

СЕМЕНЮК Н.Є.* (<https://orcid.org/0000-0003-4447-3507>)

ЩЕРБАК В.І. (<https://orcid.org/0000-0002-1237-6465>)

ДАВИДОВ О.А. (<https://orcid.org/0009-0004-2381-723X>)

КОЗІЙЧУК Е.Ш. (<https://orcid.org/0009-0002-5762-938X>)

Інститут гідробіології НАН України,

просп. Володимира Івасюка, 12, Київ 04210, Україна

**Адреса для листування: natasemenyuk@gmail.com*

ДИНАМІКА ЛОКАЛЬНИХ УГРУПОВАНЬ ФІТОПЛАНКТОНУ ВЕРХНЬОКАСКАДНИХ ДНІПРОВСЬКИХ ВОДОСХОВИЩ У СУЧАСНИХ УМОВАХ

Реферат. Досліджено динаміку локальних угруповань фітопланктону верхньокаскадних дніпровських водосховищ. На сьогодні важливими чинниками, що впливають на просторово-часову динаміку й структурну організацію локальних угруповань фітопланктону даних водосховищ, є глобальні зміни клімату, які проявляються в аномальному зростанні температури води, і нестабільний режим роботи ГЕС, що реєструється в аномально високому чи низькому рівнях води у водосховищах. Встановлено достовірну позитивну лінійну залежність між температурою води та біомасою *Cyanobacteria* та *Chlorophyta* і достовірну обернену лінійну залежність для *Bacillariophyta*. Виділено два пули водоростей, які домінують за різних температур: 1) *Bacillariophyta*—*Chlorophyta* — за температури, близької до кліматичної норми; 2) *Cyanobacteria*—*Chlorophyta* — за аномально високих температур. Крім того, на ценотичному рівні спостерігається здрібнення фітопланктону. Результати порівняльного аналізу авторських ретроспективних і сучасних даних свідчать про зростання біомаси

Надійшла до редакції 18.12.2024. Після доопрацювання 06.01.2025. Підписана до друку 02.01.2025.

Опублікована 20.03.2025

Ц и т у в а н н я . Семенюк Н.Є., Щербак В.І., Давидов О.А., Козійчук Е.Ш. 2025. Динаміка локальних угруповань фітопланктону верхньокаскадних дніпровських водосховищ за сучасних умов. *Альгологія*. 35(1): 30–57. <https://doi.org/10.15407/alg35.01.030>

This is open access article under the CC BY license (<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>)

Cyanobacteria в останні десятиліття. Висока чисельність і біомаса *Cyanobacteria* реєструються в нижній частині Київського вдсх, яка характеризується значною площею мілководь, що швидко прогриваються, а також у верхній частині Канівського вдсх, куди вони надходять з пригреблевої ділянки Київського вдсх під час попусків ГЕС. Це можна вважати проявом мас-ефекту — знаходження видів у нетипових для них локалітетах завдяки високій швидкості розселення з інших локалітетів. Реакція фітопланктону на аномальні коливання рівня води для різних локалітетів лентичних і лотичних екосистем проявилась у зростанні індексів видової подібності Серенсена між локальними угрупованнями фітопланктону за аномально високого й низького рівнів, порівняно з нормальним. Так, за аномально високого рівня води відбувається інтенсифікація міграції видів між локальними угрупованнями фітопланктону й відмічається явище мас-ефекту, а за аномально низького рівня води відбувається частковий перехід видів водоростей з бентосу та перифітону до планктону. Встановлено, що за аномально високого та аномально низького рівнів води, порівняно з нормальним рівнем, уповільнюється швидкість зниження подібності локальних угруповань при збільшенні географічної відстані між локалітетами, що також можна вважати проявом мас-ефекту.

Ключові слова: фітопланктон, дніпровські вдсх, локальні альгоугруповання, аномальні температури, нестабільний режим ГЕС

Вступ

Відомо, що різноманіття планктонних водоростей формує первинні потоки енергії, кругообіг речовин, процеси самоочищення-самозабруднення, евтрофування, якість водного середовища одних із найкрупніших гідроекосистем Європи — каскаду дніпровських водосховищ. Комплексне використання даних екосистем у різних галузях економіки призводить до того, що на фітопланктон впливають різні абіотичні, антропогенні та техногенні чинники (Hydrology..., 1989; Shcherbak, 1989, 1999; Timchenko et al., 2013; Rules..., 2022). Останнім часом зростає також вплив на дніпровський фітопланктон таких чинників:

а) глобальні кліматичні зміни, зокрема підвищення температури води (Shcherbak, 2019a, b; Shcherbak et al., 2022, 2024);

б) нестабільний режим роботи дніпровських ГЕС, що відрізняється від регламенту роботи ГЕС, згідно з «Правилами експлуатації водосховищ Дніпровського каскаду» (Information..., 2022; Rules..., 2022). Дослідження щодо впливу зазначеного чинника на фітопланктон в основному носять фрагментарний характер. Нерівномірний гідродинамічний режим роботи Київської ГЕС спричиняє внутрішньодобові коливання рівня води. Це призводить до того, що в затоці Собаче Гирло (верхня частина Канівського вдсх) *Oscillatoria amphibia*, яка зазвичай інтенсивно вегетує на дні

літоральної зони та є важливим елементом донних альгоценозів, може мігрувати до планктону, а після стабілізації гідрологічного режиму опускатися на дно (Shcherbak, Semenyuk, 2004). Вплив роботи Київської ГЕС на фітопланктон верхньої частини Канівського вдсх розглянуто також в роботі (Oksiuyuk et al., 1999).

Мета роботи — оцінити вплив кліматичних змін і нестабільного режиму роботи ГЕС верхньокаскадних дніпровських водосховищ на просторово-часову динаміку локальних угруповань фітопланктону.

Матеріали та методи

У роботі представлені оригінальні дані щодо динаміки локальних угруповань фітопланктону Київського та Канівського водосховищ, отримані впродовж різних сезонів 2012–2022 рр.

Дослідження проводили на стаціонарних станціях Інституту гідробіології НАН України. На рис. 1 представлено карту-схему їхнього розміщення та позначено географічну відстань між станціями в затоках Собаче Гирло та Оболонь і станцією на русловій ділянці Канівського вдсх (траверз парку «Наталка»), через яку проходить основна маса води під час попусків ГЕС із нижніх горизонтів Київського вдсх (Oksiuyuk et al., 1999).

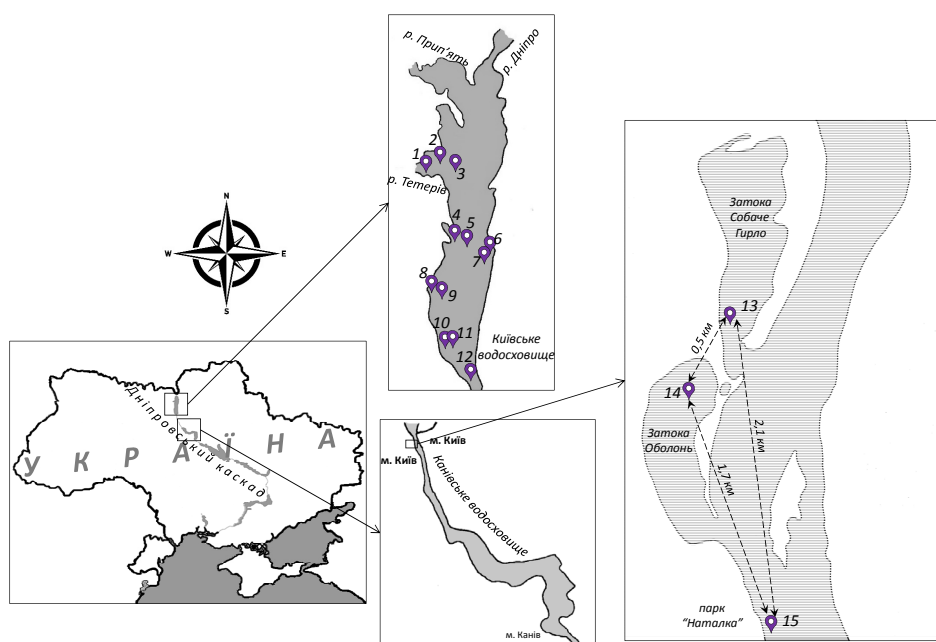


Рис. 1. Карта-схема розміщення станцій відбору проб фітопланктону (1–15) на Київському та Канівському водосховищах. Пунктирними стрілками позначено географічні відстані (км) між станціями на Канівському вдсх

Проби фітопланктону відбирали з поверхневих та природних горизонтів водної товщі. У випадках, коли глибини перевищували 3,0 м, — також посередині водного стовпа з подальшим камеральним опрацюванням (Shcherbak, 2002, 2006; Shcherbak et al., 2023a).

Температуру води вимірювали в польових умовах. Особливу увагу приділяли спостереженням за рівнем води (нормальний, аномально високий, аномально низький). Потім дані візуальних спостережень співставляли з опублікованими даними Центральної геофізичної обсерваторії НАН України (Information..., 2022).

Локальним угрупованням вважали сукупність видів водоростей з абіотичної компоненти — водної товщі (Yuryshynets et al., 2024).

Для порівняння видового складу локальних угруповань фітопланктону використовували індекс подібності Серенсена (K_{Sor}) (Sørensen, 1948). За величини індексу Серенсена $< 0,50$ водоростеві угруповання суттєво відрізнялися за своїм видовим складом, а якщо величина була $> 0,50$, локальні угруповання характеризувалися високим рівнем подібності (Shcherbak, 2002, 2006).

Для більш тонкої диференціації процесів, що лежать в основі подібності/відмінності між водоростевими угрупованнями, пропонуємо використовувати індекси відмінності: а) індекс обігу видів або бета-Сімпсона (β_{Sim}); б) індекс вкладеності видової структури (β_{nes}). Для розрахунку цих індексів як допоміжний показник використовується індекс відмінності (бета) Серенсена (β_{Sor}) (табл. 1).

Відомо що всі можливі ситуації, за яких порівнювані угруповання не є ідентичними, — результат поєднання двох різних процесів (Baselga, 2010):

1) обіг видів (*species turnover*) — це процес заміщення одних видів іншими за дії якихось історичних чи просторових чинників. Мірою обігу видів є індекс бета-Сімпсона (β_{Sim}). Високі індекси характерні для пари угруповань, що представлені близькою кількістю видів, проте суттєво відрізняються за видовим складом.

2) вкладеність видової структури (*nestedness*) — це ситуація, коли локальні угруповання з меншою кількістю видів є підмножинами локальних угруповань з більшою кількістю видів. У таких випадках широко поширені види трапляються в усіх угрупованнях, а рідкісні види — тільки в угрупованнях із більшим числом видів. Мірою вкладеності видової структури є індекс вкладеності (β_{nes}). Отже, високі індекси вкладеності характерні для угруповань, що суттєво відрізняються за кількістю видів, тобто угруповання з меншим числом видів є «вкладеним» в угруповання з більшим числом видів.

Таблиця 1. Індекси подібності/відмінності для порівняння видового складу водоростевих угруповань (Sørensen, 1948; Shcherbak, 2002, 2006; Baselga, 2010; Kietman, 2014)

Індекс	Індекс відображає	Формула розрахунку	Межі коливань та інтерпретація показників
K_{Sor} — індекс подібності Серенсена	подібність видового складу пари локальних угруповань	$K_{Sor} = \frac{2a}{2a + b + c}$	$K_{Sor} = 0$ Повна відмінність, жодного спільного виду $K_{Sor} < 0,5$ Суттєва відмінність $K_{Sor} > 0,5$ Суттєва подібність $K_{Sor} = 1$ Повна подібність, угруповання ідентичні
β_{Sor} — (бета) Серенсена, індекс відмінності	міру відмінності видового складу пари локальних угруповань	$\beta_{Sor} = 1 - K_{Sor}$	$\beta_{Sor} = 0$ Повна подібність, угруповання ідентичні $\beta_{Sor} = 1$ Повна відмінність, жодного спільного виду
β_{Sim} — індекс відмінності (бета) Сімпсона або індекс обігу видів	міру обігу видів (заміщення одних видів іншими) у парі локальних угруповань	$\beta_{Sim} = \frac{\min(b, c)}{a + \min(b, c)}$	$0 < \beta_{Sim} = \beta_{Sor} < 1$ $\beta_{res} = 0$ Угруповання представлені однаковою кількістю видів, але різним видовим складом $0 < \beta_{res} = \beta_{Sor} < 1$ $\beta_{Sim} = 0$ Угруповання представлені різною кількістю видів; усі види, присутні в угрупованні з меншою кількістю видів, повторюються в угрупованні з більшою кількістю видів $0 < \beta_{res} < \beta_{Sim} < 1$ $< \beta_{Sor} < 1$ Більшість видів, різних для двох угруповань, «заміщується» (переважає компонент обігу видів)
β_{res} — індекс вкладеності видової структури	міру відмінності пари локальних угруповань, зумовленої втраченою чи появою видів (ефектом вкладеності)	$\beta_{res} = \beta_{Sor} - \beta_{Sim}$	Угруповання представлені суттєво відмінною кількістю видів і більшість видів, різних для двох угруповань, присутня лише в угрупованні з більшою кількістю видів (переважає компонент вкладеності)

Примітка. a — кількість спільних видів для двох угруповань; b — кількість видів, що зустрічаються лише в першому угрупованні; c — кількість видів, що зустрічаються лише в другому угрупованні.

Індекс відмінності (бета) Серенсена (β_{Sor}) є інтегрованим показником і дорівнює сумі індексів β_{Sim} та β_{nes} .

Термін локалітет (біотоп) нами використовується в значенні, в якому він трактується в роботі: Leibold et al., 2004, тобто, дискретна площа місцеіснування, що може містити локальне угруповання водоростей.

Сортування видів — це процес, коли види займають найбільш сприятливі для них локалітети залежно від екологічної толерантності та взаємодії з іншими видами (Leibold et al., 2004). У роботі також використовується термін мас-ефект — явище, коли види можуть існувати в нетипових для них локалітетах (біотопах) завдяки високій швидкості розселення з інших локалітетів, де екологічні умови сприяють високій чисельності їхніх популяцій (Leibold et al., 2004).

Таксономічну номенклатуру водоростей наведено відповідно до *AlgaeBase* станом на жовтень 2022 р. (Guiry, Guiry, 2022). Отримані дані статистично опрацьовували за допомогою комп'ютерних програм MS Excel 2010, PAST.

Результати та обговорення

Характеристика абіотичних чинників

Сучасний температурний режим. Проявом впливу глобальних кліматичних змін на екосистеми дніпровських водосховищ є підвищення температури води в багаторічному аспекті. Це підтверджується узагальненими оригінальними даними щодо мінімальних (рис. 2, а), середніх (рис. 2, б) та максимальних (рис. 2, в) температур поверхневих і придонних горизонтів водної товщі основного (озерного) плеса Київського вдсх, отриманими в липні впродовж останнього десятиліття (2012–2021 рр.). Для порівняння наведено кліматичну норму минулого століття, розраховану за аналогічними авторськими даними впродовж 1977–1984 рр.

Необхідність наведення трьох графіків аномальних температур води зумовлена високою динамікою температури в літній сезон (липень) (Osadchyi et al., 2018). Але, попри певні відмінності (див. рис. 2, а, б, в), статистично достовірно реєструються відхилення температури води ($+\Delta$) в бік зростання від кліматичної норми, що особливо характерно для придонних горизонтів водної товщі. Цікаво, що на більш високе зростання температури в придонних горизонтах, ніж у поверхневих, вказувала Г.Г. Мінічева для північно-західної частини шельфу Чорного моря (Minicheva et al., 2024).

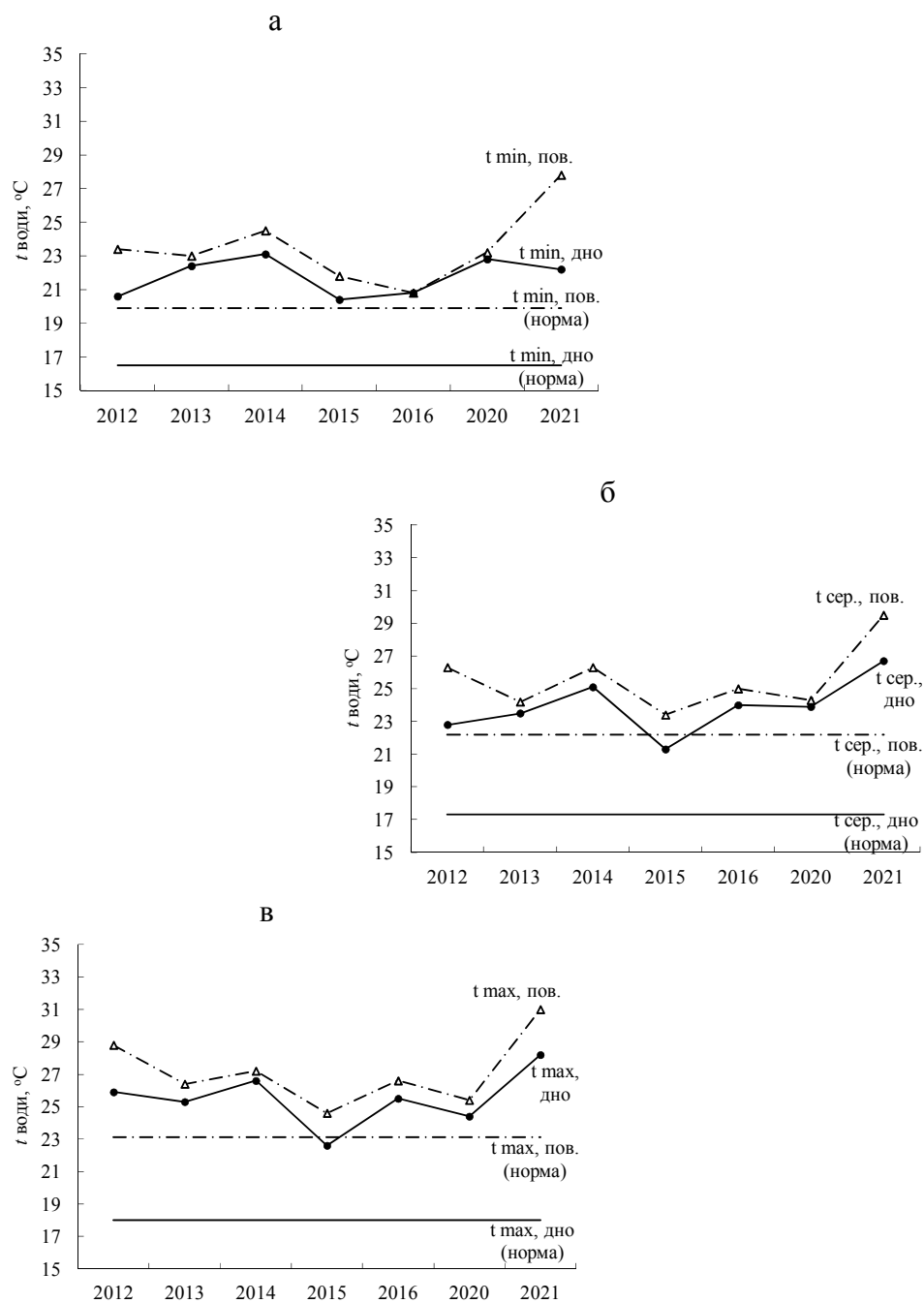


Рис. 2. Узагальнені оригінальні дані щодо: *а* — мінімальних ($t_{\min}$), *б* — середніх ($t_{\text{сер.}}$), *в* — максимальних ($t_{\max}$) температур води у поверхневих (пов.) та придонних (дно) горизонтах основного плеса Київського вдсх за останнє десятиріччя (літній сезон) у порівнянні з кліматичною нормою, розрахованою за аналогічними авторськими даними 1977–1984 рр. (Shcherbak, 1987) (норма)

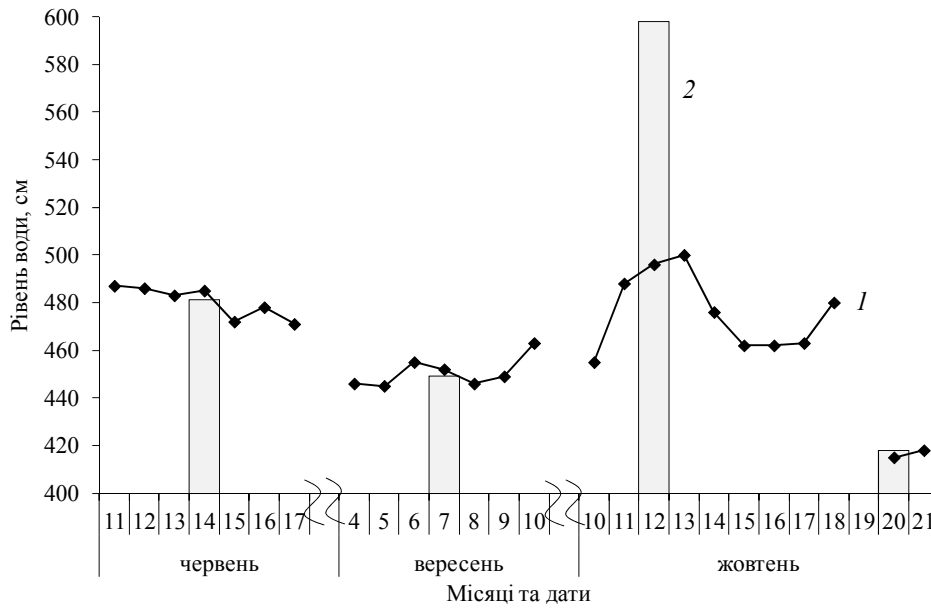


Рис. 3. Динаміка рівня води Канівського водсх на гідрологічному посту Київ ЦГО на 08:00 год. (1) та 20:00 год. (2) у червні, вересні та жовтні 2022 р. (Information..., 2022)

У зазначені періоди вивчали реакцію локальних угруповань фітопланктону в лотичних (руслова ділянка, траверз парку «Наталка») і лентичних (затоки Собаче Гирло та Оболонь, які відрізняються між собою за гідроморфологічними характеристиками) екосистемах (Shcherbak et al., 2023a, b). За температурними показниками даний період досліджень відповідає біологічному літу та біологічній осені (Shcherbak, 2019a).

Фітопланктон

Реакція фітопланктону на зміну температури води. Для оцінки реакції (відгуку) фітопланктону на аномальні температури води розраховано кореляційну залежність між середніми температурами водної товщі та енергетичною основою автотрофної ланки Київського водсх — біомасою *Cyanobacteria*—*Bacillariophyta*—*Chlorophyta* (рис. 4).

Кореляційний аналіз у системі біомаса—температура для домінуючих відділів водоростей дніпровського фітопланктону (*Cyanobacteria*, *Bacillariophyta*, *Chlorophyta*) показав результати, відмінні для кожного відділу:

– статистично достовірну позитивну лінійну кореляцію з високим рівнем значимості: $r = 0,92$; $p = 0,009$ отримано між біомасою *Cyanobacteria* та аномальною температурою води в межах 23,0–28,0 °C;

– позитивну лінійну кореляцію, але з дещо нижчим коефіцієнтом кореляції та рівнем значимості ($r = 0,85$; $p = 0,03$), також отримано для *Chlorophyta*;

– обернено лінійну кореляцію з високою достовірністю ($r = -0,96$; $p = 0,002$) отримано між біомасою *Bacillariophyta* і аномально високими температурами.

Таким чином, зростання температури води вище кліматичної норми, що реєструється в дніпровських водосховищах впродовж останнього десятиліття, зумовлює два різні типи реакції провідних відділів фітопланктону:

- позитивну кореляційну залежність для *Cyanobacteria* та *Chlorophyta*;
- обернену — для *Bacillariophyta*.

Дані закономірності реєструються на тлі загального зростання кількісних показників (чисельності, біомаси) локальних угруповань фітопланктону Київського вдсх (Shcherbak et al., 2022, 2024).

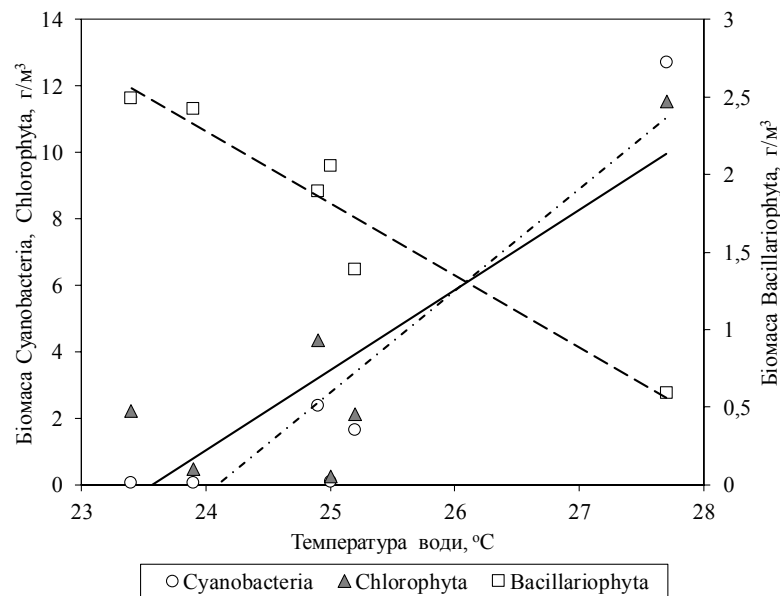


Рис. 4. Кореляційна залежність між температурою води та біомасою *Cyanobacteria* ($r = 0,92$; $p = 0,009$), *Bacillariophyta* ($r = -0,96$; $p = 0,002$) та *Chlorophyta* ($r = 0,85$; $p = 0,03$) у фітопланктоні Київського вдсх у сучасних умовах

Більш детальний аналіз величин чисельності, біомаси та їхньої структурної організації в інтервалі від мінімальних до максимальних температур (див. рис. 1, а, б, в) дозволяє на рівні відділів виділити два олігодомінантні пули: перший — *Bacillariophyta–Chlorophyta*; другий — *Cyanobacteria–Chlorophyta* (табл. 2).

Таблиця 2. Характеристика кількісного розвитку та структури пулів фітопланктону Київського вдсх за різних температурних режимів

Температурний режим	Пул	Показники фітопланктону			
		Чисельність		Біомаса	
		тис. кл/дм ³	Співвідношення відділів, %	г/м ³	Співвідношення відділів, %
Близький до кліматичної норми 19–23 °С	I	1705–7128	<i>Bacillariophyta</i> 21–67, <i>Chlorophyta</i> 20–27	0,75–4,37	<i>Bacillariophyta</i> 25–83, <i>Chlorophyta</i> 7–36
Аномально висока температура > 24 °С	II	59173–133975	<i>Cyanobacteria</i> 71–94, <i>Chlorophyta</i> до 21	11,35–27,36	<i>Cyanobacteria</i> 39–76, <i>Chlorophyta</i> 8–43

Вважаємо, що встановлені відмінності як в якісному складі, так і кількісних показниках, і, що важливо, їхній структурній організації є характерним механізмом сучасного етапу сукцесії дніпровського фітопланктону.

Іншим, не менш важливим, складовим механізмом сучасного етапу сукцесії є «здрібнення» локальних угруповань дніпровського фітопланктону зі зростанням температур води (Shcherbak, 2019a, b; Shcherbak et al., 2023b). Так, згідно з проведеним ранжируванням температурних інтервалів від першого (близького до кліматичної норми) до третього (максимально відмінного від кліматичної норми) (див. рис. 2, а, б, в) і відповідних їм величин чисельності (N) і біомаси (B) фітопланктону спостерігається зниження співвідношення B/N та, відповідно, зростання N/B (табл. 3).

Фактично здрібнення фітопланктону за аномальних температур відбувається на ценотичному рівні — заміщення популяцій великоклітинних видів дрібноклітинними. Водночас для оцінки наявності процесу здрібнення для окремих видів водоростей за аномальних температур необхідні додаткові альгологічні дослідження. Це відбувається за температур, загальноприйнятих як біологічне літо, часовий інтервал якого в останні десятиліття не тільки охоплює літні місяці, але й поширюється на весняний та осінній періоди (Shcherbak, 2019a, b). Останнім часом літні температури (як правило, аномально високі) в дніпровських водосховищах вже реєструються з середини травня й тривають до другої половини

вересня. Це спонукало до більш детально аналізу реакції на аномально високі температури води для кожного з домінуючих відділів окремо.

Таблиця 3. Співвідношення між величинами чисельності (N) і біомаси (B) літнього фітопланктону Київського й Канівського водосховищ за різних температур води (липень)

Пул	$T, ^\circ\text{C}$	Водосховище			
		Київське		Канівське	
		B/N	N/B	B/N	N/B
I	19,0–23,0	<u>0,06–0,31</u> 0,24	<u>1,23–9,16</u> 5,14	<u>0,41–2,01</u> 0,89	<u>3,34–12,62</u> 7,23
II	23,1–25,0	<u>0,08–0,36</u> 0,19	<u>2,77–11,70</u> 7,84	<u>0,35–0,71</u> 0,26	<u>2,85–8,83</u> 6,06
III	25,1–28,1	<u>0,07–0,23</u> 0,15	<u>4,41–13,91</u> 9,16	<u>0,09–0,11</u> 0,10	<u>9,05–11,54</u> 10,30

Примітка. Над рискою — межа коливань, під рискою — середня величина.

Bacillariophyta. Узагальнення багаторічних авторських даних щодо *Bacillariophyta* дніпровських водосховищ, зареєстрованих у домінуючих комплексах фітопланктону¹ в останні десятиліття, дозволяє провести ранжирування їхніх максимумів за певних температур. Для підтвердження особливостей відношення цих видів до температури були використані літературні джерела (Torachevskyi, Oksiyuk, 1960; Barinova et al., 2019).

У результаті в інтервалі температур 3,0–28,1 °C було отримано декілька різних за видовим складом пулів водоростей (табл. 4).

Представлені дані є одним із перших кроків у розумінні реакції *Bacillariophyta* на аномальні температури. Це потребує подальших досліджень. Деякі дослідники спостерігали максимальну здатність *Bacillariophyta* до конкуренції за біогенні елементи при температурах води до 15,0 °C (Tilman et al., 1986). Водночас є свідчення, що представники *Bacillariophyta* зустрічаються як у кріопланктоні (Life..., 1949), так і в гарячих джерелах Греції (Talling, 1962). Високі адаптаційні здатності характерні не тільки для *Bacillariophyta* фітопланктону, а й для водоростей інших екологічних груп. Так, доведено, що за різних температур води у

¹ Крім планктонних форм наводяться бентосні та перифітонні форми, які в момент відбору альгологічних проб знаходилися в товщі води.

дніпровському фітоепіфітоні існують два пули *Bacillariophyta*, які суттєво відрізняються за видовим складом (Semenyuk, Shcherbak, 2016).

Таблиця 4. Ранжирування *Bacillariophyta* домінуючих комплексів дніпровського фітопланктону залежно від температури води²

Пул	T, °C	Таксон
I	3–15,0	<i>Cyclotella kuetzingiana</i> Thw., <i>C. meneghiniana</i> Kütz., <i>Cyclostephanos dubius</i> (Hustedt) Round, <i>Aulacoseira italica</i> (Ehr.) Simonsen, <i>A. italica</i> var. <i>tenuissima</i> (Grunow) Simonsen, <i>Asterionella formosa</i> Hassall, <i>Skeletonema</i> sp., <i>Thalassiosira</i> sp.
II	> 15,1	<i>A. granulata</i> (Ehr.) Simonsen, <i>Ulnaria acus</i> (Kütz.) Aboal, <i>U. ulna</i> (Nitzsch) Compère, <i>Melosira varians</i> C. Agardh.
III	Евритермні види	<i>Stephanodiscus hantzschii</i> Grunow, <i>S. astraea</i> (Kütz.) Grunow, <i>S. binderanus</i> (Kütz.) Krieg., <i>Fragilaria capucina</i> var. <i>rumpens</i> (Kütz.) Lange-Bertalot ex Bukht.

Cyanobacteria. Відомо, що це основні збудники «цвітіння» води континентальних, зокрема дніпровських, екосистем, максимум якого відмічається в літній період (Algal..., 1968; Shcherbak, 2019a, b; Shcherbak et al., 2022, 2024). Просторовий розподіл *Cyanobacteria* характеризується певними закономірностями:

1) найвище їхнє різноманіття спостерігається в нижній частині Київського вдсх, що відрізняється незначною швидкістю течії та великою площею мілководь, які швидко прогриваються (Shcherbak, 2019b; Shcherbak et al., 2024). Тобто це синергізм чинників, які сприяють розвитку *Cyanobacteria* (високі температури плюс низька швидкість течії);

2) у даному випадку проявляється ефект сортування видів, тобто, види займають найбільш сприятливі для них локалітети.

Високі кількісні показники *Cyanobacteria* реєструються також у верхній частині Канівського вдсх. Це пов'язано з їхнім масовим надходженням із пригреблевої ділянки Київського вдсх під час попусків через ГЕС до Канівського вдсх, тобто, фактично спостерігається мас-ефект.

Для вивчення динаміки «цвітіння» води в Канівському вдсх проведено порівняння ретроспективних результатів за 1998 р. (Shcherbak, Maistrova, 2001), за літні сезони 2017 та 2019 рр. (Shcherbak et al., 2022), оригінальних

² В таблицю не включені види *Bacillariophyta*, зареєстровані під час досліджень у зимовий період. Це види, виявлені в період відкритої води.

даних за 2022 р. і температурами повітря в досліджувані періоди за даними ЦГО (Climate..., 2022) (рис. 5).

Так, біомаса *Cyanobacteria* в 2022 р. складала 0,50–9,30 г/м³ (у середньому $4,63 \pm 2,55$ г/м³), тобто відповідала показникам 2017–2019 рр. Наразі в 2017–2022 рр. вона значно перевищувала аналогічний показник для 1998 р. (див. рис. 5).

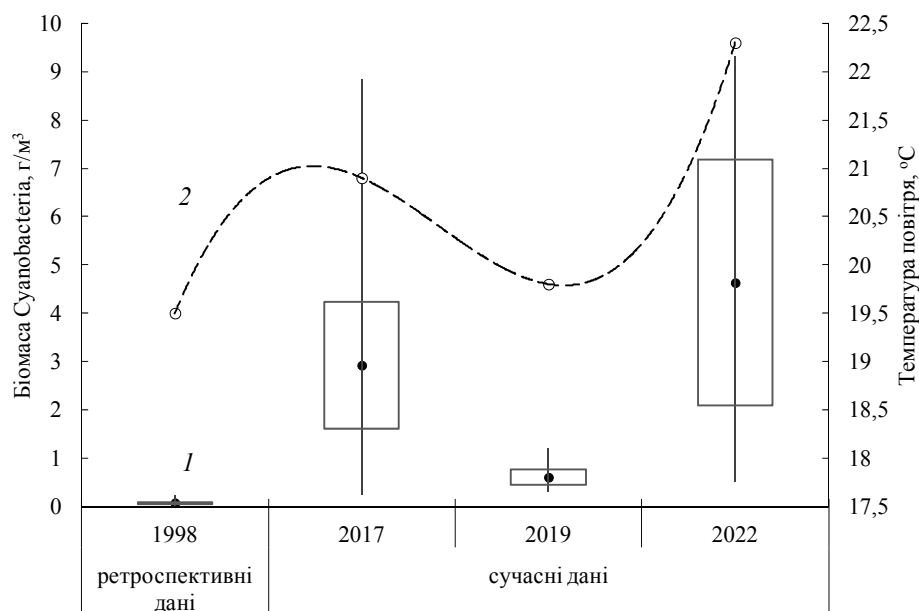


Рис. 5. Багаторічна динаміка біомаси *Cyanobacteria* у літньому фітопланктоні верхньої частини Канівського вдсх у 1998 р. (Shcherbak, Maystrova, 2001), 2017, 2019 рр. (Shcherbak et al., 2022) і 2022 р. (оригінальні дані) (1) та середньомісячної температури повітря за даними ЦГО (Climate..., 2022) (2). Жирна точка — середня величини, прямокутник — стандартна помилка, відрізок — межі коливань

Одним із пояснень такої різниці може бути вплив температурного режиму конкретного року. Так, у липні 1998 р. середня температура повітря складала 19,5 °C (що майже відповідає кліматичній нормі 1961–1990 рр., яка за даними ЦГО дорівнює 19,3 °C), у 2017 і 2019 рр. перевищувала її на 0,5–1,6 °C і на 3,7 °C у 2022 р.

У цілому глобальні зміни клімату продовжують залишатися одним із важливих чинників, що визначають багаторічну динаміку інтенсивності «цвітіння» води у Канівському вдсх.

Таким чином, критичний аналіз результатів багаторічних досліджень авторами вказує на певні закономірності:

– в останні десятиліття початок інтенсивного «цвітіння» води у дніпровських водосховищах спостерігається вже наприкінці квітня й триває до вересня включно;

– у найбільш аномально теплий період у дніпровському фітопланктоні домінують види родів *Microcystis* і *Anabaena*;

– поряд із планктонними формами з родів *Oscillatoria* (*O. geminata* Schwabe ex Gomont (= *Jaaginema geminatum* (Schwabe ex Gomont) Anagnostidis & Komárek), *O. planctonica* Wołoszyńska (= *Limnothrix planctonica* (Wołoszyńska) Meffert)) реєструються також бентосні форми (наприклад, *O. ucrainica* Vladimirova);

– на початку періоду «цвітіння» води навесні та наприкінці осені у фітопланктоні домінують представники родів *Aphanizomenon* (*Aphanizomenon flosaquae* Ralfs ex Bornet & Flahault, *A. gracile* Lemmermann) та наведені вище види роду *Oscillatoria*.

Очевидно, що ефективні адаптаційні властивості, набуті *Cyanobacteria* в процесі їхнього багатовікового філогенезу, дозволяють їм домінувати за сучасних аномально високих температур.

Водночас під час досліджень зимового фітопланктону заплавної водойми — колишнього торф'яного кар'єру в басейні р. Трубіж (Shcherbak et al., 2019), зафіксовано інтенсивну (до десятків г/м³) вегетацію *Aphanizomenon gracile*. У цей період на поверхні водойми під шаром снігу товщина льоду сягала 20–25 см, у пробах води, відібраних у придонних горизонтах з глибин 5,0–11,0 м, органолептично відчувався виражений запах сірководню.

У цілому питання адаптації *Cyanobacteria* до змін температур є настільки багатограним, що потребує подальших досліджень.

Chlorophyta. Літературні дані, де розглядаються механізми позитивної реакції *Chlorophyta* у дніпровських планктонних угрупованнях на аномально високі температури, є нечисленними (Zadorozhna, Shcherbak, 2017) і носять фрагментарний характер. У той же час експериментальними дослідженнями на культурах водоростей з родів *Desmodesmus*, *Scenedesmus*, *Tetradismus* доведено наявність у них високих адаптаційних потенціалів навіть за аномально високих температур — до 31–32 °C (Leontitva et al., 2024). На нашу думку, одним з механізмів високої термофільності *Chlorophyta* є значна кількість хлорофілу *a* і *b*. На здатність різних представників хлорококових водоростей вегетувати в природних умовах, зокрема на мілководних ділянках Канівського вдсх, за літніх температур води до 29–30 °C вказує І.М. Незбрицька (Nezbrytska, 2017). Крім того, в лабораторних умовах культивування за підвищених

температур (26 °C та 32 °C у порівнянні з 20 °C) у клітинах *Desmodesmus communis* (Hegew.) Hegew. і *Tetraëdron caudatum* (Corda) Hansg. збільшується вміст каротиноїдів. Це можна пояснити зростанням захисних функцій фотосинтетичного апарату *Chlorophyta* за аномальних температур (Nezbrytska, 2017). Але це тільки припущення, необхідно провести спеціальні дослідження у природних умовах.

Реакція фітопланктону на аномальні коливання рівня води. У низці авторських робіт (Shcherbak et al., 2022, 2023a, b, 2024; Semenyuk et al., 2024; Yuryshynets et al., 2024) описано структурно-функціональну організацію фітопланктону верхньокаскадних (Київське, Канівське) дніпровських водосховищ.

Таблиця 5. Таксономічний склад і структурна організація фітопланктону руслової ділянки й заток Канівського вдсх у різні сезони 2022 р.

Відділ	Руслова ділянка Канівського вдсх (траверз парку «Наталка»)						Затока					
							Оболонь			Собаче Гирло		
	14.06	01.09	07.09	15.09	12.10	20.10	14.06	12.10	20.10	14.06	12.10	20.10
<i>Cyanobacteria</i>	<u>10</u> 22	<u>7</u> 22	<u>5</u> 16	<u>6</u> 19	<u>6</u> 19	<u>5</u> 13	<u>3</u> 11	<u>6</u> 23	<u>4</u> 16	<u>3</u> 7	<u>5</u> 17	<u>3</u> 11
<i>Bacillariophyta</i>	<u>16</u> 36	<u>10</u> 31	<u>11</u> 34	<u>9</u> 28	<u>10</u> 32	<u>21</u> 55	<u>8</u> 30	<u>10</u> 38	<u>13</u> 52	<u>21</u> 49	<u>14</u> 48	<u>14</u> 50
<i>Cryptophyta</i>	<u>1</u> 2	—	<u>3</u> 9	—	<u>1</u> 3	—	—	<u>1</u> 4	<u>1</u> 4	<u>1</u> 2	<u>1</u> 3	<u>2</u> 7
<i>Miozoa</i>	<u>2</u> 5	<u>2</u> 6	<u>1</u> 3	<u>1</u> 3	<u>1</u> 3	<u>1</u> 3	<u>1</u> 4	<u>1</u> 4	<u>1</u> 4	—	<u>1</u> 3	<u>1</u> 4
<i>Ochrophyta</i>	<u>4</u> 9	<u>3</u> 9	<u>2</u> 6	<u>4</u> 13	<u>3</u> 10	<u>3</u> 8	<u>6</u> 22	<u>4</u> 15	<u>2</u> 8	<u>2</u> 5	<u>2</u> 7	<u>3</u> 11
<i>Chlorophyta</i>	<u>11</u> 24	<u>10</u> 31	<u>10</u> 31	<u>12</u> 38	<u>10</u> 32	<u>8</u> 21	<u>9</u> 33	<u>4</u> 15	<u>4</u> 16	<u>14</u> 33	<u>6</u> 21	<u>5</u> 18
<i>Euglenozoa</i>	<u>1</u> 2	—	—	—	—	—	—	—	—	<u>2</u> 5	—	—

Примітка. Над рискою — кількість видів і внутрішньовидових таксонів (ввт), під рискою — частка даного відділу від загальної кількості ввт; «—» — водорості відсутні.

Так, за оригінальними даними фітопланктон Канівського вдсх у літньо-осінній період 2022 р. був досить різноманітним і налічував 129 видів та внутрішньовидових таксонів (ввт) з 7 відділів. Видове багатство фітопланктону в досліджених акваторіях відрізнялося. Найбільш багатим видовим складом (80 ввт) вирізнялася руслова ділянка. Дещо менше таксонів (52 і 71 ввт) ідентифіковано в затоках Оболонь і Собаче Гирло відповідно. Водночас спостерігалася також певна подібність у структурній організації фітопланктону. Так, у локальних угрупованнях планктону домінував полідомінантний комплекс *Bacillariophyta*—*Chlorophyta*—*Cyanobacteria*, хоча частки кожного з відділів у видовому багатстві та флористичному спектрі дещо відрізнялися (табл. 5, рис. 6).

Просторову динаміку локальних угруповань планктонних водоростей було проаналізовано за коефіцієнтами подібності/відмінності з урахуванням наступних абіотичних чинників: а) різних рівнів води; б) різних типів локалітетів: лотичні (траверз парку «Наталка») та лентичні (затоки Оболонь і Собаче Гирло); в) різної географічної відстані (км) між ними (табл. 6).

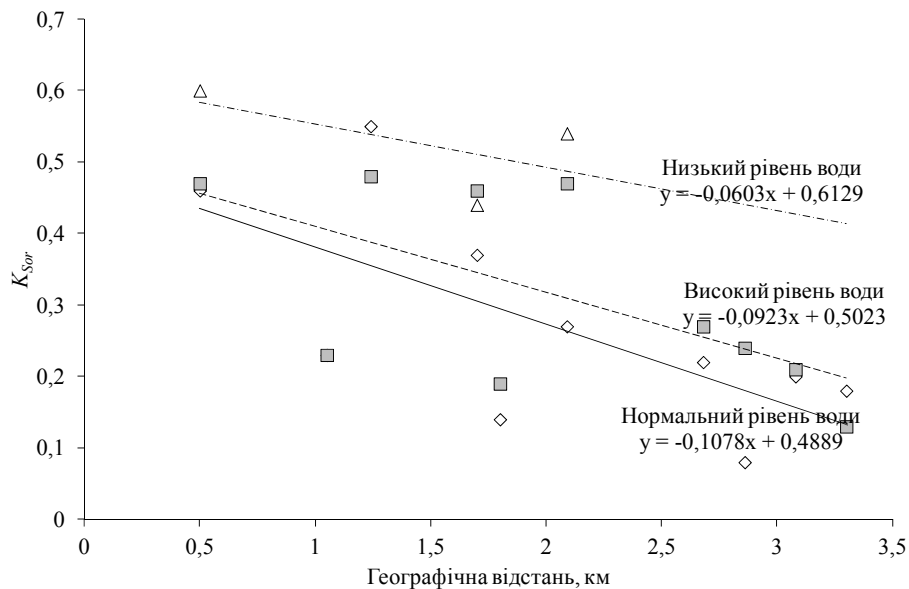


Рис. 6. Обернена залежність між подібністю локальних угруповань фітопланктону за коефіцієнтом Соренсена (K_{Sor}) та географічною відстанню між ними (зниження подібності з відстанню) за нормального рівня води (світлі ромби та суцільна лінія), за аномально високого рівня (сірі квадрати та штрихова лінія) і за аномально низького рівня води (світлі трикутники та штрих-пунктирна лінія)

Таблиця 6. Індекси подібності/відмінності між локальними угрупованнями фітопланктону руслової ділянки Канівського вдсх (лотична екосистема) та заток (лентична екосистема) за нормальних та аномальних рівнів води

Пари локальних угруповань фітопланктону	Нормальний рівень води		Аномальні рівні води			
			Високий рівень		Низький рівень	
Траверз парку «Наталка» – затока Оболонь	$K_{Sor} = 0,37$	$\beta_{Sim} = 0,59$	$K_{Sor} = 0,46$	$\beta_{Sim} = 0,50$	$K_{Sor} = 0,44$	$\beta_{Sim} = 0,44$
	$\beta_{Sor} = 0,63$	$\beta_{nes} = 0,03$	$\beta_{Sor} = 0,54$	$\beta_{nes} = 0,04$	$\beta_{Sor} = 0,56$	$\beta_{nes} = 0,12$
Траверз парку «Наталка» – затока Собаче Гирло	$K_{Sor} = 0,27$	$\beta_{Sim} = 0,69$	$K_{Sor} = 0,47$	$\beta_{Sim} = 0,52$	$K_{Sor} = 0,54$	$\beta_{Sim} = 0,36$
	$\beta_{Sor} = 0,73$	$\beta_{nes} = 0,04$	$\beta_{Sor} = 0,53$	$\beta_{nes} = 0,01$	$\beta_{Sor} = 0,46$	$\beta_{nes} = 0,10$
Затока Оболонь – затока Собаче Гирло	$K_{Sor} = 0,46$	$\beta_{Sim} = 0,41$	$K_{Sor} = 0,47$	$\beta_{Sim} = 0,50$	$K_{Sor} = 0,60$	$\beta_{Sim} = 0,36$
	$\beta_{Sor} = 0,54$	$\beta_{nes} = 0,13$	$\beta_{Sor} = 0,53$	$\beta_{nes} = 0,03$	$\beta_{Sor} = 0,40$	$\beta_{nes} = 0,04$
У середньому	$K_{Sor} = 0,37 \pm 0,05$	$\beta_{Sim} = 0,56 \pm 0,08$	$K_{Sor} = 0,47 \pm 0,003$	$\beta_{Sim} = 0,51 \pm 0,007$	$K_{Sor} = 0,53 \pm 0,05$	$\beta_{Sim} = 0,39 \pm 0,03$
	$\beta_{Sor} = 0,63 \pm 0,05$	$\beta_{nes} = 0,07 \pm 0,03$	$\beta_{Sor} = 0,53 \pm 0,003$	$\beta_{nes} = 0,03 \pm 0,009$	$\beta_{Sor} = 0,47 \pm 0,05$	$\beta_{nes} = 0,09 \pm 0,02$

Примітка. K_{Sor} — індекс подібності Серенсена; β_{Sor} — індекс відмінності (бета) Серенсена; β_{Sim} — індекс відмінності (бета) Сімпсона або індекс обігу видів; β_{nes} — індекс вкладеності видової структури.

Із представлених даних видно, що за аномально високого та аномально низького рівнів води зростає подібність між порівнюваними локальними угрупованнями фітопланктону. Так, за нормального рівня середній показник K_{Sor} складав $0,37 \pm 0,05$, за аномально високого — $0,47 \pm 0,003$, а за аномально низького — $0,53 \pm 0,05$. Одна з причин підвищення K_{Sor} за аномально високого рівня може полягати в тому, що за таких умов зростає швидкість течії та посилюється водообмін між русловою частиною й затоками. Це в свою чергу призводить до інтенсифікації обміну видами між даними локалітетами, тобто, спостерігається явище мас-ефекту. Важливо, що й при аномальному зниженні рівня води через тиждень після

аномального підвищення (див. рис. 3) величини K_{Sor} продовжували зростати (див. табл. 6). Це може бути пов'язано з тим, що після зниження рівня води майже на 180 см (див. рис. 3) багато видів, які раніше під час високого рівня були занесені з інших локалітетів, залишилися у нетипових для них біотопах.

Крім того, на зростання K_{Sor} при зниженні рівня води могла вплинути міграція бентосних форм у фітопланктон. Аналогічний ефект був зареєстрований та описаний авторами раніше (Shcherbak, Semenyuk, 2004), коли в товщі води затоки Собаче Гирло спостерігалася висока чисельність бентосних форм роду *Oscillatoria*, що зумовило зростання показників чисельності та біомаси фітопланктону.

Для диференціації процесів, які лежать в основі подібності/відмінності локальних водоростевих угруповань, проаналізовано величини індексів обігу видів Сімпсона (β_{Sim}) та індексів вкладеності видової структури (β_{nes}). З табл. 6 видно, що індекси обігу видів Сімпсона є досить високими (0,36–0,59), а індекси вкладеності видової структури — значно нижчі (0,01–0,13). Це свідчить про те, що відмінність між локальними угрупованнями фітопланктону в досліджуваних локалітетах переважно формується обігом видів. Найнижчі величини β_{nes} зареєстровані за аномально високого рівня води — від 0,01 до 0,04, у середньому $0,03 \pm 0,009$. І навпаки, найвищі величини цього індексу (0,04–0,12, у середньому $0,09 \pm 0,02$) відмічені за аномально низького рівня води (див. табл. 6). Можна зробити припущення, що за аномально високого рівня води посилюються процеси міграції, водночас за аномально низького рівня знижується швидкість течії і, відповідно, виникають обмеження в розселенні водоростей, тому зростає роль компонента вкладеності видової структури.

Разом з вираженим проявом гідрологічного чинника є й інший — географічна відстань. Для вивчення впливу географічної відстані на просторову динаміку водоростевих угруповань було застосовано показник зниження подібності з відстанню — *Distance Decay of Similarity (DDS)* (Wetzel et al., 2012; Goldenberg Vilar et al., 2014). Зниження подібності з відстанню полягає в тому, що при збільшенні географічної відстані між локалітетами подібність видового складу угруповань зменшується (тобто відмінність зростає). Для оцінки швидкості зниження подібності будується графік залежності між матрицями коефіцієнтів Соренсена та географічних відстаней і розраховується нахил лінійної регресії. Чим більший нахил (тобто кутовий коефіцієнт регресії), тим швидше знижується подібність між угрупованнями при їхньому географічному віддаленні один від одного.

Відповідні графіки залежності між подібністю фітопланктону за коефіцієнтом Соренсена (K_{Sor}) та географічною відстанню між локалітетами (див. рис. 1) за різних рівнів води (нормального, аномально високого та аномально низького) представлено на рис. 6. Між цими показниками зареєстровано достовірну обернену кореляцію: для нормального рівня води — $r = -0,69$, $p = 0,03$, для аномально високого рівня — $r = -0,63$, $p = 0,05$. Для аномально низького рівня води представлена менша кількість даних, тому коефіцієнт кореляції не обчислювали.

З рис. 6 видно, що найбільшим нахилом (кутовим коефіцієнтом) регресії (0,1078) характеризувався графік зниження подібності з відстанню, побудований для нормального рівня води, меншим кутовим коефіцієнтом (0,0923) — аналогічний графік для аномально високого рівня води та найменшим кутовим коефіцієнтом (0,0603) — графік для аномально низького рівня води. Отже, найбільший ступінь зниження подібності угруповань при віддаленні локалітетів один від одного спостерігався при нормальному рівні води, менший — при аномально високому та аномально низькому рівнях води.

Таким чином, аномальні високі та низькі рівні води Канівського вдсх призводять до порушення нормальної просторової динаміки водоростевих угруповань та посилення прояву мас-ефекту. Наразі складно встановити які ризики негативних екологічних явищ може нести встановлений мас-ефект для функціонування водних екосистем. Проте можливими ризиками є: а) інтенсифікація поширення «цвітіння» води; б) занесення адвентивних видів водоростей, зокрема солоноватоводних дрібноклітинних центричних форм з р. *Thalassiosira* та *Skeletonema*.

Інший важливий аспект, на наш погляд, полягає в тому, що проаналізовані абіотичні чинники (коливання рівня, різнотипні екосистеми (лотичні, лентичні) та географічна відстань між ними) до певної міри проявляють ефект синергізму на формування видового складу локальних угруповань, про що свідчать встановлені величини коефіцієнтів Соренсена. Але для підтвердження ефекту синергізму зазначених абіотичних чинників на видовий склад фітопланктону потрібні спеціальні дослідження.

Динаміка кількісних показників фітопланктону. За нормального рівня води біомаса фітопланктону руслової ділянки водосховища коливалась у межах 1,773–2,775 г/м³. Її основу (63–64%) формували планктонні центричні *Bacillariophyta*, а субдомінантами виступали *Chlorophyta* (22–33%). За аномально високого рівня води біомаса фітопланктону становила 0,908–1,478 г/м³ та її структура суттєво змінилася — домінували

Cyanobacteria (37–67%), в основному колонії видів роду *Microcystis* з включенням часток детриту (рис. 7).

При температурі води 12,1–12,8 °C домінування видів роду *Microcystis* у фітопланктоні Канівського вдсх є нетиповим, оскільки в осінній сезон за температур нижче 15 °C планктонні *Cyanobacteria* зазвичай опускаються у придонні горизонти та на дно. Але специфіка роботи Київської ГЕС полягає в тому, що водозабір відбувається з придонних горизонтів, де в цей час концентрація *Cyanobacteria* є суттєвою. Саме тому за аномально високого рівня і транзиту значного об'єму води через ГЕС із придонних горизонтів Київського у Канівське вдсх потрапляє значна кількість колоній. Причиною наявності детриту в колоніях *Microcystis* може бути те, що при максимальних попусках в системі: нижня частина Київського вдсх → турбіни Київської ГЕС → верхня частина Канівського вдсх формуються досить високі швидкості течій, що призводить до часткового руйнування колоній видів р. *Microcystis* (*M. aeruginosa* (Kütz.) Kütz., *M. pulverea* (H.C.Wood) Forti, *M. wesenbergii* (Komárek) Komárek ex Komárek) з включенням часток детриту.

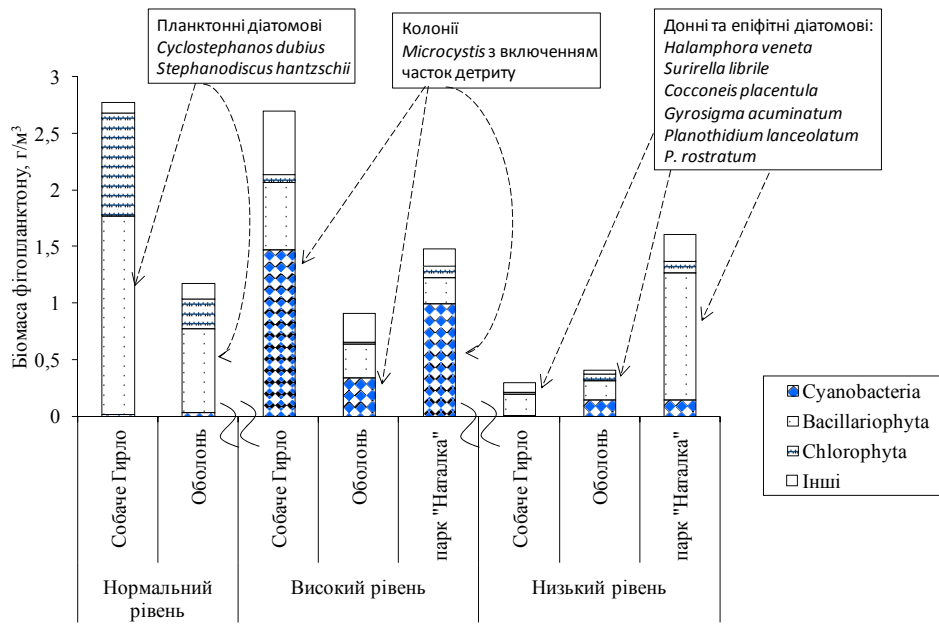


Рис. 7. Просторово-часова динаміка біомаси фітопланктону руслової ділянки та заток за нормального, аномально високого та аномально низького рівнів води Канівського вдсх. Автори видів наведені в роботі (Shcherbak et al., 2023a)

У затоці Оболонь біомаса *Cyanobacteria* є значно меншою, ніж у затоці Собаче Гирло та на русловій ділянці Канівського вдсх. Це, вочевидь, пов'язано з тим, що затока Оболонь з'єднана з основним руслом неширокою протокою, тому в ній формується в основному автохтонний фітопланктон і вплив попусків з Київського вдсх є менш суттєвим.

У затоці Собаче Гирло зареєстрована вища біомаса *Cyanobacteria*. Це може пояснюватись трьома основними причинами:

1. Затока Собаче Гирло знаходиться географічно ближче до греблі Київської ГЕС, ніж затока Оболонь.

2. Вона з'єднана широкою протокою з основним руслом, через яку під час попусків ГЕС заходить вода з Київського вдсх, що спричиняє домінування саме алохтонного фітопланктону.

3. Отже, має місце синергізм двох вищезазначених чинників: а) географічна відстань; б) гідрологічний режим.

За аномального зниження рівня води біомаса фітопланктону становила 0,296–1,613 г/м³, а її найбільшу частку (42–70%) формували *Bacillariophyta*. В основному вони були представлені донними та епіфітними формами: *Halamphora veneta* (Kütz.) Levkov, *Surirella librile* (Ehr.) Ehr., *Planothidium lanceolatum* (Bréb. ex Kütz.) Lange-Bertalot, *Planothidium rostratum* (Østrup) Lange-Bertalot, *Cocconeis placentula* Ehr., *Gyrosigma acuminatum* (Kütz.) Rabenh. Вочевидь, це пов'язано з тим, що за аномально низького рівня води в сталих локалітетах створюються несприятливі топічні умови як для фітоепіфітону, так і мікрофітобентосу, що призводить до вимушеної їхньої міграції до товщі води.

Заключення

Реальністю сьогодення є зростання впливу на дніпровський фітопланктон нових чинників: глобальних кліматичних змін і нестабільного режиму роботи ГЕС, що досліджено досить фрагментарно.

Так, за оригінальними даними, отриманими впродовж останнього десятиліття, липнева температура води у верхньокаскадних дніпровських водосховищах значно перевищує кліматичну норму, а амплітуда коливань рівня води, наприклад у Канівському вдсх, у 9–13 разів може перевищувати допустимі 15–20 см (Rules..., 2022).

Оцінка реакції (відгуку) фітопланктону в системі біомаса – температура для основних відділів дніпровського фітопланктону показала достовірну позитивну лінійну залежність для *Cyanobacteria* та, з дещо нижчим коефіцієнтом кореляції, — для *Chlorophyta*. Водночас для *Bacillariophyta* отримано достовірну обернену лінійну залежність.

Реакція локальних угруповань фітопланктону проявляється у формуванні двох пулів водоростей: 1) за температури, близької до кліматичної норми, — *Bacillariophyta*—*Chlorophyta*; 2) за аномально високих температур — *Cyanobacteria*—*Chlorophyta*. Вочевидь, це є характерним механізмом сукцесії дніпровського фітопланктону на сьогодні.

Іншою, не менш важливою ознакою, є дві діалектично пов'язані тенденції — зниження відношення біомаси до чисельності і, відповідно, зростання відношення чисельності до біомаси. Фактично, на ценотичному рівні спостерігається здрібнення фітопланктону, що вже відмічалось авторами раніше.

Більш детальний аналіз реакцій домінуючих комплексів *Bacillariophyta* на сучасні аномально високі температури води дозволив виділити три пули: 1) види, що домінують за температур, близьких до температурної норми; 2) види, що домінують за аномально високих температур; 3) евритермні види.

Для *Cyanobacteria* встановлено, що зростання температур від 15,0 °C (нижня межа біологічного літа) і вище (до 28,7 °C) призводить до інтенсифікації їхнього розвитку. Це підтверджується також результатами порівняльного аналізу авторських ретроспективних і сучасних даних, які чітко вказують на зростання біомаси *Cyanobacteria*. Водночас зі збільшенням температури знижується вегетація видів роду *Aphanizomenon* і зростає роль *Microcystis* та *Anabaena*.

Найбільш високе різноманіття *Cyanobacteria* спостерігається у нижній частині Київського вдсх, яка характеризується низькою швидкістю течії та значною площею мілководь, що швидко прогріваються. Цей процес можна розглядати як сортування видів, тобто, коли види розвиваються в найбільш оптимальних для них умовах залежно від екологічної толерантності.

Висока чисельність і біомаса *Cyanobacteria* також спостерігаються у верхній частині Канівського вдсх, куди вони надходять з пригреблевої ділянки Київського вдсх під час попусків ГЕС. Це можна вважати проявом мас-ефекту — знаходження видів у нетипових для них локалітетах завдяки високій швидкості розселення з інших локалітетів.

Реакція фітопланктону на аномальні коливання рівня води для різних локалітетів лентичних і лотичних екосистем проявилась у зростанні індексів видової подібності Серенсена між локальними угрупованнями фітопланктону за аномально високого і низького рівнів, порівняно з нормальним рівнем. Так, за аномально високого рівня води, зумовленого скидами великих об'ємів води з придонних горизонтів Київського вдсх, та відповідного посилення водообміну між різними локалітетами

відбувається інтенсифікація міграції видів між локальними угрупованнями фітопланктону й відмічається явище мас-ефекту. Аналогічне явище спостерігається за аномально низького рівня води, коли відбувається частковий перехід видів водоростей з бентосу й перифітону до планктону.

За аномально високого та аномально низького рівнів води, порівняно з нормальним рівнем, уповільнюється швидкість зниження подібності локальних угруповань при збільшенні географічної відстані між локалітетами, що також можна вважати проявом мас-ефекту.

Важливим показником аномальних впливів є також зміна структури фітопланктону. Так, за високих рівнів зростає частка *Cyanobacteria*, а за низьких — *Bacillariophyta*—*Chlorophyta*. Вочевидь, має місце також явище синергетичного впливу на фітопланктон аномальних режимів і температур, але це потребує подальших досліджень.

Таким чином, на сьогодні важливими чинниками, що впливають на просторово-часову динаміку й структурну організацію різнотипних локальних угруповань фітопланктону верхньокаскадних дніпровських водосховищ, є глобальні зміни клімату, які проявляються в аномальному зростанні температури води, і нестабільний режим роботи ГЕС, що реєструється при аномально високому чи низькому рівнях води у водосховищах.

Список літератури

- Algal blooms*. 1968. Ed. A.V. Topachevskiy. Kyiv: Nauk. Dumka. 388 p. [«Цветение» воды. 1968. Под ред. А.В. Топачевского. Киев: Наук. думка. 388 с.]
- Barinova S.S., Bilous O.P., Tsarenko P.M. 2019. *Algal indication of water bodies in Ukraine: Methods and perspectives*. Haifa, Kyiv: Univ. Haifa Publ. 367 p. [Барина С.С., Белоус Е.П., Царенко П.М. 2019. *Альгоиндикация водных объектов Украины: Методы и перспективы*. Хайфа, Киев: Изд-во Хайф. ун-та. 367 с.]
- Baselga A. 2010. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 19: 134–143.
- Climate data for the city of Kyiv*. 2022. Boris Sreznevsky Central Geophysical Observatory. [Кліматичні дані по м. Києву. 2022 р. Центральна геофізична обсерваторія імені Бориса Срезневського]. <http://cgo-sreznevskyi.kyiv.ua/uk/diialnist/klimatolohichna/klimatychni-dani-po-kyievu>
- Goldenberg Vilar A., Van Dam H., Van Loon E., Vonk J.A., Van Der Geest H.G., Admiraal W. 2014. Eutrophication decreases distance decay of similarity in diatom communities. *Freshwat. Biol.* 59(7): 1522–1531.
- Guiry M.D., Guiry G.M. 2022. *AlgaeBase*. World-wide electron. publ. Nat. Univ. Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org>

- Hydrology and hydrochemistry of the Dnieper River and its reservoirs*. 1989. Ed. M.A. Shevchenko. Kyiv: Nauk. Dumka. 216 p. [Гидрология и гидрохимия Днепра и его водохранилищ. 1989. Под ред. М.А. Шевченко. Киев: Наук. думка. 216 с.]
- Information on the water level and temperature in the Dnipro River*. 2022. Boris Sreznevsky Central Geophysical Observatory. [Інформація щодо рівня та температури р. Дніпро (Канівське водсх). 2022 р. Центральна геофізична обсерваторія імені Бориса Срезневського]. <http://cgo-sreznevskyi.kyiv.ua/uk/diialnist/hidrolohichna?id=152>
- Kiernan D. 2014. *Natural resources biometrics*. Geneseo, New York: Open SUNY Textbooks. State Univ. Geneseo. 251 p.
- Leibold M.A., Hoyoak M., Mouquet N., Amarasekare P., Chase J., Hoopes M., Holt R., Shurin J.B., Law R., Tilman D., Loreau M., Gonzalez A. 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecol. Lett.* 7(7): 601–613.
- Leontieva T., Krot Yu., Usenko O., Konovets I., Kipnis L., Krasnyuk Yu. 2024. Criteria for evaluation the production potential of green microalgae (*Chlorophyta*) for mass cultivation. *Hydrobiol. J.* 60(2): 57–65.
- Life in fresh waters of USSR*. 1949. Ed. V.I. Zhadin. Moscow, Leningrad: Acad. Nauk. 540 p. [Жизнь пресных вод СССР. 1949. Под ред. В.И. Жадина. М., Л. Изд-во АН СССР. 540 с.]
- Minicheva H.H., Harkusha O.P., Kalashnik K.S., Marynets H.V., Sokolov Ye.V. 2024. Reaction of planktonic and benthic algae in the Black Sea to the consequences of the destruction of the Kakhovska reservoir dam on the Dnipro River (Ukraine). *Algologia*. 34(2): 104–129. [Мінічева Г.Г., Гаркуша О.П., Калашнік К.С., Маринець Г.В., Соколов Є.В. 2024. Реакція водоростей планктону та бентосу Чорного моря на наслідки руйнування греблі Каховського водосховища на р. Дніпро (Україна). *Альгологія*. 34(2): 104–129]. <https://doi.org/10.15407/alg34.02.104>
- Nezbrytska I.M. 2017. *Specifics of Chlorophyta and Cyanoprokaryota representatives functioning under conditions of increase in the aquatic environment temperature*. Cand. Sci. Diss. Abstract. Kyiv. 25 p. [Незбрицька І.М. *Особливості функціонування представників Chlorophyta та Cyanoprokaryota за умов підвищення температури водного середовища*: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. Київ. 25 с.]
- Oksiyuk O.P., Timchenko V.M., Davydov O.A. et al. 1999. *State of ecosystem of the Kyiv section of Kaniv Water reservoir and the ways of its regulation*. Kyiv. 60 p. [Оксиук О.П., Тимченко В.М., Давыдов О.А. и др. 1999. *Состояние экосистемы Киевского участка Каневского водохранилища и пути его регулирования*. Киев. 60 с.]
- Osadchyi V.I., Aguilar E., Skrynnyk O.A., Boychuk D.O., Sidenko V.P., Skrynnyk O.Ya. 2018. Daily assymetry of climate change of air temperature in Ukraine. *Ukr. Geogr. J.* 3(103): 21–30. [Осадчий В.І., Агуїлар Е., Скринник О.А., Бойчук Д.О., Сіденко В.П., Скринник О.Я. 2018. Добова асиметрія кліматичних змін температури повітря в Україні. *Укр. геогр. журн.* 3(103): 21–30]

- Rules of operation of the Dnieper cascade reservoirs*. 2022. Min. Protect. Nat. Res. Ukraine [Правила експлуатації водосховищ Дніпровського каскаду. 2022. Мін-во захисту довкілля та природ. рес. України]. <https://zakon.rada.gov.ua/laws/show/z0704-22#Text>
- Semenyuk N.Ye., Shcherbak V.I. 2016. Structural and functional organization of phytoepiphyton of the Dnieper reservoirs and factors influencing its development. Rep. 1. Role of some hydrophysical factors. *Hydrobiol. J.* 52(5): 3–17.
- Semenyuk N.Ye., Shcherbak V.I., Davydov O.A., Koziychuk E.Sh., Yurishynets V.I. 2024. Spatial dynamics of planktonic and contour algal metacommunities in lotic and lentic ecosystems. *Sci. Issue Ternop. Nat. Ped. Univ. Ser. Biol.* 84(2): 40–50. [Семенюк Н.Є., Щербак В.І., Давидов О.А., Козійчук Е.Ш., Юришинець В.І. 2024. Просторова динаміка планктонних і контурних альгометагруп лотичних і лентичних екосистем. *Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту. Сер. Біол.* 84(2): 40–50]
- Shcherbak V.I. 1987. *Phytoplankton production and trophic role in the Kyiv reservoir ecosystem*: Cand.Sci.Diss. Abstract. Kyiv. 18 p. [Щербак В.І. 1987. *Продукція фітопланктону і його трофічна роль в екосистемі Київського водохранилища*: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. Київ. 18 с.]
- Shcherbak V.I. 1989. Phytoplankton of the Dnieper River and its reservoirs. Kyiv reservoir. Kaniv reservoir. In: *Vegetation and bacterial population of the Dnieper River and its reservoirs*. Kyiv: Nauk. Dumka. Pp. 81–87. [Щербак В.І. 1989. Фітопланктон Дніпра і його водохранилищ. Київське водохранилище. Каневське водохранилище. У кн.: *Растительность и бактериальное население Днепра и его водохранилищ*. Київ : Наук. думка. С. 81–87]
- Shcherbak V.I. 1999. Primary production of algae in the Dnieper and Dnieper reservoirs. *Hydrobiol. J.* 35(1): 1–13.
- Shcherbak V.I. 2002. Methods of studying phytoplankton. In: *Methodical fundamentals for hydrobiological studies of aquatic ecosystems*. Kyiv. Pp. 41–47. [Щербак В.І. 2002. Методи досліджень фітопланктону. У кн.: *Методичні основи гідробіологічних досліджень водних екосистем*. Київ. С. 41–47]
- Shcherbak V.I. 2006. Phytoplankton. In: *Methods of hydroecological investigations of surface waters*. Kyiv: Logos. Pp. 8–27. [Щербак В.І. 2006. Фітопланктон. У кн.: *Методи гідроекологічних досліджень поверхневих вод*. Київ: Логос. С. 8–27]
- Shcherbak V.I. 2019a. Patterns of water reservoir ecosystems' reaction to climate change. Фітопланктон. In: *Biodiversity and bioresource potential of the Dnieper water reservoirs under conditions of climate change and biological invasion*. Kyiv: Nauk. Dumka. Pp. 178–190. [Щербак В.І. 2019а. Основні закономірності реакції екосистем водосховищ на зміни клімату. У кн.: *Біорізноманіття та біоресурсний потенціал екосистем дніпровських водосховищ в умовах кліматичних змін і розвитку біологічної інвазії*. Київ: Наук. думка. С. 178–190]
- Shcherbak V.I. 2019b. Response of phytoplankton of the Kyiv reservoir to the increase in summer temperatures. *Hydrobiol. J.* 55(1): 18–35.

- Shcherbak V.I., Maistrova N.V. 2001. *Phytoplankton of the Kyiv section of the Kaniv reservoir and factors affecting its development*. Kyiv. 70 p. [Щербак В.І., Майстрова Н.В. 2001. *Фітопланктон київської ділянки Канівського водоймища та чинники, що його визначають*. Київ. 70 с.]
- Shcherbak V.I., Semenyuk N.Ye. 2004. Effect of hydrological regime upon the phytoplankton structure in the adjacent water bodies of the Kaniv reservoir. In: *Science and education '2004: 7th International scientific and practical conference*. Dnipropetrovsk. Vol. 56. Biol. Sci. Pp. 77–79. [Щербак В.І., Семенюк Н.Є. 2004. Вплив гідрологічного режиму на структуру фітопланктону придаткових систем Канівського водосховища. У кн.: *Наука і освіта '2004: VII Міжнародна науково-практична конференція*. Т. 56. Біол. науки. С. 77–79]
- Shcherbak V.I., Semenyuk N.Ye., Linchuk M.I. 2019. Winter under the ice water bloom formed by *Aphanizomenon gracile* Lemmermann. *Hydrobiol. J.* 55(5): 20–34.
- Shcherbak V.I., Semenyuk N.Ye., Yakushin V.M. 2022. Phytoplankton structural and functional organisation in a large lowland reservoir under the global climate change (case study of the Kaniv reservoir). *Hydrobiol. J.* 58(6): 3–27.
- Shcherbak V.I., Semenyuk N.Ye., Davydov O.A., Larionova D.P. 2023a. Present-day characteristics of phytoplankton, microphytobenthos and phytoepiphyton of the Kaniv reservoir. Report 1: Taxonomic, ecological diversity and spatial patterns. *Algologia*. 33(3): 147–184. [Щербак В.І., Семенюк Н.Є., Давидов О.А., Ларіонова Д.П. 2023а. Сучасна характеристика фітопланктону, мікрофітобентосу та фітоепіфітону Канівського водосховища. Повідомлення 1: Таксономічне, екологічне різноманіття та просторовий розподіл. *Альгологія*. 33(3): 147–184]. <https://doi.org/10.15407/alg33.03.147>
- Shcherbak V.I., Semenyuk N.Ye., Davydov O.A., Larionova D.P. 2023b. Present-day characteristics of phytoplankton, microphytobenthos and phytoepiphyton of the Kaniv reservoir. Report 2: Abiotic variables, quantitative diversity, dominant species complex, trophic state, water quality. *Algologia*. 33(4): 247–277. [Щербак В.І., Семенюк Н.Є., Давидов О.А., Ларіонова Д.П. 2023b. Сучасна характеристика фітопланктону, мікрофітобентосу та фітоепіфітону Канівського водосховища. Повідомлення 2: Абіотичні чинники, кількісне різноманіття, домінуючий комплекс, трофічність та оцінка якості водного середовища. *Альгологія*. 33(4): 247–277]. <https://doi.org/10.15407/alg33.04.247>
- Shcherbak V.I., Semenyuk N.Ye., Maistrova N.V. 2024. Characteristics of *Cyanobacteria* at different stages of existence of the Kyiv reservoir. *Hydrobiol. J.* 60(1): 3–27.
- Sørensen T. 1948. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content and its application to analyses of the vegetation of Danish commons. *Kong. Danske Videnskab. Selskab Biol. Skrift.* 5(4): 1–46.
- Talling J.F. 1962. Freshwater algae. In: *Physiology and biochemistry of algae*. New York: Acad. Press. Pp. 743–757.

- Tilman D., Kiesling R., Sterner R., Kilham S., Johnson F. 1986. Green, blue-green and diatom algae: taxonomic differences in competitive ability for phosphorus, silicon and nitrogen. *Arch. Hydrobiol.* 106(4): 473–485.
- Timchenko V.M., Lynnyk P.M., Kholodko O.P., Beliaev V.V., Vandyuk N.S., Gulyaeva O.O., Zhezherya V.A. 2013. *Abiotic components of the Kyiv reservoir ecosystem*. Kyiv: Logos. 59 p. [Тімченко В.М., Линник П.М., Холодько О.П., Беляєв В.В., Вандюк Н.С., Гуляєва О.О., Жежеря В.А. 2013. *Абіотичні компоненти екосистеми Київського водосховища*. Київ: Логос. 59 с.]
- Topachevskiy O.V., Oksiyuk O.P. 1960. Diatoms – *Bacillariophyta*. In: *Identification manual of the freshwater algae of Ukrainian RSR*. Issue 9. Kyiv: Nauk. Dumka. 411 p. [Топачевський О.В., Оксіюк О.П. 1960. Діатомові водорості – *Bacillariophyta*. У кн.: *Визначник прісноводних водоростей Української РСР*. Вип. 9. Київ: Наук. думка. 411 с.]
- Wetzel C.E., Bicudo D. de C., Ector L., Lobo E.A., Soininen J., Landeiro V.L., Bini L.M. 2012. Distance decay of similarity in neotropical diatom communities. *PLoS ONE*. 7(9): e45071.
- Yurysheynets V.I., Semenyuk N.Ye., Shcherbak V.I., Davydov O.A., Koziychuk E.Sh., Shelyuk Yu.S. 2024. Some issues and challenges of applying metacommunity theory in complex studies of phytoplankton, phytobenthos and phytoperiphyton of continental aquatic ecosystems. *Ukr. J. Nat. Sci.* 9: 56–73. [Юришинець В.І., Семенюк Н.Є., Щербак В.І., Давидов О.А., Козійчук Е.Ш., Шелюк Ю.С. 2024. Деякі актуальні проблеми застосування теорії метагруповань при комплексному вивченні фітопланктону, мікрофітобентосу, фітоперифітону континентальних водних екосистем. *Укр. журн. природ. наук*. 9: 56–73]
- Zadorozhna G.M., Shcherbak V.I. 2017. Effect of solar radiation and water temperature on development of phytoplankton in the Kaniv reservoir. *Hydrobiol. J.* 53(1): 18–27.

Semenyuk N.Ye. (<https://orcid.org/0000-0003-4447-3507>)

Shcherbak V.I. (<https://orcid.org/0000-0002-1237-6465>)

Davydov O.A. (<https://orcid.org/0009-0004-2381-723X>)

Koziychuk E.Sh. (<https://orcid.org/0009-0002-5762-938X>)

Institute of Hydrobiology of the NAS of Ukraine,
12 Prosp. Volodymyra Ivasiuka, Kyiv 04210, Ukraine

Dynamics of local phytoplankton communities in the upper-cascade Dnieper reservoirs under present conditions

Important factors, affecting the spatial and temporal dynamics and structure of local phytoplankton communities in the upper-cascade Dnieper reservoirs include global climate change manifesting in

abnormally high water temperatures and the unsteady mode of HPP operation, which is registered in abnormally high or low water level in reservoirs. A strong positive correlation has been found between water temperature and *Cyanobacteria* and *Chlorophyta* biomass and strong inverse correlation for *Bacillariophyta*. Two groups of algae have been distinguished, prevailing under different temperatures: 1) *Bacillariophyta*—*Chlorophyta*, when the water temperature is close to climatic norm; 2) *Cyanobacteria*—*Chlorophyta*, when the water temperature is abnormally high. Besides, the reduction in phytoplankton cell size is observed at cenotic level. The findings of comparative analysis of retrospective and present data show an increase in *Cyanobacteria* biomass during the recent decades. High cell count and biomass of *Cyanobacteria* are recorded in the lower part of the Kyiv reservoir distinguished by large shallow-water areas, which quickly get warm, and in the upper part of the Kaniv reservoir, where *Cyanobacteria* get during the HPP discharge. This phenomenon can be considered as mass effect – presence of species in untypical localities due to high speed of dispersal from other localities. The phytoplankton responded to abnormal fluctuations of water level by increase in the Sorensen species similarity indices between the local communities under the abnormally high and low levels, as compared with the normal level. When the water level is abnormally high, species migration among the local communities becomes more intense, and the mass effect is observed. During the abnormally low water level some algal species from benthos and periphyton migrate to phytoplankton. Besides, during the abnormally high and low levels, as compared with the normal level, the distance decay of similarity slows down, which can also be regarded a manifestation of mass effect.

Key words: phytoplankton, Dnieper reservoirs, local communities, abnormal temperatures, unstable mode of hydroelectric power station