

ЗАГАЛЬНА ГІДРОБІОЛОГІЯ

УДК [58.036.2:581.526.325.2](282.247.32)

В.І. ЩЕРБАК, д. б. н., проф., пров. наук. співроб.,
Інститут гідробіології НАН України,
просп. Героїв Сталінграда, 12, Київ, 04210, Україна
e-mail: ek424nat@ukr.net
ORCID 0000-0002-1237-6465

Н.Є. СЕМЕНЮК, д. б. н., ст. наук. співроб.,
Інститут гідробіології НАН України,
просп. Героїв Сталінграда, 12, Київ, 04210, Україна
e-mail: natasemenyuk@gmail.com
ORCID 0000-0003-4447-3507

В.М. ЯКУШИН, д. б. н., пров. наук. співроб.,
Інститут гідробіології НАН України,
просп. Героїв Сталінграда, 12, Київ, 04210, Україна
e-mail: ecovod.igb@gmail.com

СТРУКТУРНО-ФУНКЦІОНАЛЬНА ОРГАНІЗАЦІЯ ФІТОПЛАНКТОНУ ВЕЛИКОГО РІВНИННОГО ВОДОСХОВИЩА В УМОВАХ ГЛОБАЛЬНИХ КЛІМАТИЧНИХ ЗМІН (НА ПРИКЛАДІ КАНІВСЬКОГО ВОДОСХОВИЩА)

*У роботі розглянуто багаторічну динаміку фітопланктону великого рівнинного водосховища в умовах глобальних змін клімату (на прикладі Канівського водосховища, Україна). Сучасні натурні дослідження проводились у літні сезони років, температурний режим яких характеризувався різним відхиленням від кліматичної норми. Проведено порівняння отриманих результатів із ретроспективними даними минулого століття. Відгук фітопланктону водосховища на глобальне потепління клімату включає: підвищення загальної чисельності угруповань, збільшення абсолютної біомаси *Cyanobacteria* та їхньої частки у загальній біомасі угруповань, зменшення біомаси *Bacillariophyta*, зміну структурної організації домінуючого комплексу, збільшення частки дрібноклітинних видів. Найбільш репрезентативним індикатором кліматичних змін виявилась частка біомаси *Cyanobacteria*, що підтверджується літературними даними щодо інших водосховищ світу від помірної до тропічної зони.*

Ключові слова: *фітопланктон, великі рівнинні водосховища, річка Дніпро, зміни клімату, температура, *Cyanobacteria*, «цвітіння» води.*

Ц и т у в а н н я: Щербак В.І., Семенюк Н.Є., Якушин В.М. Структурно-функціональна організація фітопланктону великого рівнинного водосховища в умовах глобальних кліматичних змін (на прикладі Канівського водосховища). *Гідробіол. журн.* 2022. Т. 58. № 4. С. 3—27.

Встановлено [34], що глобальні зміни клімату є однією з найактуальніших проблем сьогодення. Упродовж ХХ ст. середня температура повітря у Північній півкулі підвищилась приблизно на $0,7 \pm 0,2$ °С, і останнє десятиліття було найтеплішим. Відповідно прогнозується, що температура повітря буде підвищуватись і в майбутньому. Зокрема, моделі глобальної циркуляції, з використанням сценаріїв, які враховують зростання вмісту діоксиду вуглецю та інших парникових газів в атмосфері, прогнозують збільшення середньої температури повітря на 1,5—5 °С до 2100 р. [60].

В Україні, починаючи з 80-х років минулого століття і до теперішнього часу, на всій території спостерігається статистично значуще підвищення як денної, так і нічної температури повітря [6].

Водні екосистеми є надзвичайно вразливими до змін клімату, оскільки їхній термічний режим тісно пов'язаний із температурою повітря. Так, за останні 100 років зареєстровано підвищення температури води на 1—3 °С у таких великих європейських річках, як Рейн та Дунай [21, 61]. Встановлено зростання температури води у річковій ділянці Канівського водосховища на 1,4—1,7 °С, а в озерній — на 1,7—2,0 °С з 1977 по 2012 рр. [1].

Фітопланктон, як первинна ланка, що формує потоки енергії водних екосистем, першим реагує на зміни умов середовища, зумовлені потеплінням клімату. Перебудова його структурно-функціональної організації під впливом підвищеної температури призводить до змін і на вищих трофічних рівнях екосистеми [54].

Інформаційний пошук показав, що великий масив опублікованих наукових робіт, у яких розглядається вплив кліматичних змін на фітопланктон, відноситься до океанічних і морських екосистем [18, 22, 26, 31—33, 37, 46, 53, 55].

Що стосується прісноводного фітопланктону, то дослідження його відгуку на зміни клімату в основному зосереджені на природних озерах [5, 14, 23, 24, 27, 28, 30, 35, 38, 40, 44, 45, 48—52, 56, 60]. Наприклад, розглянуто вплив кліматичних флуктуацій на такі великі озера, як оз. Вашингтон, оз. Тахо (США), оз. Констанц, Женевське озеро, Цюрихське озеро (Швейцарія), описано довгострокові тенденції у гідрофізичних, гідрохімічних і гідробіологічних характеристиках, у тому числі у видовому складі фітопланктону та періодах «цвітіння» води [60]. Проаналізовано роль потепління клімату у багаторічній динаміці фітопланктону оз. Онтаріо (США) [24], оз. Мйоса (Норвегія) [45], оз. Балхаш (Казахстан) [40].

У багатьох роботах наголошується, що серед усіх таксонів водоростей, які населяють водну товщу озер світу, найбільше занепокоєння викликають *Cyanobacteria*, і одне із найнагальніших питань — як кліматичні зміни можуть вплинути на їхній розвиток [23, 35, 38, 50—52]. Аналіз наведеної низки публікацій показує, що досі не отримано чітких однозначних висновків щодо зв'язку між змінами клімату та «цвітінням» води ціанобактеріями. В основному це зумовлено тим, що досить складно відділити вплив на фітопланктон кліматичних змін (природних чи антропогенних)

від дії інших чинників антропогенного походження (наприклад, евтрофування) [46].

На основі дослідження 143 озер різних широт в Європі та Америці показано, що з підвищенням температури частка біомаси ціанобактерій різко зростає [38]. Збільшення розвитку *Cyanobacteria* при підвищенні температури також зареєстровано для бореального озера Пюхярві (Фінляндія) [52], оз. Ньїве (Нідерланди) [35], оз. Лунцер (Австрія) [54], оз. Ванкувер (штат Вашингтон, США) [56]. У низці публікацій повідомляється про те, що в останні десятиліття зросла чисельність ціанобактерій та посилились явища «цвітіння» води в оз. Кінерет (Ізраїль), що, серед інших факторів, пов'язано з потеплінням клімату [28, 30, 48, 49]. Перехід до домінування ціанобактерій також відмічено в останні роки у фітопланктоні озер Щучинсько-Борової курортної зони (Казахстан) [5].

У той же час, недостатньо вивчено вплив кліматичних змін на фітопланктон природно-штучних водних екосистем, якими є великі рівнинні водосховища, зокрема водосховища Дніпровського каскаду. У проаналізованих нами публікаціях по водосховищах світу [13, 15, 16, 19, 20, 25, 36, 39, 42, 43, 47, 63] в основному описується структура фітопланктону за різних температур води, а конкретних робіт, де б розглядався його відгук на зміни клімату в аспекті кількох десятиліть, практично немає. При цьому більшість цих статей стосується водосховищ, які не завжди знаходяться на великих рівнинних річках, а до того ж у субтропічних, тропічних, аридних зонах. Публікацій щодо водосховищ помірної поясу значно менше [13, 39, 43, 47, 63].

Вважаємо, що актуальність сучасних досліджень відгуку фітопланктону дніпровських водосховищ на кліматичні зміни зумовлена наступним:

1) Великі рівнинні водосховища є унікальними природно-штучними екосистемами, екологічні умови у яких суттєво відрізняються від природних озер і річок.

2) У науковій літературі підкреслюється мізерність наявних сучасних даних та необхідність детальнішого моніторингу динаміки «цвітіння» води ціанобактеріями в умовах кліматичних змін [23, 50, 51]. Тому великі рівнинні водосховища, такі як дніпровські, можуть слугувати модельними об'єктами для проведення таких досліджень.

3) Дніпровські водосховища є евтрофними екосистемами [57, 58], а доведено [51], що в евтрофних водних екосистемах зміна клімату виступає потужним «каталізатором» для подальшого поширення «цвітіння» води ціанобактеріями у глобальному масштабі.

4) Дніпровські водосховища використовуються як джерела питного водопостачання для майже 30-мільйонного населення [7], а надмірний розвиток *Cyanobacteria* в умовах потепління клімату може спричинити надходження у воду альготоксинів [3, 4], що становить загрозу для здоров'я населення.

Мета роботи — дослідити багаторічну динаміку фітопланктону великого рівнинного водосховища в умовах глобальних змін клімату (на прикладі Канівського водосховища, Україна).

Матеріал і методика досліджень

Натурні дослідження фітопланктону проводились на різних ділянках Канівського водосховища за сіткою станцій Інституту гідробіології НАН України у літні сезони (липень) 2017 та 2019 рр. Карту-схему району дослідження наведено у попередній публікації [8]. Станції спостереження включали глибоководні і мілководні біотопи таких ділянок:

- нижче греблі Київської ГЕС (50°35'15" пн. ш., 30°30'41" с. д.);
- затока Собаче гирло (50°31'26" пн. ш., 30°31'34" с. д.);
- затока Оболонь (50°30'31" пн. ш., 30°31'01" с. д.);
- о. Труханів, нижче Московського мосту (50°29'18" пн. ш., 30°32'32" с. д.);
- вище скиду Бортницької станції аерації (50°19'13" пн. ш., 30°37'38" с. д.);
- нижче скиду Бортницької станції аерації (50°18'59" пн. ш., 30°37'53" с. д.);
- гирло р. Либідь (50°22'54" пн. ш., 30°34'44" с. д.);
- район м. Українка (50°07'45" пн. ш., 30°46'07" с. д.).

Для врахування вертикального розподілу фітопланктону, можливої температурної стратифікації, альгологічні проби на глибоководних біотопах (з глибинами від 5,0 м і більше) відбирали з поверхневих, серединних і придонних горизонтів водної товщі.

Фіксацію, седиментацію, камеральне опрацювання проб проводили згідно з загальновідомими методами [10]. Домінантами вважали види, біомаса яких складала не менш ніж 10 % від загальної біомаси, субдомінантами — 5 %. Достовірність відмінностей середніх величин оцінювали за допомогою критерію Стьюдента.

Для порівняння результатів сучасних натурних досліджень із ретроспективними даними використані аналогічні матеріали, опубліковані в монографії [12].

Кластерний аналіз подібності угруповань фітопланктону проводили за коефіцієнтом Брея — Кертіса [41]. Перевагою даного коефіцієнту є те, що він враховує не тільки видовий склад, але й кількісні показники порівнюваних угруповань. Коефіцієнт Брея — Кертіса розраховували за формулою:

$$BC_{jk} = \frac{\sum_{i=1}^s |x_{ij} - x_{ik}|}{\sum_{i=1}^s (x_{ij} + x_{ik})},$$

де BC_{jk} — коефіцієнт подібності Брея — Кертіса для угруповань j і k ; x_{ij} , x_{ik} — чисельність (біомаса) i -го виду в угрупованнях j і k відповідно. Статистичний аналіз даних виконували за допомогою комп'ютерних програм

Past 4.03, Statistica 6.0. Таксономічну номенклатуру водоростей наведено згідно з міжнародним електронним каталогом AlgaeBase [29].

Результати досліджень

Температурний режим у роки проведення натурних досліджень. Експедиційні дослідження на Канівському водосховищі проводились у літні сезони років, які суттєво відрізнялись за своїм температурним режимом (табл. 1).

Так, за даними Центральної геофізичної обсерваторії ім. Бориса Срезневського НАН України (ЦГО) [9] середньомісячна температура повітря в м. Києві в липні 2017 р. становила 20,9 °С. При цьому кліматична норма температури повітря в липні по м. Києву, розрахована на основі середньобогаторічних даних 1961—1990 рр., складає 19,3 °С. Отже, відхилення середньої температури повітря в липні 2017 р. від кліматичної норми (Δ) дорівнювало 1,6 °С.

У липні 2019 р. середньомісячна температура повітря складала 19,8 °С, а її відхилення від кліматичної норми — 0,5 °С.

Аналіз денної температури повітря під час експедиційних досліджень (передостанній тиждень липня) показує, що в 2017 р. вона коливалась від 23,0 до 26,0 °С, а в 2019 р. — від 19,0 до 24,0 °С. Відповідно, температура води в липні 2019 р. також була нижчою, ніж у липні 2017 р. (див. табл. 1).

Отже, можна стверджувати, що кліматичні умови влітку 2017 р. були значно теплішими, ніж влітку 2019 р. Для більшої наочності надалі в роботі використовуватиметься умовне позначення «більш теплий рік» для 2017 р. та «менш теплий рік» — для 2019 р.

Сучасна характеристика фітопланктону в роки з різним температурним режимом. Структурні показники. У липні 2017 р. у фітопланктоні Канівського водосховища було виявлено 64 види та внутрішньовидові таксони водоростей (в. в. т.), які належали до шести відділів (Cyanobacteria, Bacillariophyta, Cryptophyta, Miozoa, Ochrophyta, Chlorophyta). Ядро фітопланктону формували такі роди, як *Microcystis*, *Pediastrum*, *Desmodesmus*, *Scenedesmus*, *Nitzschia*. У липні 2019 р. було ідентифіковано 46 в. в. т. водоростей з шести відділів (Cyanobacteria, Bacillariophyta, Miozoa, Ochrophyta, Chlorophyta, Euglenozoa). Найбільшою кількістю видів були представлені роди *Aulacoseira*, *Navicula*, *Chlamydomonas*, *Desmodesmus*.

Слід звернути увагу на відмінності флористичної структури фітопланктону в роки з різним температурним режимом. Так, у «менш теплому» 2019 р. ($\Delta = 0,5$ °С.) частка ціанобактерій складала 13 %, а в «більш теплому» ($\Delta = 1,6$ °С) вона була в півтора рази вищою — 20 %. Аналогічна закономірність була характерна і для зелених водоростей: 33 % у 2019 р. порівняно з 39 % — у 2017 р. Діатомові водорості, навпаки, були представлені більшою кількістю видів у «менш теплому» році — 41 % у 2019 р. проти 27 % у 2017 р.

Функціональні показники. Порівняльний аналіз кількісних характеристик розвитку фітопланктону показав, що вони коливались у широкому діапазоні навіть у межах одного року спостережень. Так, у «більш теп-

Таблиця 1
Порівняльний аналіз температурних режимів повітря та води у роки проведення досліджень

Роки	Температура повітря		Температура води								
	середньомісячна t повітря в липні, °С*	відхилення t повітря від кліматичної норми 1961—1990 рр. (Δ , °С)	денна t повітря під час експедиційних досліджень, °С		t води за весь липень, °С***						
			мін.	макс.	мін.	макс.					
2017	20,9	1,6	23,0	26,0	24,4	19,0	24,0	21,5	22,0	23,4	22,6
2019	19,8	0,5	19,0	24,0	21,0	19,0	23,0	20,6	21,5	23,1	22,1

* За даними Центральної геофізичної обсерваторії (ЦГО) [9]; ** за даними ЦГО кліматична норма температури повітря в липні (середньобігаторічні дані 1961—1990 рр.) становить 19,3 °С [9]; відхилення (Δ , °С) розраховано нами; *** за даними Інтернет-джерела «Каневское водохранилище. Температура воды» [2]; **** за нашими вимірюваннями.

лому» 2017 р. чисельність фітопланктону в поверхневих горизонтах водної товщі складала від 3108 до 124 155 тис. кл/дм³, у придонних горизонтах — від 2780 до 25 008 тис. кл/дм³. У «менш теплому» 2019 р. чисельність планктонних водоростей у поверхневих горизонтах змінювалась у межах 7470—38 949 тис. кл/дм³, у придонних горизонтах — 4200—40 106 тис. кл/дм³.

Біомаса фітопланктону в «більш теплому» 2017 р. становила 0,78—11,64 г/м³ для поверхневих горизонтів і 0,53—2,95 г/м³ — для придонних. У «менш теплому» 2019 р. цей показник відповідно складав 1,57—4,61 г/м³ у поверхневих горизонтах і 1,30—1,68 г/м³ — у придонних.

У якості ілюстрації, що підтверджує вищесказане, на рисунку 1 представлено просторовий розподіл біомаси фітопланктону на деяких станціях спостереження у липні 2017 та 2019 рр.

З рисунку видно, що структура біомаси фітопланктону у різні роки значно відрізнялась. Так, у «більш теплому» 2017 р. майже на всіх станціях спостереження домінували Cyanobacteria з біомасою 0,24—8,84 г/м³ (32—89 %) у поверхневих горизонтах і 0,02—2,44 г/м³ (5—82 %) у придонних горизонтах. Біомаса Bacillariophyta була значно меншою: 0,17—0,47 г/м³ у поверхневих горизонтах та 0,08—0,32 г/м³ — у придонних.

У той же час, у «менш теплому» 2019 р. основним ценозоутворюючим відділом були Bacillariophyta. Їхня біомаса досягала 0,63—3,64 г/м³ (27—90 %) у поверхневих горизонтах та 0,08—3,31 г/м³ (до

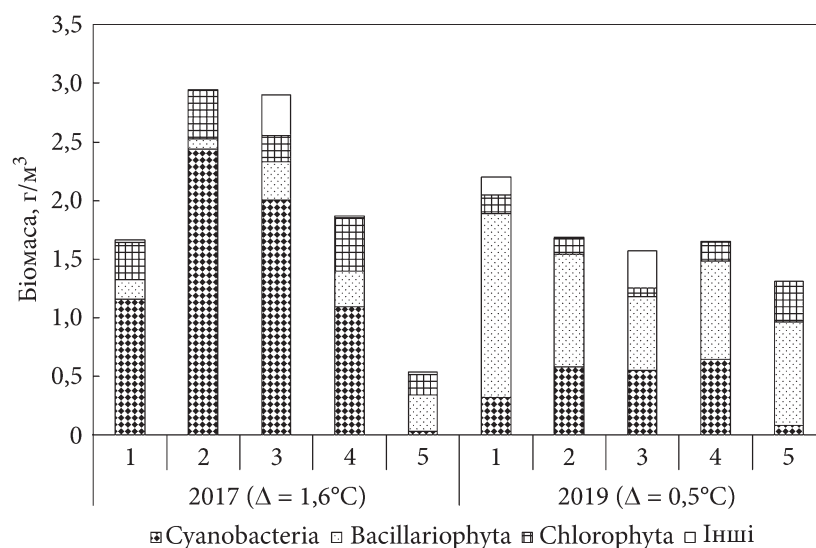


Рис. 1. Структура біомаси фітопланктону Канівського водосховища у роки з різним відхиленням (Δ) середньомісячної температури від кліматичної норми: 1 — ділянка нижче греблі Київської ГЕС, поверхневий шар; 2 — придонний шар; 3 — нижче с. Бортничі, поверхневий шар; 4 — м. Українка, поверхневий шар; 5 — м. Українка, придонний шар

60%) у придонних горизонтах. Біомаса *Cyanobacteria* при цьому була нижчою і складала 0,31—1,20 г/м³ у поверхневих горизонтах і 0,08—0,57 г/м³ — у придонних.

Виходячи з вищенаведених цифрових даних, вважаємо, що біомаси окремих відділів та їхні відсоткові частки є більш чутливими індикаторами кліматичних змін, ніж загальна біомаса (або чисельність) фітопланктону.

Для підтвердження даної гіпотези було оцінено, чи є статистично достовірними відмінності між середніми показниками кількісного розвитку фітопланктону в роки з різним температурним режимом («більш теплим» 2017 р. та «менш теплим» 2019 р.). Було проаналізовано такі показники: загальна чисельність (ΣN), загальна біомаса (ΣB), біомаса окремих відділів (*Cyanobacteria*, *Ochrophyta*, *Miozoa*, *Ochrophyta*, *Chlorophyta*) та їхня відсоткова частка у загальній біомасі фітопланктону. Достовірність відмінностей середніх величин оцінювали за допомогою критерію Стьюдента (табл. 2).

Із представлених у таблиці даних видно, що у відсотковому співвідношенні *Cyanobacteria* та *Bacillariophyta* спостерігалась статистично достовірна різниця між «більш теплим» та «менш теплим» роками. Так, частка ціанобактерій у «більш теплому» 2017 р. складала 66±8 %, а в «менш теплому» 2019 р. була достовірно нижчою — 24±6 % ($t = 4,05$; $p = 0,003$). Частка діатомових водоростей, навпаки, достовірно зростала в «менш теплому» році: з 18±9 % у 2017 р. до 56±11 % у 2019 р.

Таблиця 2
Кількісне різноманіття фітопланктону поверхневих горизонтів Канівського водосховища в роки з різним температурним режимом

Показники	Сучасні дані			Порівняння з ретроспективними даними		
	2017 р. ($\Delta = 1,6$)	2019 р. ($\Delta = 0,5$)	t (2017–2019)	1998 р.* ($\Delta = 0,2$)	t (1998–2017)	t (1998–2019)
ΣN , тис. кл/дм ³	3108–124 155 37 494±18 141	7470–38 949 22 227±5739	$t = 0,74$ $p = 0,48$	744–8670 3461±1112	$t = 2,19$ $p = 0,05$	$t = 4,05$ $p = 0,002$
ΣB , г/м ³	0,78–11,64 3,93±0,64	1,57–4,61 2,81±0,63	$t = 0,59$ $p = 0,57$	0,23–16,13 4,39±2,45	$t = 0,14$ $p = 0,89$	$t = 0,50$ $p = 0,63$
Суанобacteria, г/м ³	0,24–8,84 2,92±1,31	0,31–1,20 0,60±0,16	$t = 1,60$ $p = 0,14$	0–0,22 0,07±0,02	$t = 2,56$ $p = 0,02$	$t = 4,14$ $p = 0,002$
Суанобacteria, %	32–89 66±8	8–39 24±6	$t = 4,05$ $p = 0,003$	0–34 7±4	$t = 7,08$ $p = 0,001$	$t = 2,46$ $p = 0,03$
Васіларіофyta, г/м ³	0,17–0,47 0,35±0,04	0,63–3,64 1,59±0,54	$t = 2,53$ $p = 0,03$	0,04–13,79 2,06±1,69	$t = 0,86$ $p = 0,40$	$t = 0,22$ $p = 0,83$
Васіларіофyta, %	4–61 18±9	27–90 56±11	$t = 2,70$ $p = 0,02$	4–92 37±10	$t = 1,29$ $p = 0,22$	$t = 1,17$ $p = 0,26$
Мізоа, г/м ³	0–2,23 0,42±0,36	1,95–2,43 0,48±0,37	$t = 0,12$ $p = 0,91$	0–1,36 0,19±0,17	$t = 0,64$ $p = 0,53$	$t = 0,83$ $p = 0,42$
Мізоа, %	0–19 5±3	0–42 13±8	$t = 1,10$ $p = 0,30$	0–8 1±1	$t = 1,22$ $p = 0,24$	$t = 2,02$ $p = 0,07$
Осхрофyta, г/м ³	0–0,04 0,01±0,005	0,007–0,01 0,003±0,001	$t = 1,44$ $p = 0,18$	0,001–0,85 0,11±0,10	$t = 0,81$ $p = 0,43$	$t = 0,80$ $p = 0,44$

Продовження табл. 2

Показники	Сучасні дані			Порівняння з ретроспективними даними		
	2017 р. ($\Delta = 1,6$)	2019 р. ($\Delta = 0,5$)	t (2017—2019)	1998 р.* ($\Delta = 0,2$)	t (1998—2017)	t (1998—2019)
Ochromyta, %	$\frac{0-1}{0,5 \pm 0,2}$	$\frac{0-0,4}{0,1 \pm 0,1}$	$\frac{t = 1,22}{p = 0,25}$	$\frac{0,1-5}{1 \pm 0,6}$	$\frac{t = 0,97}{p = 0,35}$	$\frac{t = 1,26}{p = 0,23}$
Chlorophyta, г/м ³	$\frac{0,05-0,45}{0,21 \pm 0,06}$	$\frac{0,07-0,16}{0,12 \pm 0,02}$	$\frac{t = 1,30}{p = 0,23}$	$\frac{0,04-5,78}{1,15 \pm 0,68}$	$\frac{t = 1,18}{p = 0,26}$	$\frac{t = 1,17}{p = 0,26}$
Chlorophyta, %	$\frac{1-24}{10 \pm 4}$	$\frac{2-10}{5 \pm 2}$	$\frac{t = 1,13}{p = 0,29}$	$\frac{5-93}{43 \pm 9}$	$\frac{t = 2,80}{p = 0,02}$	$\frac{t = 3,04}{p = 0,01}$

Примітка. N — чисельність; B — біомаса; t — критерій Стьюдента; p — достовірність різниці середніх величин за критерієм Стьюдента (достовірні різниці за $p \leq 0,05$ позначено напівжирним шрифтом); * дані за 1998 р. згідно з [12].

Подібну закономірність було встановлено іншими дослідниками для фітопланктону оз. Маскегон (США). Так, 2019 р. у районі дослідження був аномально холодним, і це призвело до того, що діатомові водорості домінували у фітопланктоні озера впродовж усього вегетаційного сезону, формуючи до 75 % чисельності [44].

Отже, вважаємо, що на рівні відділів репрезентативним біоіндикатором кліматичних змін є відсоткове співвідношення ціанобактерій та діатомових водоростей.

Цікаво також використати й інший методичний підхід до оцінки відгуку фітопланктону на кліматичні зміни: дослідити наявність цього феномену на рівні видів. Для цього нами було проведено кластерний аналіз видового складу планктонних водоростевих угруповань у 2017 та 2019 рр. за допомогою коефіцієнта подібності Брея — Кертіса [41] (рис. 2).

Отримана дендрограма чітко розділилась на два кластери: перший — водоростеві угруповання 2017 р., другий — водоростеві угруповання 2019 р. Такий розподіл свідчить про те, що ступінь подібності угруповань у різних біотопах (станціях спостережень) в один рік є значно вищим, ніж ступінь подібності угруповань в одному біотопі, але в різні роки. Іншими словами, можна стверджувати, що проаналізовані планктонні угруповання характеризувались континуальністю в просторі, але дискретністю у часі. Просторовий континуум може пояснюватись тим, що всі досліджувані біотопи пов'язані між собою гід-



Рис. 2. Дендрограма подібності планктонних водоростевих угруповань різних ділянок Канівського водосховища в роки з різним температурним режимом за коефіцієнтом подібності Брея — Кертиса

рологічно, а верхня частина Канівського водосховища, у межах якої вони знаходяться, є лотичною екосистемою. Часова дискретність між водоростевими угрупованнями різних років може бути зумовлена різницею в їхньому температурному режимі.

Якщо окремо розглянути кожний з цих двох великих кластерів, помітно, що в межах кластеру 2017 р. коефіцієнти Серенсена є значно вищими, ніж у межах кластеру 2019 р.: відповідно 0,64—0,70 і 0,37—0,43. Отже, у 2017 р. планктонні водоростеві угруповання характеризувались суттєво більшим ступенем подібності, що може бути пов'язано з дією спільного екологічного чинника — підвищеної температури води.

Для більш глибокого пояснення отриманих коефіцієнтів Брея — Кертиса та порядку розташування водоростевих угруповань на дендрограмі необхідно проаналізувати спільності і відмінності у видовому і кількісному складі угруповань. З огляду на це розглянемо структурну організацію їхнього домінуючого комплексу (табл. 3).

Із таблиці видно, що в «більш теплом» 2017 р. домінуючий комплекс був олігодомінантним або монодомінантним. Кількість домінантів (≥ 10 % від загальної біомаси) складала один — два види; кількість субдомінантів (≥ 5 % від загальної біомаси) — до одного виду. Показано, що майже на всіх станціях спостереження основу біомаси фітопланктону (56—71 %) формувала ціанобактерія *Microcystis aeruginosa* (Kützing) Kützing (агент «цвітіння» води). Завдяки цій спільній рисі водоростеві угруповання на дендрограмі (див. рис. 2) об'єдналися в один кластер 2017 р. з високим рівнем подібності (коефіцієнти Брея — Кертиса 0,64—0,70).

У той же час, у «менш теплом» 2019 р. домінуючий комплекс фітопланктону відрізнявся полідомінантною структурою. У кожному угрупованні зареєстровано три — п'ять домінантів і до двох субдомінантів. До складу домінуючого комплексу входили представники різних відділів:

Таблиця 3
 Структурна організація домінуючого комплексу фітопланктону Канівського водосховища в липні у роки з різним температурним режимом

Види-домінанти ($\geq 10\%$) і субдомінанти ($\geq 5\%$)	2017 р. ($\Delta = 1,6$)				2019 р. ($\Delta = 0,5$)					
	нижче греблі ГЕС		м. Українка		заг. Собаче гирло		нижче с. Бортничі		м. Українка	
	ПОВ.	ДНО	ПОВ.	ДНО	ПОВ.	ДНО	ПОВ.	ДНО	ПОВ.	ДНО
CYANOBACTERIA										
<i>Coelosphaerium kuetzingianum</i> Nägeli	—	—	—	—	—	*	—	—	$\frac{0,296}{18}$	$\frac{0,069}{5}$
<i>Merismopedia tranquilla</i> (Ehrenberg) Trevisan	—	—	—	—	—	$\frac{0,227}{13}$	—	—	$\frac{0,140}{8}$	—
<i>Microcystis aeruginosa</i> (Kützing) Kützing	$\frac{0,940}{57}$	$\frac{2,096}{71}$	$\frac{1,792}{62}$	$\frac{1,046}{56}$	$\frac{0,315}{14}$	—	$\frac{0,211}{13}$	—	—	—
<i>M. pulvere</i> (H.C. Wood) Forti	—	*	*	*	—	$\frac{0,279}{17}$	$\frac{0,115}{7}$	*	$\frac{0,134}{8}$	*
<i>M. wesenbergii</i> (Komárek) Komárek ex Komárek	—	—	—	—	—	—	$\frac{0,224}{14}$	—	*	—
BACILLARIOPHYTA										
<i>Aulacoseira granulata</i> var. <i>angustissima</i> (O. Müller) Simonsen	—	—	—	—	$\frac{1,164}{53}$	$\frac{0,203}{12}$	$\frac{0,205}{13}$	*	—	—
<i>Discostella stelligera</i> (Cleve & Grunow) Houk & Klee	—	—	—	—	*	$\frac{0,248}{15}$	$\frac{0,071}{5}$	$\frac{0,159}{10}$	$\frac{0,173}{10}$	$\frac{0,173}{13}$
<i>Melosira varians</i> C. Agardh	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Продовження табл. 3

Види-домінанти ($\geq 10\%$) і субдомінанти ($\geq 5\%$)	2017 р. ($\Delta = 1,6$)				2019 р. ($\Delta = 0,5$)					
	нижче греблі ГЕС		м. Українка		заг. Собаче гирло		нижче с. Бортничі		м. Українка	
	пов.	дно	пов.	дно	пов.	дно	пов.	дно	пов.	дно
<i>Nitzschia sigmoidea</i> (Nitzsch) W. Smith	—	—	—	—	—	—	—	—	—	$\frac{0,214}{16}$
<i>Staurosira construens</i> Ehrenberg	—	—	—	—	—	$\frac{0,229}{14}$	—	—	—	—
<i>Stephanodiscus hantzschii</i> Grunow	$\frac{0,086}{5}$	*	*	$\frac{0,232}{44}$	$\frac{0,361}{16}$	$\frac{0,139}{8}$	$\frac{0,161}{10}$	$\frac{0,402}{24}$	$\frac{0,268}{21}$	—
MIOZOA	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Peridinium cinctum</i> (O.F. Müller) Ehrenberg	—	—	$\frac{0,308}{11}$	—	$\frac{0,157}{7}$	—	$\frac{0,315}{20}$	—	—	—
CHLOROPHYTA	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Microglena monadina</i> Ehrenberg	$\frac{0,196}{12}$	—	—	$\frac{0,082}{15}$	—	*	*	—	—	—
<i>Pediastrum duplex</i> Meyen	—	$\frac{0,166}{6}$	—	—	—	—	—	—	—	$\frac{0,259}{20}$
<i>Pteromonas torta</i> Korshikov	—	*	—	—	—	—	—	—	—	—
Загальна біомаса	$\frac{1,661}{100}$	$\frac{2,948}{100}$	$\frac{2,904}{100}$	$\frac{0,531}{100}$	$\frac{2,201}{100}$	$\frac{1,686}{100}$	$\frac{1,571}{100}$	$\frac{1,651}{100}$	$\frac{1,305}{100}$	—

Примітка. Над рискою — біомаса виду-домінанта; під рискою — частка від загальної біомаси фітопланктону, %; «—» — вид на даній станції не зустрічався; «*» — вид на даній станції зустрічався, але до складу домінуючого комплексу не входив.

переважно Bacillariophyta — *Stephanodiscus hantzschii* Grunow (8—24 %), *Aulacoseira granulata* var. *angustissima* (O. Müller) Simonsen (до 53 %), *Discostella stelligera* (Cleve & Grunow) Houk & Klee (до 15 %), а також Miozoa — *Peridinium cinctum* (O.F. Müller) Ehrenberg (до 20 %), Cyanobacteria — *Microcystis pulverea* (H.C. Wood) Forti (до 17 %). Зазначені угруповання видів із відділів Bacillariophyta, Miozoa, Cyanobacteria об'єдналися у другий великий кластер (див. рис. 2). На відміну від угруповань 2017 р., угруповання 2019 р. були полідомінантними, а отже більшою мірою відрізнялись між собою. Тому коефіцієнти Брея — Кертіса в межах кластеру 2019 р. є значно нижчими (0,37—0,43).

Звертає на себе увагу, що придонний фітопланктон у районі м. Українки є винятком із вищеописаної закономірності. Як у «менш теплому» 2019 р., так і «більш теплому» 2017 р. у цьому угрупованні домінувала діатомова водорість *Stephanodiscus hantzschii* (див. табл. 3), що також відобразилось і на дендрограмі (див. рис. 2). Одним із пояснень може бути вплив фітостоку р. Красною, у якій даний вид є домінуючим.

Отже, аналіз структури домінуючого комплексу (табл. 3) чітко пояснює вищенаведену дендрограму (рис. 2) та її розподіл на кластери.

Таким чином, структурно-функціональна організація фітопланктону в роки з різним температурним режимом суттєво відрізняється.

Порівняння сучасних даних із ретроспективними. Температурний режим. Для більш повної оцінки впливу кліматичних змін на структурно-функціональну організацію фітопланктону було проведено порівняння результатів сучасних натурних досліджень із ретроспективними даними минулого століття (1998 р.) [12].

За даними ЦГО [9] середньомісячна температура повітря в липні 1998 р. становила 19,5 °С, тобто наближалась до кліматичної норми ($\Delta = 0,2$ °С). Отже, 1998 р. умовно вважатимемо «контрольним» для оцінки відгуку фітопланктону Канівського водосховища на кліматичні зміни.

Цікавим фактом є те, що середньорічна температура у 1998 р. складала 8,1 °С і також наближалась до кліматичної норми 1961—1990 р., яка дорівнює 7,7 °С [9] ($\Delta = 0,4$ °С). Для порівняння, середньорічна температура у 2017 і 2019 рр. була значно вищою і досягала відповідно 9,8 °С ($\Delta = 2,1$ °С) і 10,6 °С ($\Delta = 2,9$ °С). Отже, можна стверджувати, що 2017 і 2019 рр. були суттєво теплішими, ніж 1998 р.

Температурний режим років, що розглядаються нами, можна схематично зобразити так:

Липень 1998 р. «контрольний» $t = 19,5$ °С ($\Delta = 0,2$ °С) Середньорічна $t = 8,1$ °С ($\Delta = 0,4$ °С)	<	Липень 2017 р. «більш теплий» $t = 20,9$ °С ($\Delta = 1,6$ °С) Середньорічна $t = 9,8$ °С ($\Delta = 2,1$ °С)	>	Липень 2019 р. «менш теплий» $t = 19,8$ °С ($\Delta = 0,5$ °С) Середньорічна $t = 10,6$ °С ($\Delta = 2,9$ °С)
--	---	--	---	--

Фітопланктон. Співставлення сучасних і ретроспективних даних по фітопланктону (див. табл. 2) показало наступні зміни.

1) Достовірне підвищення загальної чисельності фітопланктону. Так, у 1998 р. середня чисельність складала 3461 тис. кл/дм³, а в 2017—2019 рр. — 22 227—37 494 тис. кл/дм³, тобто зросла в 7—10 разів.

2) Достовірне збільшення абсолютної біомаси *Cyanobacteria* з 0,07 г/м³ у 1998 р. до 0,60—2,92 г/м³ у 2017—2019 рр., тобто в 8—40 разів.

3) Достовірне збільшення частки біомаси *Cyanobacteria* з 7 % у 1998 р. до 24—66 % у 2017—2019 рр., тобто в 3—9 разів.

4) Зменшення абсолютної біомаси *Bacillariophyta* з 2,06 г/м³ у 1998 р. до 0,35—1,59 г/м³ у 2017—2019 рр., тобто в 1,3—6 разів.

Цікаво, що незважаючи на статистично достовірне збільшення загальної чисельності фітопланктону, нами не зареєстровано суттєвих змін у загальній біомасі. Це пояснюється тим, що чисельність збільшилась в основному за рахунок ціанобактерій, які характеризуються дрібними розмірами клітин. Подібні результати було отримано й іншими дослідниками [23, 38]. Так, на прикладі більш ніж 100 озер різних широт світу показано, що потепління клімату призвело до різкого зростання частки ціанобактерій у планктоні, але при цьому достовірних змін у загальній біомасі фітопланктону не спостерігалось [38]. Також встановлено [54, 64], що при підвищенні температури розмірні показники прісноводного фітопланктону зменшуються як на видовому рівні (клітини і колонії стають меншими), так і на ценотичному рівні (зростає частка видів із дрібнішими клітинами). Це узгоджується з результатами наших попередніх досліджень. Так, для Київського водосховища показано [58], що підвищення температури призводить до перерозподілу ролі велико- і дрібноклітинних форм водоростей на користь дрібноклітинних. Така перебудова структури фітопланктону є адаптаційним механізмом, який забезпечує стійкість автотрофної ланки до аномально високих температур та збалансованість продукційно-деструкційних процесів в умовах змін клімату.

Таким чином, структурно-функціональна організація фітопланктону великих рівнинних водосховищ є репрезентативним біологічним індикатором змін клімату. Інформативними є такі його характеристики:

- загальна чисельність;
- абсолютна біомаса *Cyanobacteria*;
- частка біомаси *Cyanobacteria*;
- частка біомаси *Bacillariophyta*;
- структура домінуючого комплексу;
- коефіцієнт подібності Брея — Кертіса.

У цілому вважаємо, що серед перерахованих показників найбільш репрезентативною виявилась частка біомаси *Cyanobacteria*. Саме для цього показника зареєстровано достовірні відмінності між 1998 р. («контрольним»), 2017 р. («більш теплим») і 2019 р. («менш теплим») (рис. 3).

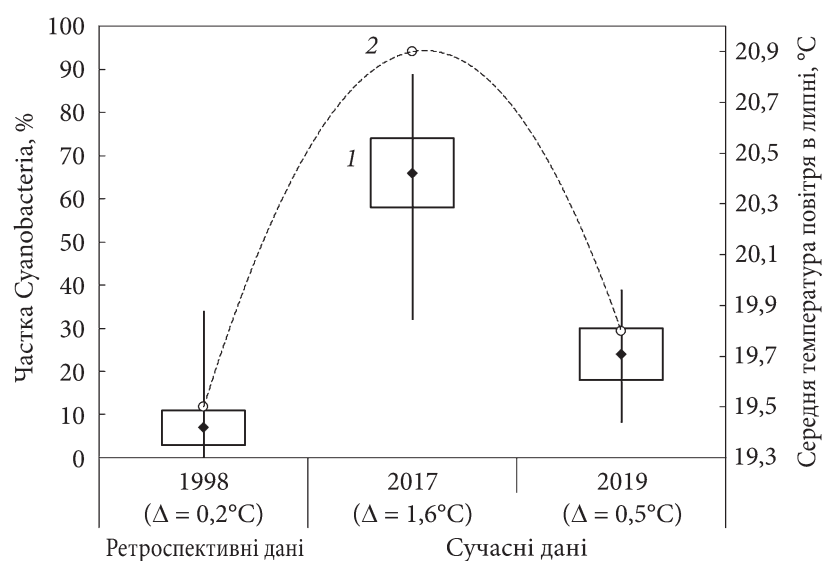


Рис. 3. Багаторічна динаміка частки біомаси *Cyanobacteria*, %, у фітопланктоні Канівського водосховища (1) (точка — середня величина, прямокутник — стандартна помилка, відрізок — межі коливань) та середньомісячної температури повітря в липні (2)

Обговорення результатів досліджень

Для перевірки узгодженості наших натурних результатів, отриманих на великому рівнинному водосховищі, із даними інших дослідників було проаналізовано низку публікацій по водосховищах світу, які знаходяться на різних континентах: Європа, Азія, Північна та Південна Америка, Африка (табл. 4).

Із наведених у таблиці численних літературних даних видно, що в діапазоні температур 15—23 °C фітопланктон формували водорості різних відділів: *Bacillariophyta*, *Miozoa*, *Cryptophyta*, *Chlorophyta*, *Cyanobacteria*. У той же час, коли температура води перевищувала 23 °C, домінуючим відділом переважно виступали *Cyanobacteria*. При цьому домінування ціанобактерій при підвищенні температури води спостерігалось у різних кліматичних зонах — від помірної до тропічної.

Отже, стверджуємо, що результати наших досліджень узгоджуються з літературними даними. Відгук фітопланктону великого рівнинного водосховища України, розміщеного на р. Дніпро, на кліматичні зміни є аналогічним такому в інших водосховищах світу і в основному проявляється в інтенсифікації розвитку ціанобактерій та зменшенні частки інших відділів.

Важливо також, що подібні результати було отримано нами в попередніх дослідженнях на Київському і Канівському водосховищах. Так, показано, що діатомові водорості фітопланктону досягають максимальної біомаси за температури води близько 22,0—23,0 °C, а ціанобактерії —

Таблиця 4
Географічні, кліматичні, розмірні характеристики та призначення деяких водосховищ світу і структурно-функціональна організація їхнього фітопланктону залежно від температури води

Водосховища	Географічні координати	На яких річках	Кліматичні зони	Площа, км ²	Призначення	<i>t</i> води, °С	Домінуючі відділи	Домінуючі види	Посилання
Водосховище Дифенбейкер, Канада	51° 01' 53" N 106° 50' 06" W	Саут-Саскачеван	Помірна	394	Іригація, гідроенергетика, рекреація, аквакультура	16—20	Стуртофута, Bacillariophyta	<i>Aulacoseira</i> sp., <i>Melosira</i> sp., <i>Cyclotella</i> sp., <i>Asterionella</i> sp.	[13]
Водосховище Уїтні, США	41° 21' 7" N, 72° 54' 40" W	Міл	Помірна	0,0007	Резервне джерело водопостачання	24,5	Суанобактерія	—	[47]
Сулейовське водосховище, Польща	51° 26' 0" N 19° 55' 25" E	Пилиця	Помірна	0,02	Питне водопостачання	< 20	Інші відділи	—	[63]
Водосховище Таошань, Кітай	46° 22' 30" N 130° 29' 00" E	Вокен	Помірна	—	Питне водопостачання	< 18	Васіларіофита	<i>Cyclotella menghiana</i>	[43]
Водосховище Іта, Бразилія	27° 16' 38" S 52° 23' 00" W	Верхній Уругвай	Субтропічна	141	Гідроенергетика	18—23	Міозоа	<i>Microcystis novacekii</i> , <i>Aphanocapsa incerta</i> <i>Ceratium</i> sp.	[16]

Продовження табл. 4

Водосховища	Географічні координати	На яких річках	Кліматичні зони	Площа, км ²	Призначення	t води, °C	Домінуючі відділи	Домінуючі види	Посилання
Водосховище Караун, Ліван	33°34'05" N 35°41'44" E	Лігані	Субтропічна	12	Гідроенергетика, побутове водоспоживання, іригація	26—29 19	Суанобактерія Міозоа	<i>Arhanizomon</i> sp., <i>Dolicospertum</i> sp. <i>Ceratium hirundinella</i>	[25]
Водосховище Марагон, Греція	38°09'59" N 23°53'58" E	Чарадрос, Варнавас	Субтропічна	2,45	Питне водоспоживання, регулювання стоку	22 23—25	Chlorophyta Суанобактерія	— <i>Arhanizomon ovalisporum</i> , <i>Microcystis aeruginosa</i>	[36]
Водосховище Тінгксі, Кітай	24°48'11" N 118°08'21" E	Тінгксі	Субтропічна	100,8	Питне водопостачання	22,8—25,7 25—31	Суанобактерія, Bacillariophyta Суанобактерія	<i>Microcystis aeruginosa</i> <i>Arhanizomon</i> sp., <i>Raphidopsis sinensis</i>	[42]

Продовження табл. 4

Водосховища	Географічні координати	На яких річках	Кліматичні зони	Площа, км ²	Призначення	t води, °C	Домінуючі відділи	Домінуючі види	Посилання
Водосховища Дуас Унас, Тапарука, Юказінго, Бразилія	08°04'58" S 35°02'56" W	—	Тропічна	—	—	15—23 > 25	Суптропічна, Bacillariophyta	<i>Chroomonas caudata</i> , <i>Fragilaria</i> sp., <i>Synechococcus</i> sp., <i>Planktonioides</i> sp.	[20]
Водосховище Армандо Рібейро Гонсалвес, Бразилія	06°08' S 37°07' W	—	Тропічна	—	Побутове водоспоживання	27—29	Суанобактерія 90—100%	<i>Cylindrocapsa</i> sp., <i>Microcystis aeruginosa</i> sp., <i>Planktonioides</i> sp.	[19]
Оба Дем, Нігерія	07°26' N 03°53' E	—	Тропічна	0,06	Побутове водоспоживання, збереження біорізноманіття, рекреація, екологічний туризм	24—30	Суанобактерія, Chlorophyta	<i>Microcystis aeruginosa</i>	[15]

Примітка. «—» — дані відсутні.

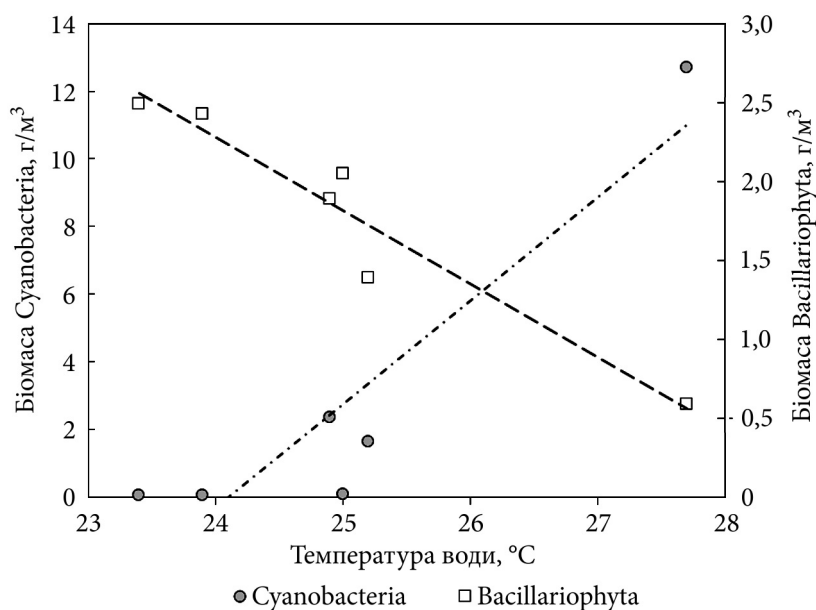


Рис. 4. Кореляційна залежність між температурою води та біомасою Суанобактерія ($r = 0,92$; $p = 0,009$) і Bacillariophyta ($r = -0,96$; $p = 0,002$) у фітопланктоні Київського водосховища

≥ 25 °C [8, 58, 62]. Як приклад, на рисунку 4 наведено залежність біомаси ціанобактерій і діатомових водоростей у фітопланктоні Київського водосховища від температури води.

Аналогічні залежності від температури води було отримано нами для іншого компоненту автотрофної ланки — фітоепіфітону: позитивну — для ціанобактерій і негативну — для діатомових водоростей [57].

З огляду на це, слід коротко узагальнити, які саме особливості ціанобактерій забезпечують їм конкурентну перевагу в умовах потепління клімату.

1) Оптимальні температури для розвитку ціанобактерій є вищими, ніж для водоростей інших відділів.

2) В умовах підвищеної температури води Суанобактерія успішно конкурують з еукаріотами, такими як діатомові, зелені, криптофітові водорості [35, 60].

3) Перевага в конкуренції за сонячну енергію. Клітини Суанобактерія містять значні газові вакуолі, завдяки яким у період стратифікації водорості піднімаються на поверхню води і утворюють щільні плівки «цвітіння». Ці плівки затінюють інші види водоростей, які мають нижчий рівень плавучості за рахунок більшої питомої ваги клітин і знаходяться у товщі води [35].

4) Регуляція плавучості. Доведено [51], що крім утворення газових вакуолей, які забезпечують плавучість, ціанобактерії здатні накопичува-

ти вуглеводи у якості баласту. Це дозволяє їм здійснювати вертикальні міграції у товщі води, періодично отримуючи біогенні елементи з глибших горизонтів і знову піднімаючись на поверхню води.

5) Плівки «цвітіння» можуть локально підвищувати температуру води через інтенсивне поглинання світла фотосинтетичними та фотозахисними пігментами. Такий позитивний зворотний зв'язок дає додаткову конкурентну перевагу ціанобактеріям [51].

6) Великий набір додаткових фотозахисних пігментів (каротиноїди, сцітономіни), завдяки яким *Cyanobacteria* мають конкурентну перевагу в умовах інтенсивної сонячної радіації [51].

7) При підвищенні температури знижується в'язкість води і, відповідно, зменшується опір води вертикальній міграції фітопланктону. Це явище полегшує формування плівок «цвітіння» на поверхні води та сприяє швидкій вертикальній міграції ціанобактерій. У той же час, при зменшенні в'язкості води діатомові і зелені водорості з більшою питомою вагою швидше осідають на дно. Таким чином, ціанобактерії отримують ще одну конкурентну перевагу перед іншими відділами [16, 51].

8) Відомо [51], що в умовах інтенсивного фотосинтезу може знижуватись доступність вільного CO_2 . Ціанобактерії, які знаходяться на поверхні води, можуть асимілювати CO_2 безпосередньо з атмосфери.

9) *Cyanobacteria*, особливо колоніальні види, які домінують при «цвітінні» води (*Microcystis aeruginosa* (Kützing) Kützing, *Dolichospermum flosaquae* (Brébisson ex Bornet & Flahault) P. Wacklin, L. Hoffmann & J. Komárek, *D. scheremetieviae* (Elenkin) Wacklin, L. Hoffmann & Komárek, *Aphanizomenon flosaquae* Ralfs ex Bornet & Flahault, *Cuspidothrix issatschenkoi* (Usachev) P. Rajaniemi, Komárek, R. Willame, P. Hrouzek, K. Kastovská, L. Hoffmann & K. Sivonen), меншою мірою видаються зоопланктоном, ніж водорості інших відділів [11, 17, 59].

Висновки

На основі сучасних натурних та ретроспективних даних проаналізовано багаторічну динаміку фітопланктону великого рівнинного водосховища України — Канівського водосховища — в умовах глобальних кліматичних змін. Показано, що структурно-функціональна організація фітопланктону чутливо реагує на підвищення температури, а отже, за цілим комплексом показників є інформативним біологічним індикатором змін клімату. Відгук фітопланктону водосховища на глобальне потепління клімату включає:

- статистично достовірне підвищення загальної чисельності угруповань;
- статистично достовірне збільшення абсолютної біомаси *Cyanobacteria*;
- статистично достовірне збільшення відсоткової частки *Cyanobacteria* у загальній біомасі угруповань;
- зменшення біомаси *Bacillariophyta*;

— зміну структурної організації домінуючого комплексу з полідомінантної (різні види з відділів Bacillariophyta, Miozoa, Chlorophyta, Cyanobacteria) на монодомінантну з переважанням Cyanobacteria;

— збільшення частки дрібноклітинних видів.

У цілому, серед перерахованих характеристик фітопланктону найбільш репрезентативним індикатором кліматичних змін виявилась частка біомаси Cyanobacteria, що також підтверджується літературними даними по інших водосховищах світу від помірної до тропічної зон.

Список використаної літератури

1. Вандюк Н.С. Тепловий фактор функціонування екосистеми Канівського водосховища : автореф. дис. ... канд. геогр. наук. Київ, 2012. 20 с.
2. Каневское водохранилище. Температура воды. URL: <https://travel.org.ua/water/ijul/kanevskoe-vodokhranilische-temperatura-vody> (дата звернення: 15.03.2022).
3. Кирпенко Ю.А., Сиренко Л.А., Орловский В.М., Лукина Л.Ф. Токсины синезеленых водорослей и организм животного. Киев : Наук. думка, 1977. 250 с.
4. Кирпенко Ю.А., Кирпенко Н.И. Биологическая активность альготоксина синезеленых водорослей — возбудителей «цветения» воды. *Гидробиол. журн.* 1980. Т. 16, № 6. С. 53—57.
5. Крупа Е.Г., Барина С.С., Романова С.М., Хитрова Е.А. Гидрохимическая и гидробиологическая характеристика озер Щучинско-Боровской курортной зоны (Северный Казахстан) и основные методологические подходы к оценке экологического состояния малых водоемов. Алматы, 2021. 300 с.
6. Осадчий В.І., Агуїлар Е., Скриник О.А. та ін. Добова асиметрія кліматичних змін температури повітря в Україні. *Укр. геогр. журнал.* 2018. № 3 (103). С. 21—30.
7. Романенко В.Д. Екологічні проблеми Дніпра та їх комплексне вирішення. *Наук. зап. НаУКМА.* 2000. Т. 18: Біологія та екологія. С. 41—43.
8. Романенко В.Д., Якушин В.М., Щербак В.І. та ін. Біорізноманіття та біоресурсний потенціал екосистем дніпровських водосховищ в умовах кліматичних змін і розвитку біологічної інвазії. Київ : Наук. думка, 2019. 275 с.
9. Центральна геофізична обсерваторія імені Бориса Срезневського. Кліматичні дані по м. Києву. URL: http://cgo-sreznevskiy.kyiv.ua/index.php?fn=k_klimat&f=kyiv (дата звернення: 15.03.2022).
10. Щербак В.І. Фітопланктон. *Методи гідроекологічних досліджень поверхневих вод.* Київ : ЛОГОС, 2006. С. 8—32.
11. Щербак В.І., Головка Т.В., Жданова Г.А. Потребление бактерий и водорослей планктонными ракообразными Киевского водохранилища. *Гидробиол. журн.* 1983. Т. 19, № 1. С. 25—31.
12. Щербак В.І., Майстрова Н.В. Фітопланктон київської ділянки Канівського водоймища та чинники, що його визначають. Київ : Ін-т гідробіології НАН України, 2001. 70 с.
13. Abirhire O., North R.L., Hunter K. et al. Environmental factors influencing phytoplankton communities in Lake Diefenbaker, Saskatchewan, Canada. *J. Great Lakes Res.* 2015. Vol. 41, Suppl. 2. P. 118—128.
14. Adrian R., O'Reilly C.M., Zagarese H. et al. Lakes as sentinels of climate change. *Limnol. Oceanogr.* 2009. Vol. 54, N 6, Part 2. P. 2283—2297.
15. Akin-Oriola G.A. On the phytoplankton of Awba reservoir, Ibadan, Nigeria. *Rev. Biol. Trop.* 2003. Vol. 51, N 1. P. 99—106.
16. Alves J., Matthiensen A., Tagliari M.S.M., Petrucio M.M. Climate and hydrological processes explain temporal dissimilarity in the phytoplankton community and favor seasonal dominance of harmful and alien algae in a subtropical reservoir. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences.* 2020. Vol. 15, N 4. P. 225—243.
17. Baruffa A.S., Sposito V., Faggian R. Climate change and cyanobacteria harmful algae blooms: adaptation practices for developing countries. *Marine and Freshwater Res.* 2021. Vol. 72. P. 1722—1734.

18. Beardall J., Stojkovic S., Larsen S. Living in a high CO₂ world: impacts of global climate change on marine phytoplankton. *Plant Ecology and Diversity*. 2009. Vol. 2, N 2. P. 191—205.
19. Costa I.A.S., Azevedo S.M.F.O., Senna P.A.C. et al. Occurrence of toxin-producing Cyanobacteria blooms in a Brazilian semiarid reservoir. *Braz. J. Biol.* 2006. Vol. 66, N 1B. P. 211—219.
20. Dantas Ê.W., Bittencourt-Oliveira M.C., Moura A.N. Dynamics of phytoplankton associations in three reservoirs in northeastern Brazil assessed using Reynolds' theory. *Limnologica*. 2012. Vol. 42, N 1. P. 72—80.
21. EEA (European Environment Agency) (2007) Climate change and water adaptation issues. EEA Tech. Report no. 2/2007, Copenhagen, Denmark.
22. Eker-Develi E., Kideys A.E., Mikaelyan A., Devlin M.J., Newton A. Editorial: Phytoplankton dynamics under climate change. *Frontiers in Marine Science*. 2022. Vol. 9, Article 869618. P. 1—3.
23. Elliott J.A. Is the future blue-green? A review of the current model predictions of how climate change could affect pelagic freshwater cyanobacteria. *Water Res.* 2012. Vol. 46, N 5. P. 1364—1371.
24. Estep L.R., Reavie E.D. The ecological history of lake Ontario according to phytoplankton. *Journal of Great Lakes Research*. 2015. Vol. 41, N 3. P. 669—687.
25. Fadel A., Atoui A., Lemaire B.J. et al. Environmental factors associated with phytoplankton succession in a Mediterranean reservoir with a highly fluctuating water level. *Environmental Monitoring and Assessment*. 2015. Vol. 187, N 10. P. 1—22.
26. Fu W., Randerson J.T., Moore J.K. Climate change impacts on net primary production (NPP) and export production (EP) regulated by increasing stratification and phytoplankton community structure in the CMIP5 models. *Biogeosciences*. 2016. Vol. 13, N 18. P. 5151—5170.
27. Gerten D., Adrian R. Effects of climate warming, North Atlantic Oscillation, and El Niño-Southern Oscillation on thermal conditions and plankton dynamics in Northern Hemisphere lakes. *The Scientific World Journal*. 2002. Vol. 2. P. 586—606.
28. Gophen M. Climate change-enhanced Cyanobacteria domination in Lake Kinneret: a retrospective overview. *Water*. 2021. Vol. 13, N 2, Article N 163. (<https://doi.org/10.3390/w13020163>)
29. Guiry M.D., Guiry G.M. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway, 2022. URL: <http://www.algaebase.org> (last accessed: 15.03.2022)
30. Hadas O., Kaplan A., Sukenik A. Long-term changes in Cyanobacteria population in Lake Kinneret (Sea of Galilee), Israel: an eco-physiological outlook. *Life*. 2015. Vol. 5, N 1. P. 418—431.
31. Hallegraeff G.M. Ocean climate change, phytoplankton community responses, and harmful algal blooms: a formidable predictive challenge. *J. Phycol.* 2010. Vol. 46, N 2. P. 220—235.
32. Hays G.C., Richardson A.J., Robinson C. Climate change and marine plankton. *Trends in Ecology and Evolution*. 2005. Vol. 20, N 6. P. 337—344.
33. Henson S.A., Cael B.B., Allen S.R., Dutkiewicz S. Future phytoplankton diversity in a changing climate. *Nature Communications*. 2021. Vol. 12, Article N 5372. (<https://doi.org/10.1038/s41467-021-25699-w>)
34. IPCC, 2007: Climate Change 2007: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Core Writing Team, Pachauri, R.K and Reisinger, A. (eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland, 104 pp. (URL: https://www.ipcc.ch/site/assets/uploads/2018/02/ar4_syr_full_report.pdf, accessed on April 12th, 2022)
35. Jöhnk K.D., Huisman J., Sharples J. et al. Summer heatwaves promote blooms of harmful cyanobacteria. *Global Change Biology*. 2008. Vol. 14, N 3. P. 495—512.

36. Katsiapi M., Moustaka-Gouni M., Michaloudi E., Kormas K.A. Phytoplankton and water quality in a Mediterranean drinking-water reservoir (Marathonas Reservoir, Greece). *Environ. Monit. Assess.* 2011. Vol. 181. P. 563–575.
37. Käse L., Geuer J.K. Phytoplankton responses to marine climate change — an introduction. YOUMARES 8 — Oceans Across Boundaries: Learning from each other: Proceedings of the 2017 conference for YOUnG MARine RESearchers in Kiel, Germany. S. Jungblut et al. (eds.). 2018. P. 55–71.
38. Kosten S., Huszar V.L.M., Bécares E. et al. Warmer climate boosts cyanobacterial dominance in shallow lakes. *Global Change Biology.* 2012. Vol. 18, N 1. P. 118–126.
39. Kozak A., Gołdyn R., Dondajewska R. Phytoplankton composition and abundance in restored Maltański Reservoir under the influence of physico-chemical variables and zooplankton grazing pressure. *PLOS ONE.* 2015. Vol. 10, N 4. (<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0124738>)
40. Krupa E., Slyvinskiy G., Barinova S. The effect of climatic factors on the long-term dynamics of aquatic ecosystem of the Balkhash Lake (Kazakhstan, Central Asia). *Advanced Studies in Biology.* 2014. Vol. 6, N 3. P. 115–136.
41. Ludwig J.A., Reynolds J.F. Statistical ecology. A primer on methods and computing. New York: John Wiley and Sons, 1988. 368 p.
42. Lv H., Yang J., Liu L. et al. Temperature and nutrients are significant drivers of seasonal shift in phytoplankton community from a drinking water reservoir, subtropical China. *Environm. Sci. Pollut. Res.* 2014. Vol. 21, N 9. P. 5917–5928.
43. Ma Ch., Yu H. Phytoplankton community structure in reservoirs of different trophic status, Northeast China. *Chinese J. Oceanol. Limnol.* 2013. Vol. 31, N 3. P. 471–481.
44. Mancuso J.L., Weinke A.D., Stone I.P. et al. Cold and wet: Diatoms dominate the phytoplankton community during a year of anomalous weather in a Great Lakes estuary. *J. Great Lakes Res.* 2021. Vol. 47, N 5. P. 1305–1315.
45. Moe S.J., Hobæk A., Persson J. et al. Shifted dynamics of plankton communities in a restored lake: exploring the effects of climate change on phenology through four decades. *Climate Research.* 2022. Vol. 86. P. 125–143.
46. Moore S.K., Trainer V.L., Mantua N.J. et al. Impacts of climate variability and future climate change on harmful algal blooms and human health. *Environmental Health.* 2008. Vol. 7, Suppl. 2, Article N S4. (<https://doi.org/10.1186/1476-069X-7-S2-S4>)
47. Mullin Ch.A., Kirchhoff Ch.J., Wang G., Vlahos P. Future projections of water temperature and thermal stratification in Connecticut Reservoirs and possible implications for Cyanobacteria. *Water Resources Research.* 2020. Vol. 56, N 11. P. 1–18.
48. Ninio Sh., Lupu A., Viner-Mozzini Y. et al. Multiannual variations in *Microcystis* blooms episodes — Temperature drives shift in species composition. *Harmful Algae.* 2020. Vol. 92, Article N 101710. (<https://doi.org/10.1016/j.hal.2019.101710>)
49. Ostrovsky I., Rimmer A., Yacobi Y.Z. et al. Long-term changes in the Lake Kinneret Ecosystem: The effects of climate change and anthropogenic factors. *Climatic Change and Global Warming of Inland Waters: Impacts and Mitigation for Ecosystems and Societies* / Ed. by Ch. R. Goldman, Kumagai M., Robarts R.D. John Wiley & Sons, Ltd., 2013. P. 271–293.
50. Paerl H.W., Huisman J. Blooms like it hot. *Science.* 2008. Vol. 320, N 5872. P. 57–58.
51. Paerl H.W., Huisman J. Climate change: a catalyst for global expansion of harmful cyanobacterial blooms. *Environmental Microbiology Reports.* 2009. Vol. 1, N 1. P. 27–37.
52. Pätynen A., Elliott J.A., Kiuru P. et al. Modelling the impact of higher temperature on the phytoplankton of a boreal lake. *Boreal Environmental Research.* 2014. Vol. 19, N 1. P. 66–78.
53. Peperzak L. Future increase in harmful algal blooms in the North Sea due to climate change. *Water Science and Technology.* 2005. Vol. 51, N 5. P. 31–36.

54. Rasconi S., Gall A., Winter K., Kainz M.J. Increasing water temperature triggers dominance of small freshwater plankton. *PLOS ONE*. 2015. Vol. 10, N 10. (<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0140449>)
55. Raven J.A., Beardall J. Influence of global environmental change on plankton. *J. Plankton Res.* 2021. Vol. 43, N 6. P. 779—800.
56. Rollwagen-Bollens G., Lee T., Rose V., Bollens S.M. Beyond Eutrophication: Vancouver Lake, WA, USA as a model system for assessing multiple, interacting biotic and abiotic drivers of harmful Cyanobacterial blooms. *Water*. 2018. Vol. 10, N 6, Article N 757. (<https://doi.org/10.3390/w10060757>)
57. 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, N 5. P. 3—17.
58. Shcherbak V.I. Response of phytoplankton of the Kiev Reservoir to the increase in summer temperatures. *Ibid.* 2019. Vol. 55, N 1. P. 18—35.
59. Shcherbak V.I., Zhdanova G.A. Use of P/B coefficient of algae as a measure of the effect of zooplankton on primary production of phytoplankton. *Ibid.* 1988. Vol. 24, N 5. P. 78—79.
60. Shimoda Y., Azim M.E., Perhar G. et al. Our current understanding of lake ecosystem response to climate change: What have we really learned from the north temperate deep lakes. *J. Great Lakes Res.* 2011. Vol. 37, N 1. P. 173—193.
61. Whitehead P.G., Wilby R.L., Battarbee R.W. et al. A review of the potential impacts of climate change on surface water quality. *Hydrological Sciences J.* 2009. Vol. 54, N 1. P. 101—123.
62. Zadorozhna G.M., Shcherbak V.I. Effect of solar radiation and water temperature on development of phytoplankton in the Kaniv reservoir. *Hydrobiol. J.* 2017. Vol. 53, N 1. P. 18—27.
63. Ziemińska-Stolarska A, Kempa M. Modeling and monitoring of hydrodynamics and surface water quality in the Sulejów Dam Reservoir, Poland. *Water*. 2021. Vol. 13, N 3, Article N 296.
64. Zohary T., Flaim G., Sommer U. Temperature and the size of freshwater phytoplankton. *Hydrobiologia*. 2021. Vol. 848, N 1. P. 143—155.

Надійшла 29.04.2022

V.I. Shcherbak, Dr. Sci. (Biol.), Prof., Leading Researcher,
Institute of Hydrobiology of the NAS of Ukraine,
Geroyiv Stalingrada prosp., 12, Kyiv, 04210, Ukraine
e-mail: ek424nat@ukr.net
ORCID 0000-0002-1237-6465

N. Ye. Semenyuk, Dr. Sci. (Biol.), Senior Researcher,
Institute of Hydrobiology of the NAS of Ukraine,
Geroyiv Stalingrada prosp., 12, Kyiv, 04210, Ukraine
e-mail: natasemenyuk@gmail.com
ORCID 0000-0003-4447-3507

V.M. Yakushin, Dr. Sci. (Biol.), Leading Researcher
Institute of Hydrobiology of the NAS of Ukraine,
Geroyiv Stalingrada prosp., 12, Kyiv, 04210, Ukraine
e-mail: ecovod.igb@gmail.com

PHYTOPLANKTON STRUCTURAL AND FUNCTIONAL ORGANIZATION IN
A LARGE LOWLAND RESERVOIR UNDER CONDITIONS OF GLOBAL CLIMATE
CHANGE (CASE-STUDY OF KANIV WATER RESERVOIR)

The paper deals with the phytoplankton long-term dynamics in a large lowland reservoir under conditions of global climate change (case-study of Kaniv Water Reservoir, Ukraine). Present-day field studies were carried out in summer seasons of two years, with

different deviations of temperature conditions from the climatic norm. The findings obtained have been compared with the retrospective data of the last century. The phytoplankton response to the global climate warming includes: raise in the community's total cell count; increase in the Cyanobacteria absolute biomass and their share in the community's total biomass; dropdown in the Bacillariophyta biomass; changes in the dominant complex structure; increase in the share of small-sized species. The percent share of Cyanobacteria biomass appeared to be the most representative indicator of climate change, which is in line with the data obtained by other researchers on different water reservoirs across the globe from the temperate zone to tropics.

Keywords: *phytoplankton, large lowland reservoirs, the Dnieper River, climate change, temperature, blue-green algae, harmful algal blooms.*