

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.

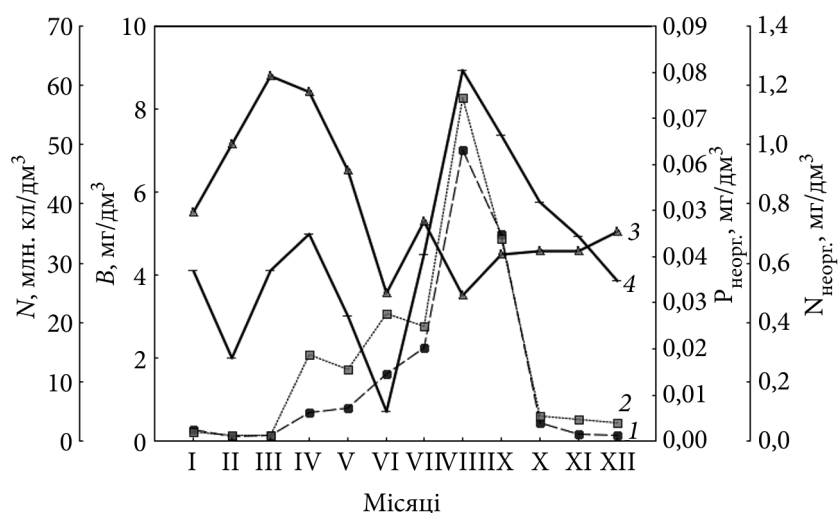


Рис. 1. Сезонна динаміка чисельності (1), біомаси (2) фітопланктону, загального вмісту неорганічних сполук азоту (3) та фосфору (4) у поверхневих горизонтах Канівського водосховища

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).

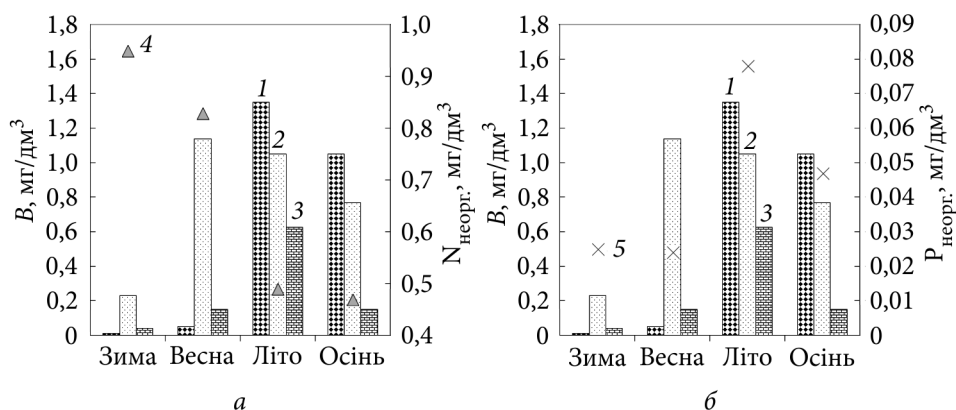


Рис. 2. Сезонна динаміка біомаси домінуючих відділів фітопланктону за впливу загального вмісту неорганічних сполук азоту (а) і фосфору (б) у поверхневих горизонтах Канівського водосховища: 1 — Cyanobacteria; 2 — Bacillariophyta; 3 — Chlorophyta; 4 — $N_{\text{неорг.}}$; 5 — $P_{\text{неорг.}}$

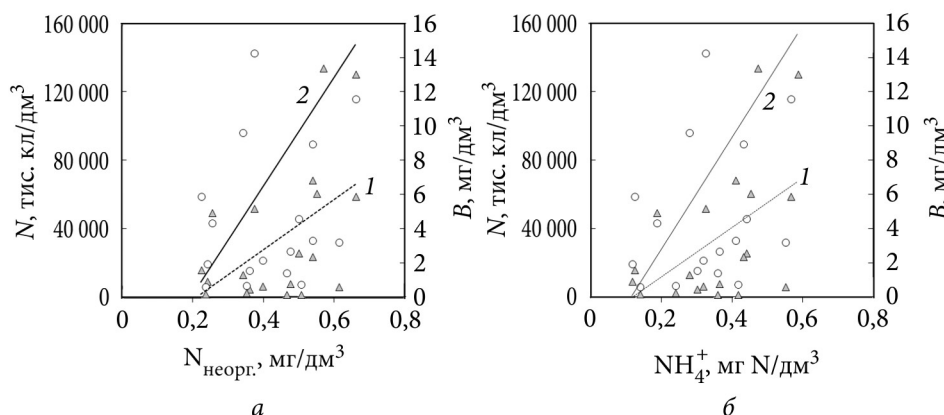


Рис. 3. Залежність між концентрацією неорганічних сполук азоту (а — загальний вміст неорганічних сполук азоту; б — амонійний азот) та кількісними показниками фітопланктону в поверхневих горизонтах пелагіалі Київського водосховища: 1 — чисельність фітопланктону, 2 — біомаса фітопланктону

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

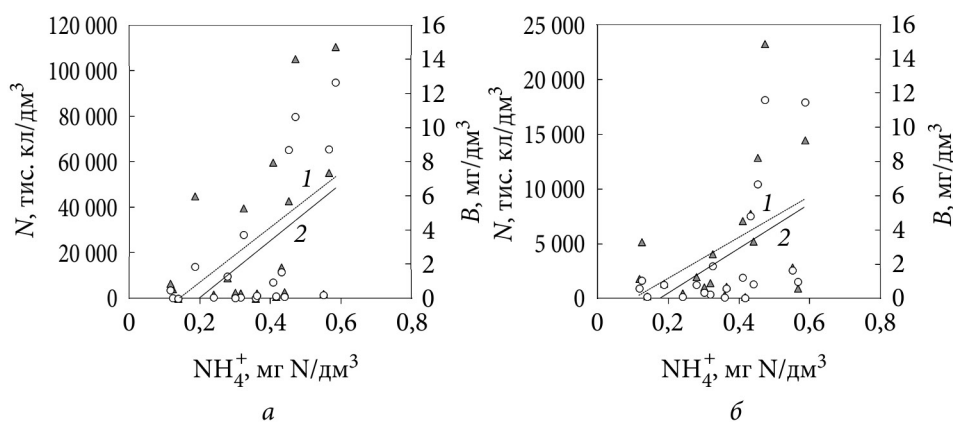


Рис. 4. Залежність між концентрацією амонійного азоту та кількісними показниками Суанобacteria (а) і Chlorophyta (б) у фітопланктоні поверхневих горизонтів пелагіалі Київського водосховища: 1 — чисельність, 2 — біомаса

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].

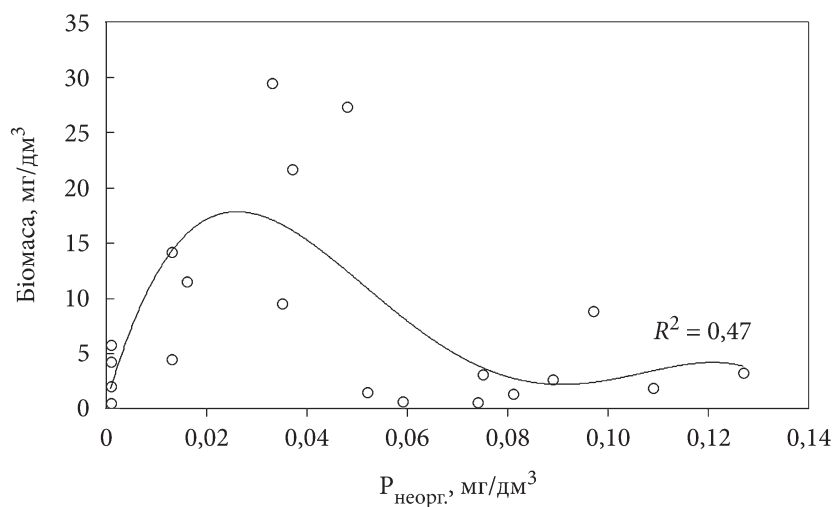


Рис. 5. Залежність між концентрацією $P_{\text{неорг.}}$ і біомасою літнього фітопланктону поверхневих горизонтів пелагіалі Київського водосховища

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).

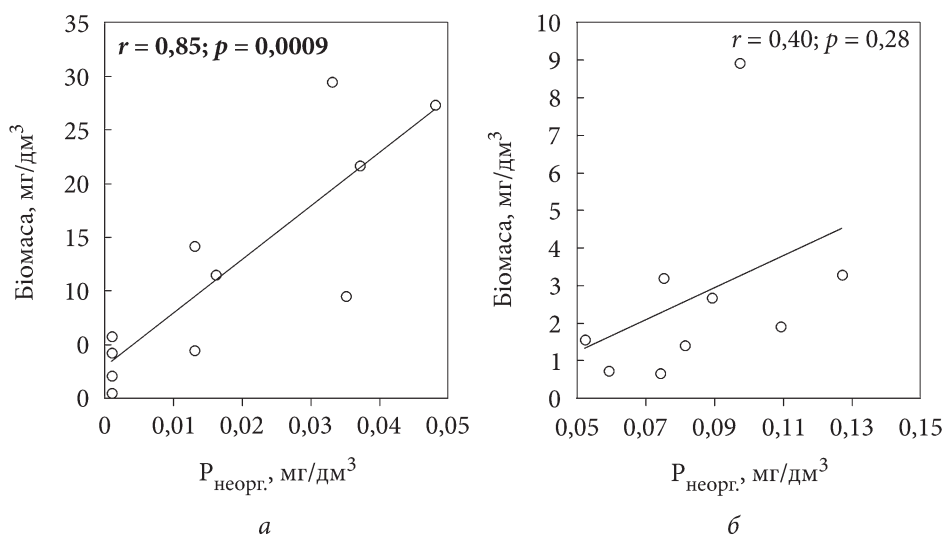


Рис. 6. Залежність між концентрацією фосфору та біомасою фітопланктону окремо для двох пулів P_{неорг}: а — за концентрації P_{неорг} ≤ 0,05 мг/дм³; б — за концентрації P_{неорг} > 0,05 мг/дм³

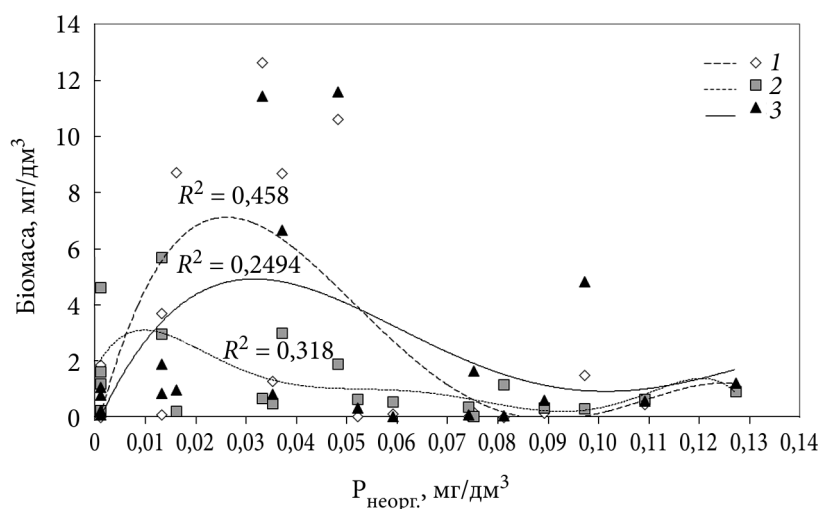


Рис. 7. Залежність між концентрацією фосфору і біомасою домінуючих відділів у фітопланктоні поверхневих горизонтів пелагіалі Київського водосховища: 1 — Cyanobacteria, 2 — Bacillariophyta, 3 — Chlorophyta

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).

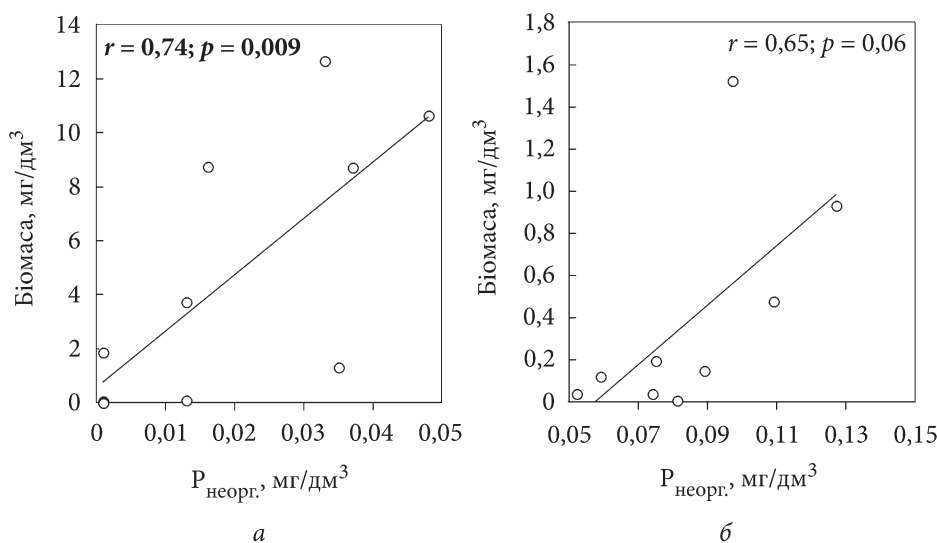


Рис. 8. Залежність між концентрацією фосфору та біомасою *Cyanobacteria* окремо для двох пулів $P_{\text{неорг}}$: *а* — за концентрації $P_{\text{неорг}} \leq 0,05$ мг/дм³; *б* — за концентрації $P_{\text{неорг}} > 0,05$ мг/дм³

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-

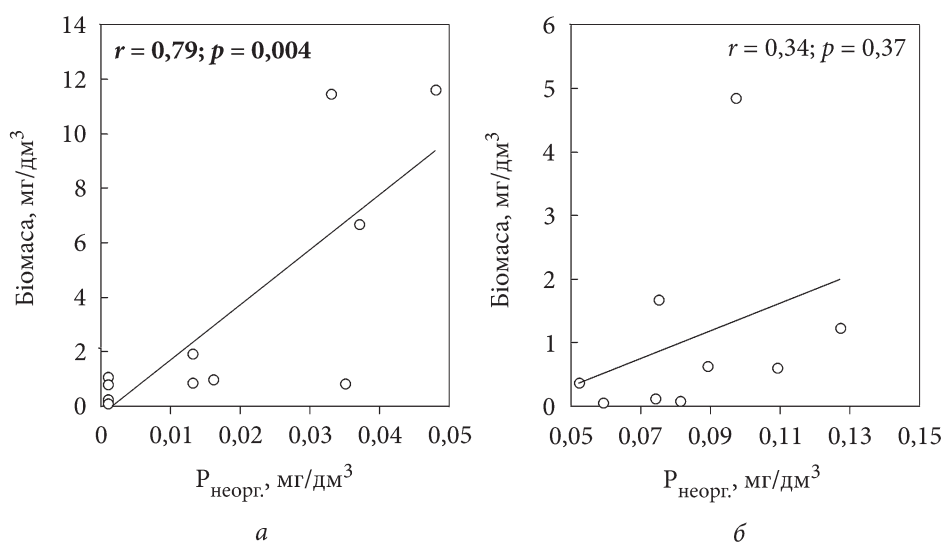


Рис. 9. Залежність між концентрацією фосфору та біомасою Chlorophyta окремо для двох пулів $P_{\text{неорг}}$: а — за концентрації $P_{\text{неорг}} \leq 0,05$ мг/дм³; б — за концентрації $P_{\text{неорг}} > 0,05$ мг/дм³

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).

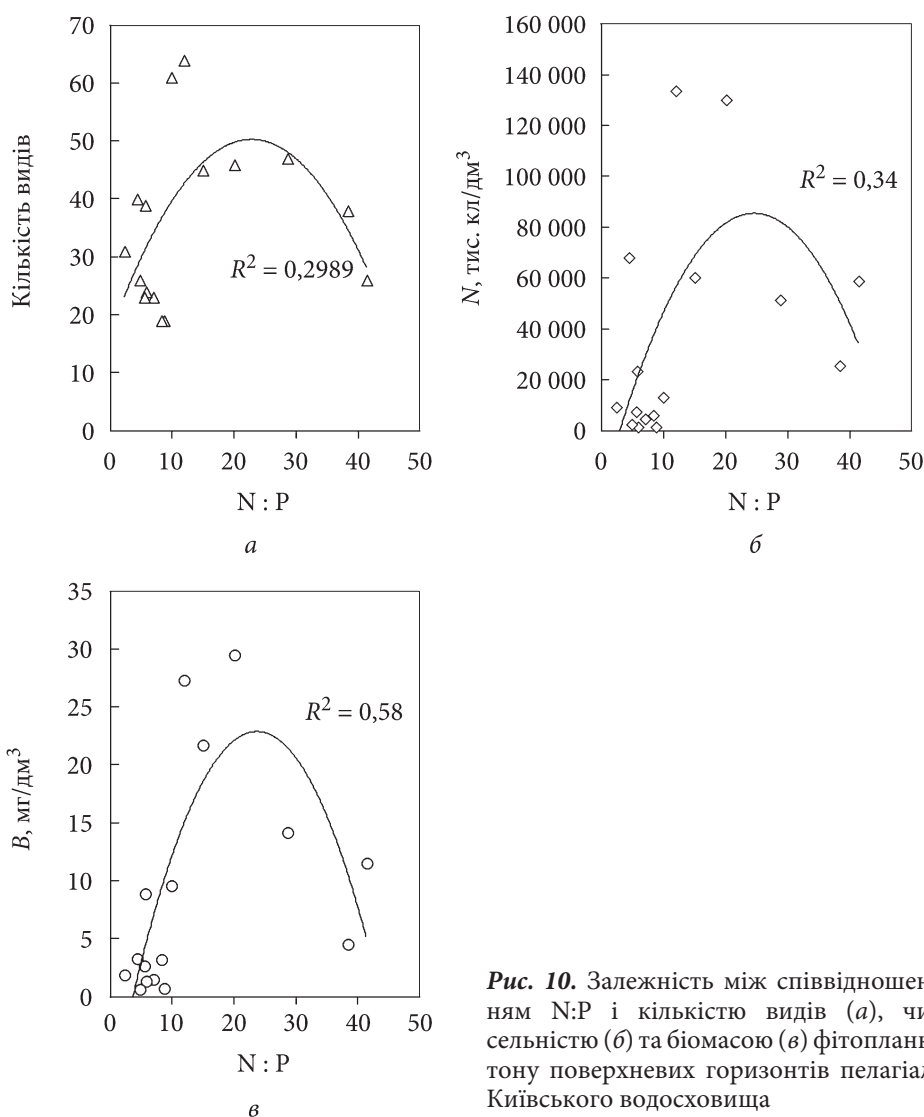


Рис. 10. Залежність між співвідношенням N:P і кількістю видів (а), чисельністю (б) та біомасою (в) фітопланктону поверхневих горизонтів пелагіалі Київського водосховища

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).

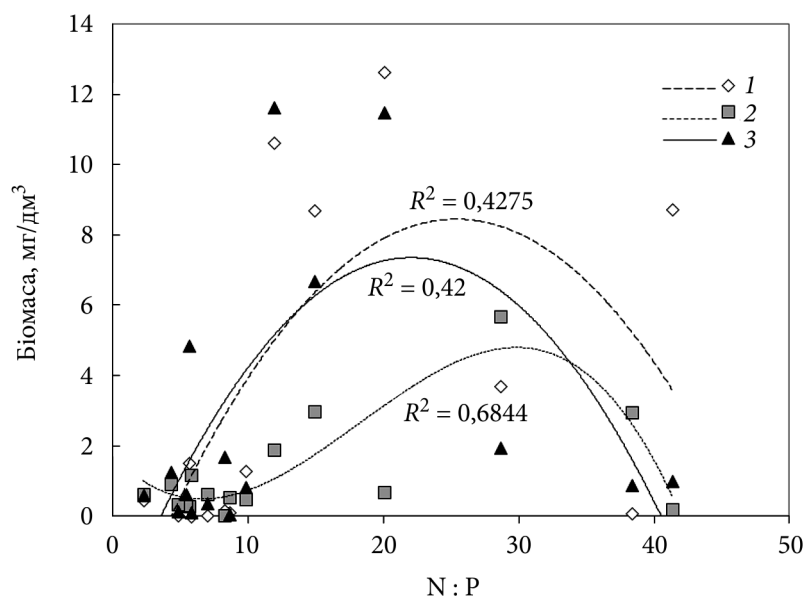


Рис. 11. Залежність між співвідношенням N:P та біомасою домінуючих відділів фітопланктону поверхневих горизонтів пелагіалі Київського водосховища: 1 — Суанобacteria, 2 — Bacillariophyta, 3 — Chlorophyta

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 Суанобacteria, 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, Суанобacteria;

— 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

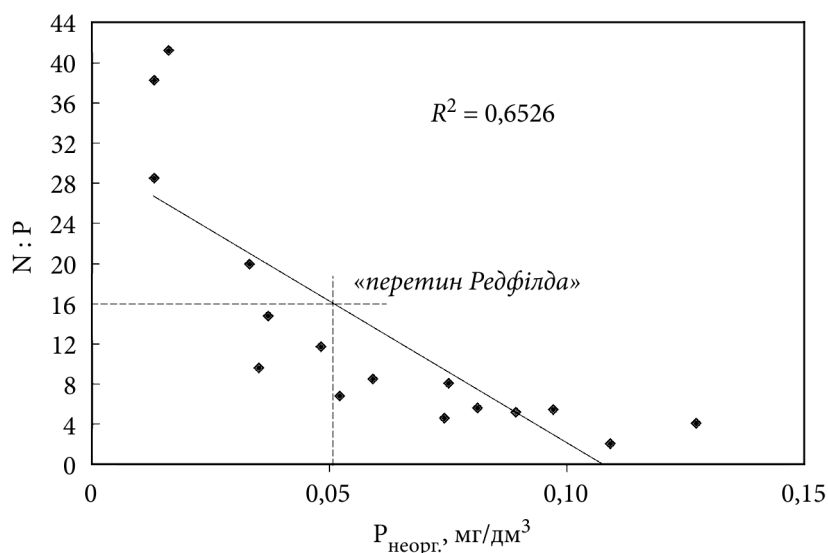


Рис. 12. Залежність між концентрацією неорганічного фосфору та співвідношенням N:P у воді Київського водосховища і «перетин Редфілда», який відповідає концентрації фосфору $0,05 \text{ мг/дм}^3$

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, достовірною позитивною кореляцією 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. Розвиток гідробіологічної науки в Україні 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 constrasting 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.