlamydomonas acidophila* розглядається як багатообіцяючий інструмент для екологічної ремедіації та біогенерації. Порівняльні дослідження доводять, що *Chlamydomonas acidophila* характеризується високою здатністю до засвоєння азотних (NH_4^+) і фосфорних сполук (PO_4^{3-}), перевищуючи інші види мікробіодоростей за рівнем біогенного поглинання [23].

Використання консорціумів у біоремедіації пестицидів та інших забруднювачів

Процес мікробіодорості деградації пестицидів охоплює три ключові етапи: початкову хімічну модифікацію (гідроліз, окиснення, відновлення), біохімічну кон'югацію з гідрофільними сполуками та утворення вторинних метаболітів, що завершують цикл детоксикації. Тривала експозиція пестицидів у забрудненому середовищі стимулює формування мікробіодорості штамів зі специфічною резистентністю, здатних метаболізувати ці сполуки як джерело вуглецю, що забезпечує ефективну деградацію з мінімальним накопиченням побічних метаболітів [34, 44].

Застосування мікробіодоростевих консорціумів у біоремедіації пестицидів є екологічно орієнтованим рішенням, що поєднує очищення середовища з отриманням енергетично цінної біомаси, водночас активуючи складну взаємодію мікроорганізмів і водоростей, яка запускає низку біохімічних механізмів, зокрема ферментативну деградацію, що ускладнює регуляцію та прогнозування процесу [44].

Застосування штучних консорціумів мікроорганізмів і водоростей є ефективним підходом до очищення середовищ, контамінованих хлороорганічними пестицидами (зокрема лінданом), що поєднує екологічну безпечність із високою адаптивністю до складних забруднень. Адже мік-

ководорості та бактерії формують взаємодоповнюючі біоценози, у межах яких відбувається обмін метаболітами, що стимулює ріст і функціональну активність кожного з партнерів [33].

Ізольований штам *Scenedesmus* sp. відіграє ключову роль у формуванні високоефективного консорціуму для очищення стічних вод, забезпечуючи приріст ефективності видалення імідаклоприду та тіаклоприду відповідно на 15,7 і 7 % [17]. У традиційних системах очищення метод активного мулу залишається домінуючим, проте технологія «активних водоростей» демонструє значно вищу ефективність щодо елімінації азоту (до 92 %) та фосфору (до 94 %). У разі інтеграції з бактеріальними штамми ефективність видалення загального азоту в концентрованих стоках зростає на 16,6 % [17].

Використання іммобілізованих мікроводоростей у системах очищення води

Інтеграція іммобілізованих мікроводоростей у системи очищення води дозволяє ефективно елімінувати широкий спектр забруднювачів, включно з нітратами, антибіотиками та пестицидами, за умов як періодичного, так і безперервного режиму роботи [24].

Комбінування фотобіологічної активності мікроводоростей із сорбційно-біодеградаційними властивостями коркових біофільтрів дозволяє створювати високоефективні системи для усунення мікрозабруднювачів. Особливу роль у цьому процесі відіграють бактерії родин Sphingomonadaceae та Caulobacteraceae, які демонструють здатність до активної трансформації органічних сполук [40].

Застосування періодичного біореактора з інокуляцією *Chlorella* sp. і *Scenedesmus* sp. забезпечило майже повне видалення кофеїну (99 %) та високий рівень елімінації ібупрофену (95 %) зі змішаних стоків [35].

Встановлено, що штами мікроводоростей *Chlamydomonas acidophila*, *Auxenochlorella protothecoides* та *Tetrademus obliquus* здатні видаляти протимікробні препарати та біоциди завдяки поєднанню процесів біосорбції та випаровування [25].

Боротьба з мікропластиком за допомогою мікроводоростей

Мікроводорості мають перевагу в біодеградації мікропластику завдяки здатності рости за низької доступності органічного вуглецю, на відміну від бактерій. Їхня екологічна пластичність дозволяє адаптуватися до різноманітних середовищ, де найчастіше накопичується мікропластик [52].

Процеси біодеградації пластику водоростями включають гідролітичне розщеплення, біокорозію, проникнення клітин у полімерну матрицю, а також забруднення поверхні, що сприяє адгезії та подальшій ферментативній деструкції [18]. Недавні дослідження із застосуванням скануючої електронної мікроскопії виявили ознаки поверхневої деградації поліетилену низької щільності, що проявляється у формі мікропробоїв та ерозії, зумовлених колонізацією водоростями [29].

Мікропластикові поверхні виступають ефективними субстратами для формування біоплівки, забезпечуючи умови для адгезії та росту мікроорганізмів [39]. Доведено, що ціанобактерії *Oscillatoria subbrevis* та *Phormidium lucidum* ефективно прикріплюються до поверхні поліетилену низької щільності та ініціюють його біодеструкцію без потреби у прооксидантних добавках або попередній хімічній чи фізичній модифікації матеріалу [43].

Деякі штами ціанобактерій, що належать до родів *Microcystis*, *Rivularia*, *Pleurocapsa*, *Synechococcus*, *Prochlorothrix*, *Leptolyngbya*, *Calothrix* та *Scytonema*, продемонстрували здатність до формування біоплівки на поверхні мікропластикових полімерів, проявляючи тим самим колонізаційну активність у техногенних середовищах [15, 20, 22, 37]. У складі біоплівки також виявлено діатомові водорості, які відіграють важливу роль у фотосинтетичному забезпеченні мікробних консорціумів [10].

Попри біодеструктивний потенціал, мікроводорості можуть захищати мікропластик від УФ-випромінювання та фотокаталізу. Їхнє агрегування з частинками пластику зумовлює зміну фізичних характеристик переносу, включно із плавучістю та седиментацією, що впливає на біодоступність і розподіл мікропластику у водному середовищі [29].

Мікропластики характеризуються високою гідрофобністю та хімічною інертністю, оскільки містять стабільні функціональні групи, такі як алкани й фенільні фрагменти, що обмежує їхню здатність вступати в окислювальні реакції [38]. Незважаючи на хімічну інертність пластику, мікроводорості прикріплюються до його поверхні завдяки виділенню екстраклітинних полімерів, гідрофобним взаємодіям та мікронерівностям субстрату [44].

Найпоширенішими добавками до пластмас є бісфенол А (БФА), бромовані антипірени, фталати, триклозан, нонілфенол і органотинові сполуки. За даними новітніх досліджень, бісфенол А, нонілфенол та споріднені забруднювачі здатні мігрувати в біологічні тканини під час споживання організмів, що містять мікропластик [14]. Бісфенол А використовується як антиоксидант і пластифікатор для покращення термостійкості та гнучкості пластмас. Однак його вилугування з харчових контейнерів може призводити до контамінації продуктів. Естрогеноподібна добавка, що часто трапляється в складі полімерів, була успішно деградована за участі консорціуму бактерій і водоростей, зокрема *Chlorella fusca* var. *vacuolata*, *Stephanodiscus hantzschii*, *Chlorella vulgaris* та *Chlamydomonas mexicana* [11].

Під час видалення БФА водорістю *Chlorella fusca* виявлено моногідроксибісфенол А як проміжний метаболіт. Естрогенна активність, спричинена БФА у середовищі, була повністю нейтралізована. Отримані результати свідчать про повну його деградацію до сполук без естрогенної активності. *Chlorella fusca* є перспективним біоагентом для видалення БФА із вилугувальних вод полігонів твердих побутових відходів [30].

БФА проявляє токсичність щодо *Chlamydomonas mexicana* та *Chlorella vulgaris*, спричиняючи зменшення біомаси і вмісту хлорофілу. Вищий

показник EC_{50} свідчить про те, що *S. mexicana* є більш стійкою до дії БФА порівняно з *Chlorella vulgaris*. У мікроводоростях було зафіксовано як його біоаккумуляцію, так і біодеградацію. Зростання його концентрації в середовищі сприяло інтенсивнішому накопиченню, що підкреслює важливу роль біоаккумуляції у прояві токсичної дії БФА на водорості [31].

У 2016 році було виявлено бактерію *Ideonella sakaiensis*, здатну розкладати поліетилентерефталатний (ПЕТ) пластик і використовувати продукти його деградації як єдине джерело вуглецю. Завдяки ферменту ПЕТазі, цей мікроорганізм має потенціал для біодеградації та переробки пластикових відходів. ПЕТаза була успішно синтезована у трансгенній водорості *Chlamydomonas reinhardtii*, що підтверджено її ферментативною активністю. Це перший відомий випадок експресії ПЕТази у зелених водоростей. Схожу генетичну модифікацію було ефективно реалізовано і у фототрофній діатомовій мікроводорості *Phaeodactylum tricornerutum*, яка завдяки високій екологічній адаптивності здатна синтезувати фермент ПЕТазу, який активує процес розкладання як поліетилентерефталату, так і його сополімеру — поліетилентерефталатгліколю [36].

Висновки

Результати дослідження підтверджують високу ефективність мікроводоростей у біоочищенні водних мас від широкого спектра мікробруднювачів, включаючи фармацевтичні препарати, антибіотики, пестициди, токсичні метали, мікропластик та патогенні мікроорганізми. Залучення консорціумів мікроводоростей і бактерій забезпечує реалізацію складних метаболічних шляхів, що включають ферментативну деградацію, фотоліз та біоаккумуляцію. Генетична модифікація *Chlamydomonas reinhardtii* з експресією гідролітичного ферменту ПЕТази демонструє перспективність біотехнологічного підходу до розщеплення поліетилентерефталату. Імобілізація мікроводоростей у матрицях, а також оптимізація гідралічного часу утримання та освітлення є ключовими факторами підвищення ефективності очищення. Отримані дані можуть бути використані для розробки екологічно безпечних, енергоефективних та адаптивних систем біоочищення води.

Список використаної літератури

1. Антоняк Г.Л., Багдас Г.В., Першин О.І. та ін. Метали у водних екосистемах та їх вплив на гідробіонтів. *Біологія тварин*. 2015. Т. 17, № 2. С. 9-24.
2. Базаева А.М., Чужма Н.П., Савенко Н.М. Фітопланктон вирощувального ставу за умов внесення органічного добрива. Біорізноманіття та роль тварин в екосистемах: 2015 рік: Матеріали VIII Міжнар. наук. конф., 2015 р. Дніпро: Ліра, 2015. С. 69—71.
3. Горшкова О.Г., Гудзенко Т.В., Волювач О.В. та ін. Очищення води від фенолу та іонів важких металів асоціацією бактерій роду *Pseudomonas*. *Мікробіологія і біотехнологія*. 2018. № 2 (42). Р. 70—80.
4. Гриневич Н.Є., Димань Т.М., Хом'як О.А. Моніторинг вмісту нітрифікуючих мікроорганізмів на різних наповнювачах біофільтра. *Водні біоресурси та аквакультура*. 2020. № 2. С. 101—111.

5. Саблій Л.А., Жукова В.С. Підвищення ефективності очищення природних і стічних вод з використанням іммобілізованих мікроорганізмів. «Чиста вода — XXI століття»: 2021 рік: Матеріали VII Міжнар. наук.-практ. конф. Київ: НТУУ «КПІ», 2021. С. 185—186.
6. Суходольська І.Л., Мазур А.І. Акумуляція важких металів вищими водними рослинами різних екологічних груп. *Наук. Вісн. НЛТУ України*. 2022. Т. 32, № 6. С. 45—52.
7. Чвалюк Г.В., Грубінко В.В. Зміни вмісту фосфатів і йонів амонію у тернопільському водосховищі протягом року та роль *Chlorella vulgaris* Beijer у його оптимізації. *Біологічні системи*. 2024. Т. 16, № 2. С. 249—252.
8. Шило Д.О., Клімкіна І.І. Дослідження впливу важких металів на фізіологічну активність *Chlorella vulgaris* та її здатність до біоаккумуляції. *Екологічні науки*. 2022. № 6 (45). С. 158—161.
9. Ali S.S., Hassan L.H.S., El-Sheekh M. Microalgae-mediated bioremediation: current trends and opportunities — a review. *Arch. Microbiol.* 2024. Vol. 206. Article 343
10. Amaral-Zettler L. A., Zettler E. R., Mincer T. J. Ecology of the plastisphere. *Nat. Rev. Microbiol.* 2020. Vol. 18, N 3. P. 139—151.
11. Anand U., Dey S., Bontempi E. et al. Biotechnological methods to remove microplastics: a review. *Environ. Chem. Lett.* 2023. Vol. 21. P. 1787—1810.
12. Bellido-Pedraza C. M., Torres M. J., Llamas A. The microalgae *Chlamydomonas* for bioremediation and bioproduct production. *Cells*. 2024. Vol. 13, N 13. Article 1137.
13. Bertrand-Krajewski J.-L., Bournique R., Lecomte V. et al. SIPIBEL observatory: data on usual pollutants (solids, organic matter, nutrients, ions) and micropollutants (pharmaceuticals, surfactants, metals), biological and ecotoxicity indicators in hospital and urban wastewater, in treated effluent and sludge from wastewater treatment plant, and in surface and groundwater. *Data in Brief*. 2022. Vol. 40. Article 107726.
14. Bhardwaj G., Abdulkadhim M., Joshi K. et al. Exposure pathways, systemic distribution, and health implications of micro- and nanoplastics in humans. *Appl. Sci.* 2025. Vol. 15, N 16. Article 8813.
15. Bryant J.A., Clemente T.M., Viviani D.A. et al. Diversity and activity of communities inhabiting plastic debris in the north pacific gyre. *MSystems*. 2016. Vol. 1, N 3.
16. Cecchin M., Benfatto S., Griggio F. et al. Acclimation strategies of the green alga *Chlorella vulgaris* to different light regimes revealed by physiologic and comparative proteomic analyses. *J. Experiment. Botany*. 2023. Vol. 74, N 15. P. 4540—4558.
17. Cheng Y., Wang J., Quan L. et al. Construction of microalgae-bacteria consortium to remove typical Neonicotinoids Imidacloprid and Thiacloprid from municipal wastewater: difference of algae performance, removal effect and product toxicity. *Biochem. Engineer. J.* 2022. Vol. 187. Article 108634.
18. Chia W.Y., Tang D.Y.Y., Khoo K.S. et al. Nature's fight against plastic pollution: Algae for plastic biodegradation and bioplastics production. *Environ. Sci. & Ecotechnol.* 2020. Vol. 4. Article 100065.
19. Danovaro R., Coccozza di Montanara A., Corinaldesi C. et al. Bioaccumulation and biomagnification of heavy metals in marine micro-predators. *Communications Biology*. 2023. Vol. 6. Article 1206.
20. Debroas D., Mone A., Ter Halle A. Plastics in the North Atlantic garbage patch: a boat-microbe for hitchhikers and plastic degraders. *Sci. Total Environ.* 2017. Vol. 599—600. P. 1222—1232.
21. Devarajan G., Ilango S., Vetrivel A., Nithya T.G. Systematic review on role of microorganisms in bioremediation. *Sustainable Environmental Remediation: Avenues in Nano and Biotechnology*. Cham: Springer, 2025. P. 479—499. (Environmental Science and Engineering).
22. Dussud C., Meistertzheim A.-L., Conan P. et al. Evidence of niche partitioning among bacteria living on plastics, organic particles and surrounding seawaters. *Environ. Pollut.* 2018. Vol. 236. P. 807—816.

23. Escudero A., Hunter C., Roberts J. et al. Pharmaceuticals removal and nutrient recovery from wastewaters by *Chlamydomonas acidophila*. *Biochem. Engineer. J.* 2020. Vol. 156. Article 107517.
24. Ferrando L., Matamoros V. Attenuation of nitrates, antibiotics and pesticides from groundwater using immobilised microalgae-based systems. *Sci. Total Environ.* 2020. Vol. 703. Article 134740.
25. Frascaroli G., Hunter C., Roberts J. et al. Antibiotic removal by three promising microalgae strains: biotic, abiotic routes, and response mechanisms. *Water, Air & Soil Pollution.* 2024. Vol. 235. Article 600.
26. Gatidou G., Anastopoulou P., Aloupi M. et al. Growth inhibition and fate of benzotriazoles in *Chlorella sorokiniana* cultures. *Sci. Total Environ.* 2019. Vol. 663. P. 580—586.
27. Gökçe D., Şeftalicioğlu M.D., Erden B.A., Köytepe S. Chronic and acute water-soluble microplastics uptake and effects on growth and reproduction of daphnia magna. *Water, Air & Soil Pollution.* 2022. Vol. 233. Article 434.
28. Grandclément C., Seyssiecq I., Piram A. et al. From the conventional biological wastewater treatment to hybrid processes, the evaluation of organic micropollutant removal: a review. *Water Research.* 2017. Vol. 111. P. 297—317.
29. Hadiyanto H., Khoironi A., Dianratri I. et al. Microplastic removal in aquatic systems using extracellular polymeric substances (EPS) of microalgae. *Sustainable Environment.* 2025. Vol. 11. N 1.
30. Hirooka T., Nagase H., Uchida K. et al. Biodegradation of bisphenol A and disappearance of its estrogenic activity by the green alga *Chlorella fusca* var. *vacuolata*. *Environ. Toxicol. & Chem.* 2005. Vol. 24, N 8. P. 1896—1901.
31. Ji M.-K., Kabra A.N., Choi J. et al. Biodegradation of bisphenol A by the freshwater microalgae *Chlamydomonas mexicana* and *Chlorella vulgaris*. *Ecol. Engineer.* 2014. Vol. 73. P. 260—269.
32. Kaur S., Kaur S., Thakur B., Narwat N. Microalgae-based bioremediation of emerging contaminants: techniques, recent developments, and future perspectives. *Archives Microbiol.* 2026. Vol. 208. Article 29.
33. Kumari M., Ghosh P., Swati W., Thakur I.S. Development of artificial consortia of microalgae and bacteria for efficient biodegradation and detoxification of lindane. *Bioresour. Technology Reports.* 2020. Vol. 10. Article 100415.
34. Liu R., Li S., Tu Y. et al. Capabilities and mechanisms of microalgae on removing micropollutants from wastewater: a review. *J. Environ. Management.* 2021. Vol. 285. Article 112149.
35. Matamoros V., Uggetti E., Garcia J., Bayona J.M. Assessment of the mechanisms involved in the removal of emerging contaminants by microalgae from wastewater: a laboratory scale study. *J. Hazard. Materials.* 2016. Vol. 301. P. 197—205.
36. Moog D., Schmitt J., Senger J. et al. Using a marine microalga as a chassis for polyethylene terephthalate (PET) degradation. *Microbial Cell Factories.* 2019. Vol. 18. Article 171.
37. Muthukrishnan T., Al Khaburi M., Abed R.M.M. Fouling microbial communities on plastics compared with wood and steel: are they substrate- or location-specific? *Microbial Ecology.* 2019. Vol. 78, N 2. P. 361—374.
38. Prajapati A., Vaidya A.N., Kumar A.R. Microplastic properties and their interaction with hydrophobic organic contaminants: a review. *Environ. Sci. & Pollut. Res.* 2022. Vol. 29. P. 49490—49512.
39. Priya A.K., Jalil A.A., Dutta K. et al. Algal degradation of microplastic from the environment: mechanism, challenges, and future prospects. *Algal Research.* 2022. Vol. 67. Article 102848.
40. Rambaldo L., Avila H., Escola Casas M. et al. Assessment of a novel microalgae-cork based technology for removing antibiotics, pesticides and nitrates from groundwater. *Chemosphere.* 2022. Vol. 301. Article 134777.

41. Randhavane Shrikant B., Madaan S. Cultivation and potential application of microalgae in treatment of Pesticide Manufacturing Effluent. *Materials Today: Proceed.* 2021. Vol. 43, Part 2. P. 1944-1948
42. Rogowska J., Cieszynska-Semenowicz M., Ratajczyk W. et al. Micropollutants in treated wastewater. *Ambio.* 2020. Vol. 49, N 2. P. 487—503.
43. Sarmah P., Rout J. Efficient biodegradation of low-density polyethylene by cyanobacteria isolated from submerged polyethylene surface in domestic sewage water. *Environ. Sci. & Pollut. Res.* 2018. Vol. 25, N 33. P. 33508—33520.
44. Sheng Y., Benmati M., Guendouzi S. et al. Latest eco-friendly approaches for pesticides decontamination using microorganisms and consortia microalgae: a comprehensive insights, challenges, and perspectives. *Chemosphere.* 2022. Vol. 303. Article 136183.
45. Škufca D., Kovačič A., Prosenč F. et al. Phycoremediation of municipal wastewater: removal of nutrients and contaminants of emerging concern. *Sci. Total Environ.* 2021. Vol. 782. Article 146949.
46. Springer Collection Pollution, Bioremediation and the Environment: thematic collection of scientific articles. Springer Link. URL: <https://link.springer.com/collections/jebjdiccdf> (дата звернення: 14.10.2025);
47. Tian Y., Zou J., Feng L. et al. *Chlorella vulgaris* enhance the photodegradation of chlortetracycline in aqueous solution via extracellular organic matters (EOMs): Role of triplet state EOMs. *Water Research.* 2019. Vol. 149. P. 35—41.
48. Wang Q., Liu W., Li X. et al. Carbamazepine toxicity and its co-metabolic removal by the cyanobacteria *Spirulina platensis*. *Sci. Total Environ.* 2020. Vol. 706. Article 135686.
49. Wilt A., Butkovskiy A., Tuantet K. et al. Micropollutant removal in an algal treatment system fed with source separated wastewater streams. *Journal of Hazardous Materials.* 2016. Vol. 304. P. 84—92.
50. Wu H., Huo Y., Qi F. et al. Biochar-supported microbial systems: a strategy for remediation of persistent organic pollutants. *Biochar.* 2025. Vol. 7. Article 113.
51. Xiong Q., Liu Y.-S., Hu L.-X. et al. Co-metabolism of sulfamethoxazole by a freshwater microalga *Chlorella pyrenoidosa*. *Water Research.* 2020. Vol. 175. Article 115656.
52. Yan N., Fan C., Chen Y., Hu Z. The potential for microalgae as bioreactors to produce pharmaceuticals. *Intern. J. Molecular Sci.* 2016. Vol. 17, N 6. Article 962.

Надійшла 30.07.2025

H.V. Chvaliuk, graduate student,
Ternopil Volodymyr Hnatiuk National Pedagogical University,
M. Kryvonosa str., 2, Ternopil, 46011, Ukraine
e-mail: 0986372888g@gmail.com
ORCID 0000-0003-4146-0815
V.V. Hrubinko, Dr. Sci. (Biol.), Prof.,
Ternopil Volodymyr Hnatiuk National Pedagogical University,
M. Kryvonosa str., 2, Ternopil, 46011, Ukraine
e-mail: v.grubinko@gmail.com
ORCID 0000-0002-4057-9374

BIOTECHNOLOGICAL MECHANISMS OF WATER PURIFICATION USING
MICROALGAE: AN ECOLOGICAL ALTERNATIVE TO CONVENTIONAL
TECHNOLOGIES AND PROSPECTS FOR APPLICATION (A REVIEW)

The article explores biotechnological aspects of microalgae application in the treatment of aquatic resources contaminated with micropollutants, including pharmaceuticals, pesticides, heavy metals, microplastics. The study confirms the high efficiency of microalgae — bacteria consortia capable of executing complex metabolic pathways such as enzymatic degradation, photolysis, and bioaccumulation. Genetically modified *Chlamydomonas reinhardtii* expressing the hydrolytic enzyme PETase demonstrates promising potential for polyethylene terephthalate (PET) biodegradation. Cell immobilization in matrices,

along with optimization of hydraulic retention time and illumination, are identified as key factors for enhancing purification efficiency. The findings may serve as a foundation for developing environmentally safe, energy-efficient, and adaptable water treatment systems. These results indicate the high selectivity of microalgae toward various types of micropollutants and highlight their potential for use in wastewater treatment systems.

Key words: *microalgae, natural water body remediation, biotechnological aspects, biodegradation, hydrolytic enzyme, eutrophication, micropollutants.*

ЕКОЛОГІЧНА ФІЗІОЛОГІЯ І БІОХІМІЯ ВОДНИХ ТВАРИН

УДК 597.551.2:577.1/5:539.1

О.С. ПОТРОХОВ, д. б. н., ст. наук. співроб., завідувач відділу,
Інститут гідробіології НАН України,
просп. Володимира Івасюка, 12, Київ, 04210, Україна
e-mail: apotrokhov@gmail.com
ORCID 0000-0002-8274-6898

Д.І. ГУДКОВ, д. б. н., проф., чл.-кор. НАН України, завідувач відділу,
Інститут гідробіології НАН України,
просп. Володимира Івасюка, 12, Київ, 04210, Україна
e-mail: digudkov@gmail.com
ORCID 0000-0002-5304-7414

Ю.М. ХУДІЯШ, к. б. н., ст. наук. співроб.,
Інститут гідробіології НАН України,
просп. Володимира Івасюка, 12, Київ, 04210, Україна
e-mail: yurahud@ukr.net,
ORCID 0000-0002-8588-0371

В.В. БЕЛЯЄВ, к. б. н., ст. наук. співроб., ст. наук. співроб.,
Інститут гідробіології НАН України,
просп. Володимира Івасюка, 12, Київ, 04210, Україна
e-mail: belyaev-vv@ukr.net
ORCID 0000-0003-4465-7816

Л.В. ФЕДОРЕНКО, к. б. н., ст. наук. співроб.,
Інститут гідробіології НАН України,
просп. Володимира Івасюка, 12, Київ, 04210, Україна
e-mail: fedorenko.l@nas.gov.ua,
ORCID 0000-0002-7241-0282

ФІЗІОЛОГО-БІОХІМІЧНІ ПОКАЗНИКИ РИБ У ВОДОЙМАХ ЧОРНОБИЛЬСЬКОЇ ЗОНИ ВІДЧУЖЕННЯ¹

*Досліджено окремі фізіологічні та біохімічні показники краснопірки (*Scardinius erythrophthalmus* Rudd.) та окуня (*Perca fluviatilis* L.) з водойм Чорнобильської зони відчуження (ЧЗВ) у діапазоні потужності поглиненої дози радіаційного опромінення 5,1—18,7 мкГр/год. Встановлено, що риби ЧЗВ характеризувалися вищою вгдованістю та підвищеним індексом печінки порівняно з контролем (0,06 мкГр/год), що свідчить про активацію компенсаторних механізмів, спрямованих на зменшення не-*

¹Роботу виконано за підтримки Національного фонду досліджень України (проект № 2023.03/0156), Національної академії наук України, а також у співробітництві з Державним спеціалізованим підприємством «Екоцентр» ДАЗВ України.

Ц и т у в а н н я: Потрохов О.С., Гудков Д.І., Худіяш Ю.М., Беляєв В.В., Федоренко Л.В. Фізіолого-біохімічні показники риб у водоймах Чорнобильської зони відчуження. *Гідробіол. журн.* 2026. Т. 62, № 2. С. 91—104.

гативного впливу середовища. Підтвердженням цього є знижений вміст РНК і зменшене співвідношення РНК/ДНК у зябрах риб ЧЗВ, що відображає пригнічення біосинтетичних процесів у тканинах, насамперед синтезу білків. У печінці риб із водойм ЧЗВ виявлено підвищений вміст дієнових кон'югатів і малонового діальдегіду — продуктів перекисного окиснення ліпідів, зокрема поліненасичених жирних кислот, які є маркерами ушкодження клітинних мембран внаслідок дії вільних радикалів і свідчать про розвиток окислювального стресу, що може призводити до патологічних процесів в організмі.

Ключові слова: іонізуюче випромінювання, риби, потужність поглиненої дози, антиоксидантна активність, перекисне окиснення ліпідів, ДНК, РНК, малоновий діальдегід, дієнові кон'югати.

Серед численних антропогенних чинників, що мають значний негативний вплив на представників водних екосистем, зокрема на популяції риб, виділяють радіонуклідне забруднення і пов'язане з ним радіаційне опромінення живих організмів. Проблема впливу іонізуючого випромінювання на біоту набуває особливої гостроти у випадках виникнення позаштатних ситуацій на підприємствах ядерного паливного циклу, серед яких аварія на Чорнобильській АЕС (ЧАЕС) стала наймасштабнішою в історії атомної індустрії [4, 13, 17, 29]. Внаслідок атмосферного і водного переносу радіоактивних речовин величезні за площею водозбори і акваторії, зокрема Чорнобильської зони відчуження (ЧЗВ), зазнали інтенсивного радіонуклідного забруднення [4, 5, 10].

Тривалоіснуючі штучні радіонукліди, зокрема ^{90}Sr і ^{137}Cs , завдяки яким формується доза опромінення біоти у ЧЗВ на сучасному етапі, будучи хімічними аналогами важливих біогенних елементів, при надходженні до водойм здатні накопичуватись у тканинах риб до радіаційно-небезпечних рівнів [11, 18, 23, 24, 33, 34]. Різні види риб в межах однієї водойми отримують, як правило, різну загальну потужність поглиненої дози (ППД) іонізуючого випромінювання, яка складається із зовнішньої та внутрішньої дози. Величина зовнішнього опромінення риб залежить від рівнів радіонуклідного забруднення екологічних зон водойми, в яких перебуває той чи інший вид (від води, донних відкладів, рослин тощо) [22, 31], а доза внутрішнього — переважно від ефективності засвоювання радіонуклідів з води та об'єктів живлення [14, 25, 30, 46].

Проблема вивчення механізмів адаптації живих організмів до хронічної дії малих доз іонізуючого випромінювання не втрачає своєї актуальності. Загальновідомо, що серед різних груп гідробіонтів саме представники іхтіофауни є найбільш чутливими до впливу радіаційного чинника, за дії якого організм риб зазнає певних змін, як на фізіологічному, так і на біохімічному рівні [14, 15, 26, 39, 41, 42]. Так внаслідок опромінення відбувається накопичення в клітинах і тканинах продуктів радіолізу води, речовин хіноїдної природи і кінцевих продуктів окиснення ліпідів (альдегіди, кетони та ін.). Наявність цих сполук, яким притаманна висока біологічна активність, може призводити до значного впливу на метаболізм в цілому [35]. Прикладом цього є порушення структурності нуклеїнових кислот та ферментативної активності, що є наслідком безпосе-

реднього впливу радіотоксикантів і метаболітів, що утворюються внаслідок радіаційного опромінення.

Одним з критеріїв оцінки наслідків опромінення може бути вміст проміжних продуктів перекисного окиснення ліпідів (ПОЛ) — гідроперекисів ліпідів, дієнових кон'югатів або кінцевого продукту — малонового діальдегіду, оскільки зміни їхньої концентрації є тест-показником для оцінки радіаційного навантаження на риб. В нормі у тварин існує рівновага прооксидантних і антиоксидантних процесів. Внаслідок цього перекисне окиснення протікає на визначеному стаціонарному рівні [36]. Утворення надлишкової кількості перекисних продуктів, що має місце при розвитку патології, призводить до порушення структурної та функціональної організації клітинних мембран, зміни їхньої проникності та іонного балансу в клітинах, роз'єднання окисного фосфорилування, окиснення тільних груп білків і дезактивації ферментів. Активація ПОЛ може розглядатися як компонент неспецифічної реакції організму на екстремальні впливи, тобто як одна з ланок стрес-реакції [45]. Активність протікання ПОЛ і антиоксидантна активність (АОА), а також співвідношення цих різноспрямованих процесів можуть бути інтегральними показниками стану організму.

Також одним із способів визначення адаптаційних можливостей риб до тривалого радіонуклідного забруднення є аналіз вмісту нуклеїнових кислот, як показника інтенсивності проходження метаболічних процесів. Оскільки відомо, що кількість ДНК на клітину в тканинах риб стабільна, то зміна її вмісту відображає темпи росту риб, а кількість РНК характеризує активність біосинтетичних процесів, тобто активність їхнього метаболізму [3, 8, 9].

Метою роботи були попередні фізіолого-біохімічні дослідження деяких, найбільш типових для водойм Полісся, представників іхтіофауни для з'ясування адаптаційних процесів, які відбуваються в організмі риб в умовах тривалого радіаційного навантаження порівняно невисокими дозами іонізуючого випромінювання у водоймах ЧЗВ.

Матеріал і методика досліджень

Дослідження фізіолого-біохімічного стану риб проводили на тканинах зябер і печінки. Іхтіологічний матеріал відбирали у серпні 2024 р. з різних водних об'єктів ЧЗВ — Янівського затону (відокремленого після аварії на ЧАЕС від р. Прип'яті наливною дамбою), а також із залишкових озер колишньої акваторії водойми-охолоджувача (ВО) ЧАЕС, які утворилися після зниження рівня води — північно-західної та північно-східної частин (ПЗЧ та ПСЧ). Контрольною водоймою було обрано Середнє Білоцерківське водосховище (р. Рось), яке характеризується задовільним гідрохімічним режимом.

Біологічними об'єктами досліджень були риби, які відрізнялись екологічною нішею та спектром живлення. Серед «мирних» видів досліджували краснопірку звичайну (*Scardinius erythrophthalmus* Rudd.), яка тримається переважно у середніх шарах водної товщі та є всеїдною — живи-

ться водними рослинами, зокрема нитчастими водоростями, ікромю молюсків та інших видів риб, різноманітними безхребетними. Інший досліджуваний вид — окунь звичайний (*Perca fluviatilis* L.), який є хижаком та тримається переважно у середніх і придонних шарах водної товщі.

Використані в роботі величини ППД іонізуючого випромінювання для досліджуваних видів риб були розраховані із залученням програмного забезпечення ERICA Assessment Tool 1.0 і 2.0 [21] і наведені у мкГр/год, згідно публікацій [30, 31, 32]. Діапазони усереднених величин ППД у різних водоймах ЧЗВ становили для краснопірки 5,1—16,5, для окуня — 7,8—18,7 мкГр/год. Для риб контрольної водойми ППД зареєстровано на рівні 0,06 мкГр/год.

Морфологічні показники риб, зокрема індекси різних органів, досліджували загальноприйнятими методами [16], визначаючи відношення маси органів до маси тіла риби. Вгодованість за Фультоном розраховували згідно [7].

Вміст РНК і ДНК та їх співвідношення аналізували у зябрових пелюстках, як найбільш функціональній тканині риб, безпосередньо контактуючій з оточуючим середовищем. Вміст ДНК встановлювали за допомогою дифеніламіну, а саме — кольорової реакції на вуглеводний компонент нуклеотиду [19]. Кількість РНК визначали орсиновим методом [40].

Рівень перекисного окиснення ліпідів визначали за стандартною методикою, заснованою на реагуванні малонового діальдегіду (МДА) з тіобарбітуровою кислотою з утворенням кольорового триметинового комплексу [12]. АОА встановлювали за методом деструкції дезоксирибози [20]. Вміст дієнових кон'югатів визначали згідно [12].

Статистичну обробку даних здійснювали з використанням програм Statistica 10 та Excel пакету Microsoft Office. Достовірність між досліджуваними групами оцінювали за допомогою *t*-критерію Стьюдента за рівня ймовірності $p < 0,05$.

Результати досліджень та їх обговорення

Отримані результати досліджень свідчать про певні відмінності між фізіологічними показниками риб з радіаційно-забруднених і контрольних водойм. Так, індекс печінки у краснопірки з водойм ЧЗВ був вищим на 15,5—71,1 %, ніж у риб у контролі. При цьому вгодованість краснопірки у досліджених водоймах майже не відрізнялась (табл. 1).

У окуня, на відміну від краснопірки, фізіологічні показники були вищими від контролю в обох випадках. Так, індекс печінки і вгодованість риб з водойм із підвищеними рівнями ППД були вищими відповідно на 22,9—217,6 % та 15,4—54,3 % порівняно до контролю.

Підвищений індекс печінки у риб з водойм ЧЗВ, вочевидь, пов'язаний з посиленням компенсаторних процесів задля зниження негативно-го впливу середовища. Проте не слід відкидати припущення, що збільшення цих фізіологічних показників у риб з водойм, забруднених радіонуклідами, може свідчити про зниження активності перебігу мета-

Таблиця 1

Фізіологічні показники риб з водойм ЧЗВ ($M \pm t$, $n = 5-6$)

Показники	ПСЧ ВО		ПЗЧ ВО		Янівський затон		Контроль	
	<i>M</i>	<i>t</i>	<i>M</i>	<i>t</i>	<i>M</i>	<i>t</i>	<i>M</i>	<i>t</i>
Краснопірка								
Індекс печінки, %	0,52	0,08	0,55	0,07	0,77*	0,07	0,45	0,04
Вгодваність, %	2,21	0,18	2,25	0,04	2,47	0,29	2,33	0,21
Окунь								
Індекс печінки, %	1,27*	0,27	0,91	0,19	2,35*	0,20	0,74	0,10
Вгодваність, %	2,17*	0,12	1,87	0,14	2,50*	0,72	1,62	0,11

Примітка. * $p < 0,05$.

болічних процесів, як один із засобів адаптації до тривалого негативного впливу.

Для підтвердження цих припущень були проведені дослідження низки біохімічних показників. Зокрема, одним із способів визначення адаптаційних можливостей риб до несприятливих екологічних чинників та активності перебігу процесів метаболізму є встановлення вмісту нуклеїнових кислот у тканинах риб.

Результати досліджень показали, що вміст ДНК в зябрових тканинах риб з водойм, забруднених радіонуклідами, істотно відрізнявся від показників контрольних особин. Так, у краснопірки і окуня з водойм ЧЗВ кількість ДНК у тканинах була в середньому вищою, відповідно на 69,8 і 47,5 %, порівняно до контролю (рис. 1).

Інтенсивність поділу клітин у тканинах риб, що зазнали підвищених рівнів опромінення, зростає порівняно з контрольною групою.

Кількість ДНК на клітину є стабільною величиною, тому зростання її вмісту у зябрах риб свідчить про те, що клітини зябрового апарату є меншими за розміром порівняно до контролю. Таким чином, зміна вмісту ДНК у тканинах відображає темпи росту риб. Однак збільшений вміст ДНК в тканинах риб із забруднених радіонуклідами водойм пов'язаний з дещо іншими причинами. Показники вмісту РНК в тканинах зябер краснопірки і окуня з водойм ЧЗВ, на відміну від ДНК, були, навпаки, відповідно на 23,1 і 47,2 %, меншими ніж у контролі (рис. 2).

Відомо, що всі білки в організмі тварин перебувають у стані постійного оновлення, синтезуючись з амінокислот, які надходять з їжею. Цей процес забезпечує підтримку життєдіяльності, зростання та відновлення клітин, що робить білки динамічною системою, а не статичними структурами. При цьому, розмір амінокислотного пулу залежить від балансу між синтезом і деградацією білків. Одним з показників інтенсивності білкового обміну є кількість РНК у тканинах, що характеризує активність процесів біосинтезу у риб, а саме активність їхнього анаболізму. Відповідно,

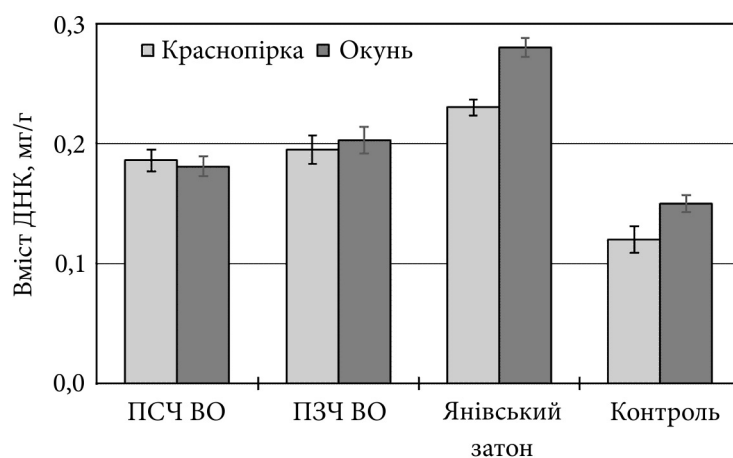


Рис. 1. Вміст ДНК у зябрах риб з водойм ЧЗВ. Тут і на рис. 2—6: $M \pm m$, $n = 5-6$

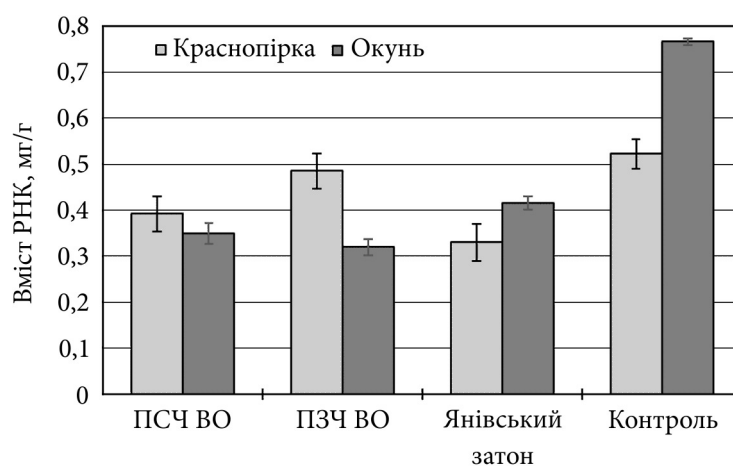


Рис. 2. Вміст РНК у зябрах риб з водойм ЧЗВ

зростання активності цих процесів впливає на загальні розміри клітин внаслідок накопичення сполук білкової природи та продуктів їх метаболізму. Під час цих процесів може зростати частка води в клітині, як один із засобів стабілізації внутрішнього стану клітини [28], що також буде впливати на їх розмір. Отже, у тканинах риб з дослідних груп спостерігається зниження рівня метаболізму порівняно з контрольною групою.

Підтвердженням такого припущення є розраховані співвідношення РНК/ДНК в зябрових пелюстках окуня і краснопірки. Цей коефіцієнт відображає дію неспецифічного стресу на організм і пов'язаний зі змінами екологічних чинників навколишнього середовища. Загалом співвідношення РНК/ДНК надає можливість встановити потенціал біосинте-

тичних процесів у клітині, оскільки вміст ДНК на клітину залишається відносно постійним, а кількість РНК залежить від рівня метаболізму в організмі. Отже, цей коефіцієнт відображає рівень білкового обміну, а саме потенціал синтезу білка у клітині.

За результатами наших досліджень було встановлено, що співвідношення РНК/ДНК в тканинах риб контрольної водойми було вищим в середньому на 53,8 і 67,2 %, ніж у риб, які зазнають підвищених рівнів ППД (рис. 3). Це є підтвердженням того, що біосинтетичні процеси в організмі краснопірки і окуня з контрольних водойм проходять значно інтенсивніше, ніж у риб із водойм, які зазнали радіонуклідного забруднення.

З огляду на отримані результати досліджень постає питання: чому тривалий вплив підвищених рівнів опромінення у риб призводить до зниження інтенсивності метаболічних процесів? Загальновідомо, що зміна параметрів зовнішнього середовища чи безпосередня дія токсикантів викликають зростання активності метаболізму в цілому та є одним із головних засобів протидії негативним чинникам [38, 43]. Також відомо, що іонізуюче випромінювання викликає зростання кількості активних форм кисню та призводить до підвищення вмісту продуктів перекисного окиснення ліпідів. Одними з таких продуктів є дієнові кон'югати і малоновий діальдегід. Ці сполуки утворюються в результаті окисного стресу, зокрема перекисного окиснення ліпідів, і є важливим біохімічним маркером пошкодження клітинних мембран та накопичення вільних радикалів в організмі [27, 37]. У разі надмірного накопичення продуктів перекисного окиснення ліпідів в організмі розвивається синдром ліпідної пероксидації, який включає такі патологічні компоненти як пошкодження мембранних ліпідів, ліпопротеїдів, а також у відповідь на ці прояви зміни активності ферментів антиоксидантної системи [1].

За результатами досліджень було встановлено, що вміст дієнових кон'югатів у печінці риб із забруднених радіонуклідами водойм збільшу-

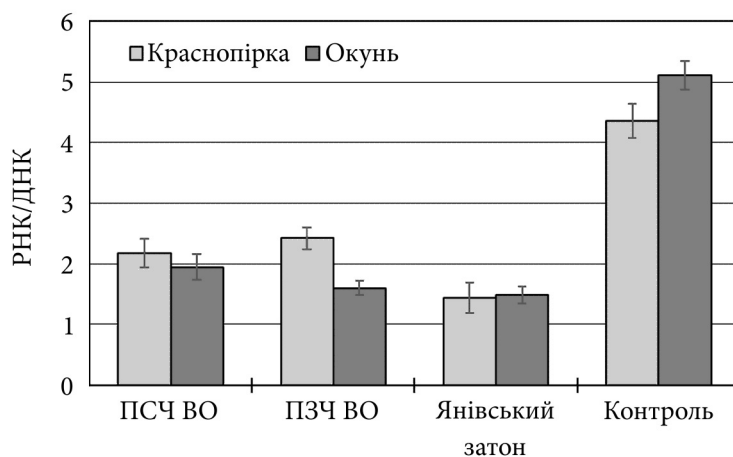


Рис. 3. Співвідношення РНК/ДНК у зябрах риб з водойм ЧЗВ

вався в середньому в 1,9 раза як у краснопірки, так і в окуня порівняно до контролю (рис. 4).

Така сама закономірність спостерігається щодо зміни вмісту МДА в тканинах печінки риб з водою ЧЗВ порівняно до контролю. Так, у дослідних риб вміст цього продукту ПОЛ значно перевищував контрольні величини, особливо для окуня (рис. 5).

Ймовірно, високі рівні дієнових кон'югатів і МДА впливають на активність ферментів, що відповідають за біосинтез, а це призводить до зниження інтенсивності синтезу білкових речовин в організмі риб.

Зазвичай такі процеси мали б призвести до істотних порушень перебігу метаболізму в цілому, а в подальшому — до можливої загибелі організму. Проте слід зауважити, що зміни інтенсивності проходження метаболічних процесів можуть бути однією з ключових ланок адаптації риб до тривалого підвищеного рівня радіаційного опромінення.

Відомо, що будь-яке порушення балансу внутрішнього середовища організму, тобто його гомеостазу, має ознаки розвитку стресу [44]. Тривала дія стресу може мати негативні наслідки, якщо не задіюється низка неспецифічних фізіологічних і біохімічних реакцій для відновлення гомеостазу, які запобігають загальному виснаженню організму і його загибелі.

Отже, щоб запобігти виснаженню організму риб, діють дві конкуруючі системи. Одна з них мобілізує енергетичні ресурси для підтримання життєдіяльності, а інша обмежує відповідь організму, щоб не допустити надмірної витрати цих ресурсів.

В основному зміна швидкості біохімічних процесів в організмі регулюється активністю ферментів, а саме їхньою каталітичною активністю, що, як правило, залежить від кількості накопичення проміжних продуктів метаболізму без подальшого їхнього перетворення чи використання. Ці сполуки внаслідок своєї біологічної активності виступають в ролі інгібіторів ферментативних реакцій.

Можна припустити, що зростання вмісту дієнових кон'югатів та МДА у тканинах риб з водою ЧЗВ, з одного боку, не є критичним для нормального проходження процесів метаболізму, оскільки риби протягом тривалого часу продовжують існувати в умовах підвищеного радіаційного навантаження. З іншого боку, зростання присутності цих метаболітів у тканинах можливо супроводжується зниженням каталітичної активності ферментів, які запобігають ймовірності розвитку енергетичного колапсу загального метаболізму.

Доказом таких припущень є зміна антиоксидантної активності в тканинах печінки риб. Причому необхідно мати на увазі, що антиоксидантна активність у тканинах знаходиться у зворотній залежності з вмістом МДА у субстратному середовищі, де відбуваються ферментативні реакції. Так, у тканинах печінки краснопірки та окуня з досліджених водою ЧЗВ активність антиоксидантної системи в середньому збільшувалась відповідно на 31 та 7 % порівняно до контролю (рис. 6). Цей механізм дозволяє нейтралізувати вільні радикали, які ініціюють процес ПОЛ, тим са-

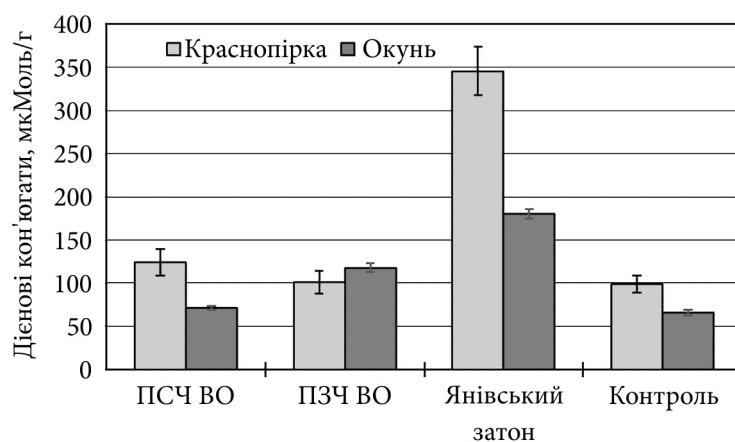


Рис. 4. Вміст дієнових кон'югатів у печінці риб з водойм ЧЗВ

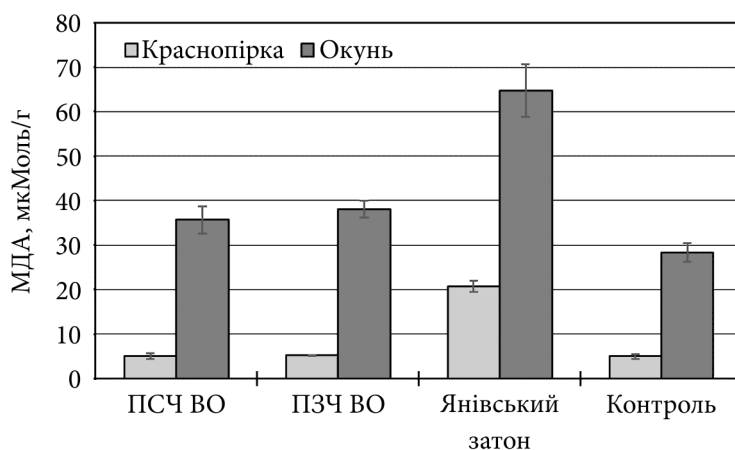


Рис. 5. Вміст МДА в печінці риб з водойм ЧЗВ

мим запобігаючи утворенню надлишкового МДА та захищаючи клітини від пошкодження.

Відомо, що антиоксидантна система захисту організму контролює і гальмує всі етапи вільнорадикальних реакцій, починаючи від їх ініціації і закінчуючи утворенням гідроперекисів та МДА. Вона протидіє шкідливому ефекту вільних радикалів, які безперервно утворюються в організмі, і представлена неферментними і ферментними компонентами [6]. Разом з тим, наявна антиоксидантна активність була недостатньою для зниження вмісту продуктів ПОЛ в тканинах риб, хоча надмірне утворення продуктів пероксидації ліпідів не призвело до значного погіршення фізіологічного стану риб [2].

Отже, за негативної дії іонізуючого випромінювання активність антиоксидантної системи залежить від загального накопичення пулу про-

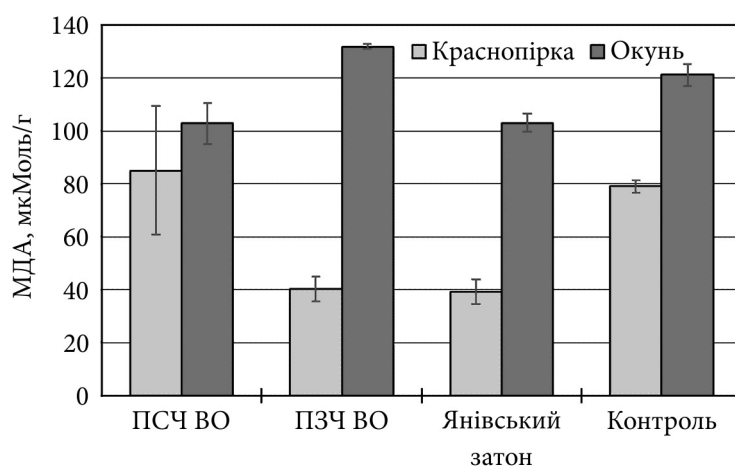


Рис. 6. Антиоксидантна активність в печінці риб з водою ЧЗВ

дуктів метаболізму ПОЛ. Значне його зростання в тканинах призводить до зниження каталітичної реакції ферментів антиоксидантної системи, а також до пригнічення інших процесів біосинтезу.

Висновки

У віддалений після аварії на Чорнобильській АЕС період та вперше для водних екосистем ЧЗВ проведено попередні дослідження окремих фізіолого-біохімічних показників риб, що перебувають у діапазоні поточної потужності поглиненої дози іонізуючого випромінювання 5,1—18,7 мкГр/год.

Встановлено, що риби ЧЗВ характеризувалися вищою вгдованістю та збільшеним індексом печінки порівняно з контролем (0,06 мкГр/год), що може свідчити про зниження метаболічної активності, зокрема зменшення використання енергетичних субстратів, а також про активацію компенсаторних механізмів, спрямованих на зниження негативного впливу середовища на організм.

Підтвердженням такого припущення слугує знижений вміст РНК і зменшення співвідношення РНК/ДНК у зябрових тканинах риб із водою ЧЗВ порівняно з контролем, що відображає пригнічення біосинтетичних процесів у тканинах, насамперед синтезу білків.

Причиною таких порушень є зростання в тканинах риб загального пулу дієнових кон'югатів і малонового діальдегіду — сполук, що утворюються під час ПОЛ, зокрема поліненасичених жирних кислот, і є індикаторами пошкодження клітинних мембран внаслідок дії вільних радикалів, а також однією з ознак окисного стресу, який може призводити до патологічних процесів в організмі.

Зареєстровані наслідки тривалого впливу іонізуючого випромінювання у дослідженому діапазоні ППД для представників іхтіофауни не є критичними щодо підтримання загального метаболізму, оскільки попу-

ляції риб (зокрема, краснопірки та окуня) впродовж тривалого часу зберігають життєздатність і спроможність до відтворення. Виявлені зміни у фізіолого-біохімічному стані можна розглядати як прояви адаптаційних механізмів до негативних умов середовища. Зниження каталітичної активності ферментів і, відповідно, загальної інтенсивності метаболізму сприяє зменшенню енергетичних витрат, що запобігає виснаженню та загибелі організму.

Список використаної літератури

1. Барабой В.А., Сутковой Д.А. Окислительно-антиоксидантный гомеостаз в норме и при патологии. Киев: Чернобыльинтеринформ. 1997. Ч. I. 202 с.
2. Гринюк І.І., Прилуцька С.В., Гребіник С.М. та ін. Показники активності антиоксидантної системи у нормальних і трансформованих клітинах. *Досягнення біології та медицини*. 2011. № 2(18). С. 31—35
3. Зиньковский О.Г., Потрохов А.С. Нуклеазная активность некоторых тканей рыб в зависимости от токсикологической ситуации окружающей среды. *Вестник экологии*. 1996. № 1—2. С. 176—181.
4. Израэль Ю.А., Петров В.Н., Авдюшин С.И. и др. Радиоактивное загрязнение природных сред в зоне аварии на Чернобыльской АЭС. *Метеорология и гидрология*. 1987. № 2. С. 5—18.
5. Кузьменко М.І., Романенко В.Д., Деревець В.В. та ін. Радіонукліди у водних екосистемах України. Вплив радіонуклідного забруднення на гідробіоти зони відчуження. Київ: Чернобыльинтеринформ, 2001. 318 с.
6. Любович О.Є., Кліщ І.М. Особливості змін антиоксидантної системи в динаміці іммобілізаційного стресу на тлі гіпотиреозу. *Вісн. наук. досліджень*. 2018. № 4. С. 175—179.
7. Методика морфо-физиологических и биохимических исследований рыб. Москва: ВНИРО, 1972. 118 с.
8. Потрохов А.С., Волкова Е.Н., Беляев В.В., Зиньковский О.Г. Влияние перорального введения ¹³⁷Cs на ростовые и физиолого-биохимические показатели двухлеток карпа. *Зб. наук. праць Інституту ядерних досліджень*. 2003. Т. 2, № 10. С. 109—116,
9. Потрохов А.С., Зиньковский О.Г. Изменение ряда показателей обмена нуклеиновых кислот в тканях некоторых видов рыб в зависимости от уровня антропогенной нагрузки, среды их обитания (на примере Каховского водохранилища). *Проблемы рационального использования биоресурсов водохранилищ*, Материалы Международ. науч. конф. 6—8 сент. 1995 г., Киев. Киев, 1995. С. 56—59
10. Романенко В.Д., Кузьменко М.И., Евтушенко Н.Ю. и др. Радиоактивное и химическое загрязнение Днепра и его водохранилищ после аварии на Чернобыльской АЭС. Киев: Наук. думка, 1992. 194 с.
11. Рябов И.Н. Радиоэкология рыб водоемов в зоне влияния аварии на Чернобыльской АЭС. Москва: Тов-во науч. изд. КМК, 2004. 416 с.
12. Стальная И.Д. Метод определения диеновой конъюгации ненасыщенных высших жирных кислот. *Современные методы в биохимии*. Москва: Медицина, 1977. С. 66—68.
13. Чернобыльская катастрофа / Под ред. В.Г. Барьяхтара. Киев: Наук. думка, 1995. 560 с.
14. Шеханова И.А. Радиоэкология рыб. Москва: Высш. шк., 1983. 208 с.
15. Шлейфер Г.С., Шеханова И.А. Влияние ионизирующей радиации на иммуно-физиологическое состояние рыб. Проблемы и задачи радиоэкологии животных. Москва: Наука, 1980. С. 35—43.
16. Яржомбек А.А., Ламанский В.В., Щербина Т.В. Справочник по физиологии рыб. Москва: Агропромиздат, 1986. 192 с.

17. 25 years of the Chernobyl disaster. Security of the Future: National Report of Ukraine. Kiev: KIM, 2011. 356 p.
18. Belyaev V.V., Volkova O.M., Gudkov D.I. et al. Radiation dose reconstruction for higher aquatic plants and fish in Glyboke Lake during the early phase of the Chernobyl accident. *J. Environ. Radioactivity*. 2023. Vol. 263. P. 107—169.
19. Burton K. Determination of DNA concentration with diphenylamine. *Methods in Enzymology*. 1968. Vol. 12, N 2. P. 163—166.
20. Chobot V. Simultaneous Detection of Pro- and Antioxidative Effects in the Variants of the Deoxyribose Degradation Assay. *J Agric Food Chem*. 2010. Vol. 58, N 4. P. 2088—2094.
21. ERICA Assessment Tool. The integrated approach seeks to combine exposure/dose/effect assessment with risk characterization and managerial considerations. <http://www.ERICA-tool.com>.
22. Gudkov D.I., Derevets V.V., Zub L.N. et al. The distribution of the radionuclides in the main components of lake ecosystems within the Chernobyl NPP exclusion zone. *Radiats. Biol. Radioecol*. 2005. Vol. 45. N 3. P. 271—280.
23. Gudkov D.I., Kaglyan A.E., Kireev, S.I. et al. The main radionuclides and dose formation in fish of the Chernobyl NPP exclusion zone. *Radiats. Biol. Radioecol*. 2008. Vol. 48. N 1. P. 48—58.
24. Gudkov D.I., Kaglyan A.Ye., Nazarov A.B., Klenus V.G. Dynamics of the content and distribution of the main dose forming radionuclides in fishes of the exclusion zone of the Chernobyl NPS. *Hydrobiol. J*. 2008. Vol. 44, N 5. P. 87—104.
25. Gudkov D.I., Kuzmenko M.I., Kireev S.I. et al. Radionuclides in components of aquatic ecosystems of the Chernobyl accident restriction zone. 20 Years after the Chernobyl Accident: Past, Present and Future. Ed by E.B. Burlakova and V.I. Naidich. New York: Nova Science Publ., Inc., 2007. P. 265—285.
26. Gudkov D.I., Shevtsova N.L., Pomortseva N.L. et al. Radiation-induced cytogenetic and hematologic effects on aquatic biota within the Chernobyl exclusion zone. *J. Environ. Radioactivity*. 2016. N 151. P. 438—448.
27. Gueraud F., Atalay M., Bresgen N. et al. Chemistry and biochemistry of lipid peroxidation products. *Free Radic*. 2010. Vol. 44, N 10. P. 1098—1124.
28. Hawkes J.W. The effects of xenobiotics on fish tissues: morphological studies. *Federation Proceedings*. 1980. Vol. 39, N 14. P. 3230—3236
29. IAEA, Environmental Consequences of the Chernobyl Accident and their Remediation: Twenty Years of Experience, Radiological Assessment Reports Series No. 8. Vienna: IAEA, 2006. 166 p.
30. Kaglyan O.Ye., Gudkov D.I., Belyaev V.V. et al. Changes in radiation exposure rate of fish of the cooling pond of the Chernobyl NPS and Lake Azbuchyn after water level lowering. *Hydrobiol. J*. 2023. Vol. 59, N 2. P. 39—53.
31. Kaglyan A.Ye., Gudkov D.I., Belyaev V.V. et al. The absorbed dose rate of external exposure to representatives of ichthyofauna of lakes in the Chernobyl Exclusion Zone. *Nucl. Phys. At. Energy*. 2024. Vol. 25, N 2. P. 141—148.
32. Kaglyan A.Y., Gudkov D.I., Kireev S.I. et al. Fish of the Chernobyl exclusion zone: Modern levels of radionuclide contamination and radiation doses. *Hydrobiol. J*. 2019. Vol. 55, N 5. P. 81—99.
33. Kaglyan A.Ye., Gudkov D.I., Kireev S.I. et al. Dynamics of specific activity of ⁹⁰Sr and ¹³⁷Cs in representatives of ichthyofauna of Chernobyl exclusion zone. *Nucl. Phys. At. Energy*. 2021. Vol. 22, N 1. P. 62—73.
34. Kaglyan O.Y., Gudkov D.I., Klenus V.G. et al. Radionuclides in the indigenous fish species of the Chernobyl exclusion zone. *Nucl. Phys. At. Energy*. 2012. Vol. 13. N 3. P. 306—315.
35. Kiang Ju.G., Fukumoto R., Gorbunov N.V. Lipid peroxidation after ionizing irradiation leads to apoptosis and autophagy. Lipid peroxidation. A. Catala (Ed.). IntechOpen, 2012. <https://www.intechopen.com/chapters/38458>.
36. Lipid peroxidation. Catala A. (Ed.). IntechOpen, 2012. 548 p.

37. Marnett L.J. Lipid peroxidation-DNA damage by malondialdehyde. *Mutat. Res.* 1999. Vol. 424, N 2. P. 83—95.
38. Martseniuk V. M., Potrokhov O. S. Features of energy supply of perch and roach tissues under excessive anthropogenic load. *Hydrobiol. J.* 2024. Vol. 60, N 5. P. 58—68.
39. Mikryakov V.R., Gudkov D.I., Mikryakov D.V. et al. Comparative characteristics of leucocytes compositions in the crucian carp *Carassius carassius* (Cyprinidae) from the waterbodies of the Chernobyl exclusion zone and from the Rybinsk reservoir. *J. Ichthyol.* 2013. Vol. 53, N 9. P. 753—757.
40. Patterson Je., Mura C. Rapid colorimetric assays to qualitatively distinguish RNA and DNA in biomolecular samples. *J. Vis. Exp.* 2013. Vol. 72. 50225.
41. Pomortseva N.A., Gudkov D.I. Effect of additional acute irradiation on cytomorphological abnormalities of erythrocytes of the Prussian carp (*Carassius gibelio* Bloch) from water body contaminated with radionuclides *Problemy Radiatsiinoi Medytsyny ta Radiobiologii.* 2019. Vol. 24. P. 270—283.
42. Pomortseva N.A., Rodionova N.K., Gudkov D.I., Kaglyan O.Ye. Quantitative and qualitative composition of the peripheral blood of fish in the gradient of long-term radiation exposure. *Hydrobiol. J.* 2024. Vol. 60, N 1. P. 84—100.
43. Rudyk-Leuska N., Potrokhov O., Khyzhniak M., Kononenko R. Comparative characteristics of the physiological state of fish under different climatic conditions on the example of Kremenchuk and Kakhovka reservoirs. *AACL Bioflux.* 2023. Vol. 16, N 1. P. 371—380.
44. Schreck C.B., Tort L. The concept of stress in fish. *Fish Physiology.* 2016. Vol. 35. P. 1—34.
45. Sreejai R., Jaya D.S. Studies on the Changes in lipid peroxidation and antioxidants in fishes exposed to hydrogen sulfide. *Toxicol. Int.* 2010. Vol. 17 N 2. P. 71—77.
46. Zarubin O.L., Laktionov V.A., Moshna B.O. et al. Technogenic radionuclides in freshwater fishes of Ukraine after the accident at the Chernobyl nuclear power plant. *Nucl. Phys. At. Energy.* 2011. Vol. 12, N 2. P. 192—197.

Надійшла 11.09.2025

O.S. Potrokhov, Dr. Sc. (Biol.), Senior Researcher, Head of Department,
Institute of Hydrobiology of the NAS of Ukraine,
Volodymyr Ivasyuk Avenue, 12, Kyiv, 04210, Ukraine
e-mail: apotrokhov@gmail.com
ORCID 0000-0002-8274-6898

D.I. Gudkov, Dr. Sc. (Biol.), Prof., NAS Corresp. member, Head of Department,
Institute of Hydrobiology of the NAS of Ukraine,
Volodymyr Ivasyuk Avenue, 12, Kyiv, 04210, Ukraine
e-mail: digudkov@gmail.com
ORCID 0000-0002-5304-7414

Yu.M. Hudiyash, PhD (Biol.), Senior Researcher,
Institute of Hydrobiology of the NAS of Ukraine,
Volodymyr Ivasyuk Avenue, 12, Kyiv, 04210, Ukraine
e-mail: yurahud@ukr.net,
ORCID 0000-0002-8588-0371

V.V. Belyaev, PhD (Biol.), Senior Researcher,
Institute of Hydrobiology of the NAS of Ukraine,
Volodymyr Ivasyuk Avenue, 12, Kyiv, 04210, Ukraine
e-mail: belyaev-vv@ukr.net
ORCID 0000-0003-4465-7816

L.V. Fedorenko, PhD (Biol.), Senior Researcher,
Institute of Hydrobiology of the NAS of Ukraine,
Volodymyr Ivasyuk Avenue, 12, Kyiv, 04210, Ukraine
e-mail: fedorenko.l@nas.gov.ua,
ORCID 0000-0002-7241-0282

PHYSIOLOGICAL AND BIOCHEMICAL INDICATORS OF FISH IN WATER RESERVOIRS OF THE CHORNOBYL EXCLUSION ZONE

Some physiological and biochemical parameters of rudd (*Scardinius erythrophthalmus* Rudd.) and perch (*Perca fluviatilis* L.) from water bodies of the Chernobyl Exclusion Zone (CEZ) were studied in the range of absorbed dose rates of radiation exposure of 5.1–18.7 $\mu\text{Gy/h}$. It was found that fish of the CEZ were characterized by higher fattening and an increased liver index compared to the control (0.06 $\mu\text{Gy/h}$), which indicates the activation of compensatory mechanisms aimed at reducing the negative impact of the environment. This is confirmed by the reduced RNA content and reduced RNA/DNA ratio in the gills of the CEZ fish, which reflects the inhibition of biosynthetic processes in tissues, primarily protein synthesis. In the liver of fish from the CEZ reservoirs, an increased content of diene conjugates and malondialdehyde was detected - products of lipid peroxidation, in particular polyunsaturated fatty acids, which are markers of damage to cell membranes due to the action of free radicals and indicate the development of oxidative stress, which can lead to pathological processes in the organism.

Keywords: *ionizing radiation, fish, absorbed dose rate, antioxidant activity, lipid peroxidation, DNA, RNA, malondialdehyde, diene conjugates.*

УДК 74.75.77.3;57.013

В.Ф. КОВАЛЕНКО, к. б. н., ст. наук. співроб.,
Інститут колоїдної хімії і хімії води ім. А.В. Думанського НАН України
бульвар Академіка Вернадського, 42, Київ, 03142, Україна
e-mail: kovalenko_vitali@ukr.net
ORCID 0000-0002-0860-8606

В.В. ГОНЧАРУК, д. х. н., акад. НАН України, директор,
Інститут колоїдної хімії і хімії води ім. А.В. Думанського НАН України
бульвар Академіка Вернадського, 42, Київ, 03142, Україна
e-mail: honch@icwc.kiev.ua

ВПЛИВ ВОДИ З РІЗНИМ ІЗОТОПНИМ СКЛАДОМ НА ЖИТТЄДІЯЛЬНІСТЬ ГІДРОБІОНТІВ

Природна вода забезпечує нормальну життєдіяльність тваринних і рослинних організмів. Вона має досить стале співвідношення легких і важких ізотопів водню — протію та дейтерію. При зміні ізотопного складу водного середовища до легкої або важкої води життєдіяльність тварин і рослин пригнічується, порушується їхній метаболізм, що може призводити до загибелі. З огляду на це розглянуто біологічні властивості води зі зміненим ізотопним складом з використанням набору тваринних та рослинних тест-організмів. Встановлено, що як легка протієва вода (37,5 мг/кг дейтерію), так і важка дейтерієва вода (99,9 %) пригнічують життєдіяльність тест-організмів і призводять до їхньої загибелі. Дослідження впливу води зі зміненим ізотопним складом на ембріогенез прісноводних риб данію виявило, що у легкій воді (37,5 мг/кг) спостерігається зниження швидкості розвитку і поява аномалій у ембріонів, а у важкій воді (99,9 %) ікра риб не розвивається і гине.

Ключові слова: ізотопний склад води, легка і важка вода, біотестування, рослинні і тваринні тест-організми.

Вода є основою формування життя на Землі. Вона присутня в усіх біологічних об'єктах та більшості природних об'єктів. Її природні функції настільки різноманітні, що властивості та якість води впливають на фізіолого-біохімічний стан всіх живих організмів [5].

Живі істоти використовують воду як джерело, універсальний розчинник та носій поживних і необхідних організму речовин. Разом з ними в організм надходять й інші речовини, що не використовуються, і в процесі життєдіяльності разом з продуктами метаболізму видаляються за допомогою води [12]. Повноцінність засвоєння поживних речовин, а також повне видалення метаболітів залежать від інтенсивності та характеру

Ц и т у в а н н я: Коваленко В.Ф., Гончарук В.В. Вплив води з різним ізотопним складом на життєдіяльність гідробіонтів. *Гідробіол. журн.* 2026. Т. 62, № 2. С. 105—113.

обміну речовин. В основі обміну речовин знаходиться вода і, відповідно, всі обмінні процеси в організмі залежать від якості та властивостей води. У процесі еволюції тварини та рослини виробили здатність до самовідновлення та розмноження, і ці властивості також засновані на обміні речовин, який, у свою чергу, залежить від хімічної характеристики води, що вживається [5]. Тому з деякого часу до ідеї підвищення якості води очищенням додалася ідея зміни властивостей або якості води з метою оптимізації процесів обміну речовин, і така можливість перевіряється різними способами [3]. Крім фізико-хімічних властивостей, вчені вивчають біологічні властивості води, обробленої електричними, магнітними та електромагнітними полями, електричним струмом, ультразвуком та іншими фізичними впливами, серед іншого і їх комбінаціями [6]. Всебічні дослідження властивостей обробленої води виявили, що зміни якості води переважно є короткочасними і через деякий час після зняття впливу зникають. Результати дослідження властивостей особливо широко використовуються в техніці, знаходять деяке застосування в медицині для діагностики та лікування захворювань. Але спроби застосовувати воду, піддану спеціальним впливам, як засіб масового поліпшення здоров'я людей значних ефектів оздоровлення не виявили.

Одним із важливих фізико-хімічних показників води є її ізотопний склад [4]. Відомо, що водень має три ізотопи: Н — протій, D — дейтерій і Т — тритій. Природна вода складається з легкої протієвої води H_2O , важкої дейтерієвої D_2O , змішаної DHO та води з тритієм. Еволюційно всі живі організми адаптовані до природної води з постійним співвідношенням протію та дейтерію. З огляду на це можна гіпотетично припустити, що зміна ізотопного складу води може чинити негативний вплив на тварин і рослини.

Істотною обставиною є те, що стандартами на питну воду не регламентується ізотопний склад води [5]. Очевидною причиною цього є мала поінформованість щодо біологічних впливів на тваринні та рослинні організми води зі зміненим ізотопним складом, недостатність та незавершеність досліджень цих впливів.

Молекула важкої води (D_2O) складається з двох атомів дейтерію і атома кисню. Вода з формулою HDO називається напівважкою, а H_2O — легкою. Молекула важкої води доволі суттєво відрізняється за масою від молекули легкої води, внаслідок чого помітно відрізняються також її фізичні властивості (табл. 1) [19].

Природна вода містить невелику кількість атомів дейтерію у складі молекул напівважкої води HDO . Одна така молекула припадає на 3200—3800 молекул легкої води. Важкої води з формулою D_2O дуже мало, оскільки ймовірність зустрічі двох атомів дейтерію у складі однієї молекули води в природі мала ($\sim 0,5 \cdot 10^{-7}$) [15].

Частка дейтерію в природі коливається від ~ 100 до 170 мг/кг (ppm), залежно від географічного положення. Змінюється вона і рік від року. У середньому вміст дейтерію у воді становить 156 мг/кг. Крім двох ізотопів водню, Н і D, молекула «звичайної» води містить один із трьох стабільних

Таблиця 1

Фізичні властивості важкої та легкої води

Властивості	D ₂ O (важка)	H ₂ O (легка)
Температура замерзання (°C)	3,82	0,0
Температура кипіння (°C)	101,4	100,0
Густина при нормальних умовах (г/см ³)	1,1056	0,9982
Температура максимальної густини (°C)	11,6	3,98
В'язкість (за 20 °C, мПа·с)	1,25	1,005
Поверхневий натяг (за 25 °C, мкДж)	7,193	7,197
Теплота плавлення (кал/моль)	1,515	1,436
Теплота випаровування (кал/моль)	10,864	10,515
pH (при 25 °C)	7,41	7,00
Показник поглинання (за 20 °C, на λ = 589,3 нм)	1,32844	1,33335

ізоотопів кисню — ¹⁶O, ¹⁷O або ¹⁸O. Отже, можливі дев'ять конфігурацій молекул води: H₂¹⁶O, HD¹⁶O, D₂¹⁶O, H₂¹⁷O, HD¹⁷O, D₂¹⁷O, H₂¹⁸O, HD¹⁸O, D₂¹⁸O. Їх вміст з достатньою точністю відповідає статистичній імовірності обраної комбінації ізотопів. Так, на 1 000 000 молекул води припадає ~997 300 молекул H₂¹⁶O, а молекул, що містять атом дейтерію — <200. У воді, що міститься в організмі людини вагою 70 кг, кількість дейтерію еквівалентна 7—8 г чистої D₂O [14]. Атом водню входить до складу як води, так і органічних молекул. У природних умовах дейтерій поступово перерозподіляється в речовині. Штучна зміна вмісту дейтерію у будь-якій частині зразка призводить до встановлення нового рівноважного розподілу. Молекули води в рідкій фазі обмінюються протієм та дейтерієм за частки наносекунд. Коли водень або дейтерій входять до складу хімічних груп NH, для встановлення рівноваги потрібно до кількох днів, а рівновага у групах CH встановлюється за десятки й сотні тисяч років [15].

Хімічні реакції в середовищі важкої води проходять дещо повільніше порівняно зі звичайною водою, водневі зв'язки за участю дейтерію дещо міцніші за звичайні [16]. Експерименти над ссавцями (миші, щури, собаки) показали, що заміщення 25 % протію в тканинах дейтерієм призводить до стерильності, іноді незворотної [2]. Вищі концентрації призводять до швидкої загибелі тварини. Так, ссавці, що споживали важку воду протягом тижня, загинули, коли половина води в їхньому тілі була дейтерована; риби та безхребетні гинуть лише при 90 % дейтерованої води в організмі. Найпростіші здатні адаптуватися до 70 %-вого розчину важкої води, а водорості та бактерії здатні жити навіть у 100 %-вій дейтерованій воді.

Метою наших досліджень стало визначення впливу ізотопного складу води на життєдіяльність гідробіонтів на прикладі стандартних тест-організмів.

Матеріал і методика досліджень

Для з'ясування, яке співвідношення ізотопів водню у воді є оптимальним для нормальної життєдіяльності гідробіонтів, застосовували методику комплексного біотестування вод [1] з використанням набору тваринних та рослинних тест-організмів — представників різних систематичних груп і трофічних рівнів. Для комплексного біотестування легкої (37,5 мг/кг), природної та важкої (99,9 % дейтерію) води використовували гіллястовусих ракоподібних дафній (*Daphnia magna*) [7], представників хребетних — риб даніо (*Brachidanio rerio*) [8, 9], безхребетних кишковопорожнинних тварин гідр (*Hydra attenuata*, лабораторні культури) [18] і рослинний біотест *Allium cepa* [11].

Комплексна оцінка токсичності зразків води з використанням набору біотестів [1] дозволила дослідити вплив несприятливого чинника середовища на тваринні і рослинні організми. Для її кількісної інтерпретації використовували індекс сумарної токсичності (ІСТ), який являє собою суму окремих ефектів для біотестів, що включені в батарею (рис. 1). Максимальне значення для одного біотесту обмежується 100 % (загибель усіх тест-організмів). Так, наприклад, при використанні в батареї з п'яти біотестів максимальне значення ІСТ не може перевищувати 500 %. Значення ІСТ визначає, до якої категорії можна віднести досліджуваний зразок, виходячи з його впливу на тест-організми.

При виконанні процедур біотестування проводилася реестрація гідрохімічних показників: концентрації розчиненого кисню за допомогою киснеміра Ажа-101м, величини водневого показника за допомогою портативного рН-метра рН-150М. У наших дослідженнях ці показники водного середовища відповідали параметрам, необхідним для нормальної життєдіяльності водних організмів: рівень кисню становив 5—8 мг О₂/дм³, величина рН коливалася в межах 6,5—8,5. Температура води підтримувалася на рівні 21—23 °С за допомогою кліматичних камер, світловий режим відповідав зміні дня і ночі.

Отримані за допомогою біотестування дані обробляли статистично за допомогою комп'ютерної програми Excel. Статистична значущість різниці між дослідною і контрольною групами тест-організмів за показниками виживаності і морфологічних змін розраховували за критерієм Стьюдента.

Проведення експериментів з *Daphnia magna*, *Hydra attenuata* і *Allium cepa* відповідає етиці наукових досліджень у біологічно-медичній галузі та у сфері охорони здоров'я стосовно їх відповідності моральним нормам і цінностям [10]. Що стосується хребетних тварин (риби *Brachidanio rerio*), то вони були штучно розмножені та утримувались в лабораторних умовах.

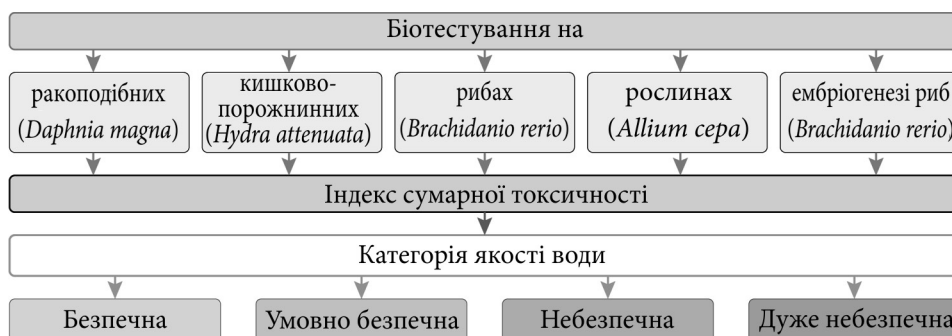


Рис. 1. Схема складових індексу сумарної токсичності (ICT)

Результати досліджень та їх обговорення

Дослідження біологічних властивостей води зі зміненим ізотопним складом за допомогою набору тваринних і рослинних тест-організмів показали, що як легка протієва вода (37,5 мг/кг дейтерію), так і важка дейтерієва вода (99,9 %), пригнічували їхню життєдіяльність і призводили до загибелі (табл. 2). Але якщо у важкій воді гідробіонти гинули протягом перших 5 год, а рослинні тест-організми не проростали протягом стандартної експозиції (96 год), то у легкій воді спостерігалась летальність окремих тест-організмів через 48—96 год. Продовження експерименту з легкою водою до 10 діб викликало масову загибель гідробіонтів порівняно з контролем, де спостерігалось 100 % виживання тест-організмів.

Дослідження впливу води зі зміненим ізотопним складом на ембріогенез прісноводних риб данію показало подібні результати. У легкій воді (37,5 мг/кг) спостерігалось зниження швидкості розвитку і поява аномалій розвитку ембріонів, а у важкій воді (99,9 %) ікра риб не розвивалася і гинула (рис. 2).

Проведені дослідження біологічних властивостей води зі зміненим ізотопним складом дозволяють припустити, що у процесі свого еволю-

Таблиця 2

Результати біотестування зразків води зі зміненим ізотопним складом

Вода	Смертність, %			Інгібування росту корінців <i>A. cepa</i> , %	Індекс сумарної токсичності	Токсичність
	<i>D. magna</i>	<i>H. attenuata</i>	<i>B. rerio</i>			
Реконструйована (контроль)	0	0	0	0	0	Відсутня
Легка	79,3±6,0	71,7±5,8	30,0±5,0	32,4±2,8	210	Хронічна
Важка	100	100	100	100	400	Гостра

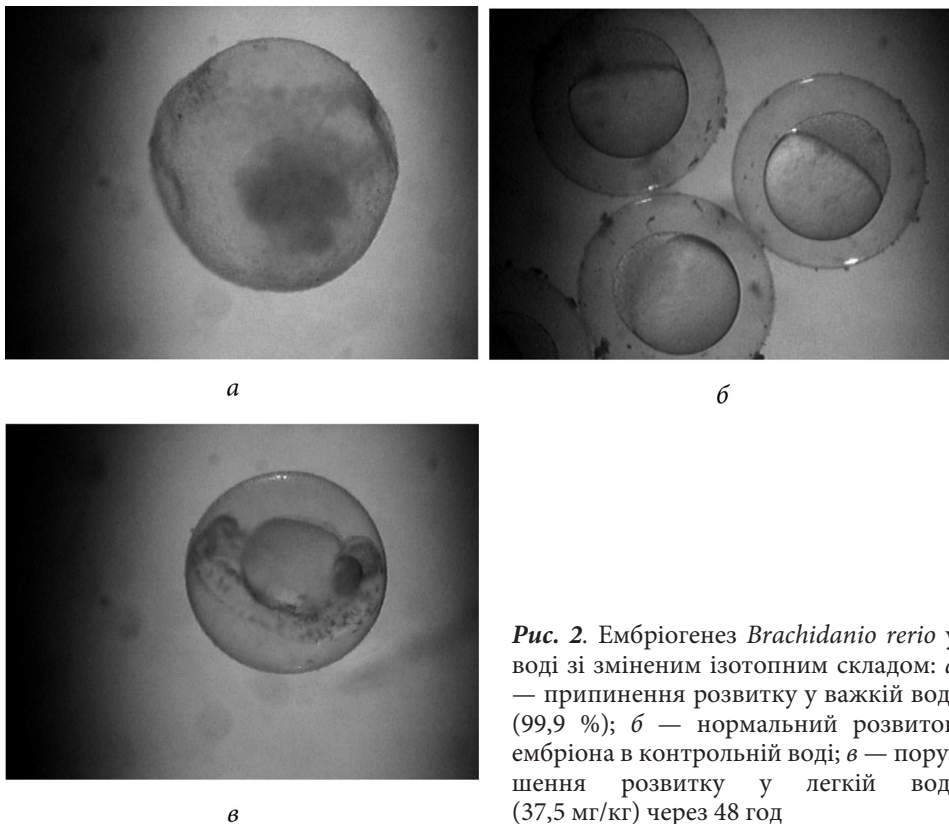


Рис. 2. Ембріогенез *Brachidanio rerio* у воді зі зміненим ізотопним складом: *a* — припинення розвитку у важкій воді (99,9 %); *б* — нормальний розвиток ембріона в контрольній воді; *в* — порушення розвитку у легкій воді (37,5 мг/кг) через 48 год

ційного розвитку всі живі організми адаптувалися до води з певним співвідношенням протію і дейтерію. Отже, всі організмові та їхні внутрішньоклітинні обмінні процеси можуть функціонувати лише в умовах надходження в організм природної води зі сталим співвідношенням дейтерію і протію.

Таким чином, природна вода забезпечує тваринним та рослинним організмам, зокрема гідробіонтам, нормальне протікання процесів життєдіяльності. При зміні ізотопного складу водного середовища до легкої або важкої води життєдіяльність тварин і рослин пригнічується, порушується їхній метаболізм, що може призводити до загибелі.

Зважаючи на той факт, що у природній воді ізотопу водню протію у 6400 разів більше, ніж дейтерію, можна припустити, що живі організми легше переносять легку воду, ніж важку. До того ж сполуки важкого водню набагато стійкіші за відповідні сполуки легкого (наприклад, пероксиди дейтерію D_2O_2 і протію H_2O_2). В органічних хімічних сполуках, що входять до складу живих тканин, дейтерієва вода менш активна, тому не включається в обмінні процеси і гальмує їх.

Доведено, що найчутливішими до ізотопних ефектів дейтерію є біологічні системи [13]. Присутність дейтерію в біологічних системах призводить до змін структури та властивостей життєво важливих макромо-

лекул, таких як дезоксирибонуклеїнові кислоти (ДНК) та білки. Найважливішими для підтримки структури макромолекули є водневі зв'язки. Вони формуються між сусідніми атомами дейтерію (водню) та гетероатомами кисню, вуглецю, азоту, сірки тощо і відіграють головну роль у визначенні структури макромолекулярних ланцюгів, їхньої взаємодії між собою і водним середовищем.

Конформація подвійної спіралі макромолекули ДНК і макромолекул білків змінюються у присутності важкої води. Так макромолекули звичайних білків, поміщені у важку воду мають більш стійку просторову структуру внаслідок вторинних ізотопних ефектів важкої води [17]. Імовірно, саме через це важка вода стабілізує просторову структуру спіралі макромолекул завдяки формуванню численних непостійних нетривалих водневих зв'язків з карбоксильними, карбонільними, гідроксильними, сульфідними та аміногрупами макромолекул. Тоді як ковалентні зв'язки атома дейтерію можуть утворюватися в молекулах лише *de novo*, тобто у процесі біосинтезу, і призводити до дестабілізації дейтерованих молекул.

Відчутні зміни протікання біохімічних процесів у клітинах впливають на їхню здатність до поділу у присутності важкої води. Важка вода уповільнює швидкість поділу клітини (мітоз) у стадії профазі, і особливо цей ефект виражений для клітин, що швидко діляться (наприклад, ембріональних клітин). Цей ефект пропорційний концентрації важкої води в середовищі.

Група вчених [14] досліджувала зміни метаболічних процесів у тварин (телята 4-місячного віку), яких напували водою зі зниженим вмістом дейтерію. Отримані дані свідчать про те, що споживання тваринами легкої води призводить до зміни ізотопного складу води сечі, до зниження концентрації кальцію в сечі, до зменшення вмісту кальцію, магнію та кадмію у волоссяному покриві та до збільшення концентрації креатиніну в сечі й сироватці крові при збереженні співвідношення концентрацій кров/сеча.

Поки накопичено лише первинні відомості щодо токсикології дейтерію, досліджувати його дію на людині дуже небезпечно. Першим кроком у практичному використанні збідненої дейтерієм води може бути застосування її в раціоні персоналу на виробництві важкої води як профілактичний засіб.

Висновки

Отже, зміни у співвідношенні ізотопів протію і дейтерію у водному середовищі можуть активізувати або пригнічувати біохімічні процеси водних організмів.

Аналіз літературних даних та результатів власних досліджень показав, що всі тварини і рослини в процесі еволюції адаптувалися до існування в природній воді з певним сталим співвідношенням легких і важких ізотопів. Частка дейтерію в природі коливається від ~100 до 170 мг/кг, залежно від географічного положення. У середньому вміст дейтерію у воді становить 156 мг/кг. Такий вміст дейтерію за результатами комплексного

біотестування забезпечує нормальну життєдіяльність тваринних і рослинних тест-організмів. Зміна цього співвідношення ізотопів протію і дейтерію у воді в той чи інший бік призводить до порушень обміну речовин в організмі, а в подальшому — до загибелі. Таким чином, ізотопний ефект дейтерію може активізувати або пригнічувати біохімічні процеси водних організмів.

Список використаної літератури

1. Архипчук В.В., Малиновская М.В. Применение комплексного подхода в биотестировании природных вод. *Хімія і технологія води*. 2000. Т. 22. № 4. С. 428—443.
2. Билобров В.М., Богдан Н.М., Хомукова Е.В. и др., Биофизические аспекты гомеостаза. Проблемы екології та охорони природи техногенного регіону. 2012, № 1 (11). С. 291—303.
3. Гвоздяк П.І. Біохімія води перспективний науковий напрям. *Вісн. НАН України*. 2006. № 9. С. 21—23.
4. Глосарій термінів з хімії // Й. Опейда, О. Швайка. Ін-т фізико-органічної хімії та вуглехімії ім. Л. М. Литвиненка НАН України, Донецький нац. ун-т. Донецьк: Вебер, 2008. 758 с.
5. Гончарук В.В. Наука о воде. Київ: Наук. думка, 2010. 512 с.
6. Душкин С.С., Благодарная Г.И. Основные направления подготовки экологически чистой питьевой воды. *Наук. Вісн. будівництва*. 2008. Вип. 49, С. 65—68.
7. ДСТУ 4173-2003. Якість води. Визначання гострої летальної токсичності на *Daphnia magna* Straus та *Ceriodaphnia affinis* Lilljeborg (Cladocera, Crustacea) (ISO 6341:1996, MOD).
8. ДСТУ 4074-2001. Якість води. Визначання гострої летальної токсичності хімічних речовин та води на прісноводній рибі [*Brachydanio rerio* Hamilton-Buchanan (Teleostei, Cyprinidae)]. Статичний метод (ISO 7346-1:1996, MOD).
9. ДСТУ ISO 12890: 2005 Якість води, Визначення токсичності на ембріонах та ікрі прісноводних риб. Напівстатичний метод (ISO 12890: 1999, IDT).
10. Сидоренко Л.І. Сучасна екологія. Наукові, етичні та філософські ракурси. Київ: Парапан, 2002. 152 с.
11. Fiskesju G. The Allium test as a standard in environmental monitoring. *Hereditas*. 1985, N 102. P. 99—112.
12. Goncharuk V.V., Kovalenko V.F., Theoretical aspects of natural and drinking water biotesting. *J. Water Chem. and Technol.* 2012. Vol. 34, N 2. P. 103—106.
13. Gurov Y.B. Spectroscopy of superheavy hydrogen isotopes in stopped-pion absorption by nuclei. *Physics of Atomic Nuclei*. 2005. Vol. 68 N 3. P. 491—497.
14. Katz J.J., Crespi H.L. Deuterated organisms: cultivation and uses. *Pure Appl. Chem.* 1972. Vol. 32. P. 221—250.
15. Kushner D.J., Baker A., Dunstall T.G. Pharmacological uses and perspectives of heavy water and deuterated compounds. *J. Physiol. Pharmacol.* 1999. Vol. 77, N 2. P. 79—88.
16. Mosin O.V., Ignatov I. Microbiological synthesis of ²H-labeled phenylalanine, alanine, valine, and leucine/isoleucine with different degrees of deuterium enrichment by the gram-positive facultative methylotrophic bacterium *Brevibacterium methylicum*. *Int. J. Biomedicine*. 2013. Vol. 3, N 2. P. 132—138.
17. Shchepinov M.S. Reactive oxygen species, isotope effect, essential nutrients and enhanced longevity. *Rejuvenation Res.* 2007. Vol. 10. N 1. P. 47—60.
18. Trottier S., Blaise C., Kusui T., Johnson E.M. Acute toxicity assessment of aqueous samples using a microplate-based *Hydra attenuate* assay. *Environ. Toxicol. Water Qual.* 1997. Vol. 12. P. 265—271.
19. Vertes A. Physiological effects of heavy water. Elements and isotopes: formation, transformation, distribution. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 2004. 112 p.

Надійшла 29.06.2024

V.F. Kovalenko, PhD (Biol.), Senior Researcher,
A.V. Dumansky Institute of Colloid Chemistry and Water Chemistry
of the NAS of Ukraine,
Academician Vernadsky Boulevard, 42, Kyiv, 03142, Ukraine
e-mail: kovalenko_vitali@ukr.net

V.V. Goncharuk, Dr. Sci. (Biol.), Academician of the NAS of Ukraine, Director,
A.V. Dumansky Institute of Colloid Chemistry and Water Chemistry
of the NAS of Ukraine,
Academician Vernadsky Boulevard, 42, Kyiv, 03142, Ukraine,
e-mail: honch@iccwc.kiev.ua

THE INFLUENCE OF WATER WITH DIFFERENT ISOTOPIC COMPOSITION ON
THE LIFE ACTIVITY OF HYDROBIONTS

Natural water ensures the normal life of animal and plant organisms. It has a fairly stable ratio of light and heavy hydrogen isotopes — protium and deuterium. When the isotopic composition of the aquatic environment changes to light or heavy water, the vital activity of animals and plants is inhibited, their metabolism is disrupted, which can lead to death. In view of this, the biological properties of water with a changed isotopic composition were considered using a set of animal and plant organisms. It has been established that both light protium water (37.5 mg/kg deuterium) and heavy deuterium water (99.9 %) inhibit the vital activity of test organisms and lead to their death. A study of the effect of water with altered isotopic composition on the embryogenesis of freshwater fish revealed that in light water (37.5 mg/kg) there is a decrease in the rate of development and the appearance of abnormalities in embryos, and in heavy water (99.9 %) fish eggs do not develop and die.

Keywords: *isotopic composition of water, light and heavy water, bioassay, plant and animal test-organisms.*

Hydrobiological Journal

Number 2

2026

CONTENTS

General Hydrobiology

V.I. Shcherbak, N. Ye. Semenyuk & N. V. Maistrova. Effect of nutrients upon the phytoplankton of the Dnieper Reservoirs at the present time 3

K.Ye. Zorina-Sakharova & A.V. Liashenko. Features of the structure and forming factors of the benthic invertebrate metacommunity in the Kiliya delta of the Danube 23

O.O. Protasov & T.M. Novosolova. Features of the lake continuum in the spatial distribution of phytoplankton in the power plant cooling pond 42

Ecological Physiology and Biochemistry of Aquatic Plants

O.O. Pasichna, P.D. Klochenko, G.V. Kharchenko, M.O. Platonov & O.O. Godlevska. Peculiarities of heavy metals accumulation by green filamentous algae in water bodies with different levels of anthropogenic pollution 56

O.M. Usenko, Yu.G. Krot & T.O. Leontieva. Content of photosynthetic pigments in the cells of green microalgae under conditions of their cultivation 69

H.V. Chvaliuk & V.V. Hrubinko. Biotechnological mechanisms of water purification using microalgae: an ecological alternative to conventional technologies and prospects for application (a review). 79

Ecological Physiology and Biochemistry of Aquatic Animals

O.S. Potrokhov, D.I. Gudkov, Yu.M. Hudiyash, V.V. Belyaev & L.V. Fedorenko. Physiological and biochemical indicators of fish in water reservoirs of the Chernobyl Exclusion Zone 91

Aquatic Toxicology

V.F. Kovalenko & V.V. Goncharuk. The influence of water with different isotopic composition on the life activity of hydrobionts 105



Індекс 74115

ISSN 0375-8990. Гідробіол. журн. 2026. Т. 62, № 2. 1-113

Гідробіологічний журнал. Т. 62, № 2, 2026