

УДК 581.526.325.2 (282.247.32)

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

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

Н.В. МАЙСТРОВА, к. б. н., ст. наук. співроб.
Інститут гідробіології НАН України,
просп. Володимира Івасюка, 12, Київ, 04210, Україна
e-mail: n_maystrova@ukr.net
ORCID 0000-0001-5335-4695

ХАРАКТЕРИСТИКА СУАНОВАСТЕРІА НА РІЗНИХ ЕТАПАХ ІСНУВАННЯ КИЇВСЬКОГО ВОДОСХОВИЩА¹

Встановлено закономірності багаторічної сукцесії *Synobacteria* на різних етапах існування Київського водосховища. Основними екологічними чинниками, що визначали і визначають сукцесію *Synobacteria*, є швидкість течії, гідроморфологічні характеристики водосховища, вміст неорганічних форм азоту (в першу чергу амонійного), фосфору, співвідношення $\Sigma N : P$, глобальні кліматичні зміни, конкуруючий розвиток вищих водних рослин на мілководних ділянках. Залежно від інтенсивності розвитку ціанобактерій змінювався трофічний статус гідроекосистеми від мезотрофного (на етапі незарегульованої річки) до евтрофного на сучасному етапі. За можливого подальшого погіршення якості водного середовища, можливих кліматичних змін з підвищенням температури води в межах навіть 1—2 °С, вегетація *Synobacteria* інтенсифікуватиметься, особливо в пелагіалі водосховища, де вони практично не мають природних біологічних конкурентів.

Ключові слова: фітопланктон, *Synobacteria*, Київське водосховище, Дніпро, «цвітіння» води, кліматичні зміни, біогенні елементи.

Важливим біотичним компонентом різнотипних екосистем є *Synobacteria* (Cyanophyta). Це найстаріші автотрофи на Землі, здатні до окси-

¹ Роботу виконано за рахунок бюджетної програми «Підтримка розвитку пріоритетних напрямів наукових досліджень (КПКВК 6541230)».

Ц и т у в а н н я: Щербак В.І., Семенюк Н.Є., Майстрова Н.В. Характеристика *Synobacteria* на різних етапах існування Київського водосховища. *Гідробіол. журн.* 2023. Т. 59. № 5. С. 3—27.

генного фотосинтезу, і їхній розвиток у Докембрійський період призвів до формування збагаченої киснем атмосфери, що відіграло ключову роль у подальшій еволюції флори і фауни планети Земля [33, 41, 58, 60].

Вважається [81], що ціанобактерії характеризуються вищою здатністю до адаптацій, ніж більшість еукаріотичних організмів, і змогли адаптуватись до геохімічних і кліматичних флуктуацій, що спостерігались на земній кулі упродовж 3,5 млрд років їхньої еволюції [34, 38, 60]. Однією з таких адаптацій є механізми поглинання CO_2 , що дозволяють їм існувати практично в будь-якому водному чи суходільному середовищі [1, 34, 76]. Також ціанобактерії — це оксигенні фототрофи, які можуть фіксувати атмосферний азот, що забезпечує їм доступ до практично необмеженого пулу азоту [58]. Високий адаптаційний потенціал підсилюється і здатністю до запасання фосфору [60].

Ціанобактерії населяють найбільшу кількість біотопів, порівняно з іншими фотосинтезуючими організмами [34, 40] і, відповідно, створюють значну частку первинної продукції від евтрофних озер до океанів та від тропіків до полярних регіонів [58]. Також зустрічаються в екстремальних біотопах: геотермальних джерелах, льодовиках і гіперсолоних водоймах [31], витримують значні коливання рН, високий рівень ультрафіолетового випромінювання [33, 34, 40] та формують біорізноманіття аридних зон [2, 77]. Деякі ціанобактерії перейшли до ендосимбіотичного способу життя і є ендосимбіонтами губок, коралів, лишайників, а також діатомових водоростей з родів *Epithemia*, *Rhopalodia* [58, 67].

За кількісним розвитком ціанобактерії є одними з найчисленніших організмів на Землі. Так, їхня глобальна біомаса оцінюється в $3 \cdot 10^{14}$ г С, що відповідає мільярду тон (10^{15} г) сирової біомаси [38, 42].

Відомо [60], що ціанобактерії характеризуються низкою еколого-фізіологічних стратегій, які дозволяють їм успішно розвиватись в умовах сучасних змін навколишнього середовища, основними з яких є: трансформація природного гідрологічного режиму, зокрема зарегулювання річок; кліматичні зміни; антропогенне евтрофування.

Вважаємо, що найочевиднішим сучасним проявом цих стратегій ціанобактерій є збільшення частоти та інтенсивності явищ «цвітіння» води, що, зокрема, спостерігається для таких великих прісноводних екосистем, як оз. Вікторія (Африка), оз. Ері, оз. Мічиган, Чесапекська затока (США) [60], оз. Кінерет (Ізраїль) [43, 55], оз. Ньїве (Нідерланди) [49], оз. Ванкувер (штат Вашингтон, США) [65] тощо.

Що стосується водних екосистем зі штучно зміненим гідрологічним режимом, то типовим прикладом є великі рівнинні водосховища, такі як дніпровські.

З огляду на те, що водосховища є водоймами комплексного водокористування (виступають джерелом питного і технічного водопостачання, мають рибогосподарське, рекреаційне і природоохоронне значення тощо), актуальною проблемою є вивчення багаторічної сукцесії ціанобактерій на різних етапах існування водосховищ. Це необхідна передумова

для розробки наукових основ прогнозування явищ «цвітіння» води, мінімізації його негативних наслідків в умовах сталого розвитку соціуму.

Проведений інформаційний пошук показав, що публікації, де аналізується багаторічна динаміка *Cyanobacteria* у фітопланктоні водосховищ світу, є досить нечисленними. Зокрема, це публікації по водосховищах Польщі (Семянувка на р. Нарев [44, 45, 46], Константиновське на р. Чижувка, Краснік на р. Вісла [62], Сулейовське на р. Пилиця [74, 82], зарегульована ділянка нижньої Вісли в межах м. Торунь [39], Мальтанське водосховище на р. Цибіна [51]), Угорщини (водосховище Лазберци [47]), США (водосховище Уїтні на р. Мілл [54]), Канади (водосховище Дифенбейкер на р. Саут-Саскачеван [32]). Але при цьому у більшості перерахованих статей період дослідження охоплює всього від 2—3 до 10—15 років.

Попередньо було вивчено сукцесію фітопланктону Кременчуцького водосховища з участю *Cyanobacteria* [68], відгук водоростевих угруповань Київського та Канівського водосховищ на кліматичні зміни [70, 73]. Також розглянуто динаміку розвитку фітопланктону та «цвітіння» води водосховищ Дніпровського каскаду впродовж майже 40-річного періоду від їхнього створення [26, 28]. Але при цьому відсутній конкретний аналіз багаторічної сукцесії *Cyanobacteria* та основних екологічних чинників, що її визначають.

Мета роботи: встановити закономірності багаторічної сукцесії *Cyanobacteria* за основних чинників, які її визначають, на різних етапах існування Київського водосховища — починаючи із незарегульованої річки і до сьогодення.

Матеріал і методика досліджень

Методологічним підходом цієї роботи є аналіз динаміки ціанобактерій Київського водосховища у двох часових масштабах:

- у довгостроковому — на різних етапах шістдесятилітнього існування водосховища;
- у більш короткостроковому масштабі — упродовж останнього десятиліття.

Ретроспективний аналіз динаміки ціанобактерій та чинників, що її визначають, було проведено на основі літературних даних [5, 6, 10, 11, 16, 17, 23 тощо] і матеріалів раніше опублікованих досліджень [25—27, 28, 29, 69—71].

Сучасні натурні дослідження ціанобактерій (як компоненту фітопланктону) проводили на різних плесах Київського водосховища відповідно до стандартної сітки станцій Інституту гідробіології НАН України [25] у літні сезони 2008—2020 рр. Консервацію, згущення та камеральне опрацювання альгологічних проб здійснювали згідно з загальноприйнятими гідробіологічними методами [30]².

Оцінку трофності водосховища виконували згідно з [15].

² У технічному опрацюванні проб фітопланктону брали участь: Г.О. Гошовська, к. б. н. Г.М. Задорожна, к. б. н. О.В. Кравцова, за що висловлюємо їм щирі подяку.

Статистичний аналіз даних (кореляційний, регресійний та дисперсійний аналіз) виконували за допомогою комп'ютерних програм Past 4.03, Statistica 6.0. Таксономічну номенклатуру водоростей наведено згідно з міжнародним електронним каталогом AlgaeBase [48]. Для врахування розбіжностей між таксономічною номенклатурою, яка використовувався у цитованих літературних джерелах, і сучасною систематикою водоростей, при аналізі структури домінуючого комплексу ціанобактерій до роду *Anabaena* включали також види з роду *Dolichospermum*, до роду *Aphanizomenon* — види з роду *Cuspidothrix*, до роду *Oscillatoria* — види з родів *Planktothrix*, *Limnothrix*, *Jaaginema*, *Anagnostidinema*.

Результати досліджень

На основі ретроспективних літературних даних і результатів власних натурних досліджень проаналізовано сукцесію ціанобактерій на різних етапах існування Київського водосховища.

1-й етап — незарегульований Дніпро (1959—1963 рр.)

До створення водосховища на ділянці Верхнього Дніпра домінували Bacillariophyta, Chlorophyta, Miozoa, а розвиток Cyanobacteria був значно меншим — максимальна біомаса складала до 2—4 г/м³ (рис. 1), частка у загальній біомасі не перевищувала 29 %. Видами-домінантами виступали представники родів *Anabaena* (*A. spiroides* Klebahn (= *Dolichospermum spiroides* (Klebahn) Wacklin, L.Hoffmann & Komárek), *A. scheremetieviae* Elenkin (= *D. scheremetieviae* (Elenkin) Wacklin, L.Hoffmann & Komárek), *A. circinalis* Rabenhorst ex Bornet & Flahault (= *D. circinale* (Rabenhorst ex Bornet & Flahault) Wacklin, Hoffmann & Komárek)) (до 70 % біомаси ціанобактерій) та *Aphanizomenon* (*Aph. flos-aquae* Ralfs ex Bornet & Flahault) (до 10 % відповідно) (рис. 2), а також епізодично зустрічались *Merismopedia glauca* (Ehrenberg) Kützing, *Gloeocapsa limnetica* (Lemmerm.) Hollerb. (= *Limnococcus limneticus* (Lemmermann) Komárková, Jezberová, O. Komárek & Zapomelová), *Gomphosphaeria lacustris* Chodat (= *Snowella lacustris* (Chodat) Komárek & Hindák) тощо [16, 17].

Отже, у цей період розвиток ціанобактерій у річковому фітопланктоні був порівняно незначним, типовим для природних лотичних екосистем помірного поясу, що пояснюється сукупною дією наступних екологічних чинників.

Гідрологічний режим. Ділянка Дніпра на місці майбутнього Київського водосховища являла собою типову річкову екосистему з високою швидкістю течії, яка досягала 1,3 м/с, [3, 9], що не було сприятливим для ціанобактерій.

Температурний режим був типовим для помірного клімату і залежав від метеорологічних умов конкретного року. Так, за даними Центральної геофізичної обсерваторії (ЦГО), у 1959—1963 рр. середньорічна температура повітря по м. Києву складала від 7,0 до 8,3 °C (у середньому 7,7±0,2 °C) [24] (див. рис. 1).

Біогенний режим. У літні сезони вміст амонійного азоту (NH₄⁺), нітритного азоту (NO₂⁻), нітратного азоту (NO₃⁻), фосфору фосфатів (PO₄³⁻)

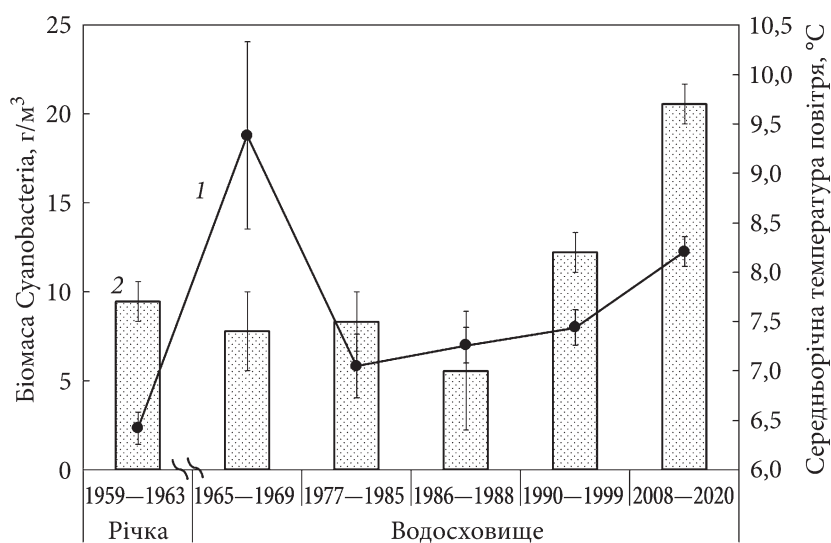


Рис. 1. Багаторічна динаміка максимальної біомаси³ ціанобактерій на різних етапах існування Київського водосховища (1) та середньорічної температури повітря (2): біомаса за періоди 1959—1963, 1965—1969 рр. — згідно [10, 16, 17], інші періоди — авторські дані; температура повітря — за даними Центральної геофізичної обсерваторії НАН України [24]

був досить низьким [5, 10] (рис. 3). Середній сумарний вміст азоту (розрахований авторами даної статті) складав 0,651 мг N/дм³, а співвідношення азоту і фосфору — 22.

Вищі водні рослини. Згідно з теорією альтернативних стабільних режимів [66], важливий вплив на фітопланктон має ступінь заростання акваторії вищими водними рослинами (ВВР). Ділянка Верхнього Дніпра являла собою широку багатоводну річку з добре розвиненою заплавою з численними рукавами і заплавними водоймами, що створювало сприятливі умови для вегетації ВВР. За даними К.К. Зерова і І.Л. Корелякової [7, 8, 9], найбільше були поширені комиш озерний, сусак зонтичний, кушир занурений, різні види рдесників.

Отже, низька кількість ціанобактерій до створення Київського водосховища пояснюється високою швидкістю течії, низьким вмістом біогенних елементів, температурним режимом помірного клімату та високим різноманіттям ВВР.

Згідно з наведеними літературними даними з біомаси фітопланктону і частки у ньому *Cyanobacteria*, ділянка майбутнього водосховища характеризувалась як типово мезотрофна екосистема.

2-й етап — формування Київського водосховища (1965—1969 рр.)

³ Максимальну біомасу визначали шляхом усереднення не менш як п'яти максимальних показників біомаси ціанобактерій за даний період.

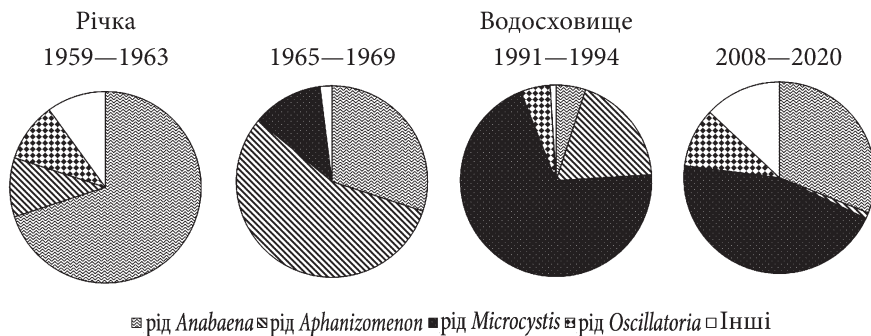


Рис. 2. Багаторічна динаміка структури домінуючого комплексу ціанобактерій на різних етапах існування Київського водосховища: 1959—1963, 1965—1969 рр. — згідно з [17], 1991—1994 рр. — згідно з [69], 2008—2020 рр. — за сучасними даними

Важливим феноменом перших років існування Київського водосховища був спалах вегетації *Cyanobacteria*. Влітку 1965 р. «цвітіння» води було відмічено тільки на окремих ділянках, а влітку 1966 р. воно поширилось на всю акваторію основного і тетерівського плес. У середньому по водосховищу біомаса *Cyanobacteria* досягала 14 г/м^3 , що становило близько 60 % загальної біомаси фітопланктону. Домінували *Anabaena affinis* Lemmermann (= *Dolichospermum affine* (Lemmermann) Wacklin, L. Hoffmann & Komárek) та *Aphanizomenon flos-aquae*. У 1967 р. «цвітіння» розпочалось у липні й тривало до вересня, і найінтенсивнішим було в основному плесі, де утворювались плями «цвітіння». Біомаса ціанобактерій досягала $20,2\text{—}36,0 \text{ г/м}^3$, а її частка у загальному фітопланктоні — 82—95 %, з домінуванням *Aph. flos-aquae* і *Microcystis aeruginosa* (Kützing) Kützing [10, 17]. Ці явища спостерігались за наступних екологічних чинників.

Гідрологічний режим. Завершення будівництва греблі Київської ГЕС восени 1964 р. перетворило типово лотичну екосистему на лотично-лентичну. Відповідно, значно знизилась інтенсивність водообміну та швидкість течії. Так, за даними О.І. Денисової [5], швидкість течії на верхньому плесі водосховища складала $0,8\text{—}0,9 \text{ м/с}$, на середньому — $0,02\text{—}0,12 \text{ м/с}$ і на нижньому — $0,05\text{—}0,10 \text{ м/с}$.

Отже, незважаючи на значні коливання швидкості течії по поздовжньому профілю водосховища, можна констатувати, що після його створення швидкість течії знизилась майже на порядок і на середньому й нижньому плесах становила величини, оптимальні для вегетації *Cyanobacteria* [4].

Температурний режим майже не змінився порівняно з попереднім етапом. Так, у 1965—1969 рр. середньорічна температура повітря по Києву становила від $6,3$ до $8,7^\circ\text{C}$ (у середньому $7,4 \pm 0,4^\circ\text{C}$) [24].

Біогенний режим. Внаслідок затоплення великих площ сільськогосподарських угідь, лук, чагарників, у перші роки існування водосховища спостерігалось зростання вмісту у воді мінеральних форм азоту та, в меншій мірі, — фосфору [5]. Порівняно з незарегульованою річкою, вміст

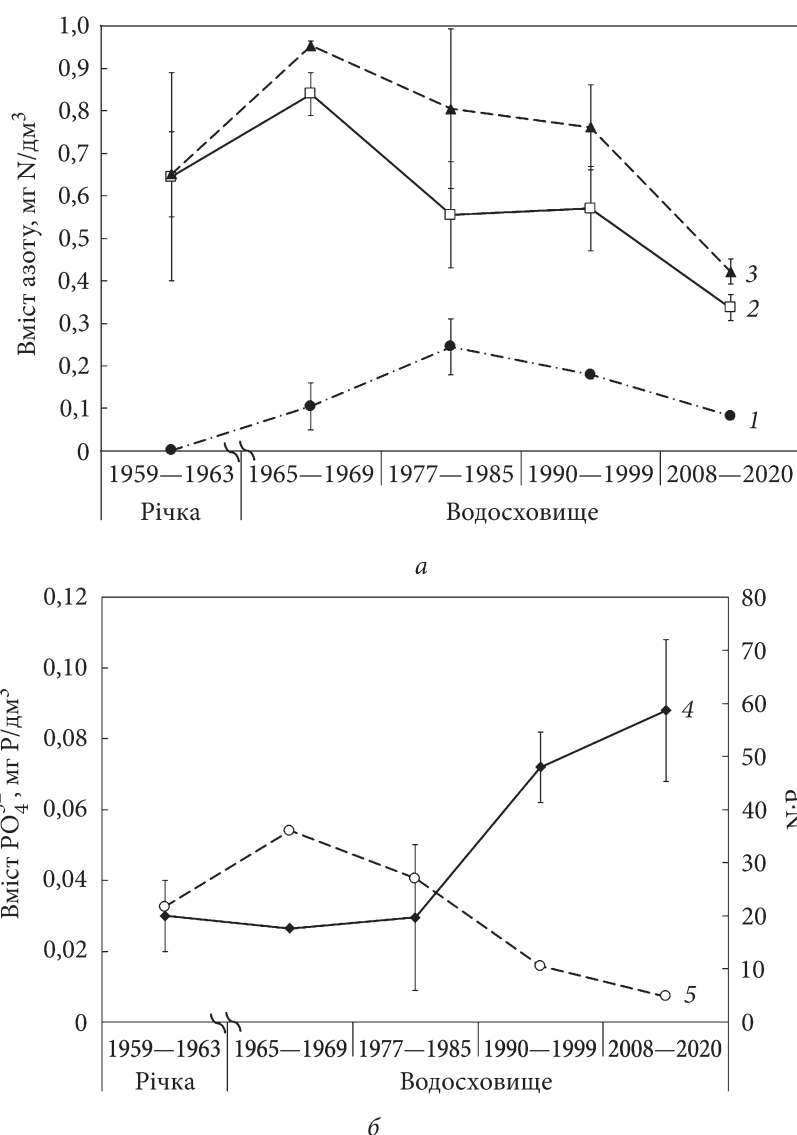


Рис. 3. Багаторічна динаміка біогенного режиму Київського водосховища ⁴: а — вміст сполук азоту (1 — нітратний, 2 — амонійний, 3 — сумарний); б — вміст фосфору (4) та N : P-співвідношення (5)

амонійного азоту зріс більш ніж у два рази, нітратного азоту — майже на порядок, а зростання вмісту фосфору фосфатів, у співставленні з азотом, було значно менш вираженим. Сумарний вміст неорганічного азоту в середньому складав 0,954 мг N/дм³, а середнє співвідношення N : P дорівнювало 36.

⁴ Дані за період 1959—1999 рр. — згідно з [5, 6, 10, 11], 2008—2015 рр. — згідно з [79]. Сучасні дані (2016—2020 рр.) люб'язно надані молодшим науковим співробітником М.І. Лінчук, за що висловлюємо їй щирі вдячності. Співвідношення N : P розраховано авторами даної статті.

Вищі водні рослини. Показано [7], що рослинність новостворених дніпровських водосховищ формувалась в основному за рахунок фонду, який існував до заповнення. У перші роки після створення Київського водосховища на ділянках, де глибина затоплення перевищувала 2 м, відбувалось відмирання річкової рослинності. Зокрема, сильно скоротились площі заростання різухи морської і малої, рдесника кучерявого [10]. Зарості рослин зберігались лише на глибинах менш ніж 2 м і в основному були представлені прибережно-водними рослинами колишніх заплавних водойм (так звана «рослинність, що переживає») [8]. Поступово розпочалось заселення рослинами мілководних ділянок водосховища (так звані «нові поселенці») [7]. На новоутворених мілководдях рослинність ще не сформувалась і не становила значимої конкуренції фітопланктону за біогенні елементи та сонячну радіацію.

Отже, порівняно з типово природною лотичною екосистемою, у новоствореному Київському водосховищі сформувались сприятливі умови для масової експансії ціанобактерій. Основними чинниками виступали: зниження водообміну та швидкості течії, утворення значних площ мілководь, надходження біогенних елементів із затоплених площ суходолу і відсутність конкуренції з боку вищої водної рослинності, яка ще знаходилась на початковій стадії формування.

Таким чином, можна констатувати чіткий прояв явища синергізму на екосистемному рівні. З одного боку, проходить різка й суттєва зміна абіотичних і біотичних чинників при перетворенні лотичної екосистеми на лотично-лентичну. З іншого ж боку, завдяки набутій упродовж тисячоліть високій адаптаційній стратегії виживання, *Cyanobacteria* зайняли домінуюче положення у новоствореній екосистемі головного в каскаді водосховища.

За величинами біомаси, значною часткою *Cyanobacteria*, інтенсивністю первинної продукції [10, 17] Київське водосховище на цьому етапі існування характеризувалось як типово евтрофна екосистема.

3-й етап — етап стабілізації гідробіологічного режиму (1977—1985 рр.)

Важливим етапом функціонування екосистеми Київського водосховища був етап його стабілізації [29]. Відповідно, після спалаху вегетації *Cyanobacteria* відбулось зниження їхніх кількісних показників і стабілізація на певному рівні [25, 28]. Порівняно з першими роками після зарегулювання, біомаса ціанобактерій знизилась у декілька разів — до 6,9—9,4 г/м³, а їхня частка у загальному фітопланктоні не перевищувала 48—60 % [26, 28]. Домінували такі види, як *Microcystis aeruginosa*, *M. pulvereae* (H.C.Wood) Forti, *Anabaena* (= *Dolichospermum*) *flos-aquae*, *Aphanizomenon flos-aquae* [26, 71]. На цьому етапі Київське водосховище знаходилося на трофічному рівні, характерному для мезотрофних рівнинних водойм [26].

У цілому, в цей період знизилась роль монодомінантних угруповань ціанобактерій та одночасно зросла роль оліго- та полідомінантних комп-

лексів центричних діатомових, зелених (особливо вольвоксових і хлорококових) водоростей. Ці процеси відбувались за наступних чинників.

Температурний режим. За даними ЦГО [24], середньорічна температура повітря по Києву в 1977—1985 рр. змінювалась від 6,2 до 9,1 °С (у середньому складала $7,5 \pm 0,3$ °С). Температура води в літній сезон складала 20,5—21,0 °С [25].

Біогенний режим. Згідно з даними на рисунку 3, у 1977—1985 рр., порівняно з першими роками існування водосховища, абсолютний вміст амонійного азоту знизився в 1,5 раза. Його частка у сумарному неорганічному азоті зменшилась з 88 до 68 %, водночас частка нітратного азоту зросла з 11 до 30 % [6]. Сумарний вміст азоту знизився до 0,805 мг N/дм³, співвідношення N:P у середньому дорівнювало 27.

Вищі водні рослини. У даний період рослинний покрив Київського водосховища стабілізувався. Сформувались і зайняли відповідні екологічні ніші відносно стійкі угруповання з домінуванням рогозу та очерету, завершився процес відмирання «заростей, що переживають». Формування фітоценозів повітряно-водних рослин супроводжувалось збільшенням густоти травостою та їхньої фітомаси [13].

Отже, основними чинниками, які сприяли зниженню кількісного розвитку ціанобактерій у період стабілізації, були: зменшення загального вмісту азоту; скорочення частки амонійного і зростання частки нітратного азоту (оскільки ціанобактерії, зокрема з родів *Anabaena*, *Microcystis*, можуть споживати амонійний азот [37, 53, 83], а зелені і діатомові водорості віддають перевагу його нітратній формі); формування стійких угруповань вищих водних рослин, які є конкурентами фітопланктону за світло та біогенні елементи.

4-й етап — після аварії на Чорнобильській АЕС (1986—1988 рр.)

Важливо відзначити, що навіть у перші постчорнобильські роки зростання вмісту радіонуклідів у воді Київського водосховища [18] не призвело до статистично достовірного зниження вегетації *Cyanobacteria* порівняно з попереднім етапом. Так, максимальна біомаса ціанобактерій складала близько 6—8 г/м³, а її частка у загальній біомасі фітопланктону — 48 % [28]. Домінували *Microcystis aeruginosa* та *Aphanizomenon flos-aquae* [27]. При цьому одночасно зростала біомаса дрібноклітинних центричних діатомових водоростей і зелених водоростей. Крім того, після аварії на ЧАЕС у фітопланктоні Київського водосховища зросла частка водоростей з відділу Міозоа, які є більш стійкими до впливу іонізуючого випромінювання і, ймовірно, отримали конкурентну перевагу в умовах радіонуклідного забруднення Київського водосховища [29].

Також один із чинників, що впливав на формування фітопланктону в цей період, — це певна зміна гідрологічного режиму Дніпровського каскаду, пов'язана з аварією на ЧАЕС [27].

Температурний режим при цьому характеризувався подібними до попереднього етапу показниками. Так, середньорічна температура повітря коливалась у межах 5,8—7,7 °С (у середньому $7,0 \pm 0,6$ °С) [24].

У цілому, за біомасою фітопланктону, абсолютними й відносними величинами біомаси *Cyanobacteria*, інтенсивністю первинної продукції Київське водосховище за трофічним статусом продовжує характеризуватись як мезотрофна екосистема.

5-й етап — за кліматичних змін (1990—1999 рр.)

Встановлено [28, 69], що важливою особливістю цього етапу є підвищення кількісних показників ціанобактерій. Так, їхня максимальна біомаса досягала 8—10 г/м³, а частка у загальній біомасі фітопланктону — до 42—51 %. Провідну роль відігравали *Aphanizomenon flos-aquae*, *Anabaena* (= *Dolichospermum*) *flos-aquae*, *Microcystis aeruginosa*, *M. pulvereae*.

Вважаємо, що процес інтенсифікації їхньої вегетації пов'язаний з дією таких чинників:

Температурний режим. Спостерігаються чіткі ознаки потепління клімату. Так, якщо до цього часу середньорічна температура повітря, усереднена для кожного попереднього етапу, складала від 7,0±0,6 °С до 7,7±0,2 °С, то в 1990—1999 рр. вона досягала 8,2±0,2 °С [24].

Біогенний режим. У 90-х рр. минулого століття сумарна концентрація неорганічних сполук азоту у воді Київського водосховища була близькою до такої у 70—80 рр. — 0,762 мг N/дм³ (див. рис. 3а, б).

Проведені авторами статті розрахунки показали, що порівняно з попереднім періодом стабілізації змінилось співвідношення між амонійним і нітратним азотом: частка амонійного азоту зросла з 68 до 74 %, а частка нітратного азоту знизилась з 30 до 24 %. Водночас зареєстровано підвищення вмісту PO₄³⁻ [11].

Отже, вміст неорганічних форм азоту зберігся на попередньому рівні, у той же час середній вміст фосфору зріс більш ніж удвічі. Тому співвідношення азоту до фосфору знизилось в 2,5 раза — до 11.

Вищі водні рослини. На даному етапі рівень розвитку ВВР був близьким до такого при стабілізації. Найбільшу фітомасу утворювали зарості повітряно-водних рослин, в основному представлені очеретом звичайним і рогозом вузьколистим.

Вважаємо, що основними чинниками, які зумовили збільшення біомаси ціанобактерій, виступили: підвищення середньорічної температури повітря; збільшення вмісту фосфору фосфатів у воді; підвищення частки амонійного азоту і зменшення частки нітратного.

За оцінкою трофічного статусу, Київське водосховище через зростання кількісних показників *Cyanobacteria*, а також інтенсивну продукцію набуває ознак слабкоевтрофної екосистеми.

6-й етап — сучасний період (2008—2020 рр.)

На сучасному етапі спостерігається подальше збільшення розвитку ціанобактерій, з максимальною біомасою до 10,6—13,5 г/м³ та часткою у біомасі фітопланктону до 76—80 %. Важливим є те, що порівняно з попередніми роками встановлено корінну зміну у структурі домінуючого комплексу видів. Так, якщо на попередніх етапах основну біомасу формували види родів *Aphanizomenon*, *Microcystis*, у меншій мірі — *Anabaena*, то на сьогодні домінують роди *Anabaena* і *Microcystis*, а частка р. *Aphanizome-*

нон є мізерною. Також зростає як абсолютне, так і відносне значення у літньому фітопланктоні видів р. *Oscillatoria*, коли поряд з типово планктонними формами (*O. geminata* Schwabe ex Gomont (= *Jaaginema geminatum* (Schwabe ex Gomont) Anagnostidis & Komárek), *O. planctonica* Wołoszyńska (= *Limnothrix planctonica* (Wołoszyńska) Meffert)) реєструються й бентосні форми (*O. ucrainica* Vladimirova, *O. amphibia* C.Agardh ex Gomont (= *Anagnostidinema amphibium* (C.Agardh ex Gomont) Strunecký, Bohunická, J.R.Johansen & J.Komárek)). При цьому важливо відмітити, що дані процеси спостерігаються в літній сезон.

Цікаво проаналізувати частоту домінування зазначених видів у біомасі ціанобактерій. Наприклад, у 24 % проб фітопланктону, відібраних у нижньому плесі водосховища у літні сезони 2008—2020 р., встановлено домінування видів р. *Anabaena* (>70 % біомаси ціанобактерій), у 32 % проб — домінування р. *Microcystis* (>70 % біомаси ціанобактерій), у 24 % проб домінували представники обох зазначених родів (від 20 до 60 % біомаси ціанобактерій). У 20 % проб переважали інші види ціанобактерій з родів *Aphanizomenon*, *Oscillatoria*, *Coelosphaerium* тощо.

Вважаємо, що встановлені зміни у якісній і кількісній характеристиці *Cyanobacteria* зумовлені наступним.

Температурний режим. В останні десятиліття кліматичні зміни проявляються особливо чітко у перевищенні загальноприйнятих кліматичних норм. Так, за період 2008—2020 рр. середньорічна температура повітря становила $9,7 \pm 0,2$ °C, тобто була достовірно вищою, ніж у попередні періоди [24]. Температура води під час натурних експедиційних досліджень (липень—серпень) коливалась від 20—21 до 26—27 °C, а на мілководних ділянках піднімалась і вище, що також перевищує попередні зареєстровані максимальні показники.

Отже, підвищення температури в сучасний період було одним із чинників, який призвів до зростання біомаси ціанобактерій. Важливо, що аналогічні статистично достовірні результати були отримані в попередніх дослідженнях [70, 73]. Це пов'язано з тим, що ціанобактерії характеризуються оптимальною швидкістю росту за відносно високих температур, зазвичай вище ніж 25 °C, і за таких умов вони найбільш ефективно конкурують з еукаріотичними водоростями [56, 57].

Сукцесія домінуючого комплексу ціанобактерій також пов'язана з температурним чинником. Відомо [56], що основні агенти «цвітіння» води (види родів *Anabaena*, *Aphanizomenon*, *Microcystis*) характеризуються різними оптимумами температур. Найнижчий температурний оптимум характерний для видів р. *Aphanizomenon*. Рід *Aphanizomenon* досягає максимальної швидкості росту за температури близько 20—22 °C [56] та може успішно вегетувати і за більш низьких температур [75, 78, 80]. Крім того, авторами цієї статті було зареєстровано зимове підльодне «цвітіння» цієї ціанобактерії [72].

У той же час, види р. *Anabaena* надають перевагу вищим температурам, максимальна швидкість росту спостерігається за температури близько 23—25 °C [56], а найбільш теплолюбними є види р. *Microcystis*. Так, для

Microcystis aeruginosa максимальна швидкість росту відмічена за температури 28—31 °C [52, 56, 63].

Отже констатуємо, що глобальне потепління клімату, особливо в літній період, зумовило наступну сукцесію: зниження вегетації ціанобактерій більш «холодолюбних» видів (р. *Aphanizomenon*) та інтенсифікацію розвитку більш «теплолюбних» видів із родів *Anabaena* та *Microcystis*.

Вважаємо за необхідне звернути увагу і на зростання в літньому фітопланктоні частки р. *Oscillatoria*, який об'єднує види з різними температурними уподобаннями. Серед них є і «теплолюбні» види (наприклад, *O. geminata*), і види помірної зони (*O. planctonica*, *O. ucrainica*), і види-космополіти (*O. amphibia*) [12]. Очевидно, що це явище потребує додаткових досліджень.

Біогенний режим характеризується подальшим зниженням концентрації всіх неорганічних форм азоту і підвищенням вмісту фосфору фосфатів, і, відповідно, зменшенням співвідношення N : P [79] (див. рис. 3 а, б).

Порівняно з останніми десятиліттями минулого століття середній сумарний вміст азоту зменшився приблизно в 1,7 раза, на фоні чого реєструється зростання вмісту фосфору. Відповідно, це призвело до падіння співвідношення N : P до 4,8.

Важливо, що чіткі зміни біогенного режиму помітні не лише в масштабі декількох десятиліть, але й в більш «дрібному» масштабі — декількох років. Так, з 2008 по 2020 рр. середньорічний вміст фосфору фосфатів стабільно зростав, а співвідношення N : P, відповідно, знижувалось [79].

Вважаємо, що сучасна зміна біогенного режиму є одним із важливих чинників, який призвів до інтенсифікації розвитку ціанобактерій. Показано [17], що в 60—70-х рр. минулого століття розвиток *Cyanobacteria* у Київському водосховищі було лімітовано фосфором, оскільки співвідношення азоту і фосфору в середньому складало близько 33 і не падало нижче 15. Однак, починаючи з 2012—2013 рр., співвідношення N : P падає нижче 10, отже фосфор припиняє бути лімітуючим чинником для ціанобактерій. Слід зауважити, що при зменшенні співвідношення N : P нижче 15 роль лімітуючого чинника може відігравати азот, і за таких умов конкурентну перевагу можуть отримувати види, здатні асимілювати азот з атмосфери, зокрема р. *Anabaena*.

Вищі водні рослини. На сучасному етапі сукцесії мілководних ділянок водосховища відбувається «перерозподіл» площ заростей ВВР різних екологічних груп. Зокрема, до глибини 3 м розширились площі рослин з плаваючим листям, які зайняли місце колишніх домінантів — занурених рослин. У порівнянні з першими роками існування Київського водосховища спостерігається тенденція до зростання фітомаси [22].

Однак, незважаючи на збільшення ступеню заростання мілководь водосховища, біомаса ціанобактерій у сучасний період на акваторіях пелагіалі, особливо з глибинами більше 3 м, не зменшується. Вважаємо, що це пояснюється наступним.

1) На сьогодні більш значущим чинником для розвитку ціанобактерій є кліматичні зміни, зокрема літня температура води.

2) Іншим важливим чинником є поступове підвищення вмісту фосфору у воді.

3) Біотичний чинник (розвиток ВВР) негативно «спрацьовує» тільки на зарослих мілководдях, а на глибоководних ділянках його вплив відсутній.

4) Показано [20, 21], що за сучасних умов гідрологічного режиму формуються частково ізольовані від пелагіалі мілководні ділянки, не зарослі ВВР, де створюються сприятливі умови для розвитку ціанобактерій.

5) Ще одну точку зору висвітлено в роботі [36]. Автори припускають, що макрофіти не знижують концентрацію біогенних елементів у воді Київського водосховища до таких рівнів, які б могли лімітувати розвиток ціанобактерій.

6) Не менш важливим поясненням інтенсифікації розвитку *Cyanobacteria* є їхні адаптивні стратегії до вегетації в умовах погіршення сонячної інсоляції. Це пов'язано зі здатністю цієї групи водоростей переходити від фотосинтезу до міксотрофного живлення, зокрема розчинними органічними речовинами, що було показано натурними дослідями на Київському водосховищі [14].

У цілому, встановлені сукцесії ціанобактерій призвели до того, що на сучасному етапі існування Київське водосховище переходить від слабо-евтрофного до евтрофного трофічного статусу.

Для статистичного підтвердження важливості сукцесії *Cyanobacteria* проаналізуємо основні чинники, що визначають їхню вегетацію у сучасний короткомасштабний період (2008—2020 рр.).

Швидкість течії. Показано обернену залежність між швидкістю течії по поздовжньому профілю водосховища та біомасою *Cyanobacteria* (рис. 4). Найнижчий розвиток ціанобактерій спостерігається у верхньому плесі, де швидкість течії досягає 0,9 м/с і вище [5], а найвища їхня біомаса реєструється у нижньому плесі водосховища, де швидкість течії не перевищує 0,1 м/с і є оптимальною для їхньої вегетації [4].

Температура води. За матеріалами 2011—2015 рр. було доведено достовірну пряму залежність між температурою води і розвитком ціанобактерій [70, 73]. Пізніше було отримано нові дані (2016—2020 рр.), і на основі всього масиву результатів (за 2008—2020 рр.) було підтверджено раніше встановлену закономірність — достовірну позитивну кореляцію між температурою води та:

— абсолютною біомасою *Cyanobacteria* — $r = 0,46, p = 0,005$ (рис. 5, а);

— часткою *Cyanobacteria* у біомасі фітопланктону — $r = 0,48, p = 0,002$ (рис. 5, б).

Отже, на основі масиву сучасних натурних даних встановлено, що підвищення температури води до +27 °С — це позитивний чинник для вегетації *Cyanobacteria*.

Біогенні елементи. Отримана матриця парних коефіцієнтів кореляції між вмістом неорганічних форм азоту, фосфору і абсолютною біомасою

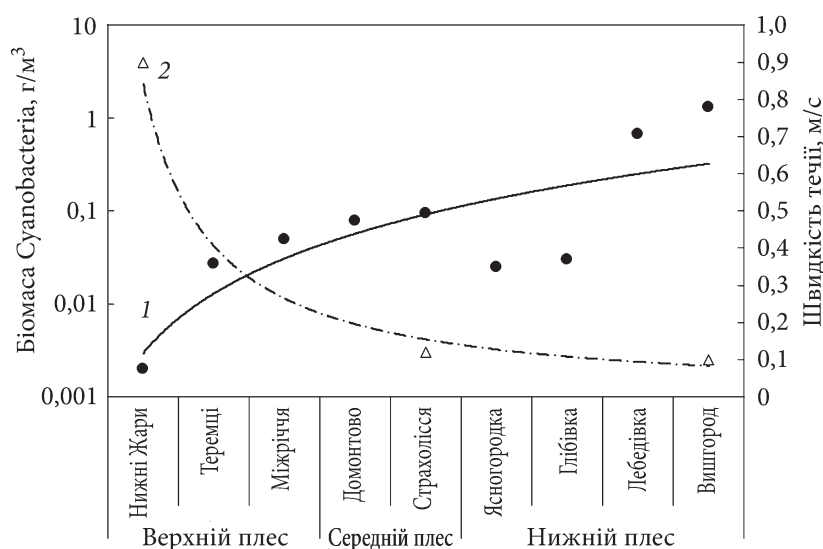


Рис. 4. Просторова динаміка біомаси ціанобактерій (1) і швидкості течії (2) у Київському водосховищі

ціанобактерій та її часткою від загальної біомаси фітопланктону свідчить про те, що найважливішим гідрохімічним чинником для вегетації *Cyanobacteria* є вміст амонійного азоту ($r = 0,58$, $p < 0,0001$; $r = 0,43$, $p = 0,002$) (табл. 1, рис. 6). Досить високий коефіцієнт кореляції було одержано і для сумарного вмісту азоту ($r = 0,52$, $p = 0,0001$; $r = 0,38$, $p = 0,008$). При цьому на сьогодні пул сумарного азоту (до 70—80 %) формується саме амонійним азотом. Відсутність позитивної кореляції між біомасою ціанобактерій та вмістом нітратів пояснюється тим, що домінуючі види з родів *Anabaena*, *Microcystis* (див. рис. 2) віддають перевагу засвоєнню амонійного азоту [37, 53, 83] і, відповідно, не залежать від вмісту нітратів у водному середовищі.

Вважаємо, що відсутність статистично достовірної кореляції між біомасою ціанобактерій та вмістом фосфору пов'язана з тим, що на теперішній час фосфор у воді Київського водосховища знаходиться в надлишку і не є лімітуючим чинником, на відміну від перших років існування водосховища, коли це був основний лімітуючий чинник [17].

Цікаво розглянути залежність вегетації домінуючих видів з родів *Anabaena*, *Aphanizomenon*, *Microcystis* від вмісту NH_4^+ , PO_4^{3-} , ранжованих за класами якості води згідно з «Еколого-санітарною класифікацією якості поверхневих вод суходолу» [19], розробленою в Інституті гідробіології НАН України.

Так, у сучасних умовах вміст у воді NH_4^+ коливається в межах класів 2—4, PO_4^{3-} — класів 1—4 (рис. 7).

Представлена на рисунку 7, а графічна залежність показує загальну закономірність — зі зростанням вмісту NH_4^+ зростає і біомаса видів-до-

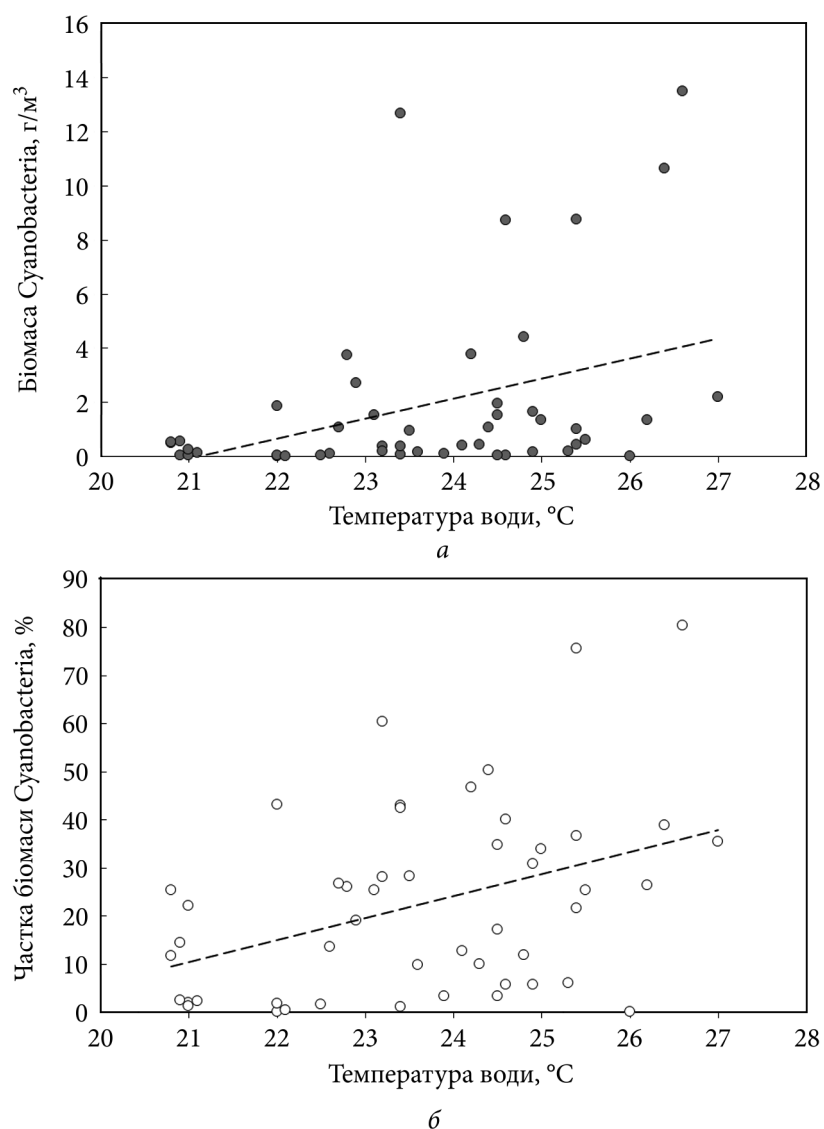


Рис. 5. Достовірна пряма залежність між температурою води і біомасою *Cyanobacteria* у Київському водосховищі (за даними 2008—2020 р.): *а* — для абсолютної біомаси ($r = 0,46$, $p = 0,005$, $n = 48$); *б* — для частки біомаси ціанобактерій від загальної біомаси фітопланктону ($r = 0,48$, $p = 0,002$, $n = 48$).

мінантів. Але при цьому біомаси цих видів суттєво (більш ніж на порядок) відрізняються і є вищими для родів *Anabaena*, *Microcystis*, ніж для р. *Arhanizomenon*.

Отже, за сучасних кліматичних змін, які проявились у перевищенні середньорічної кліматичної норми [24], при погіршенні якості води ці види і будуть домінувати в планктоні.

Дещо інша залежність спостерігається для PO_4^{3-} (рис. 7 б). Так, максимум біомаси видів-домінантів спостерігається в межах другого класу якості води за відповідних концентрацій PO_4^{3-} , які очевидно є оптимальними для розвитку ціанобактерій. Гіпотезу про оптимальні величини вмісту фосфору підтверджують і багаторічні дані, наведені С.Е. Йоргенсенном [50].

Отже, виходячи з сучасних величин вмісту мінерального фосфору, можна констатувати, що цей біогенний елемент не є лімітуючим чинником для «цвітіння» води *Cyanobacteria*.

Для підтвердження вищенаведеного було застосовано дисперсійний та регресійний аналіз, до якого було включено такі показники:

- у якості залежної змінної — біомасу *Cyanobacteria* (B_{Cyano});
- у якості факторних змінних — температуру води (t), вміст амонійного (NH_4^+), нітритного (NO_2^-), нітратного азоту (NO_3^-), фосфору фосфатів (PO_4^{3-}) і співвідношення азоту і фосфору ($\text{N} : \text{P}$).

Отримані результати дисперсійного аналізу показали, що середньоквадратичне значення міжгрупової (систематичної) дисперсії складало 37,7, а внутрішньогрупової (випадкової) дисперсії — 7,8. Фактичне відношення між порівнюваними дисперсіями дорівнювало $F = 4,82$ при рівні значущості $p = 0,001$, тобто систематична дисперсія статистично достовірно перевищувала випадкову. Отже, коливання величин біомаси ціанобактерій не пов'язані з випадковим варіюванням, а чітко зумовлені вищеперерахованими чинниками.

У результаті регресійного аналізу було отримано таке рівняння лінійної регресії:

$$B_{\text{Cyano}} = -8,23 + 0,41t + 11,13 \text{ NH}_4^+ - 0,04 \text{ NO}_2^- - 15,23 \text{ NO}_3^- - 19,71 \text{ PO}_4^{3-} - 0,02 \text{ N} : \text{P}.$$

Таблиця 1

Кореляційний аналіз залежності між біогенними елементами і розвитком ціанобактерій у Київському водосховищі

Біогенні елементи	Cyanobacteria	
	біомаса, г/м ³	частка від біомаси фітопланктону, %
NH_4^+ , мг N/дм ³	$r = 0,58$ $p < 0,0001$	$r = 0,43$ $p = 0,002$
NO_2^- , мг N/дм ³	$r = -0,25$ $p = 0,08$	$r = -0,02$ $p = 0,88$
NO_3^- , мг N/дм ³	$r = -0,05$ $p = 0,73$	$r = -0,09$ $p = 0,55$
ΣN , мг N/дм ³	$r = 0,52$ $p = 0,0001$	$r = 0,38$ $p = 0,008$
PO_4^{3-} , мг P/дм ³	$r = -0,26$ $p = 0,07$	$r = 0,08$ $p = 0,59$
$\text{N} : \text{P}$	$r = 0,11$ $p = 0,46$	$r = 0,32$ $p = 0,04$

Примітка. Достовірні коефіцієнти кореляції за $p \leq 0,05$ позначено напівжирним шрифтом.

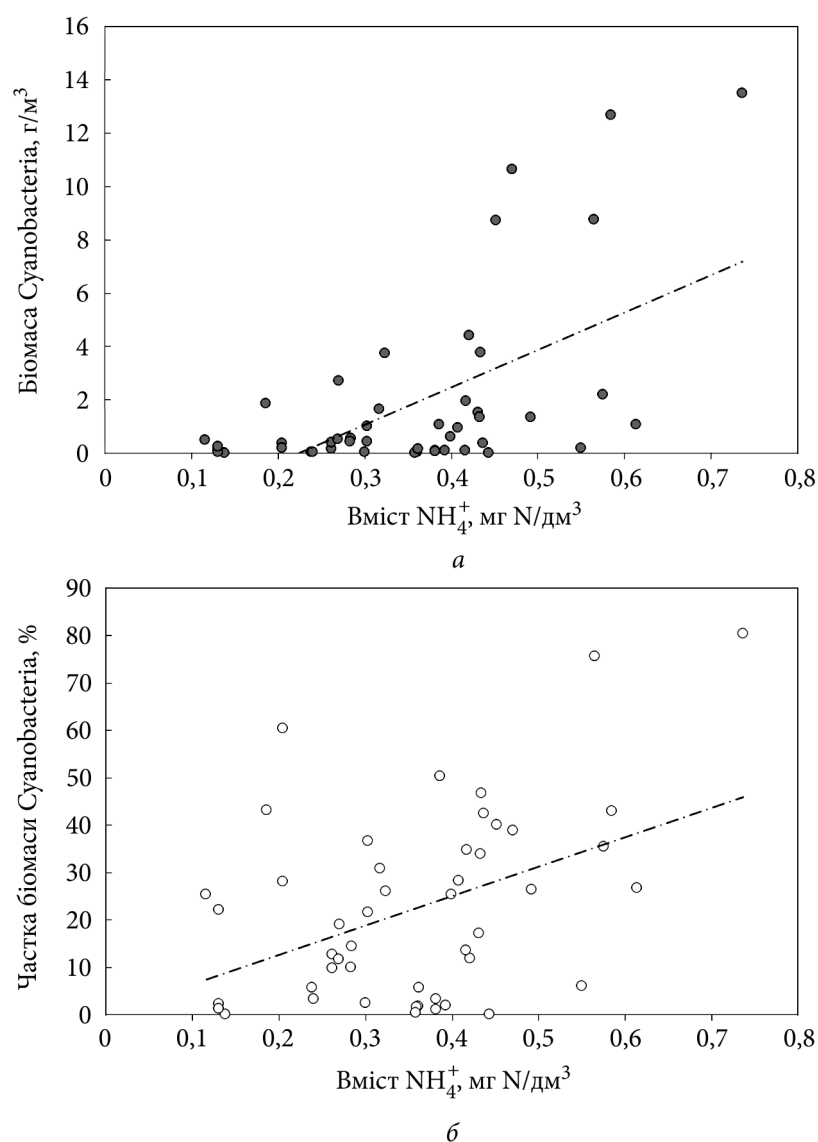
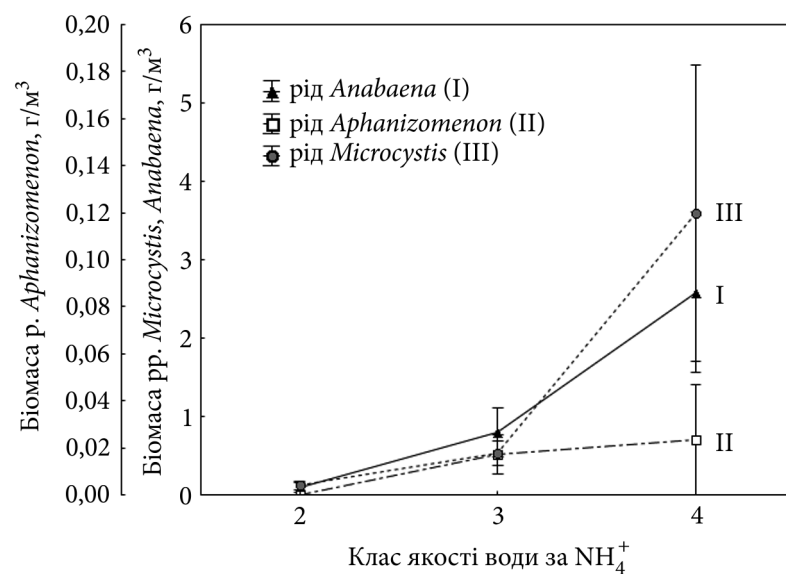


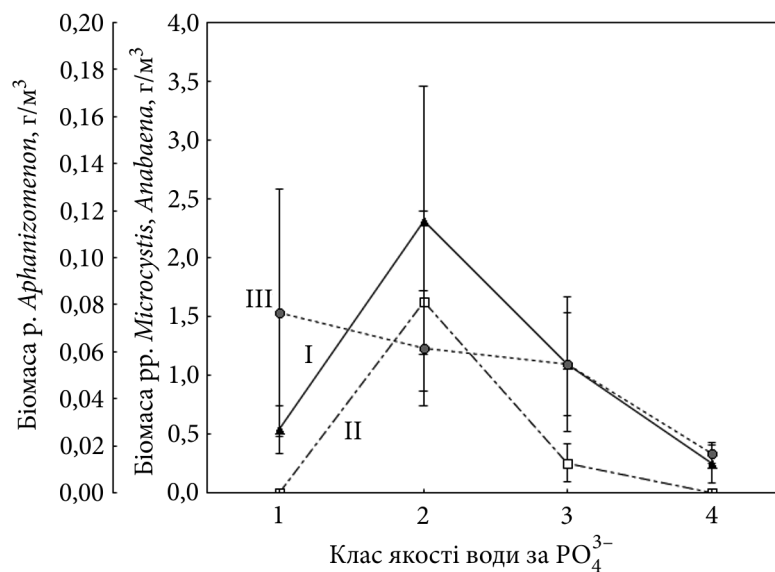
Рис. 6. Достовірна пряма залежність між вмістом амонійного азоту і біомасою *Cyanobacteria* у Київському водосховищі (за даними 2008—2020 р.): *a* — для абсолютної біомаси ($r = 0,58$, $p < 0,0001$, $n = 48$); *б* — для частки біомаси ціанобактерій від загальної біомаси фітопланктону ($r = 0,43$, $p = 0,002$, $n = 48$)

При цьому найбільш статистично значущий коефіцієнт регресії був зареєстрований для вмісту амонійного азоту ($p = 0,02$). Це свідчить про те, що нині найбільший вплив на розвиток ціанобактерій у Київському водосховищі чинить саме вміст NH_4^+ .

На відміну від представлених даних, регресійний аналіз, проведений раніше Г.Д. Приймаченко [17] за даними 1965—1969 рр. без використан-



а



б

Рис. 7. Розподіл біомаси видів з родів *Microcystis*, *Anabaena*, *Aphanizomenon* по категоріях якості води згідно з «Еколого-санітарною класифікацією якості поверхневих вод суходолу» [19] за амонійним азотом (а) і фосфором фосфатів (б)

ня такого важливого гідрохімічного параметра як N : P, показав, що основним лімітуючим чинником на той час був вміст фосфору (PO_4^{3-}).

Отже, в процесі еволюції Київського водосховища роль важливого біогенного чинника, що впливає на багаторічну динаміку вегетації *Cyanobacteria*, перейшла від мінерального фосфору до азоту.

Очевидно, що для встановлення впливу інших абіотичних і біотичних чинників, які можуть впливати на *Cyanobacteria*, необхідно в подальшому провести спеціальні додаткові як натурні, так і лабораторні дослідження.

Обговорення результатів досліджень

Аналіз багаторічних ретроспективних і сучасних даних показує, що сукцесія ціанобактерій на різних етапах існування Київського водосховища визначалась різними чинниками:

Так, на 1-му етапі (незарегульована річка) — це гідрологічний режим з високою швидкістю течії. На 2-му етапі (перші роки існування водосховища) провідними чинниками виступили гідроморфологічний (утворення нових мілководних акваторій), гідрологічний (зниження швидкості течії) і гідрохімічний (значне збільшення вмісту біогенних елементів). На наступних етапах фіксувалось зменшення біомаси ціанобактерій у зв'язку зі стабілізацією гідрологічного режиму і зменшенням вмісту неорганічних форм азоту.

На сучасному етапі провідне значення мають глобальні кліматичні зміни та підвищення вмісту фосфору.

Важливою ознакою сукцесії ціанобактерій були зміни у різноманітті і структурі їхнього домінуючого комплексу. У незарегульованій річці домінували види родів *Anabaena* (70 %) і *Aphanizomenon* (10 %). У перші роки існування водосховища переважали роди *Aphanizomenon* (до 56 %), *Anabaena* (до 30 %) і *Microcystis* (до 12 %). У 90-х роках минулого століття домінували види родів *Microcystis* (75 %) і *Aphanizomenon* (19 %).

Отже, на всіх попередніх етапах існування Київського водосховища р. *Aphanizomenon* відігравав провідну роль. На сучасному ж етапі в літній період домінують роди *Microcystis* (у середньому 40 %) і *Anabaena* (близько 30 %), а р. *Aphanizomenon* виступає лише як субдомінант. У той же час, як більш «холодолюбний» вид, він може також домінувати у фітопланктоні у весняно-осінній період.

Вважаємо, що в першу чергу це пов'язано з глобальними змінами клімату, оскільки види р. *Aphanizomenon* характеризуються нижчою оптимальною температурою, ніж *Microcystis* та *Anabaena* [56, 63].

Це підтверджується і в роботі [59], тим, що у двох водосховищах на р. Кламат (Орегон/Каліфорнія, США), спостерігалось чергування домінування родів *Microcystis* та *Aphanizomenon*. Причому, якщо *Aphanizomenon* досягав максимальної чисельності за температури води до 24 °С, то *Microcystis* — за значно вищої температури — від 26,5 °С.

Крім потепління клімату, важливою особливістю сучасного етапу є значне підвищення вмісту фосфору, зменшення вмісту мінеральних форм азоту та відповідне зниження співвідношення N : P. З огляду на це, виникає питання: чому за таких умов азотфіксуючі види р. *Anabaena* не «витіснили» представників р. *Microcystis*, які не здатні до азотфіксації?

Вважаємо, що це зумовлено адаптивними стратегіями р. *Microcystis*:

— вони є більш «теплолюбними», ніж р. *Anabaena* і можуть отримувати конкурентну перевагу в умовах сучасних високих температур [56, 63];

— *M. aeruginosa* утворює великі колонії, помітні навіть неозброєним оком, які майже не виїдаються зоопланктоном [71];

— водорості р. *Microcystis* є *k*-стратегами, здатними запасати азот, що дає можливість вегетувати в умовах низького співвідношення N : P [64].

У роботі [59] зауважується, що загальноприйнята теорія щодо домінування азотфіксуючих (діазотрофних) ціанобактерій в умовах нестачі азоту і неазотфіксуючих — в умовах надлишку азоту не завжди підтверджується. Тобто «цвітіння» азотфіксуючих ціанобактерій може спостерігатись за високого вмісту неорганічного азоту, а види, не здатні до азотфіксації, можуть домінувати, коли його концентрація є низькою. Автор пояснює це тим, що провідним чинником, який визначає успіх угруповань ціанобактерій, може виступати і температура води, підвищення якої сприяє розвитку неазотфіксуючого р. *Microcystis*. Крім того, фіксація азоту мікрободоростями є енергозатратним процесом, а також потребує достатньої кількості фосфору, біодоступних мікроелементів та інших елементів, необхідних для ферментної реакції [61].

У цілому Т. Берман [35] зазначає, що розвиток діазотрофних ціанобактерій у природних гідроекосистемах зазвичай визначається комплексом екологічних чинників, ще до кінця не визначених, і є необхідність у проведенні спеціальних комплексних досліджень.

Таким чином, сучасне потепління клімату в комплексі з антропогенним евтрофуванням (підвищенням вмісту фосфатів) призводить до інтенсифікації розвитку ціанобактерій у дніпровських водосховищах, зокрема Київському.

Висновки

Встановлено, що різні етапи еволюції Київського водосховища характеризувались відповідною сукцесією Cyanobacteria. Залежно від інтенсивності їхнього розвитку змінювався трофічний статус цієї гідроекосистеми:

мезотрофна → евтрофна → мезотрофна → слабо-евтрофна → евтрофна, що характерно для сучасного періоду і визначається масовим розвитком видів родів *Anabaena* і *Microcystis*.

Основними екологічними чинниками, що визначали і визначають сукцесію Cyanobacteria, є швидкість течії, гідроморфологічна характеристика новоствореного водосховища, вміст неорганічних форм азоту (в першу чергу NH_4^+), фосфору (PO_4^{3-}), їхнє співвідношення ($\Sigma\text{N} : \text{P}$), глобальні кліматичні зміни (зокрема, сучасне перевищення середньобаторічної температурної норми), конкуруючий розвиток вищих водних рослин на мілководних ділянках з провідною роллю водяного горіха (*Trapa natans*).

Вважаємо, що за можливого подальшого погіршення якості водного середовища, можливих кліматичних змін з поступовим підвищенням

температури води в межах навіть 1—2 °С, вегетація *Cyanobacteria* інтенсифікуватиметься, особливо в пелагіалі водосховища, де вони практично не мають природних біологічних конкурентів. При цьому, за біомаси до 20 г/м³ це призведе до інтенсифікації первинної продукції, підвищення фотосинтезу води, її самоочищення. У той же час, за значно вищих величин біомаси формуватиметься «цвітіння» води, яке буде несприятливим для функціонування екосистеми Київського водосховища.

Список використаної літератури

1. Виноградова О.Н. Разнообразие синезеленых водорослей Украины: итоги и перспективы исследований. *Ботаника и микология: современные горизонты* / Под ред. С.П. Вассера. Киев : Наук. думка, 2007. С. 27—40.
2. Виноградова О.Н. Особенности почвенных и скальных *Cyanoprokaryota* пустыни Негев (Израиль). *Альгология*. 2014. Т. 24, № 3. С. 327—333.
3. Владимирова К.С. Фитомикробентос верхнего течения Днестра. *Гидробиологический режим Днестра в условиях зарегулированного стока*. Киев : Наук. думка, 1967. С. 46—73.
4. Гидробиология каналов Украинской ССР / Под ред. Н.В. Кондратьевой. Киев : Наук. думка, 1990. 238 с.
5. Денисова А.И. Формирование гидрохимического режима водохранилищ Днестра и методы его прогнозирования. Киев : Наук. думка, 1979. 292 с.
6. Денисова А.И. Гидрохимический режим водохранилищ. *Гидрология и гидрохимия Днестра и его водохранилищ* / Под ред. М.А. Шевченко. Киев : Наук. думка, 1989. С. 116—169.
7. Зеров К.К. Основные черты формирования растительности днестровских водохранилищ в первые годы существования. *Гидробиологический режим Днестра в условиях зарегулированного стока*. Киев : Наук. думка, 1967. С. 223—248.
8. Зеров К.К. Формирование растительности и зарастание водохранилищ Днестровского каскада. Киев : Наук. думка, 1976. 142 с.
9. Зеров К.К., Корелякова И.Л. Физико-географический очерк Днестра и его долины. *Гидробиологический режим Днестра в условиях зарегулированного стока*. Киев : Наук. думка, 1967. С. 8—19.
10. Киевское водохранилище / Под ред. Я.Я. Цееба и Ю.Г. Майстренко. Киев : Наук. думка, 1972. 460 с.
11. Комплексна оцінка екологічного стану басейну Дніпра. Київ : Ін-т гідробіології НАН України, 2000. 103 с.
12. Кондратьева Н.В. Визначник прісноводних водоростей Української РСР. Вип. I. Синьо-зелені водорості — *Cyanophyta*. Ч. 2. Клас Гормогонієві — *Normogoniophyceae* / Відп. ред. А.М. Окснер. Київ: Наук. думка, 1968. 524 с.
13. Корелякова И.Л., Горбик В.П. Характеристика растительного покрова. *Растительность и бактериальное население Днестра и его водохранилищ*. Киев : Наук. думка, 1989. С. 20—27.
14. Кузьменко М.И., Щербак В.И. Ассимиляция соединений углерода доминирующими видами фитопланктона. *Круговорот вещества и энергии в водоёмах* : тез. докл к V Всесоюз. лимнол. совещ. (Ливенское-на-Байкале). Иркутск, 1981. Вып. I. С. 84—85.
15. Окснюк О.П., Жданова Г.А., Гусынская С.Л., Головкин Т.В. Оценка состояния водных объектов Украины по гидробиологическим показателям. 1. Планктон. *Гидробиол. журн.* 1994. Т. 30, № 3. С. 26—31.
16. Приймаченко А.Д. Распределение и динамика фитопланктона в верхнем течении Днестра. *Гидробиологический режим Днестра в условиях зарегулированного стока*. Киев : Наук. думка, 1967. С. 176—194.

17. Приймаченко А.Д. Фитопланктон и первичная продукция Днепра и днепровских водохранилищ. Киев : Наук. думка, 1981. 228 с.
18. Романенко В.Д., Кузьменко М.И., Евтушенко М.Ю. и др. Радиоактивное и химическое загрязнение Днепра и его водохранилищ после аварии на Чернобыльской АЭС. Киев : Наук. думка, 1992. 194 с.
19. Романенко В.Д., Окснюк О.П., Жукинский В.Н. и др. Экологическая оценка воздействия гидротехнического строительства на водные объекты. Киев : Наук. думка, 1990. 256 с.
20. Тимченко В.М. Экологическая гидрология водоемов Украины. Киев : Наук. думка, 2006. 383 с.
21. Цаплина К.М. Просторово-часова динаміка угруповань вищих водяних рослин, біомаса, продукція та оцінка їх запасів у Київському водосховищі. *Біорізноманіття та біоресурсний потенціал екосистем дніпровських водосховищ в умовах кліматичних змін і розвитку біологічної інвазії*. Київ : Наук. думка, 2019. С. 135—144.
22. Цаплина Е.Н., Холодько О.П., Линчук М.И. Зарастание устьевых участков рек, впадающих в Киевское водохранилище. *Гидробиол. журн.* 2014. Т. 50, № 4. С. 19—33.
23. «Цветение» воды / Под ред. А.В. Топачевского. Киев : Наук. думка, 1968. 388 с.
24. Центральна геофізична обсерваторія імені Бориса Срезневського. Кліматичні дані по м. Київ. URL: <http://cgo-sreznevskiy.kyiv.ua/uk/diialnist/klimatolohichna/klimatychni-dani-po-kyievu> (дата звернення: 07.03.2023).
25. Щербак В.И. Продукция фитопланктона и его трофическая роль в экосистеме Киевского водохранилища : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1987. 18 с.
26. Щербак В.И. Фитопланктон Днепра и его водохранилищ. Киевское водохранилище. *Растительность и бактериальное население Днепра и его водохранилищ*. Киев : Наук. думка, 1989. С. 81—86.
27. Щербак В.И. Структурно-функциональная характеристика фитопланктона. *Гидроэкологические последствия аварии на Чернобыльской АЭС*. Киев : Наук. думка, 1992. С. 14—27.
28. Щербак В.И. Многолетняя динамика «цветения» воды днепровских водохранилищ. *Доп. НАН України*. 1998. № 7. С. 187—190.
29. Щербак В.І. Структурно-функціональна характеристика дніпровського фітопланктону : автореф. дис. ... докт. біол. наук. Київ, 2000. 32 с.
30. Щербак В.І. Фітопланктон. *Методи гідроекологічних досліджень поверхневих вод*. Київ : ЛОГОС, 2006. С. 8—32.
31. Щербак В.И., Родкин В.И. Фитопланктон высокоминерализованного озера. *Гидробиол. журн.* 1993. Т. 29, № 3. С. 21—30.
32. 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.
33. Allaf M.M., Peerhossaini H. Cyanobacteria: Model microorganisms and beyond. *Microorganisms*. 2022. Vol. 10, N 4. P. 696—718.
34. Badger M.R., Price G.D., Long B.M., Woodger F.J. The environmental plasticity and ecological genomics of the cyanobacterial CO₂ concentrating mechanism. *J. Experimental Botany*. 2006. Vol. 57, N 2. P. 249—265.
35. Berman T. The role of DON and the effect of N:P ratios on occurrence of cyanobacterial blooms: Implications from the outgrowth of *Aphanizomenon* in Lake Kinneret. *Limnology and Oceanography*. 2001. Vol. 46, N 2. P. 443—447.
36. Bilous O.P., Nezhytska I., Zhezherya V. et al. Interaction between aquatic plants and cyanobacterial blooms in freshwater reservoir ecosystems. *Water*. 2023. Vol. 15, Iss. 4, Article N 672. P. 1—24.
37. Bottomley P.J., Grillo J.F., Van Baalen Ch., Tabita F.R. Synthesis of nitrogenase and heterocysts by *Anabaena* sp. CA in the presence of high levels of ammonia. *J. Bacteriology*. 1979. Vol. 140, N 3. P. 938—943.

38. Chaurasia A. Cyanobacterial biodiversity and associated ecosystem services: introduction to the special issue. *Biodiversity and Conservation*. 2015. Vol. 24, N 4. P. 707—710.
39. Dembowska E.A. The use of phytoplankton in the assessment of water quality in the lower section of Poland's largest river. *Water*. 2021. Vol. 13, Iss. 23. P. 3471—3483.
40. Díez B., Ininbergs K. Ecological importance of cyanobacteria. *Cyanobacteria: An Economic Perspective* / Ed. by N.K. Sharma, A.K. Rai and L.J. Stal. John Wiley & Sons, Ltd. 2014. P. 43—63.
41. Ecology of Cyanobacteria II. Their Diversity in Space and Time / Ed. by Whitton B.A. New York: Kluwer Academic Publishers, 2012. 760 p.
42. Garcia-Pichel F., Belnap J., Neuer S., Schanz F. Estimates of global cyanobacterial biomass and its distribution. *Algological Studies*. 2003. Vol. 109, N 1. P. 213—227.
43. Gophen M. Climate change-enhanced Cyanobacteria domination in Lake Kinneret: a retrospective overview. *Water*. 2021. Vol. 13, Iss. 2, Article N 163. P. 1—19.
44. Grabowska M. Cyanoprokaryota blooms in the polyhumic Siemianówka Dam Reservoir in 1992—2003. *Oceanological and Hydrobiological Studies*. 2005. Vol. 34, N 1. P. 73—85.
45. Grabowska M., Mazur-Marzec H. The effect of cyanobacterial blooms in the Siemianówka Dam Reservoir on the phytoplankton structure in the Narew River. *Ibid.* 2011. Vol. 40, Iss. 1. P. 19—26.
46. Grabowska M., Pawlik-Skowronska B. Replacement of Chroococcales and Nostocales by Oscillatoriales caused a significant increase in microcystin concentrations in a dam reservoir. *Ibid.* 2008. Vol. 37, N 4. P. 23—33.
47. Grigorszky I., Kiss K.T., Szaby L.J. et al. Drivers of the *Ceratium hirundinella* and *Microcystis aeruginosa* coexistence in a drinking water reservoir. *Limnetica*. 2019. Vol. 38, N 1. P. 41—53.
48. Guiry M.D., Guiry G.M. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway, 2023. URL: <http://www.algaebase.org> (last accessed: 07.03.2023)
49. 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.
50. Juergensen S.E. Lake Management (Water Development, Supply and Management). Oxford : Pergamon Press, 1980. 167 p.
51. 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. P. 1—22. (<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0124738>)
52. Lehman P.W., Boyer G., Hall C. et al. Distribution and toxicity of a new colonial *Microcystis aeruginosa* bloom in the San Francisco Bay Estuary, California. *Hydrobiologia*. 2005. Vol. 541, N 1. P. 87—99.
53. Lehman P.W., Kurobe T., Huynh K. et al. Covariance of phytoplankton, bacteria, and zooplankton communities within *Microcystis* blooms in San Francisco Estuary. *Frontiers in Microbiology*. 2021. Vol. 12. Article No. 632264. P. 1—18. (<https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.632264>)
54. 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.
55. 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. P. 1—10. (<https://doi.org/10.1016/j.hal.2019.101710>)
56. Paerl H.W., Hall N.S., Calandrino E.S. Controlling harmful cyanobacterial blooms in a world experiencing anthropogenic and climatic-induced change. *Science of the Total Environment*. 2011. Vol. 409. P. 1739—1745.

57. Paerl H.W., Huisman J. Blooms like it hot. *Science*. 2008. Vol. 320, N 5872. P. 57—58.
58. 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.
59. Paerl H.W., Otten T.G. Duelling «CyanoHABs»: unravelling the environmental drivers controlling dominance and succession among diazotrophic and non-N₂-fixing harmful cyanobacteria. *Environ. Microbiol.* 2016. Vol. 18, N 2. P. 316—324.
60. Paerl H.W., Otten T.G. Harmful cyanobacterial blooms: causes, consequences, and controls. *Microbial Ecology*. 2013. Vol. 65, N 4. P. 995—1010.
61. Paerl H.W., Xu H., Hall N.S. et al. Controlling cyanobacterial blooms in hypertrophic lake Taihu, China: Will nitrogen reducing cause replacement of non-N₂ fixing by N₂ fixing taxa? *PLOS ONE*. 2014. Vol. 9, N 11. Article N e113123. P. 1—13.
62. Pawlik-Skowrońska B., Toporowska M. Blooms of toxin-producing Cyanobacteria — a real threat in small dam reservoir at the beginning of their operation. *Oceanological and Hydrobiological Studies*. 2011. Vol. 40, N 4. P. 30—37.
63. Roberts R.D., Zohary T. Temperature effects on photosynthesis capacity, respiration, and growth rates of bloom-forming cyanobacteria. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*. 1987. Vol. 21, N 3. P. 391—399.
64. Rocha C., Galvão H., Barbosa A. Role of transient silicon limitation in the development of cyanobacteria blooms in the Guadiana estuary, south-western Iberia. *Marine Ecology Progress Series*. 2002. Vol. 228. P. 35—45.
65. 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, Issue 6, Article N 757. P. 1—29. (<https://doi.org/10.3390/w10060757>)
66. Scheffer M., Carpenter S.R. Catastrophic regime shifts in ecosystems: linking theory to observation. *Trends in Ecology and Evolution*. 2003. Vol. 18, N 12. P. 648—656.
67. Semenyuk N.Ye., Shcherbak V.I. Structural and functional organization of phytoplankton of the Dnieper Reservoirs and factors influencing its development. Report 2. Role of hydrological and hydrochemical factors. *Hydrobiol. J.* 2017. Vol. 53, N 2. P. 3—15.
68. Shcherbak V.I. Successions and main stages of phytoplankton formation in the Kremenchug Reservoir. *Ibid.* 1999. Vol. 35, N 4. P. 18—24.
69. Shcherbak V.I. The role of phytoplankton in migration of radionuclides in water bodies differing in the level of radioactive contamination. *Ibid.* 1999. Vol. 35, N 6. P. 84—102.
70. 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.
71. Shcherbak V.I., Golovko T.V., Zhdanova G.A. Consumption of bacteria and algae by planktonic crustaceans in the Kiev reservoir [Ukrainian SSR]. *Ibid.* 1983. Vol. 19, N 1. P. 24—30.
72. Shcherbak V.I., Semenyuk N.Ye., Linchuk M.I. Winter under the ice water bloom formed by *Aphanizomenon gracile* Lemmermann. *Ibid.* 2019. Vol. 55, N 5. P. 20—34.
73. Shcherbak V.I., Semenyuk N.Ye., Yakushyn V.M. Phytoplankton structural and functional organization in a large lowland reservoir under the global climate change (case study of the Kaniv Reservoir). *Ibid.* 2022. Vol. 58, N 6. P. 3—27.
74. Tarczyńska M., Romanowska-Duda Z., Jurczak T., Zalewski M. Toxic cyanobacterial blooms in drinking water reservoir — causes, consequences and management strategy. *Water Sci. Techn. Water Supply*. 2001. Vol. 1. P. 237—246.
75. Üveges V., Tapolczai K., Krienitz L., Padisák J. Photosynthetic characteristics and physiological plasticity of an *Aphanizomenon flos-aquae* (Cyanobacteria, Nostocaceae) winter bloom in a deep oligo-mesotrophic lake (Lake Stechlin, Germany). *Hydrobiologia*. 2012. Vol. 698. P. 263—272.

76. Vinogradova O., Darienko T. Terrestrial algae of hypersaline environments of the Central Syvash islands (Kherson Region, Ukraine). *Biologia*. Bratislava, 2008. Vol. 63, N 6. P. 813—823.
77. Vinogradova O.M., Kovalenko O.V., Levanets A.A. et al. Epilithic algal communities of dry rocks of the Negev Desert, Israel. *Укр. ботан. журн.* 2004. Т. 61, № 2. С. 7—20.
78. Wejnerowski L., Rzymiski P., Kokociński M., Meriluoto J. The structure and toxicity of winter cyanobacterial bloom in a eutrophic lake of the temperate zone. *Ecotoxicology*. 2018. Vol. 27, N 6. P. 752—760.
79. Yakushin V.M., Shcherbak V.I., Semenyuk N.Ye., Linchuk M.I. Hydrochemical characteristics of the Kiev Reservoir at the present time. *Hydrobiol. J.* 2017. Vol. 53, N 6. P. 96—109.
80. Yamamoto Y. Environmental factors that determine the occurrence and seasonal dynamics of *Aphanizomenon flos-aquae*. *J. Limnology*. 2009. Vol. 68, N 1. P. 122—132.
81. Zhang W., Liu J., Xiao Y. et al. The impact of cyanobacteria blooms on the aquatic environment and human health. *Toxins*. 2022. Vol. 14, N 10. P. 658—667.
82. Ziemińska-Stolarska A., Kempa M. Modeling and monitoring of hydrodynamics and surface water quality in the Sulejów Dam Reservoir, Poland. *Water*. 2021. Vol. 13, Iss. 3, Article N 296. P. 1—19.
83. Zulkefli N.S., Hwang S.J. Heterocyst development and diazotrophic growth of *Anabaena variabilis* under different nitrogen availability. *Life*. 2020. Vol. 10, N 11. P. 279—300.

Надійшла 21.03.2023

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

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

N. V. Maistrova, PhD (Biol.), Senior Researcher
Institute of Hydrobiology of the NAS of Ukraine,
Volodymyr Ivasyuk Avenue, 12, Kyiv, 04210, Ukraine
e-mail: n_maistrova@ukr.net
ORCID 0000-0001-5335-4695

CYANOBACTERIA PATTERNS AT DIFFERENT STAGES OF KYIV WATER RESERVOIR EXISTENCE

The paper considers the patterns of Cyanobacteria long-term succession at different stages of the Kyiv Water Reservoir existence. The main environmental factors driving Cyanobacteria succession include current velocity, the water reservoir's hydromorphological parameters, inorganic nitrogen (primarily ammonium nitrogen), phosphorus content, N : P-ratio, global climate change and competition with higher aquatic plants in shallow areas. Depending upon the Cyanobacteria abundance, the aquatic ecosystem's trophic state shifted from mesotrophic (at the stage of unmodified river) to eutrophic at the present stage. In case of further water quality deterioration and possible climate change, with the water temperature rising by 1—2 °C, the Cyanobacteria growth may become more intense, especially in deep-water areas, where they hardly have any natural competitors.

Keywords: phytoplankton, *Cyanobacteria*, Kyiv Water Reservoir, Dnieper River, harmful algal blooms, climate change, nutrients.