

УДК 581.526.3(575.826:504.7)

Т.М. ДЬЯЧЕНКО, к. б. н., ст. наук. співроб., ст. наук. співроб.,
Інститут гідробіології НАН України,
просп. Героїв Сталінграда, 12, Київ, 04210, Україна,
e-mail: t_dyachenko@ukr.net
ORCID 0000-0001-6513-9829

МАКРОФІТИ ТА ЇХНІ УГРУПОВАННЯ В ПЕСИМАЛЬНИХ УМОВАХ (ОГЛЯД)

На прикладі літературних матеріалів та власних досліджень розглядається розвиток водних макрофітів (передусім, вищих водних рослин) в умовах екологічного песимуму.

Ключові слова: водні макрофіти, екологічний песимум.

Розвиток водних макрофітів залежить від багатьох факторів. Крім необхідних для всіх рослин світла і певного інтервалу температур, це гідрологічні особливості водного об'єкта, фізичні та хімічні властивості води і донних відкладів, вплив біоти, характер і інтенсивність антропогенного навантаження. Вони мають різну значимість для рослин, але діють у комплексі, можуть посилювати чи послаблювати один одного. Тому один і той же вид рослин може зустрічатись у різному діапазоні дії того ж самого фактора. Мають значення його сила, час впливу, періодичність. Крім того, екологічна валентність різних видів неоднакова, як і тип їхніх еколого-фітоценотичних стратегій.

Провідними для всіх зелених рослин факторами є **сонячна радіація** (скоріше, її фотосинтетично активна частина) і температура. Від проникнення сонячної енергії на різну глибину (що пов'язано з географічними координатами водного об'єкта, кількістю суспензії у воді, її кольоровістю) і від відмінностей у пігментному апараті рослин залежить їхній розподіл по глибині. Більшість макрофітів — рослини тіньюлюбні, світлове насичення у них настає при 5—10 % від повної сонячної радіації, а не при 50—60 %, як у світлолюбних видів. Тому досить висока інтенсивність світла в поверхневому метровому шарі води навіть пригнічує фотосинтез [25]. Згідно з літературними даними, в умовах України макрофіти можуть проникати до глибин 10—12 м [55, 58]. Ділянки з глибинними відмітками до 2 м, зазвичай, зайняті очеретами, до 3 м — рогозами, до 4 м — лататтям,

Ц и т у в а н н я: Дьяченко Т.М. Макрофіти та їхні угруповання в песимальних умовах (огляд). *Гідробіол. журн.* 2022. Т. 58. № 1. С. 3—15.

глибини до 6 м і більш характерні для рдесників, до 8 м — для мохів і харових водоростей [25, 37]. Наведені тут глибинні позначки в розподілі рослин не є абсолютними величинами. Наприклад, згідно з [42], зарості очерету (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud) у річках відмічають на глибинах 1,0—1,5 м, в озерах — до 4 м. За нашими даними, в рукавах Кілійської дельти Дунаю очерет зустрічається до глибини 2,1—2,3 (3) м, на Олександрівському водосховищі (р. Південний Буг) він не просувається глибше 2 м. Харові водорості (*Chara* sp.) на оз. Нарочь (дані 1999 р.) домінували на глибинах 1,5—4,5 м, глибше (до 8—9 м) переважали угруповання водяної чуми канадської (*Elodea canadensis* Michx.) і куширу темно-зеленого (*Ceratophyllum demersum* L.) [6], а на оз. Світязь харові водорості поширені до глибини 13—15 м [20]. Доведено [30], що з глибиною не тільки збільшується загальний вміст пігментів, але і відношення фікобіліно-протеїнів до хлорофілу «а» і «в», що оптимізує швидкість фотосинтезу в умовах низької освітленості. З наростанням глибин разом зі зміною видового складу макрофітів може змінюватись екоморфа виду, що часто спостерігається у низькотравних гелофітів і рослин з плаваючим листям [25, 30, 36, 43], зменшується величина фітомаси [33] і кількість генеративних пагонів [15, 40, 42, 56, 57], а також колір рослин.

Слід зазначити, що водні рослини самі впливають на світлові і температурні умови мілководь. За інших рівних умов, надходження сонячної енергії на глибину знаходиться в зворотній залежності від величини проективного покриття макрофітів. При цьому кожен фітоценоз має свої особливості в розподілі світла і температур [35, 45, 52].

Поряд з розвитком на різних глибинах вищі водні рослини зустрічаються і на осушених біотопах. При цьому різке пересихання біотопу призводить до загибелі більшості гідрофітів та розвитку амфібійних видів. Для повітряно-водних рослин, зазвичай, в силу зменшення вмісту вологи в ґрунті відбувається зменшення розміру і фітомаси. Наприклад, після регулювання Дніпра та припинення весняних повеней збільшилось обсихання плавнів, фітомаса очерету знизилась з 10,5 (1957 р.) до 7,8 (1962 р.) т/га [42]. П.Г. Кроткевич [28], вивчаючи екологічні особливості *Phragmites australis*, зазначав, що якщо прийняти його фітомасу в біотопах, де вода знаходиться на поверхні ґрунту, за 100 %, то при зниженні її рівня на 25 см показники фітомаси складуть 75 % від вихідних, при зниженні на 100 см — всього 14 %. Дані Д.В. Дубини [15] також свідчать про те, що фітомаса очеретяних заростей знижується при зменшенні обводнення біотопу (рис. 1). Згідно з нашими дослідженнями, проведеними на водоймі-охолоджувачі Чорнобильської АЕС (липень 2013 р.), висота і щільність пагонів очерету в напрямку від берега до глибини 0,6 м змінювались від 2,8 м і 456 пагонів/м² до 3,4 м і 188 пагонів/м², фітомаса в повітряно-сухій масі — від 8,7 до 10,6 кг/м².

Короткочасне обсихання здатні переносити і деякі справжні водні рослини — глечики жовті (*Nuphar lutea* (L.) Smith), водопериця колосиста (*Myriophyllum spicatum* L.), рдесник вузлуватий (*Potamogeton nodosus* Poir.) і навіть азола каролінська (*Azolla caroliniana* Willd.). При цьому

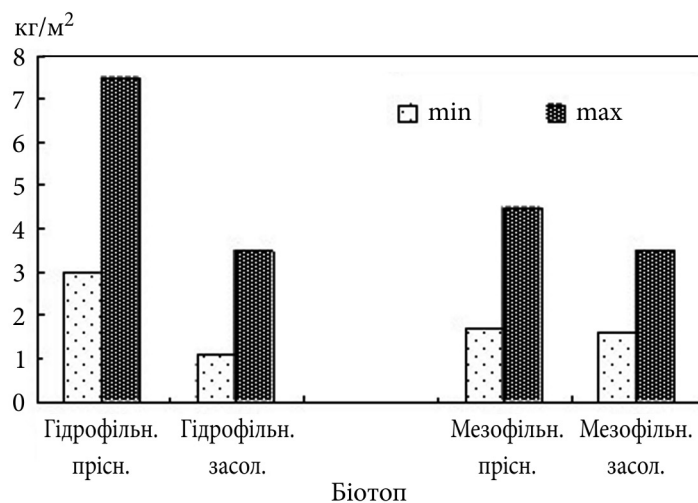


Рис. 1. Залежність фітомаси очерету звичайного від зволоженості та засолення біотопу (за [15])

утворюються особини менших розмірів з більш щільним, іноді аж до шкірястого, листям. Деякі види при цьому можуть цвісти (водопериця колосиста, глечики жовті, водяний горіх (*Trapa natans* L. s.l.) і навіть плодоносити (водопериця колосиста, глечики жовті *Nuphar lutea*) [32].

В. Лархер [29] відзначав, що водні рослини характеризуються більш вузьким температурним режимом (від -1 до +40 °С), ніж наземні. Вода, завдяки високій теплоємності, відрізняється значно більшою термостабільністю, ніж повітря і ґрунт. Мабуть, тому багато водних рослини є космополітами. Масовий їхній розвиток у середній смузі починається з прогріванням води до 7—10 °С і закінчується при охолодженні нижче 10—5 °С [25], тобто вегетаційний сезон вищих водних макрофітів обмежений приблизно цими температурами. Фітомаса більшості вегетуючих видів у кінці сезону значно знижується [8, 38, 47 та ін.]. Наприкінці жовтня 2002 р. на мілководдях (близько 2 м) річкової ділянки Канівського водосховища при температурі води 7 °С ми відмічали розріджені угруповання рдесника пронизанолістого (*Potamogeton perfoliatus* L.), водопериці колосистої, куширу темно-зеленого, фітомаса яких не перевищувала 1 % від літніх величин.

Зустрічаються водні рослини і в умовах вічної мерзлоти. Так, в Якутії і Магаданської області, з коротким, в континентальних районах жарким і посушливим, а в приморських — сирим і прохолодним літом, вегетаційний сезон водних рослин дуже короткий, всього 1—2 місяці. У малих річках та великих старічних, заплавлених і вододільних озерах спостерігається масовий розвиток рясок (*Lemna turionifera* Landolt, *L. trisulca* L.), куширу темно-зеленого, пухирчаток (*Utricularia macrorhiza* Leconte, *U. intermedia* Hayne, *U. minor* L.), рдесників (*Potamogeton alpinus* Balb, *P. subsi-*

biricus Hagstr, *P. berchtoldii* Fieb., *P. perfoliatus* L. та ін.), водопериці (*Myriophyllum sibiricum* Kom.), їжачої голівки северної та вузьколистої (*Sparganium hyperboreum* Laest. ex Beurl., *S. affine* W. Schnizl.), глечиків малих (*Nuphar pumila* (Timm.) DC) та ін. При цьому одні і ті самі види у континентальних районах встигають пройти весь життєвий цикл, у прибережних районах — розмножуються лише вегетативно. У деяких водотоках та водоймах при температурі трохи вище 0 °С часто відмічається густий придонний килим з водних мохів [48].

Водні рослини в процесі еволюції виробили ряд пристосувань, що дозволяють переносити низькі зимові температури. Найбільш поширеними з них є розвиток підземних органів — кореневищ і бульб. Восени тут закладаються бруньки відновлення, сюди ж іде значний відтік поживних речовин, необхідних для розвитку нових пагонів. Багато видів (пухирчатка, альдрованда (*Aldrovanda vesiculosa* L.), жабурник (*Hydrocharis morsus-ranae* L.) та ін.) утворюють так звані туріони, або зимуючі бруньки (укорочені пагони з сильно скрученим листям), які зазвичай зимують на дні водойми і з яких навесні розвиваються нові особини. У теплолюбних видів туріони утворюються тільки біля північної межі ареалу. Деякі види можуть утворювати зимуючі розетки зародкових листків і бутонів (глечики), інші зимують у вигляді цілої рослини (спіродела (*Spirodela polyrrhyza* (L.) Schleid.), кушир, водяна чума, водопериця, деякі види рдесників). Такі «зимові форми», здебільшого, відрізняються зовнішнім виглядом і хімічним складом. Наприклад, вміст загального азоту і фосфору в листках «літньої» форми куширу становить 3,5 і 1,58 %, а у зимовій — відповідно 2,8 і 0,23 % [55]. Водопериця колосиста і водяна чума іноді зимують і у вигляді зимуючих бруньок. Різак (*Stratiotes aloides* L.), зазвичай, переживає зиму на дні водойми у вигляді молодих рослин, з листям або без нього, на дні зимує і спіродела, або як ціла рослина, або у вигляді зимуючих бруньок — рослин меншого розміру зі слабким розвитком повітряноносних порожнин [6, 32].

Температуру в 30—40 °С як максимум, при якому зустрічаються вищі водні рослини, відзначав свого часу і Р. Бібль [4]. Деякі дослідники [53] розглядають більш високу верхню межу — + 42—47 °С. Найбільш чутливими до температурних ушкоджень фізіологічними процесами рослин є фотосинтез і дихання. Дослідним шляхом встановлено, що відмінність порогових температур для різних видів водних рослин невелика — 39—44 °С [2]. Однак в природі рослини таких температур, зазвичай, не витримують. Наприклад, при підвищенні середньої температури води з 18 до 28 °С у водоймі-охолоджувачі Литовської ГРЕС [31] 33 види з 59 загинуло, особливо постраждали рослини з плаваючим листям і харові водорості. В.М. Катанская [21], вивчаючи рослинність водойм-охолоджувачів, показала, що висока температура може як стимулювати, так і пригнічувати розвиток вищих водних рослин. Наприклад, у Беловському водосховищі (водойма-охолоджувач Беловської ГРЕС, Кемеровська обл., Росія) виділяють три зони підігріву: сильного (температура влітку досягає 36 °С), помірного (де взимку практично не утворюється льодовий по-

крив) і зону слабого підігріву, де температурний режим близький до природного. Рослинність виділених зон істотно відрізняється, в першій розвиваються валіснерія (*Vallisneria spiralis* L.), рогіз (*Typha angustifolia* L.) та очерет, на ділянках з більш низькими температурами крім цих видів є рдесники, кушир і ряски. Скидання теплих вод у зоні сильного підігріву пригнічує розвиток, а у зоні помірною — стимулює, про що свідчать морфометричні показники і величина фітомаси валіснерії і рогузу. Довжина листка валіснерії у першій зоні не перевищувала 20—25 см, при максимальній ширині 0,4 см, в другій — відповідно 65—70 см і 1,5 см. Фітомаса *Vallisneria spiralis* у квітні на початку скидного каналу, де температура максимальна, становила 120, в його гирлі — 248, а у водосховищі — 376 г/м². Фітомаса *Typha angustifolia* (серпень 2009 р.) у зоні сильного підігріву досягала 996, а у зоні помірною — 1368 г м² повітряно-сухої маси [17].

Щодо **швидкості течії**, більшість видів квіткових рослин є реобіонтами (0,2—0,6 м/с). До реофілів (0,7—1,2 м/с) відносять прісноводні червоні і зелені водорості і деякі види квіткових рослин, до реоксенів (0—0,2 м/с) — пухирчатку, турчу (*Hottonia palustris* L.), водяну сосонку (*Nurpuris lanceolata* Retz.) [25]. Швидкість течії є різною як на різних типах річок (гірські і рівнинні), так і на ділянках однієї і тієї самої річки (плеса, перекати, відрізки зарегульованих річок), до того ж деякі макрофіти зустрічаються на донних відкладах різного гранулометричного складу. Тому дані щодо поширення видів у певному інтервалі швидкостей течії суперечливі.

Дослідження показують, що в гірських річках, де під час паводків швидкість течії досягає 5—7 м/с [26], судинні макрофіти практично не розвиваються. Відсутні вони і на перекатах рівнинних річок, якщо швидкість течії вище 1 м/с, але при менших значеннях (0,8 м/с) зустрічаються реофільні екоморфи тих самих видів, що трапляються на плесах: їжача голівка пряма (*Sparganium emersum* f. *fluitans*); стрілолист стрілолистий (*Sagittaria sagittifolia* f. *vallisnerifolia*); рдесник пронизанолистий f. *cordato-lanceolatus* та ін.) [3, 11, 12, 18 та ін.]. Наприкінці 40-х рр. минулого століття К.К. Зеров (18) зазначав практично повну відсутність рослинності в основному руслі і постійно діючих протоках середньої течії Дніпра. Лише поодинокі зустрічалися деякі повітряно-водні і занурені види, рдесник гребінчастий не витримував швидкостей вище 0,16 м/с, стрілолист — 0,25, сусак (*Butomus umbellatus* L.) — 0,36 м/с [18]. За даними В.В. Громова [7], у кулгучній зоні авандельти Волги рослинність відсутня через низьку прозорість (0,5—0,8 м) і сильну течію (1,3 м/с), яка руйнує фітоценози. За даними В.Г. Поліщука [41], на малих річках України розвиток зануреної рослинності і рослинності з плаваючим листям можливий при швидкості течії менше 0,30 м/с.

На водоймах, де переважає вітро-хвильове перемішування водних мас, розвиток рослин обмежений навантаженнями на їхні стебла і придонними швидкостями, які розмивають донні відклади. Наприклад, для угруповань глечиків та очерету, що ростуть на піщаних донних відкладах,

лімітуючими швидкостями є відповідно 5 і 9 см/с. При посиленні перемішування проективне покриття та фітомаса угруповань занурених рослин зменшуються. Рослини змінюються морфологічно, набуваючи розпростертої розеточної форми, що показано на прикладі валіснерії та водяної чуми в авандельті р. Волги [7]. На дрібнодисперсних мулах динамічний фактор не є визначальним, більш важлива наявність самого мулу, що не дозволяє рослинам закріпитися. [5]. Це положення підтверджено і роботами інших дослідників: В.М. Клокова. [23] на лимані Сасик, Т.Н. Дьяченко [9] — на придунайських лиманах.

Особливості рівневого режиму (який і сам є важливим фактором зміни температури, формування рельєфу дна, кисневого, хвильового, льодового режиму і режиму течій) найбільш яскраво проявляються у водосховищах, обумовлюючи характер їхнього заростання та швидкість сукцесій. Саме коливання рівня та тривалість затоплення чинять основний вплив на мінливість макрофітів і їхніх угруповань [46]. Водосховищам з розвинутою системою мілководь та практично постійним рівнем властиві розвинені угруповання гело- та гідрофітів, у розподілі рослинності виражена поясність. У водосховищах зі значним спрацюванням рівнів переважають зарості гелофітів [1]. Різкі міжсезонні і міжрічні коливання рівня призводять до зниження видового багатства, сприяють пануванню на мілководдях амфібійної рослинності і гірогелофітів. При річному спрацюванні рівня відсутня поясність у розподілі рослин, у будові і складі фітоценозів спостерігається строкатість. [3, 16, 43, 55 та ін.]. Максимального впливу на рослинність завдають спрацювання рівня у вегетаційний сезон. На думку дослідників дніпровських водосховищ, зниження рівня води на 1-2 м оздоровлює загальну екологічну ситуацію на мілководдях, тому що посилює проточність та загальмовує заболочування [19]. Коливання рівня, які перевищують цю величину, призводять до скорочення площ рослинності з плаваючим листям і зануреної [27].

У разі скидання води через гідроелектростанції, на верхніх ділянках рівнинних водосховищ, що розташовані нижче гребель, вплив на рослинність спричиняють як коливання рівня води, так і зміни швидкості течії. При цьому в основному руслі провідним фактором є велика швидкість стокових течій (1,4—2,5 м/с у Канівському та Кременчуцькому водосховищах) та викликана нею «переробка» донних ґрунтів, у додатковій мережі — коливання рівня. Показано [36], що при коливанні рівня в нижньому б'єфі Київської ГЕС в 1 м і стокових течіях, що тут виникають, розріджені зарості з'являються в основному руслі приблизно на відстані 5 км від греблі. Вони представлені переважно невеликими за розмірами зануреними рослинами і розташовані не відразу від урізу води, а на деякій глибині, яка є близькою до величини коливання рівня. Перепади рівня в додатковій мережі верхньої частини річкової ділянки Канівського водосховища становлять 0,6—1,0 м. Значного впливу на рослинність вони не чинять. Більше значення має наявність мілководь і мулистих донних відкладів. Найхарактерніші коливання рівня в нижньому б'єфі Київської ГЕС складають близько 1,5 м, його перепади у додат-

ковій мережі верхньої частини річкової ділянки Кременчуцького водосховища досягають 1,3 м. У донних відкладах переважають промиті піски. Незважаючи на менші глибини, ніж в аналогічних частинах Канівського водосховища, вищі водні рослини тут практично не розвиваються. Спостерігаються лише розріджені ценози рдесника пронизанолістого та водяного хрину земноводного (*Rorippa amphibia* (L.) Bess.) з лепешняком великим (*Glyceria maxima* (C. Hartm.) Holmb.) [10].

Вплив на рослинність швидкості течії і коливань рівня води добре простежується і в гирлових ділянках великих річок. Наприклад, в основному руслі і рукавах Дунаю, у напрямку від м. Рені до м. Вилкове і гирлових ділянок Георгіївського, Сулинського і Бистрого рукавів (розташування станцій і характер донних відкладів наводяться в таблиці 1) гідрофіти з'являються лише на 3-й станції. Вище за течією, де перепади рівня у паводковий період досягають 4 і більше метрів та швидкості течії значна, поширені в основному гідрофіти (рис. 2).

Максимального розвитку гідрофіти досягають у нижній течії річки (на станціях № 9—11) та на станції № 8 (Сулинський рукав). Незначна кількість водних рослин на ст. № 6 пов'язана з днопоглиблювальними роботами в гирлової частині рукава Бистрий. У напрямку від верхніх ділянок (Дунай, Рені; Дунай, Ізмаїльський Чатал; Кілійський рукав, м. Кілія) до морського узбережжя (Сулинський рукав, 1 миля; Георгіївський рукав, 1 миля) загальна кількість видів гело- і гідрофітов збільшується

Таблиця 1

Деякі характеристики станцій досліджень

| № | Місця розташування | Відстань від моря | Донні відклади |
|----|-----------------------------------|--------------------|-----------------------------------|
| 1 | Дунай, м. Рені | 71 миля (165 км) | Щільний глинистий мул |
| 2 | Дунай, Ізмаїльський Чатал | 44 миля (116,5 км) | Щільний глинистий мул |
| 3 | Кілійський рук., м. Ізмаїл | 94 км | Щільний глинистий мул з галькою |
| 4 | Кілійський рук., м. Кілія | 48 км | В'язкий сірий мул |
| 5 | Кілійський рук., м. Вилкове | 20 км | Піщаний мул |
| 6 | Бистрий рук. | 1 км | Замулений пісок |
| 7 | Тульчинський рук., м. Тульча | 35 миля | Глинистий мул з піском та галькою |
| 8 | Сулинський рук. | 23 миля | Замулений пісок |
| 9 | Сулинський рук. | 1 миля | Замулений пісок |
| 10 | Георгіївський рук., меандр Узліна | | В'язкий сірий мул |
| 11 | Георгіївський рук. | 1 миля | Замулений пісок |

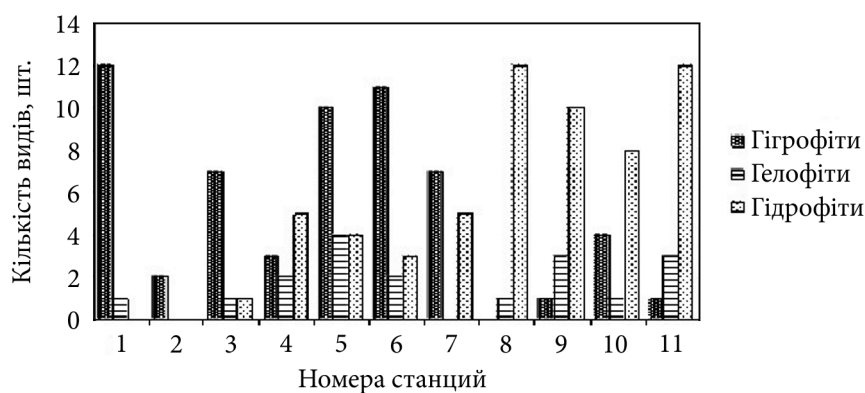


Рис. 2. Екологічна структура макрофітів у різних частинах гирлової області Дунаю [14]

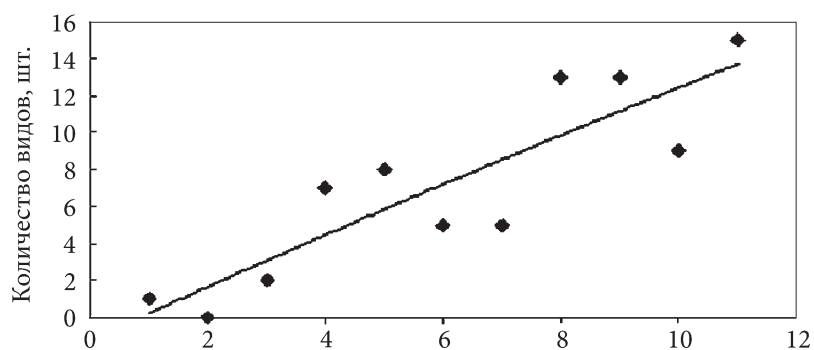


Рис. 3. Зміна видового багатства макрофітів вниз за течією Дунаю [14]

(рис. 3). Виняток (станції № 6 і 7) можна пояснити сезоном досліджень (кінець вересня — початок жовтня) і антропогенним впливом.

Результати більшості досліджень підтверджують, що у разі зростання **мінералізації** скорочується видове багатство макрофітів і зменшується їхня фітомаса (рис. 4). Першими випадають низькотравні гелофіти, види з плаваючим листям і занурені гідрофіти. Максимальне засолення витримують очерет, комиш табернемонтана (*Scirpus tabernaemontani* Gmel.), бульбокомиш морський (*Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla), рдесник гребінчастий (*Potamogeton pectinatus* L.), водопериця колосиста і типові гідрогалофіти — камка мала (*Zostera noltii* Hornem.), цанікелія велика (*Zanichellia major* Boenn. ex Reichenb.) [22, 39, 49—51 та ін.]. При опрісненні водойм спостерігається зворотна картина, що можна простежити на прикладі опріснення лиману Сасик. Так, в 60-ті роки XX ст. мінералізація води у нижній і середній частинах лиману становила 14—15 г/дм³ (тобто близько 8 г/дм³ Cl⁻), у вершині — 11,4 г/дм³ (табл. 2). Водна флора налічу-

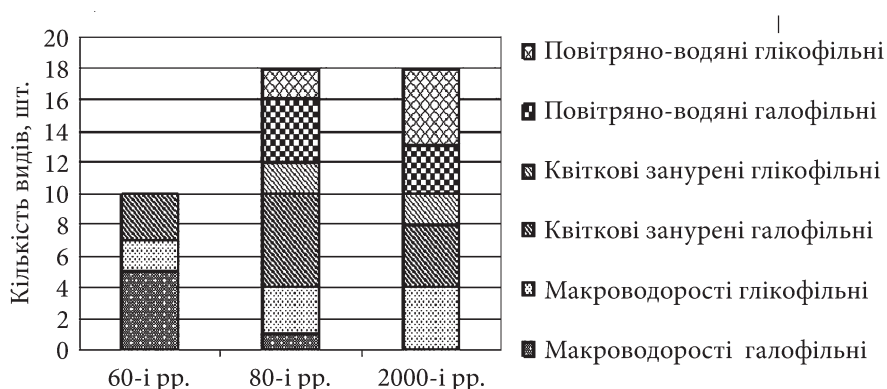


Рис. 4. Зміна видового та ценотичного багатства макрофітів озер Південного Уралу з ростом мінералізації [39]

вала сім видів макроводоростей та лише три види занурених квіткових рослин (камка мала, рдесник гребінчастий, цанікелія велика). Переважали галофільні види (п'ять видів водоростей і два — вищих водних рослин). Вже у 80-ті рр. XX ст. мінералізація значно зменшилась, повністю змінився і склад макрофітів — кількість видів збільшилася до 18, з яких водоростей залишилось лише чотири види (головним чином, нитчасті зелені, які переважали у верхів'ї у першій половині літа). Домінували у водосховищі угруповання гелофітів, що витримують засолення — очерет, бульбокомиш морський, з'явилися і глікофільні — рогіз вузьколистий, комиш озерний (*Scirpus lacustris* L). Занурені види помітної ролі у заростанні не відігравали, лише в нижній, найбільш опрісненій, частині водосховища розвивались види широкої екологічної амплітуди: рдесник гребінчастий, водопериця колосиста, зустрічались цанікелія велика і рдесник пронизанолистий [23, 24].

На початку 2000-х років. мінералізація води Сасицького водосховища ще зменшилась. Видове багатство макрофітів не змінилось, але зменшилась кількість видів квіткових галофільних рослин (рис. 5), а галофільні макроводорості зовсім зниклі. Зі збільшенням мінералізації спос-

Таблиця 2

Показники мінералізації води Сасицького водосховища

| Показники | 60-ті роки XX ст. | 1986—1987 рр. | 2008—2010 рр. |
|--------------------------------------|-------------------|---------------|---------------|
| Мінералізація, г/л | 11,4—15,0 | 0,7—2,5 | 0,7—1,6 |
| Cl ⁻ мг/л | | 167—953* | 175—377 |
| | | 366 | 307 |
| SO ₄ ²⁻ , мг/л | | 135—579 | 262—297 |
| | | 261 | 274 |

* Над рискою — діапазон коливань, під рискою — середнє значення.

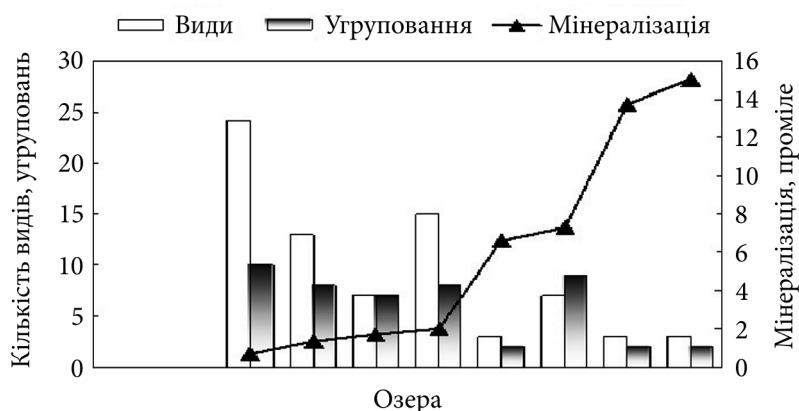


Рис. 5. Порівняння екологічної структури та видового багатства макрофітів лиману та водосховища Сасик

терігається зменшення величини фітомаси навіть для видів, які витримують досить високі її значення [15, 28, 39, 43 та ін.] (див. рис. 1). Згідно з нашими дослідженнями [9], середня фітомаса очерету в прісноводних гідрофільних біотопах Кілійської дельти становила 3,7, а в солонуватоводних — 1,7 кг/м² у повітряно-сухій масі.

Таким чином, аналіз літературного матеріалу та результатів власних досліджень показує, що при зміні оптимальних умов на песимальні може відбуватися зміна морфометричних характеристик, біоморфи та екологічних стратегій водних макрофітів, зменшуватись їхні фітомаса та проективне покриття. Змінюються також таксономічна, видова, екологічна структура рослинних угруповань та їхнє розміщення у водному об'єкті.

Список використаної літератури

1. Авакян А.Б., Ривьер И.К. Уровенный режим как фактор становления и функционирования экосистем водохранилищ. *Водн. ресурсы*. 2000. 27, № 4. С. 389—399.
2. Александров В.Д. Клетка, макромолекулы и температура. Ленинград : Наука, 1975. С. 13—102.
3. Белавская А.П. Изменение высшей водной растительности Рыбинского водохранилища в связи с колебаниями его уровня. *Тр. биол. станции Борок АН СССР*. 1958. Вып. 3. С. 125—141.
4. Библь Р. Цитологические основы экологии растений. Москва : Мир, 1965. 463 с.
5. Воронцов Ф.Ф., Распопов И.М., Слепухина Т.Д. и др. Значение волнового перемешивания водных масс как фактора, определяющего уровень развития донных биоценозов литорали и обмена вода-дно. Взаимодействие между водой и седиментами в озерах и водохранилищах. Ленинград : Наука, 1984. С. 94—106.
6. Гигевич Г.С., Власов Б.П., Вынаев Г.В. Высшие водные растения Беларуси: эколого-биологическая характеристика, использование и охрана. Минск : Белорус. гос. ун-т, 2001. С. 76—86.
7. Громов В.В. Водная и прибрежно-водная растительность авандельты р. Волги и Северного Каспия. *Journal of Siberian Federal University. Biology*. 2009. Vol. 3, N 2. P. —298.

8. Довбня И.В. О сезонном изменении фитомассы сообществ макрофитов. Биология. внутр. вод. Информ. бюллетень. Ленинград : Наука, 1978. № 37. С. 29—33.
9. Дьяченко Т.М. Формування вищої водної рослинності Дунайської гирлової області за сучасних екологічних умов : автореф. дис. ... канд. біол. наук. Київ, 1995. 23 с.
10. Дьяченко Т.Н. Высшая водная растительность речного участка Кременчугского водохранилища и ее участие в процессах самоочищения. *Актуальные проблемы водохранилищ*; Тез. докл. Всерос. конф., Борок, 29 окт. — 3 нояб. 2002г. Ярославль : Изд-во ИБВВ РАН, 2002. С. 94—95.
11. Дьяченко Т.Н., Бабко Р.В. Разнообразии макрофитов р. Ворсклы. Проблемы р. Ворсклы: Материали міжнародн. наук.-практич. семінару «Роль національних парків в навчально-виховній роботі», Охтирка 21—23 травня 2002 р. Охтирка, 2002. С. 33—35.
12. Дьяченко Т.Н. Синтксномический состав высшей водной растительности Хухрянского заказника. *Роль природно-заповід. територій у підтриманні біорізноманіття*; Тез. доп., Канів, 9—11 верес. Київ, 2003. С. 100—101.
13. Дьяченко Т.Н. Динамика макрофитов Сасыкского водохранилища. *Гидробиотаника-2010: Материали I (VII) Междунар. конф. по водн. макрофитам, пос. Борок, 9—13 окт. 2010 г. Ярославль : Принт-Хаус, 2010. С. 94—96.*
14. Дьяченко Т.Н. Макрофиты в водотоках дельты Дуная. *Интегрированное управление водными ресурсами* : Наук. збірн. / Відп. ред. В.І. Щербак. Київ: ДІА, 2013. С. 230—239.
15. Дубина Д.В., Небесний В.Б., Прокопенко В.Ф. Геоботанична та ресурсна характеристики *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. гирлової області Дунаю. *Укр. ботан. журн.* 1992. Т. 49, № 1. С. 87—94.
16. Зарубина Е.Ю. Влияние уровня режима Новосибирского водохранилища на продукцию водных и прибрежно-водных фитоценозов. *Гидробиотаника 2015: Материали VIII Всерос. конф. с междунар. участием по водн. макрофитам, пос. Борок, 16—20 окт. 2015 г. Ярославль : Филигрань, 2015. С. 14—16.*
17. Зарубина Е.Ю., Соколова М.И. Влияние подогретых сбросных вод на состав, структуру и высшей водной растительности водоема-охладителя Беловской ГРЭС (юг Западной Сибири). *Факторы устойчивости растений в экстремальных природных условиях и техногенной среде.* Материали Всерос. науч. конф. Иркутск. 10—13 июня 2013 г. Иркутск: СИФИБР СО РАН, 2013. С. 320—323.
18. Зеров К.К. Дослідження заростання р. Дніпро в середній його течії. *Тр. Інститута гидробиологии*, 1949. № 23. С. 36—55.
19. Зимбалевская Л.Н. Сукцессии, мониторинг и прогнозы водных экосистем. *Гидробиол. журн.* 1985. Т. 21, № 3. С. 3—10.
20. Карпова Г.А., Зуб Л.Н. Современное состояние макрофитов озера Свитязь (Шацкие озера, Украина) в условиях нарастающей рекреационной нагрузки. *Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды*: Материали 2-й Междунар. науч. конф. 22—26 сент. 2003 г. Минск — Нарочь. Минск : Беларус. гос. ун-т, 2003. С. 270—272.
21. Катанская В.М. Растительность водохранилищ-охладителей тепловых электростанций Советского Союза. Ленинград : Наука, 1979. 278 с.
22. Киприянова Л.М. Водная и прибрежно-водная растительность озер лесостепной зоны Обь-Иртышского междуречья. *Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды*: Материали 2-й междунар. науч. конф. 22—26 сент. 2003 г., Минск — Нарочь. Минск : Беларус. гос. ун-т, 2003. С. 273—277.
23. Клоков В.М. Макрофиты и их развитие в водохранилище. Биопродуктивность и качество воды Сасыкского водохранилища в условиях его опреснения. Киев: Наук. думка, 1990. С. 74—84.

24. Клоков В.М., Дьяченко Т.М., Козина С.Я., Карпова Г.А. Изменения в растительном покрове лимана Сасык в связи с его опреснением. *Гидробиол. журн.* 1989. Т. 25, № 5. С.6—10.
25. Кокин К.А. Экология высших водных растений. Москва : Моск. гос. ун-т, 1982. 160 с.
26. Константинов А.С. Общая гидробиология. Москва : Высш. шк., 1986. 472 с.
27. Корелякова И.Л., Горбик В.П. Факторы, определяющие зарастание водохранилищ и основные закономерности этого процесса. Растительность и бактериальное население Днепра и его водохранилищ. Киев : Наук. думка, 1989. С. 230—239.
28. Кроткевич П.Г. Биолого-экологические свойства и народно-хозяйственное использование тростника обыкновенного : автореф. дис. ... докт. биол. наук. Киев, 1970. 70 с.
29. Лархер В. Экология растений. Москва : Мир, 1978. 384 с.
30. Лукина Л.Ф., Смирнова Н.Н. Физиология высших водных растений. Киев : Наук. думка, 1988. 185 с.
31. Марчюленене Д.П., Душаускене-Дуж Р.Ф., Мотенюнене Э.Б. и др. Влияние термического режима водоема на гидрофитоценозы. *Экология.* 1982. № 2. С. 49—55.
32. Матвеев В.И., Соловьева В.В., Саксонов С.В. Экология водных растений. Самара : Изд-во Самарского научного центра РАН, 2005. 282 с.
33. Мережко А.И., Смирнова Н.Н., Горбик В.П. Формирование зарослей рогоза узколистного и функциональная активность его корневой системы. *Гидробиол. журн.* 1979. Т. 15, № 1. С. 20—25.
34. Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа : АНРБ. Гилем, 2012. 488 с.
35. Некоторые черты гидрологического и метеорологического режимов. Термический режим. Мелководья Кременчугского водохранилища. Киев : Наук. думка, 1979. С. 14—24.
36. Оксюк О.П., Давыдов О.А., Дьяченко Т.Н. и др. Донная растительность речного участка Каневского водохранилища. Киев : Ин-т гидробиологии НАН Украины, 2005. 40 с.
37. Остапеня А.П., Жукова Т.В., Гигевич Г.С. та ін. Макрофиты в метаболизме оз. Нарочь. *Проблемы гидроэкологии на рубеже веков* : Тез. конф. 25—30 окт. 2000 г. Санкт-Петербург : ЗИН РАН, Рос. гидробиол. об-во. С. 129—131.
38. Папченков В.Г. К изучению сезонной динамики накопления растительной массы гелофитов. *Ботан. журн.* 1985. Т. 70. № 2. С. 208—214.
39. Петрова И.А. Высшая водная растительность озер южного Урала с различной степенью минерализации. *Гидробиол. журн.* 1978. Т. 14, № 5. С. 12—18.
40. Подлипенский В.П. Тростниковые заросли Нижнего Днепра в связи с вопросами улучшения их качественной структуры : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ростов-н/Д, 1973. 21 с.
41. Полищук В.В., Радзимовский Д.А., Коненко А.Д. та ін. Оценка изменений в составе ценозов малых рек Украины в условиях загрязнения, эвтрофирования и изменения водности. Биология самоочищения и формирования качества воды. Москва : Наука, 1975. С. 88—91.
42. Попов И.С. Тростниковые заросли как сырьевая база целлюлозно-бумажной промышленности. Москва : Лес. пром-сть, 1964. 243 с.
43. Потапов А.А. Зарастание водохранилищ при различном режиме уровней. *Ботан. журн.* 1959. Т. 44, № 9. С. 1271—1278.
44. Потульницький П.М. Вивчення водяних рослин у школі. Київ : Радянська шк., 1968. С.84—87
45. Сидоренко В.М., Шмаков В.М. Некоторые особенности гидрологического и гидрохимического режима мелководий Киевского водохранилища. *Гидрохим. материалы.* 1980. Т. 68. С. 22—31.
46. Соловьева В.В. Фиторазнообразие прибрежных экотонов малых водохранилищ Среднего Поволжья. *Гидрботаника 2015*: Материалы VIII Всерос. конф. с меж-

- дунар. участием по водн. макрофітам, пос. Борок, 16—20 окт. 2015 г. Ярославль : Филлигрань, 2015. С. 50—53.
47. Цаплина Е.Н. Динамика биомассы рдеста пронзеннолистного и урути колосистой в канале Днепр — Донбасс. *Гидробиол. журн.* 1990. Т. 26. № 6. С.71—75.
48. Чемерис Е.В., Бобров А.А., Мочалова О.А. Водные растения крайнего северо-востока Азии: жизнь в экстремальных условиях. *Биология и медицинские науки.* Сборник научно-популярных статей. 2017. С. 72—80.
49. Шадрин Н.В. Сравнительный анализ водных ценофлор западноказахстанской степной провинции. *Гидробиотаника: методология, методы:* Материалы Школы по гидробиотанике (пос. Борок, 8—12 апр. 2003 г.). Рыбинск : Рыбинский Дом печати, 2003. С. 185—186.
50. Шехов А.Г. Фитоценотическая классификация Кубанских лиманов. *БВВ Информ. бюлл.* 1971, № 9. С. 13—18.
51. Шехов А.Г. Воздействие осолонения на гидромакрофиты Кубанских лиманов. *Экология.* 1974. № 5. С. 62—67.
52. Шмаков В.М. Гидролого-экологические аспекты режима солнечной энергии в водохранилищах Днепровского каскада. Киев : Наук. думка, 1988. 164 с.
53. Яковец О. Фитофизиология стресса. Минск : Белорус. гос. ун-т, 2009. 101 с.
54. Экзерцев В.А., Лисицына Л.И., Довбня И.В. Флора и продуктивность пелагических и литоральных фитоценозов водохранилищ бассейна Волги. Ленинград : Наука, 1990. 120 с.
55. Gessner. F. *Hydrobotanik.* Berlin: 1955. 517 p.
56. Dykyjova D., Hradecka D. Produktivity of reed-bed stands in relation to ecotype, microclimate and trophic conditions of the habitat. *Pol. Arch. Hydrobiol.* 1973. Vol. 20. P.11—119.
57. Dykyjova D., Hradecka D. Production ecology of *Phragmites communis*. 1. Relation of two ecotypes to the microclimate and nutrient conditions of habitat. *Folia geobotanica phytotaxonomica.* 1976. Vol. 11, N 1. P. 23—61.
58. The functioning of freshwater ecosystems. International biological program. London, New York, Melbourne: Cambridge University Press, 1980.

Надійшла 20.07.2021

T.N. Dyachenko, PhD (Biol.), Senior Researcher, Senior Researcher,
Institute of Hydrobiology of the NAS of Ukraine,
12 Geroiv Stalingrada Ave, Kyiv, 04210, Ukraine,
e-mail: t_dyachenko@ukr.net
ORCID 0000-0001-6513-9829

MACROPHITES AND THEIR COMMUNITIES IN PESIMAL CONDITIONS
(A REVIEW)

On the basis of literature data and own research, the development of macrophytes and their communities under conditions of unfavorable for plants depths, temperatures, the mineralization level, the flow rate, as well as fluctuations in the water level and the degree of biotope drainage are considered.

When optimal conditions change to pessimal ones, the morphometric characteristics, biomorph, type of ecological strategies, a decrease in phytomass and projective cover may occur. The taxonomic, species, and ecological structure of plant communities and their placement in a water body are also changing.

Keywords: aquatic macrophytes, ecological pessimum.