

УДК [574.5:581.526.3](282.247.32)

Н. Е. Семенюк

ГОМЕОСТАЗ ФИТОЭПИФИТОНА ДНЕПРОВСКИХ ВОДОХРАНИЛИЩ

Рассмотрена возможность применения концепции «гомеостаза» к фитоэпифитону днепровских водохранилищ. Показано, что в полидоминантных сообществах водорослей обрастаний с высоким видовым богатством колебания общей биомассы могут сглаживаться, что способствует поддержанию гомеостаза.

Ключевые слова: фитоэпифитон, днепровские водохранилища, доминирующий комплекс, видовое богатство, гомеостаз.

Исследования гомеостаза на надорганизменных уровнях организации био- (популяция, биоценоз) и экосистем не так многочисленны, как исследования гомеостаза на уровне организма. Это обусловлено методическими трудностями, возникающими при изучении функционирования на этих уровнях организации материи. Однако в современных условиях данная проблема становится все более актуальной.

Одной из составляющих гомеостаза водной экосистемы является гомеостаз сообществ гидробионтов (фитопланктон, фитомикробентос, фитоэпифитон, зоопланктон, зообентос), но на сегодня вопросы гомеостаза такого важного автотрофного компонента равнинных водохранилищ, как фитоэпифитон, остаются практически не изученными.

Информационный поиск показывает, что в научной литературе нет единого определения термина «гомеостаз» [2, 4, 5, 6, 16, 19, 22]. В работе [16] «гомеостаз» определяется как «тенденция экосистемы поддерживать определенную стабильность некоторых свойств, таких как продуктивность, поток энергии и веществ, или биомасса, несмотря на отклонения абиотических факторов». Согласно В. Е. Заике [6], «гомеостаз — это относительное, динамическое постоянство состава и свойств, функций биологической системы».

В основе гомеостаза экосистем и биоценозов лежит принцип Ле Шателье-Брауна, заключающийся в том, что воздействие, оказываемое на систему, находящуюся в состоянии динамического равновесия со средой, вызывает совокупность реакций системы, направленных на снижение этого воздействия [3].

© Н. Е. Семенюк, 2017

В приведенных выше определениях термин «гомеостаз» охватывает как постоянство состава системы, так и постоянство ее функций. В то же время, некоторые авторы [2, 4, 19, 22] для постоянства состава используют термин «гомеостаз», а для постоянства функций — термин «энантиостаз».

Учитывая, что в сообществе водорослей структурные и функциональные показатели тесно взаимосвязаны и сложно разграничить динамическое равновесие структурных показателей («гомеостаз» в более узком смысле) и функциональных показателей («энантиостаз»), в данной статье мы будем употреблять термин «гомеостаз» в более широком смысле — как для структурных, так и для функциональных показателей. Это согласуется с определением И. И. Дедю: «гомеостаз — это способность организма или системы организмов поддерживать устойчивое (динамическое) равновесие в изменяющихся условиях среды» [5].

Фитоэпифитон, как любое сообщество водорослей, можно рассматривать как открытую систему, в которую извне поступает вещество (например, в виде биогенных элементов) и энергия (в виде солнечной радиации). В процессе фотосинтеза фитоэпифитона солнечная энергия преобразуется в химические связи органического вещества первичной продукции. Известно [4], что при благоприятных условиях открытая система достигает состояния динамического равновесия, при котором ее структура остается постоянной, но это постоянство сохраняется в процессе непрерывного обмена и движения вещества. К фитоэпифитону, как к открытой системе, можно применить принцип эквифинальности. Данный принцип заключается в том, что, в отличие от состояния равновесия в закрытых системах, полностью детерминированных начальными условиями, открытая система может достигать состояния, не зависящего от исходных условий и определяющегося исключительно параметрами системы [3, 4].

Актуальным вопросом является выбор количественных показателей, которые могут служить мерой гомеостаза гидробиологических сообществ, в том числе фитоэпифитона. Например, в качестве показателя гомеостаза озерных экосистем [15] рассматривается отсутствие многолетних тенденций к повышению или снижению различных гидрохимических и гидробиологических параметров, но для фитоэпифитона такие работы не проводились.

Цель работы — установить механизмы гомеостаза фитоэпифитона днепровских водохранилищ.

Материал и методика исследований. Объектом исследований являлся фитоэпифитон Киевского, Каневского и Кременчугского водохранилищ. На Киевском водохранилище работы проводили в летние сезоны 2008—2016 гг. по сетке станций Института гидробиологии НАН Украины [21], при этом были охвачены мелководья речной (днепровской) части (на траверзе с. Нижние Жары, Теремцы), озерно-речной части (на траверзе о. Домонтово, с. Страхолесье) и озерной части (на траверзе с. Толокунь, Ровжи, Глебовка). Пробы фитоэпифитона отбирали с высших водных растений разных экологических групп: воздушно-водных (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex

Steud. — тростник обыкновенный, *Typha angustifolia* L. — рогоз узколистный, *Scirpus lacustris* L. — камыш озерный), растений с плавающими листьями (*Nuphar lutea* (L.) Smith — кубышка желтая, *Trapa natans* L. — водяной орех плавающий) и погруженных (*Potamogeton perfoliatus* L. — рдест пронзеннолистный, *Potamogeton pectinatus* L. — рдест гребенчатый, *Ceratophyllum demersum* L. — роголистник темно-зеленый).

На Каневском водохранилище наблюдения осуществляли на стационарной станции мониторинга отдела общей и санитарной гидробиологии Института гидробиологии НАН Украины, расположенной на 11 км вниз по течению от плотины Киевской ГЭС, в 2008—2011 гг. каждые две недели с июня по ноябрь [25]. Пробы фитоэпифитона отбирали с рдеста пронзеннолистного.

На Кременчугском водохранилище фитоэпифитон изучали по акватории Нижней Сулы и Сульского залива (НПП «Нижнесульский») в различные вегетационные сезоны 2010—2012 гг., и результаты этих исследований частично опубликованы в монографии [12]. Пробы фитоэпифитона отбирали с тростника обыкновенного.

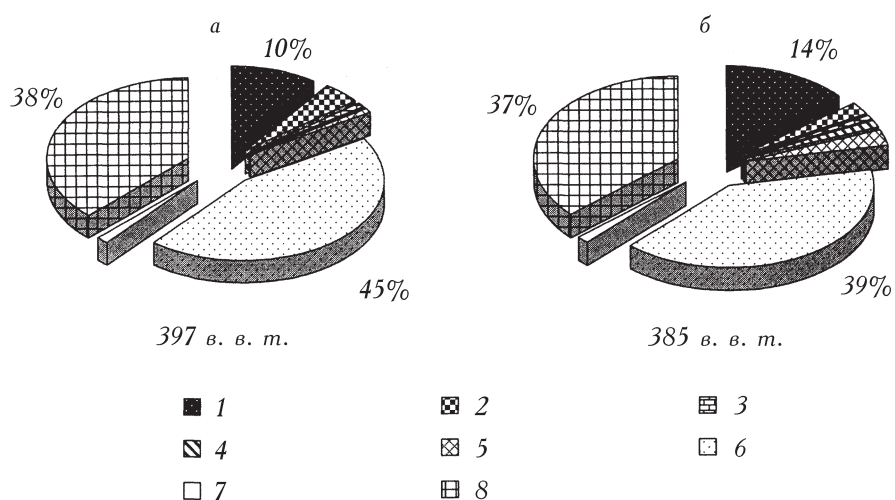
Отбор, фиксацию, камеральную обработку проб водорослей, расчет их численности и биомассы осуществляли согласно общепринятым гидробиологическим методам [8]. Интенсивность первичной продукции фитоэпифитона и деструкцию органических веществ определяли скляночным методом в кислородной модификации [23]. Корреляционный анализ проводили с помощью программного пакета Statistica 6.0. Вариабельность биомассы ($B_{max}/B_{сред}$) рассчитывали как отношение максимальной биомассы к средней [10], коэффициент вариации (C_V) — как отношение стандартного отклонения к среднему значению, принятому за 100% [20].

Результаты исследования и их обсуждение

Сравнительный анализ ретроспективных данных за 1976—1984 гг. [7] и результатов наших натурных исследований фитоэпифитона Киевского водохранилища в 2008—2016 гг. показал, что в видовом составе фитоэпифитона произошли определенные изменения. Так, коэффициент сходства Серенсена между списком видов, приведенным Л. Е. Костиковой [7], и списком видов, полученным нами, составляет 0,56. Также отмечены некоторые изменения в соотношении основных отделов: увеличение доли золотистых водорослей и снижение — эвгленовых (рис. 1).

Большое значение для оценки гомеостаза водорослевых сообществ обрастаний имеет анализ многолетней динамики их доминирующего комплекса. Сравнение доминирующих комплексов фитоэпифитона Киевского водохранилища по ретроспективным литературным [7] и нашим данным (на примере фитоэпифитона на рогозе узколистном на траверзе с. Страхоlesье) позволило обнаружить определенные различия в их структуре (табл. 1).

Так, ранее (1976—1980 гг.) доминирующий комплекс характеризовался олигодоминантной структурой — в его состав входило от двух до трех видов.



1. Таксономическое разнообразие фитопланктона Киевского водохранилища по ретроспективным [7] (а) и современным (б) данным: 1 — Cyanophyta; 2 — Euglenophyta; 3 — Dinophyta; 4 — Cryptophyta; 5 — Chrysophyta; 6 — Bacillariophyta; 7 — Xanthophyta; 8 — Chlorophyta.

Значительную часть биомассы фитопланктона формировала крупноклеточная зеленая водоросль *Oedogonium* sp., субдоминантами выступали диатомовые водоросли *Melosira varians* C. Agardh (14—15%) и *Tabellaria flocculosa* (Roth) Kützing (до 10%).

В современный период (2008—2016 гг.) в состав доминирующего комплекса входит до семи видов. При этом доля *Oedogonium* sp. снизилась с 20—69% до 11—28% и доминирующую роль приобрели такие виды: *Lyngbya kuetzingii* Schmidle (9—13%), *Cocconeis placentula* Ehrenberg (5—14%), *Eunotia monodon* Ehrenberg (6—13%), *Epithemia adnata* (Kützing) Brébisson (до 23%), *Synedra ulna* (Nitzsch) Ehrenberg (до 20%). В то же время доля *M. varians* осталась практически на том же уровне (8—24%). Приведенный нами перечень доминирующих видов фитопланктона согласуется с литературными данными [17].

Таким образом, в отличие от 70—80-х гг. прошлого столетия, на сегодня доминирующий комплекс фитопланктона можно характеризовать как полидоминантный.

Установленные нами изменения структуры доминирующего комплекса фитопланктона подтверждают закономерность, отмеченную в работе [16], для описания которой авторы используют термин «компенсаторные взаимодействия между видами». Так, изменения экологических факторов, произошедшие в современный период по сравнению с 70—80-ми гг. XX ст., могли вызвать снижение биомассы зеленой водоросли *Oedogonium* sp. и предоставить возможность для компенсаторных изменений биомассы других видов, которые на сегодня сформировали полидоминантный доминирующий комплекс.

1. Многолетняя динамика доминирующего комплекса фитозоофитона на рогозе узколистном в Киевском водохранилище (траверз с. Страховлесье)

Виды-доминанты	Доля видов-доминантов в биомассе фитозоофитона, %											
	ретроспективные данные [7]						современные данные					
	1976 г.	1977 г.	1979 г.	1980 г.	2008 г.	2012 г.	2013 г.	2014 г.	2015 г.	2016 г.		
<i>Lyngbya kuetzingii</i> Schmidle	—	—	—	—	—	9	13	—	—	—	—	
<i>Cocconeis placentula</i> Ehrenberg	—	—	—	—	9	14	—	5	—	5		
<i>Epithemia adnata</i> (Kützing) Brébisson	—	—	—	—	—	—	—	23	11	—		
<i>Eunotia flexuosa</i> Kützing	—	—	—	—	—	—	9	—	—	—		
<i>Eunotia monodon</i> Ehrenberg	—	—	—	—	13	—	6	—	—	—		
<i>Fragilaria crotonensis</i> Kitton	—	—	—	—	—	—	—	—	—	11		
<i>Gomphonema olivaceum</i> (Hornemann) Brébisson	—	—	—	5	—	—	—	—	—	—		
<i>Melosira varians</i> C. Agardh	—	15	15	14	24	—	13	—	10	8		
<i>Navicula tripunctata</i> (O.F. Müller) Bory	—	—	—	—	7	—	—	—	—	—		
<i>Planothidium lanceolatum</i> (Brébisson ex Kützing) Lange-Bertalot	8	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
<i>Rhoicosphenia abbreviata</i> (C. Agardh) Lange-Bertalot	—	—	5	—	—	—	—	—	10	—		
<i>Rhopalodia gibba</i> (Ehrenberg) Otto Müller	—	—	—	—	—	—	9	—	—	—		
<i>Synedra ulna</i> (Nitzsch) Ehrenberg	—	—	—	—	5	—	—	—	9	20		
<i>Tabellaria flocculosa</i> (Roth) Kützing	10	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
<i>Oedogonium</i> sp.	20	58	69	58	14	—	—	28	11	12		

Продолжение табл. 1

Виды-доминанты	Доля видов-доминантов в биомассе фитозоопланктона, %											
	ретроспективные данные [7]						современные данные					
	1976 г.	1977 г.	1979 г.	1980 г.	2008 г.	2012 г.	2013 г.	2014 г.	2015 г.	2016 г.		
<i>Oocystis lacustris</i> Chodat	—	—	—	—	—	—	6	—	—	—	—	
<i>Spirogyra crassa</i> (Kützing) Kützing	—	—	—	—	—	—	—	—	8	—	—	
<i>Stigeoclonium farctum</i> Berthold	—	—	—	—	—	67	—	—	6	—	—	
<i>Ulothrix zonata</i> (F. Weber & Mohr) Kützing	—	—	—	—	—	—	—	—	—	8	—	
Общее количество видов-доминантов	3	2	3	3	6	3	6	3	7	6	6	

Примечание. «—» — вид не относился к доминирующим.

Отмеченный переход олигодоминантного доминирующего комплекса фитозоопланктона в полидоминантный согласуется с концепцией стабилизации гидробиологического режима днепровских водохранилищ, разработанной В. И. Щербаком для фитопланктона [24].

Очевидно, что установленная нами закономерность позволяет утверждать, что в настоящее время фитозоопланктон Киевского водохранилища находится в стадии, близкой к климаксу, а следовательно, возможно использовать понятие гомеостаза.

Сравнительный анализ значений индекса Шеннона, варибельности биомассы водорослей и суточных *P/V*-коэффициентов в 70—80-е гг. XX ст. и в 2008—2016 гг. показал, что современная структурная организация доминирующего комплекса фитозоопланктона способна поддерживать эти величины на уровне прошлого столетия, что свидетельствует о гомеостазе (табл. 2).

Нами был также проведен анализ многолетней динамики фитозоопланктона Каневского водохранилища. Учитывая, что в 70—80-е гг. XX ст. фитозоопланктон этого водохранилища не изучался, мы рассматривали его динамику только в современный период — с 2008 по 2011 г. Например, в течение периода наблюдений доминирующий комплекс фитозоопланктона на рдесте пронзеннолистном формировали 11 видов (10 видов диатомовых и один вид синезеленых водорослей). В качестве иллюстрации на рисунке 2 приведена динамика четырех из них с наибольшей биомассой.

Биомасса видов-доминантов колебалась в широком диапазоне с ко-

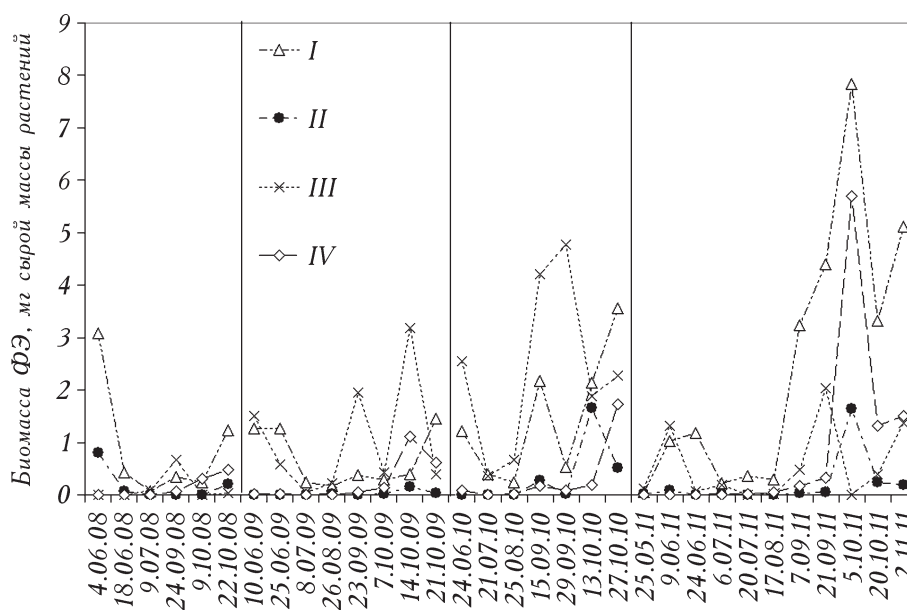
2. Многолетняя динамика индекса Шеннона по биомассе (H_B), вариабельности биомассы ($B_{max}/B_{сред}$) и суточных P/B -коэффициентов фитозепифитона в Киевском водохранилище

Периоды	Рогоз узколистный		Рдест пронзеннолистный		
	H_B , бит/мг	$B_{max}/B_{сред}$	H_B , бит/мг	$B_{max}/B_{сред}$	P/B -сут
1976—1984 гг. [7]	2,0 – 4,4	7	2,2 – 3,3	4	0,04—3,63
	$2,8 \pm 0,6$		$2,8 \pm 0,6$		
2008—2016 гг.	1,1 – 3,1	7	3,0 – 4,1	3	0,07—2,30
	$2,3 \pm 0,4$		$3,6 \pm 0,3$		

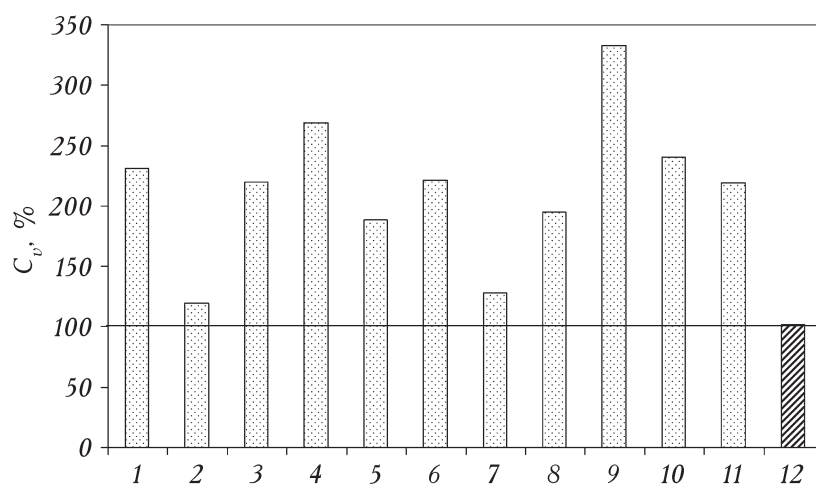
Примечание. Над чертой — пределы колебаний, под чертой — средние значения; \pm стандартная ошибка.

эффицентом вариации (C_V) от 119% (*Cocconeis placentula*) до 333% (*Navicula menisculus* Schumann). Однако при этом коэффициент вариации общей биомассы был намного ниже и составлял всего 102% (рис. 3).

Таким образом, для суммарной биомассы фитозепифитона установлена более высокая стабильность во времени, чем для биомассы каждого доминирующего вида в отдельности. Это может объясняться тем, что отдельные виды характеризуются разными оптимумами экологических факторов (температуры воды, гидрохимических показателей, световых условий), и в течение вегетационного сезона их биомасса колеблется в зависимости от влияния этих факторов. При этом, если структура доминирующего комплекса



2. Сезонная и многолетняя динамика доминирующих видов фитозепифитона на рдесте пронзеннолистном в речной части Каневского водохранилища: I — *Cocconeis placentula*; II — *Gomphonema olivaceum*; III — *Melosira varians*; IV — *Navicula tripunctata*.



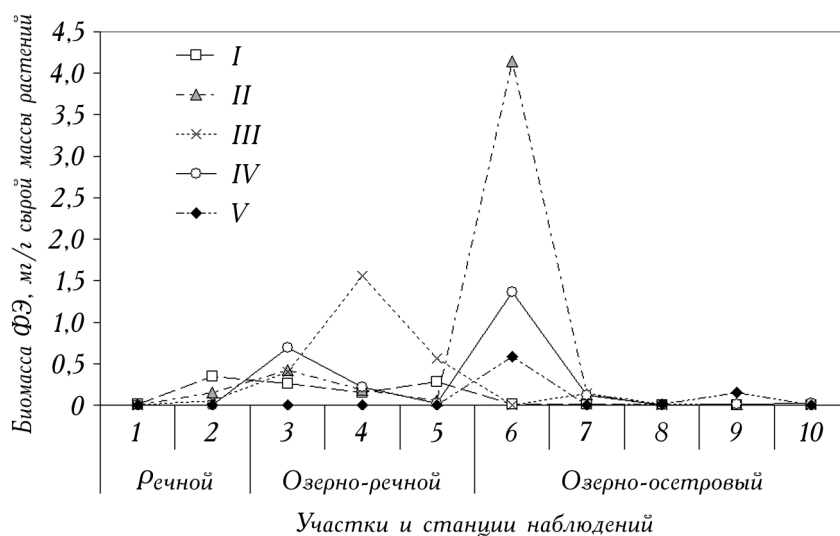
3. Коэффициенты вариации биомассы доминирующих видов (1 — *Lyngbya kuetzingii*; 2 — *Cocconeis placentula*; 3 — *Cymbella tumida* (Brébisson) Van Heurck; 4 — *Diatoma vulgare* Bory; 5 — *Encyonema elginense* (Krammer) D.G. Mann; 6 — *Gomphonema olivaceum*; 7 — *Melosira varians*; 8 — *Navicula cryptocephala* Kützing; 9 — *N. menisculus*; 10 — *N. tripunctata*; 11 — *Rhoicosphenia abbreviata*) и общей биомассы фитозепифитона (12) на рдесте пронзеннолистном в речной части Каневского водохранилища.

полидоминантная, колебания общей биомассы сообщества могут значительно «сглаживаться».

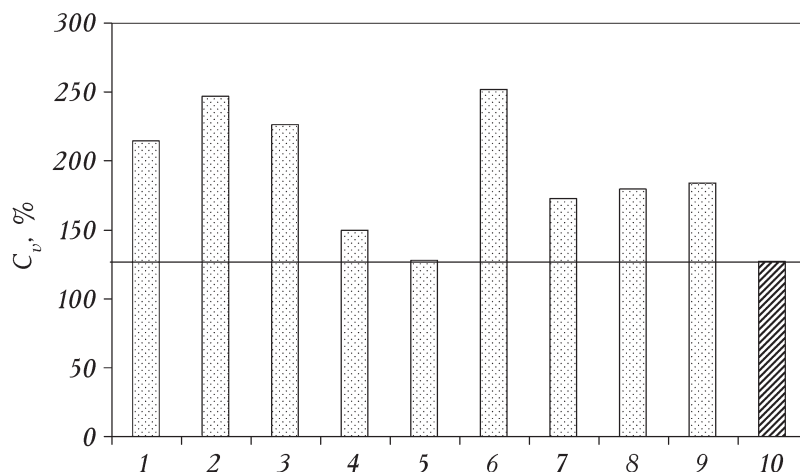
Важно, что подобную закономерность (меньшую амплитуду колебаний общей биомассы, чем биомассы каждого вида в отдельности) можно наблюдать не только во временном, но и в пространственном аспекте. Ее можно проиллюстрировать на примере фитозепифитона НПП «Нижнесульский» Кременчугского водохранилища. Акватория национального парка представляет собой пространственный гидрологический континуум, состоящий из разнотипных участков: природная лотическая экосистема р. Сулы (речной участок); часть речной акватории, где уже регистрируется подпор водохранилища — экотон, сформировавшийся на границе реки и залива водохранилища (озерно-речной участок); залив, образованный подпором воды Кременчугского водохранилища (озерно-островной участок) [12].

Структура доминирующего комплекса фитозепифитона в акватории НПП «Нижнесульский» характеризовалась значительной пространственной гетерогенностью, что может быть обусловлено изменением скорости течения и гидрохимического режима по продольному профилю гидроэкосистемы (рис. 4).

На речном участке основу биомассы фитозепифитона формировали виды диатомовых водорослей, типичные для обрастаний, с гетерополярным строением створки (*Cocconeis placentula*, *Rhoicosphenia abbreviata*), которые плотно прикрепляются к субстрату и имеют конкурентное преимущество в условиях высокой скорости течения. На озерно-речном участке возрастала роль *Melosira varians*. На озерно-островном участке доминировали такие



4. Пространственная динамика доминирующих видов фитоэпифитона на тростнике обыкновенном в акватории НПП «Нижнесульский» Кременчугского водохранилища. Доминирующие виды: I — *Rhoicosphenia abbreviata*; II — *Epithemia adnata*; III — *Melosira varians*; IV — *Rhopalodia gibba*; V — *Lynngbya aerugineo-coerulea* Gomont. Станции наблюдений: 1 — выше с. Горошино; 2 — траверз с. Горошино; 3 — траверз с. Старый Мохнач; 4 — траверз с. Мохнач; 5 — траверз с. Мироны — с. Большая Буримка; 6 — урочище Чубаров лес; 7 — траверз с. Погребняки; 8 — траверз с. Лещевка; 9 — траверз с. Демьяновка; 10 — траверз насосной станции.



5. Коэффициенты вариации биомассы доминирующих видов (1 — *Aphanizomenon flos-aquae*; 2 — *Lynngbya aerugineo-coerulea*; 3 — *Euglena acus* (O.F. Müller) Ehrenberg; 4 — *Cocconeis placentula*; 5 — *Rhoicosphenia abbreviata*; 6 — *Epithemia adnata*; 7 — *Epithemia turgida* (Ehrenberg) Kützing; 8 — *Melosira varians*; 9 — *Rhopalodia gibba*) и общей биомассы фитоэпифитона (10) на тростнике обыкновенном в акватории НПП «Нижнесульский» Кременчугского водохранилища.

виды диатомовых, как *Epithemia adnata*, *Rhopalodia gibba*, а также синезеленые *Lynngbya aerugineo-coerulea*, *Aphanizomenon flos-aquae* Ralfs ex Bornet &

3. Видовое богатство, индекс Шеннона и биомасса фитозлифитона в Киевском водохранилище (летний сезон 2008—2014 гг.)

Растения-субстраты	Станции наблюдений	Видовое богатство, в. в. т.	H' , бит/мг	Биомасса		C_V , %
				мг/г АСМ	мг/10 см ²	
Тростник обыкновенный	Траверз с. Глебовка	40	1,4 – 3,0	0,08 – 1,60	0,03 – 1,04	121
			2,3 ± 0,5	0,67 ± 0,47	0,22 ± 0,16	
Рогоз узколистный	Траверз с. Ровжи	77	2,6 – 4,0	0,16 – 5,40	0,05 – 1,80	73
			3,5 ± 0,3	3,02 ± 1,10	1,01 ± 0,33	
Рогоз узколистный	Траверз с. Страховесье	59	0,9 – 3,3	1,65 – 38,48	0,34 – 8,01	140
			2,0 ± 0,7	14,72 ± 11,90	3,07 ± 2,48	
Тетеревский залив	Тетеревский залив	92	3,7 – 4,4	0,97 – 5,42	0,20 – 1,13	80
			4,0 ± 0,2	2,88 ± 1,32	0,60 ± 0,28	
Кубышка желтая	Траверз с. Страховесье	55	0,9 – 2,4	3,00 – 14,87	0,22 – 1,10	97
			1,7 ± 0,3	6,07 ± 2,93	0,45 ± 0,22	
Тетеревский залив	Тетеревский залив	59	1,4 – 3,1	1,74 – 26,89	0,13 – 1,99	142
			2,4 ± 0,5	10,14 ± 8,38	0,75 ± 0,62	
Водяной орех плавающий	Глебовский залив	71	0,5 – 2,8	2,44 – 11,08	0,20 – 0,92	62
			1,5 ± 0,5	6,46 ± 2,00	0,54 ± 0,17	
Тетеревский залив	Тетеревский залив	88	1,8 – 3,2	3,86 – 24,44	0,32 – 2,04	89
			2,3 ± 0,5	12,15 ± 6,27	1,01 ± 0,52	
Рдест пронзеннолистный	Траверз с. Глебовка	89	1,6 – 3,9	6,36 – 40,52	0,10 – 0,65	54
			2,9 ± 0,5	26,97 ± 7,31	0,44 ± 0,12	
Траверз с. Ровжи	Траверз с. Ровжи	108	1,8 – 4,4	21,86 – 175,29	0,35 – 2,83	94
			3,1 ± 0,5	73,30 ± 34,64	1,18 ± 0,56	

Продолжение табл. 3

Растения-субстраты	Станции наблюдений	Видовое богатство, в. в. т.	N_B , бит/мг	Биомасса	
				мг/г АСМ	мг/10 см ²
Траверз с. Толокунь		79	2,6 – 3,0	14,24 – 162,18	0,23 – 2,62
			2,9 ± 0,1	61,15 ± 34,55	0,99 ± 0,56
Тетеревский залив		123	3,0 – 4,1	81,24 – 127,43	1,31 – 2,05
			3,4 ± 0,4	99,31 ± 14,25	1,60 ± 0,23
Роголистник темно-зеленый	Траверз с. Страхолевье	67	0,4 – 3,5	11,96 – 212,78	×
			2,4 ± 1,0	89,28 ± 62,40	

Примечание. Над чертой — пределы колебаний, под чертой — средние значения; N_B — индекс Шеннона по биомассе; C_V — коэффициент вариации биомассы; мг/г АСМ — мг/г абсолютно сухой массы растений-субстратов; «×» — не определены.

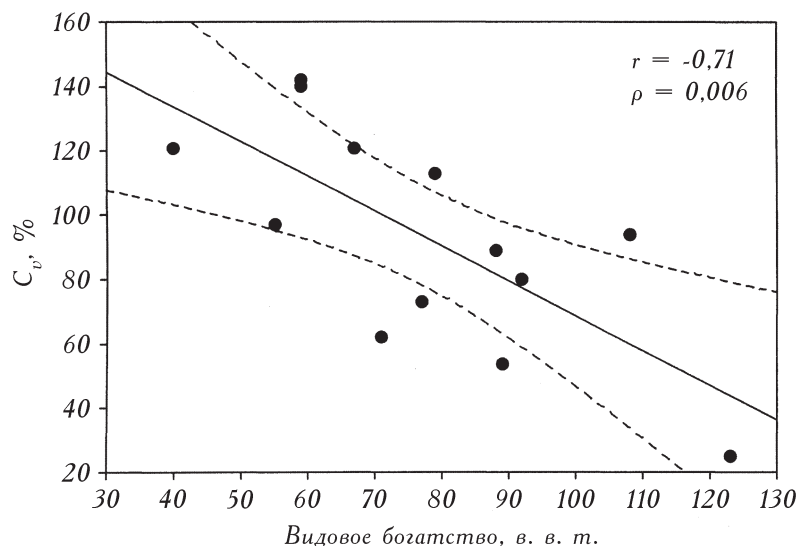
Flahault. Следует отметить, что *A. flos-aquae* по биотопической приуроченности является типично планктонным видом. Его значительная доля в биомассе фитозеопитона может объясняться осаждением из планктона на поверхность высших водных растений в период «цветения» воды.

Коэффициенты вариации биомассы доминирующих видов составляли от 128% (*Rhoicosphenia abbreviata*) до 251% (*Epithemia adnata*). В то же время, коэффициент вариации общей биомассы (126%) был ниже, чем для каждого вида в отдельности (рис. 5). Это объясняется тем, что разные виды по-разному реагируют на изменение скорости течения и гидрохимического режима по продольному профилю гидроэкосистемы, но так как структура фитозеопитона полидоминантная, колебания общей биомассы характеризуются меньшей амплитудой.

Полученные нами данные подтверждают концепцию «эффекта портфолио» или «механизма асинхронного ответа», изложенную в работах [1, 13]. Суть концепции состоит в том, что если значения численности (биомассы) различных видов колеблются стохастическим образом, то высокое видовое разнообразие повышает стабильность функционирования биоценоза, что является основой гомеостаза.

В настоящее время актуальным вопросом является изучение взаимосвязи биологического разнообразия и гомеостаза сообществ, о которой в научной литературе нет однозначного мнения [1, 9, 11, 14, 18, 26].

Для оценки взаимосвязи между гомеостазом и разнообразием фитозеопитона Киевского водохранилища был проведен корреляционный анализ зависимости между коэффициентом вариации его биомассы (C_V) и средним



6. Корреляция между видовым богатством фитозоопифитона Киевского водохранилища и коэффициентом вариации его биомассы (C_v , %).

индексом Шеннона по биомассе, а также между коэффициентом вариации биомассы и видовым богатством.

Было установлено, что биомасса фитозоопифитона изменялась в широких пределах и даже для одного вида растения-субстрата на одной станции наблюдения минимальные и максимальные ее значения могли отличаться почти на порядок, а коэффициенты вариации биомассы составляли от 25 до 142% (табл. 3).

Достоверной зависимости между коэффициентом вариации биомассы и индексом Шеннона не установлено, наблюдалась тенденция к снижению коэффициента вариации при повышении индекса Шеннона ($r = -0,38$, при $p = 0,20$). В то же время была установлена достоверная отрицательная корреляция между коэффициентом вариации биомассы и видовым богатством ($r = -0,71$, при $p = 0,006$) (рис. 6).

Таким образом, чем выше разнообразие сообщества фитозоопифитона, тем меньше амплитуда колебаний его общей биомассы и, соответственно, выше его гомеостаз. Данная закономерность еще раз подтверждает так называемый эффект портфолио [1, 13], который заключается в том, что при повышении видового разнообразия возрастает количество возможных откликов водорослевого сообщества на воздействие факторов среды. При этом амплитуда колебаний общей биомассы сообщества будет ниже, чем амплитуда колебаний биомассы каждого вида в отдельности. Таким образом, доказано, что к фитозоопифитону днепровских водохранилищ возможно применение понятия «гомеостаза» сообществ.

Заключение

В работе обоснована возможность применения концепции «гомеостаза» к фитозеифитону днепровских водохранилищ и установлены основные механизмы гомеостаза данного сообщества.

Анализ многолетней динамики фитозеифитона Киевского водохранилища показал, что по сравнению с ретроспективными данными в его видовом составе и доминирующем комплексе произошли определенные изменения. Установлен переход олигодоминантного доминирующего комплекса в полидоминантный, что согласуется с концепцией стабилизации гидробиологического режима днепровских водохранилищ.

Сравнительный анализ индекса Шеннона, варибельности биомассы водорослей и суточных P/V -коэффициентов в 70—80-е гг. прошлого столетия и в 2008—2016 гг. показал, что современная структурная организация доминирующего комплекса фитозеифитона Киевского водохранилища поддерживает значения этих характеристик на уровне 70—80-х гг. XX в., что свидетельствует о гомеостазе.

На примере сезонной и многолетней динамики фитозеифитона Каневского и пространственного распределения фитозеифитона Кременчугского водохранилища показано, что суммарная биомасса сообщества водорослей характеризуется большей стабильностью во времени и пространстве, чем биомасса каждого вида в отдельности. Это объясняется тем, что в полидоминантных сообществах с высоким видовым богатством колебания общей биомассы сообщества могут сглаживаться, а это способствует поддержанию гомеостаза.

Установленные закономерности с определенной долей вероятности позволяют утверждать, что на сегодня фитозеифитон Киевского, Каневского и Кременчугского водохранилищ находится в стадии, близкой к климаксу, а следовательно, для данного сообщества можно использовать понятие «гомеостаза».

**

Розглянуто можливість застосування концепції «гомеостазу» до фітозеіфітону дніпровських водосховищ. Показано, що в полідомінантних угрупованнях водоростей обростань з високим видовим багатством коливання загальної біомаси згладжуються, що сприяє підтриманню гомеостазу.

**

The paper considers a possibility to apply the concept of «homeostasis» to epiphytic algal communities in the Dnieper reservoirs. The total biomass fluctuations in species-rich and polydominant epiphytic algal communities have been shown to «smooth out», which helps to maintain their homeostasis.

**

1. Букварева Е.Н., Алещенко Г.М. Принцип оптимального разнообразия биосистем. — М.: Тов-во науч. изданий КМК, 2013. — 522 с.

2. Гангзюра В.П. Оценка состояния гидроэкосистем, качества среды обитания и экотоксикологических эффектов по изменениям энтропии системы // Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту. Сер.: Біологія. — 2015. — № 3—4 (64). — С. 112—116.
3. Голеусов П.В. Самоорганизация антропогенно нарушенных геосистем // Современные проблемы науки и образования. — 2015. — № 2 (Ч. 2). — С. 1—13.
4. Грубинко В.В. Системный подход в физиолого-биохимической оценке токсичности водной среды // Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту. Серія: Біол. — 2013. — № 2 (55). — С. 126—152.
5. Дегю И.И. Экологический энциклопедический словарь. — Кишинев: Гл. ред. Молд. сов. энцикл., 1989. — 406 с.
6. Заика В.Е. Устойчивость экосистем // Мор. екол. журн. — 2007. — Т. 6, № 3. — С. 27—32.
7. Костикова Л.Е. Эпифитон Днепра и его водохранилищ // Растительность и бактериальное население Днепра и его водохранилищ. — Киев: Наук. думка, 1989. — С. 48—76.
8. Методи гідроекологічних досліджень поверхневих вод / За ред. В. Д. Романенка. — К.: ЛОГОС, 2006. — 408 с.
9. Огум Ю. Экология: В 2-х т. Т. 1. Пер. с англ. — М.: Мир, 1986. — 328 с.
10. Охалкин А.Г., Старцева Н.А. Динамика видовой структуры фитопланктона малых водоемов урбанизированных территорий: доминирующие виды и биомасса альгоценозов // Биология внутр. вод. — 2004. — № 3. — С. 38—45.
11. Протасов А.А. Биоразнообразие и его оценка. Концептуальная диверсикология. — Киев: Академперіодика, 2002. — 105 с.
12. Щербак В.И., Семенюк Н.Е., Рудик-Леуская Н.Я. Акваландшафтное и биологическое разнообразие Национального природного парка «Нижнесульский», Украина / Под ред. В. И. Щербака. — Киев: Фитосоциоцентр, 2014. — 266 с.
13. Bernardt J.R., Leslie H.M. Resilience to climate change in coastal marine ecosystems // Annual Review of Marine Science. — 2013. — Vol. 5. — P. 371—392.
14. Chakraborty A., Larry Li B. Contribution of biodiversity to ecosystem functioning: a non-equilibrium thermodynamic perspective // J. Arid Land. — 2011. — Vol. 3, N 1. — P. 71—74.
15. Dobiesz N.E., Hecky R.E., Johnson T.B. et al. Metrics of ecosystem status for large aquatic systems — A global comparison // J. Great Lakes Research. — 2010. — Vol. 36. — P. 123—138.
16. Ernest S.K.M., Brown J.H. Homeostasis and compensation: the role of species and resources in ecosystem stability // Ecology. — 2001. — N 82 (8). — P. 2118—2132.
17. Klochenko P., Shevchenko T., Barinova S., Taraschuk O. Assessment of the ecological state of the Kiev Reservoir by the bioindication method // Oceanol. and Hydrobiol. Studies. — 2014. — Vol. 43, Iss. 3. — P. 228—236.
18. Loreau M. Biodiversity and ecosystem functioning: A mechanistic model // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. — 1998. — Vol. 95. — P. 5632—5636.

19. *Mangum C., Towle D.* Physiological adaptation to unstable environments // *Am. Sci.* — 1977. — Vol. 65. — P. 67—75.
20. *Pashkova O.V.* Structuredness of aquatic organisms' communities as a basis of their existence (a case study of shallow-water near-bottom zooplankton) // *Hydrobiol. J.* — 2006. — Vol. 42, Iss. 2. — P. 110—123.
21. *Pligin Yu.V.* Realization of conceptual dualism in biocenology by example of zoobenthos of the lowland reservoir // *Ibid.* — 2012. — Vol. 48, N 5. — P. 3—18.
22. *Schulte P.M.* What is environmental stress? Insights from fish living in a variable environment // *J. Exp. Biology.* — 2014. — Vol. 2017. — P. 23—34.
23. *Semenyuk N.Ye., Shcherbak V.I.* Structural and functional organization of phytoepiphyton of the Dnieper Reservoirs and factors influencing its development. Report 1. Role of some hydrophysical factors // *Hydrobiol. J.* — 2016. — Vol. 52, Iss. 5. — P. 3—17.
24. *Shcherbak V.I.* Successions and main stages of phytoplankton formation in the Kremenchug Reservoir // *Ibid.* — 1999. — Vol. 35, Iss. 4. — P. 18—24.
25. *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, Iss. 1. — P. 49—61.
26. *Washington H.G.* Diversity, biotic and similarity indices. A review with special relevance to aquatic ecosystems // *Water. Res.* — 1984. — Vol. 18, N 6. — P. 653—694.