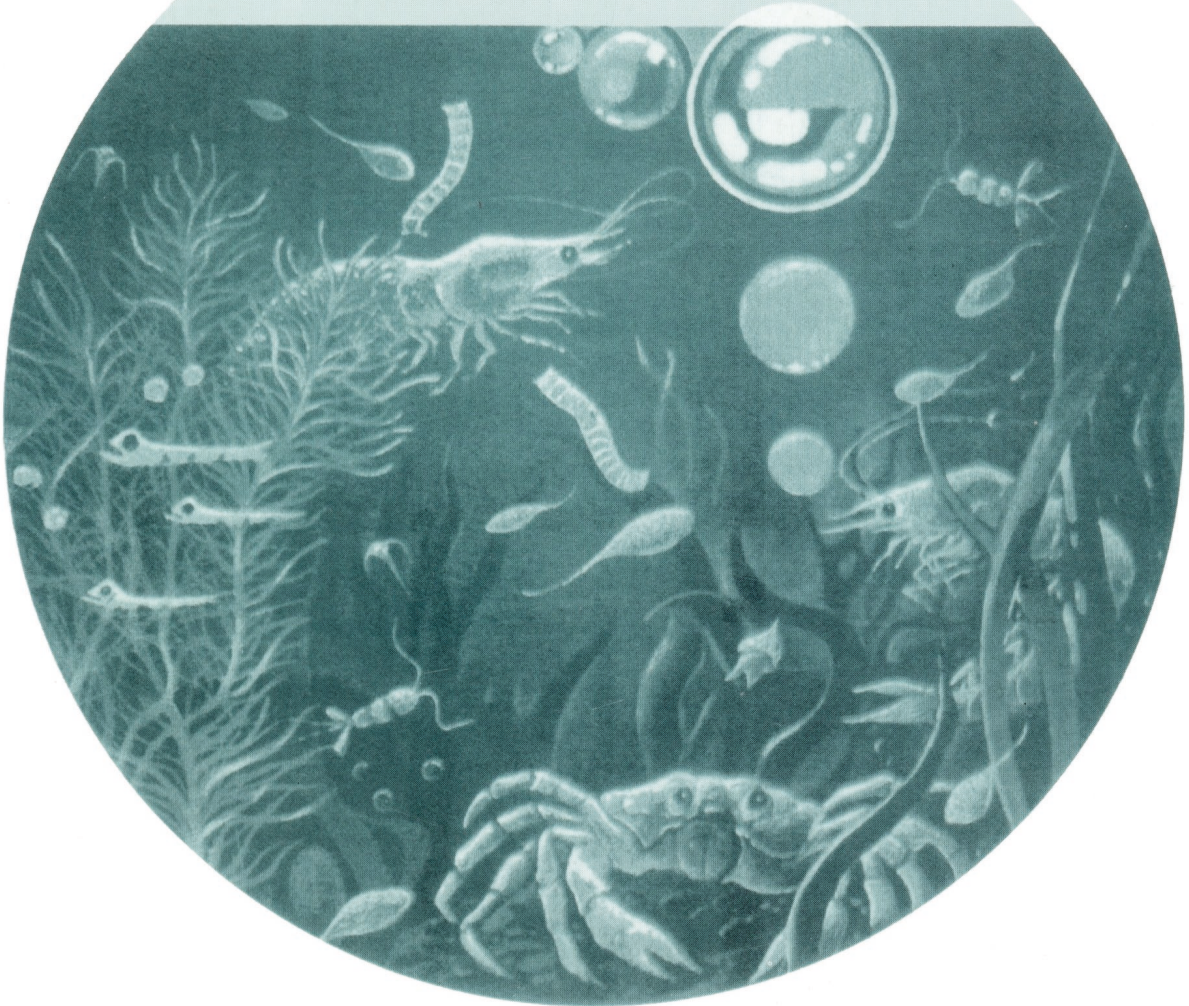


ISSN 0375-8990

ГІДРОБІОЛОГІЧНИЙ ЖУРНАЛ



5(353)

ТОМ 59 • 2023

Засновники: Національна академія наук України та Інститут гідробіології НАН України

Видавець: Інститут гідробіології НАН України

Редакційна колегія

С.О. Афанасьєв, головний редактор, Ін-т гідробіології НАН України; *В.І. Юришинець*, заст. головного редактора, Ін-т гідробіології НАН України; *Л.І. Калініна*, відповідальний секретар редакції, Ін-т гідробіології НАН України; *Р. Банадук*, Ун-т Сібіу, Румунія; *Л. Бурлакова*, Буффало-коледж при Державному Університеті, США; *Д.І. Гудков*, Ін-т гідробіології НАН України; *М.Ю. Євтушенко*, Нац. ун-т біоресурсів і природокористування, Україна; *Йонгтуан Жу*, Ін-т міського середовища Китайської академії наук, КНР; *Б. Здановський*, Ін-т риб. госп. внутр. водойм, м. Ольштин, Польща; *О. Каратаєв*, Центр з вивчення Великих Озер, США; *П.Д. Клоченко*, Ін-т гідробіології НАН України; *Ю.Г. Крот*, Ін-т гідробіології НАН України; *П.М. Линник*, Ін-т гідробіології НАН України; *К. Оболевський*, Ун-т Казіміра Великого, Польща; *О.О. Протасов*, Ін-т гідробіології НАН України; *О.В. Романенко*, Нац. мед. ун-т ім. О.О. Богомольця, Україна; *Я. Слободнік*, Ін-т навколишнього середовища, Словацька республіка; *І.К. Тодераш*, Ін-т зоології АН Молдови; *Й.І. Узунов*, Ін-т біорізноманітності та екосистемних досліджень Болгарської академії наук; *К. Феррагут*, Ін-т ботаніки, Бразилія; *Т.Ф. Шевченко*, Ін-т гідробіології НАН України; *В.І. Щербак*, Ін-т гідробіології НАН України; *В.М. Якушин*, Ін-т гідробіології НАН України

Свідectво про державну реєстрацію друкованого засобу масової інформації — серія KB № 13477-2361ПР від 26.10.2007

Журнал включений до Переліку наукових фахових видань України з приєднанням категорії «А»

Журнал перевидається ВД Begell House. Англomовна версія «Hydrobiological Journal» входить до бази даних Scopus

Editorial Board

S.A. Afanasyev, Editor-in-Chief, Institute of Hydrobiology, NAS of Ukraine; *V.I. Yuryshynets*, Deputy Editor-in-Chief, Institute of Hydrobiology, NAS of Ukraine; *L.I. Kalinina*, Editorial Board Executive Secretary, Institute of Hydrobiology, NAS of Ukraine; *D. Bănăduc*, Lucian Blaga University of Sibiu, Romania; *L.E. Burlakova*, SUNY Buffalo State, USA; *C. Ferragut*, Institute of Botany São Paulo, Brazil; *D.I. Gudkov*, Institute of Hydrobiology, NAS of Ukraine; *A.Y. Karatajev*, SUNY Buffalo State, USA; *P.D. Klochenko*, Institute of Hydrobiology, NAS of Ukraine; *Yu.G. Krot*, Institute of Hydrobiology, NAS of Ukraine; *P.N. Linnik*, Institute of Hydrobiology, NAS of Ukraine; *K. Obolewski*, Kazimierz Wielki University, Poland; *A.A. Protasov*, Institute of Hydrobiology, NAS of Ukraine; *A.V. Romanenko*, Bogomolets National Medical University, Ukraine; *V.I. Shcherbak*, Institute of Hydrobiology, NAS of Ukraine; *T.F. Shevchenko*, Institute of Hydrobiology, NAS of Ukraine; *J. Slobodnik*, Environmental Institute, Slovakia; *I. Toderas*, Institute of Zoology, Academy of Sciences of Moldova; *Y. Uzunov*, Institute of Biodiversity and Ecosystem Research of Bulgarian Academy of Sciences; *V.M. Yakushin*, Institute of Hydrobiology, NAS of Ukraine; *N.Yu. Yevtushenko*, National University of Life and Environmental Sciences of Ukraine; *B. Zdanowski*, Inland Fisheries Institute, Poland; *Y.G. Zhu*, Institute of Urban Environment, Chinese Academy of Sciences

ГІДРОБІОЛОГІЧНИЙ ЖУРНАЛ

МІЖНАРОДНИЙ НАУКОВИЙ ЖУРНАЛ
ВИХОДИТЬ 6 РАЗІВ НА РІК
ЗАСНОВАНИЙ У ЛЮТОМУ 1965 р.
КИЇВ

5 (353)
том 59 • 2023

ЗМІСТ

Загальна гідробіологія

- Щербак В.І., Семенюк Н.Є., Майстрова Н.В. Характеристика *Cyanobacteria* на різних етапах існування Київського водосховища 3
- Середа Т.М., Мантурова О.В., Усов О.Є. Особливості формування фітопланктону і мікрофітобентосу в руслових екотонах річки Горині. 28

Екологічна фізіологія і біохімія водних тварин

- Гончарова М.Т., Романенко О.В., Кіпніс Л.С., Крот Ю.Г., Стойка Ю.О. Цитогенетичний аналіз ракоподібних *Pontogammarus robustoides* (Amphipoda, Gammaridae) при підвищенні температури води в умовах мікрокосму. 46
- Чубик І.Ю., Чеботар С.В. Мікросателітний аналіз генетичного різноманіття мідій північно-західного регіону Чорного моря 59

Водна токсикологія

- Пасічна О.О., Горбатюк Л.О., Платонов М.О., Бурмістренко С.П., Незбрицька І.М., Годлевська О.О., Вітовецька Т.В. Забруднювальні речовини та їх потенційна токсичність у водоймах дендропарку «Олександрія» (Україна) 76

Прісноводна радіоекологія

- Поморцева Н.А., Родионова Н.К., Гудков Д.І., Каглян О.Є. Кількісний та якісний клітинний склад периферичної крові риб у градієнті тривалого радіаційного опромінення 93

Затверджено до друку Вченою радою інституту (протокол № 9 від 09.08.2023 р.)

Адреса редакції та видавця

Інститут гідробіології НАН України,
просп. Володимира Івасюка, 12, Київ-210, 04210, Україна
Тел. 418-60-04, e-mail: hydrobioljournal@gmail.com

Редактори *О.В. Жук, О.В. Мантурова*
Комп'ютерна верстка та макетування *Л.Є. Десницька*
Комп'ютерний набір *А.А. Силаєва*

Підп. до друку 19.09.2023. Формат 70×108/16. Гарн. Minion Pro.
Ум. друк. арк. 8,75. Обл.-вид. арк. 13,4. Тираж 60 прим. Зам. №

Віддруковано ТОВ «Про формат». Україна, 04080, м. Київ, вул. Кирилівська, 86.
Свідоцтво про внесення суб'єкта видавничої справи ДК № 5942 від 11 січня 2018 р.

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 використовувалась 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⁻)

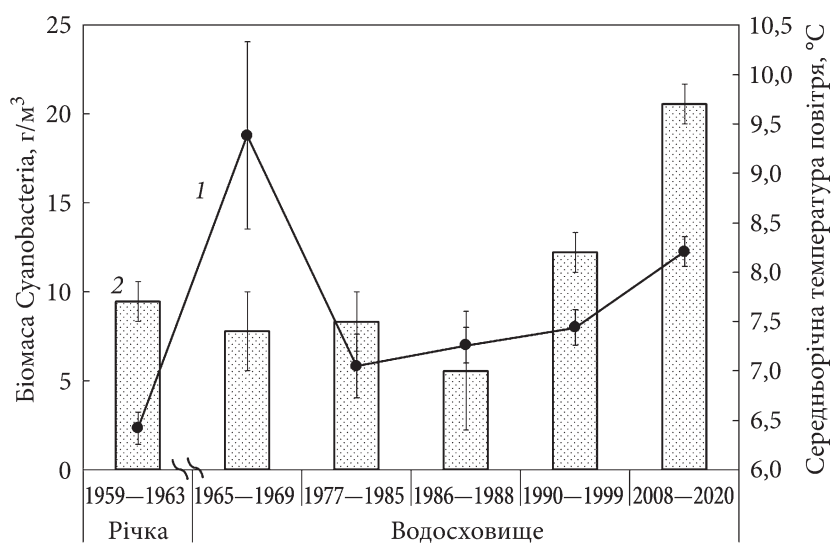


Рис. 1. Багаторічна динаміка максимальної біомаси³ ціанобактерій на різних етапах існування Київського водосховища (1) та середньорічної температури повітря (2): біомаса за періоди 1959—1963, 1965—1969 рр. — згідно [10, 16, 17], інші періоди — авторські дані; температура повітря — за даними Центральної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

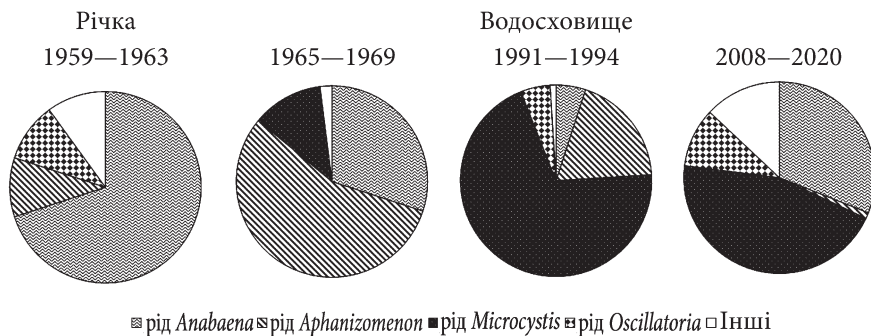


Рис. 2. Багаторічна динаміка структури домінуючого комплексу ціанобактерій на різних етапах існування Київського водосховища: 1959—1963, 1965—1969 рр. — згідно з [17], 1991—1994 рр. — згідно з [69], 2008—2020 рр. — за сучасними даними

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 $20,2—36,0 \text{ г/м}^3$, 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 $0,8—0,9 \text{ м/с}$, на середньому — $0,02—0,12 \text{ м/с}$ і на нижньому — $0,05—0,10 \text{ м/с}$.

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 $8,7 \text{ }^\circ\text{C}$ (у середньому $7,4 \pm 0,4 \text{ }^\circ\text{C}$) [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

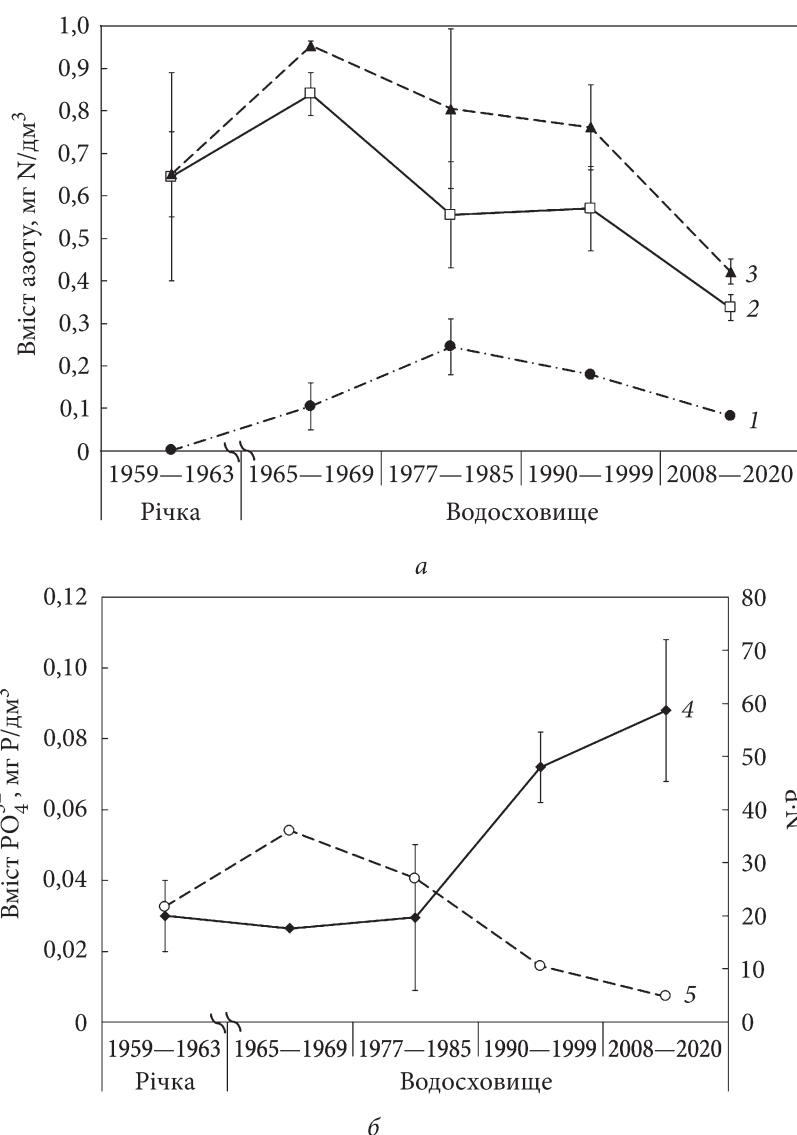


Рис. 3. Багаторічна динаміка біогенного режиму Київського водосховища ⁴: а — вміст сполук азоту (1 — нітратний, 2 — амонійний, 3 — сумарний); б — вміст фосфору (4) та N : P-співвідношення (5)

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 вдячність. 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. pulverea* (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 слабко-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

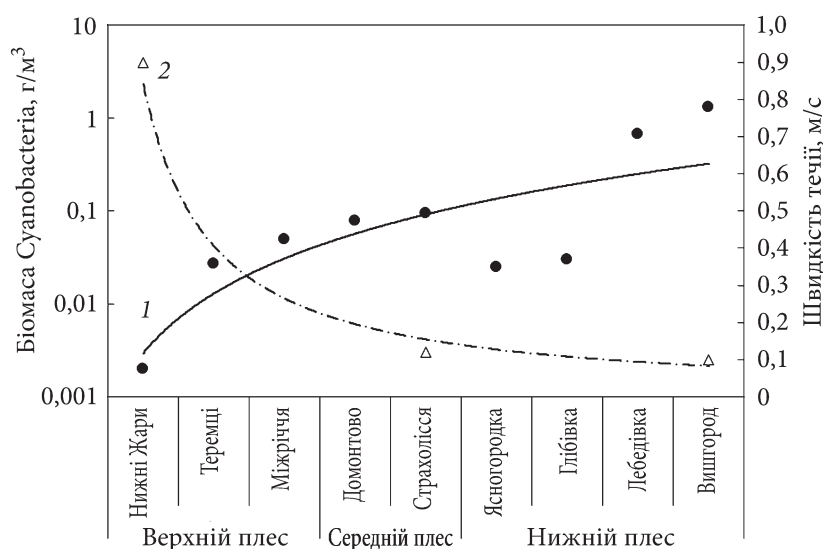


Рис. 4. Просторова динаміка біомаси ціанобактерій (1) і швидкості течії (2) у Київському водосховищі

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-

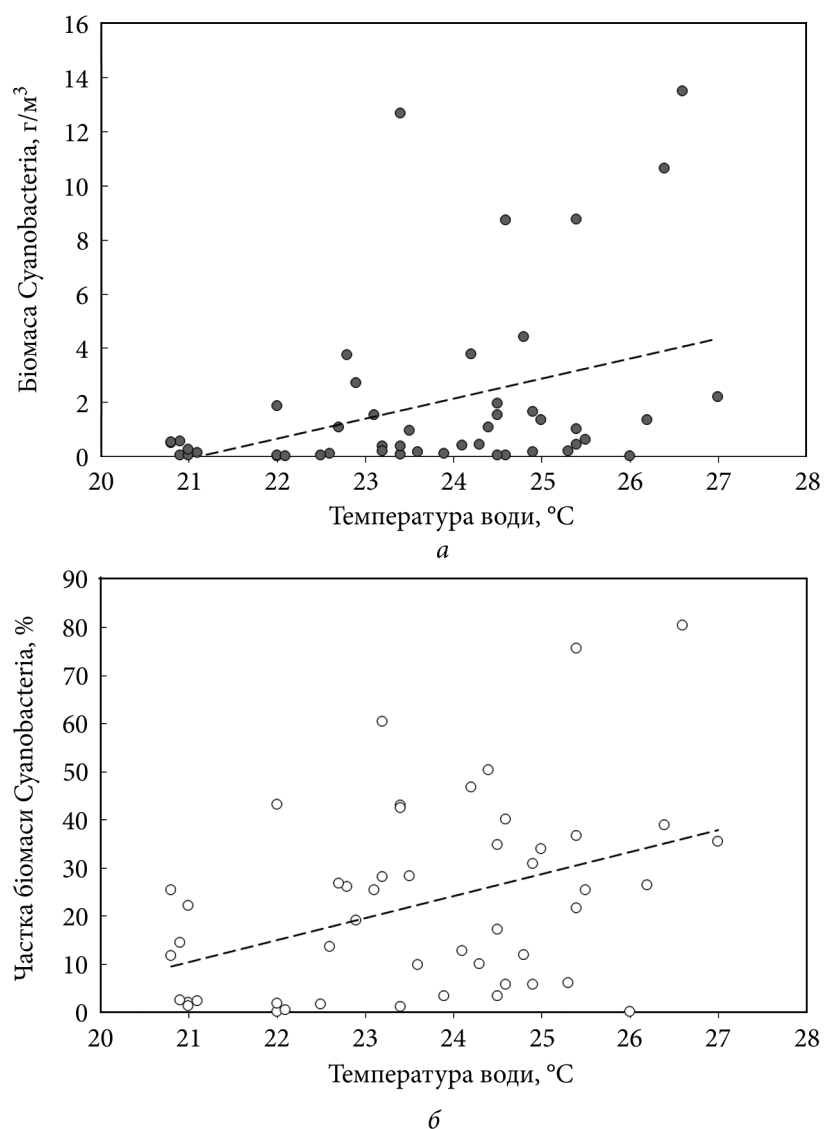


Рис. 5. Достовірна пряма залежність між температурою води і біомасою *Cyanobacteria* у Київському водосховищі (за даними 2008—2020 р.): *a* — для абсолютної біомаси ($r = 0,46$, $p = 0,005$, $n = 48$); *б* — для частки біомаси ціанобактерій від загальної біомаси фітопланктону ($r = 0,48$, $p = 0,002$,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

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.

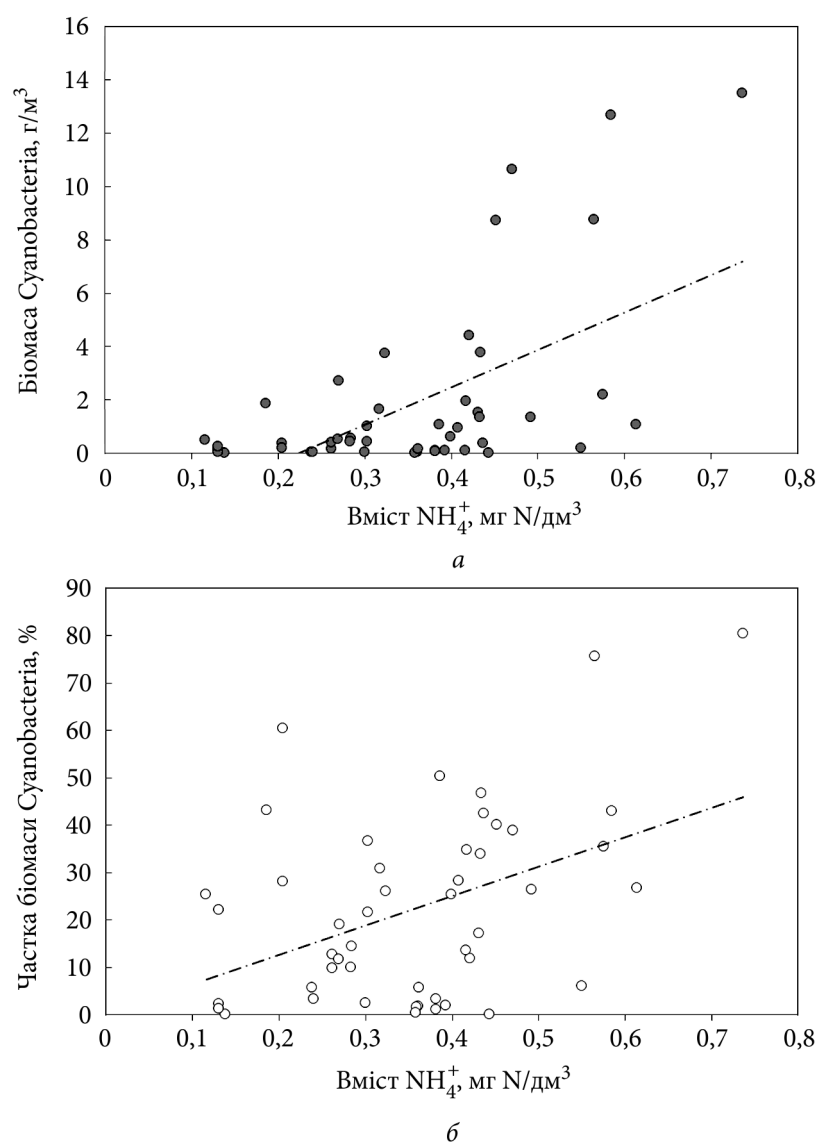
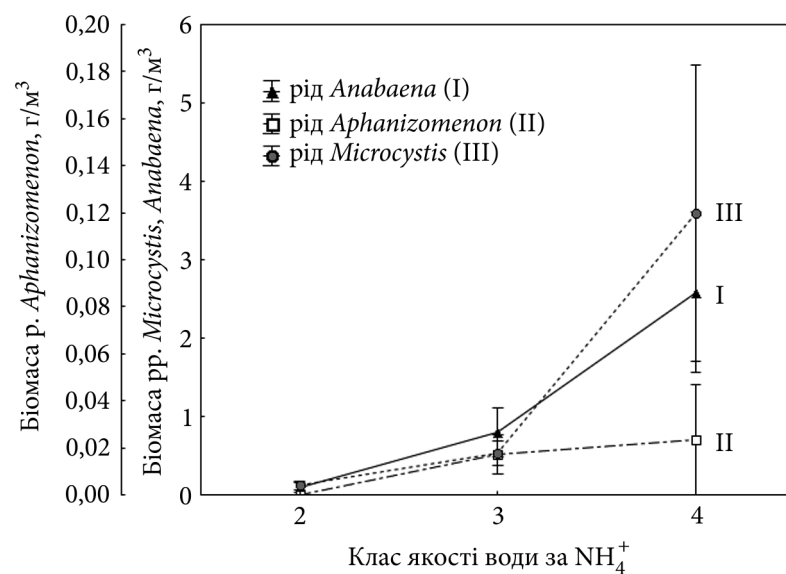


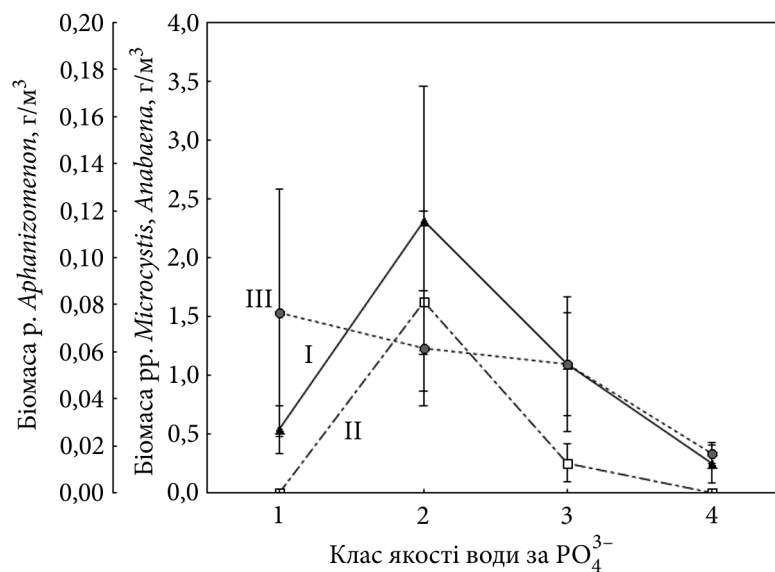
Рис. 6. Достовірна пряма залежність між вмістом амонійного азоту і біомасою *Cyanobacteria* у Київському водосховищі (за даними 2008—2020 р.): *a* — для абсолютної біомаси ($r = 0,58$, $p < 0,0001$, $n = 48$); *б* — для частки біомаси ціанобактерій від загальної біомаси фітопланктону ($r = 0,43$, $p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

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 °C, то *Microcystis* — за значно вищої температури — від 26,5 °C.

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* пущины 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. I. 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., Оксик 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. Цапліна 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. Цапліна 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_maystrova@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.

УДК [581.526.325+581.526.323] (282.247.322)

Т.М. СЕРЕДА, к. б. н., ст. наук. співроб.,
Інститут гідробіології НАН України,
просп. Володимира Івасюка, 12, Київ, 04210, Україна
seredatm@ukr.net

О.В. МАНТУРОВА, к. б. н., ст. наук. співроб.,
Інститут гідробіології НАН України,
просп. Володимира Івасюка, 12, Київ, 04210, Україна
omanturova@ukr.net

О.Є. УСОВ, к. б. н., ст. наук. співроб.,
Інститут гідробіології НАН України,
просп. Володимира Івасюка, 12, Київ, 04210, Україна
alex_lake2007@ukr.net

ОСОБЛИВОСТІ ФОРМУВАННЯ ФІТОПЛАНКТОНУ І МІКРОФІТОБЕНТОСУ В РУСЛОВИХ ЕКОТОНАХ РІЧКИ ГОРИНІ¹

Дослідження фітопланктону і мікрофітобентосу р. Горині показали, що дискретно-континуальний характер формування угруповань відображає наявність екотонів у руслово-заплавному комплексі водотоку. В екотонах, вище та нижче них відбувається перебудова видового складу, домінуючих комплексів угруповань і зміна кількісних показників, що зумовлено специфікою та гідрологічними умовами стоку у річковій системі. З метою оцінки стану угруповань та розкриття специфіки формування угруповань р. Горині проведено апробацію методу функціональної класифікації водоростей, що дало змогу встановити та продемонструвати механізми перебудови альгоугруповань за функціональними групами в екотонах: плесо, пережат, контактна зона русло — меліорована заплава.

Ключові слова: *фітопланктон, мікрофітобентос, р. Горинь, метод функціональної класифікації водоростей, оцінка стану угруповань, екотони.*

Структура угруповань у лотичних екосистемах визначається гідродинамічними і морфологічними характеристиками водотоку, де течія є визначальним чинником формування біотичного і біотопічного різноманіття [5, 12]. Специфіка водотоку впливає на розвиток екологічних груп водоростей — планктону, бентосу і епіфітону, які детермінуються пото-

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

Ц и т у в а н н я: Середя Т.М., Мантурова О.В., Усов О.Є. Особливості формування фітопланктону і мікрофітобентосу в руслових екотонах річки Горині. *Гідробіол. журн.* 2023. Т. 59. № 5. С. 28—45.

ком: у планктоні вегетують бентосні та епіфітні форми, підняті потоком, і навпаки, планктонні форми осідають на дно [2—4]. При вивченні фітопланктону і мікрофітобентосу ми керувалися концепцією континуальності водотоку [11, 13], згідно з якою за градієнтом умов середовища за профілем річки формується структура угруповань, що відображає характер стоку на вище розташованій ділянці і ситуацію на водозборі.

У річкових системах завдяки градієнтним переходам біотичних та абіотичних чинників утворюються екотонні зони [9, 10], де відбуваються структурні перебудови угруповань з дискретним характером формування у межах річкового континууму. Встановлення градієнтно-просторових меж екотону є специфічним для кожного екологічного угруповання. Тому метою досліджень було вивчення механізмів перебудови структури альгоугруповань планктону і бентосу в екотонних зонах русла рівнинної р. Горині.

Матеріал і методика досліджень

Фітопланктон і мікрофітобентос р. Горині досліджували у серпні 2022 р. на десяти створах, які охоплюють ділянку русла довжиною 180 км (табл. 1).

Відбір, консервування та обробку альгологічних проб проводили за загальноприйнятими в гідробіології та альгології методиками [1]. Камеральну обробку водоростей та їх кількісний облік здійснювали методом прямого підрахунку в камері Нажотта (об'ємом 0,02 дм³) з використанням мікроскопа Laboval-4. Біомасу водоростевих клітин визначали розрахунково-об'ємним методом геометричної подібності. В роботі використана класифікаційна система [7]. Домінуючими видами водоростей вва-

Таблиця 1

Створи досліджень р. Горинь

Створи №	Район населеного	Координати	
	пункту	N	E
1	с. Рясники	50.642933	26.524532
2	с. Ремель	50.733076	26.382092
3	с. Ходоси	50.710027	26.247390
4	с. Караєвичі	50.728512	26.175243
5	с. Рубче	50.745271	26.164378
6	с. Суськ	50.776942	26.123760
7	с. Деражне	50.856039	26.046710
8	с. Базальтове	50.930079	26.231259
9	с. Степань	51.131466	26.313430
10	с. Кричильськ	51.250198	26.365626

жали ті, чисельність чи біомаса яких перевищувала 10 %, субдомінантами — 5—10 %.

З метою оцінки стану угруповань та розкриття механізмів формування угруповань за профілем річки проведено апробацію методу функціональної класифікації водоростей. Функціональні групи (кодони) і фактор F , необхідні для розрахунку індексу угруповань (Q) визначали за таблицями і формулами [6]. Таблиця включає 33 групи кодонів, згрупованих за функціональною, біотопічною, морфологічною та екологічною характеристиками водоростей, ідентифікованих за видовою чи родовою приналежністю. Для оцінки стану угруповань (Q) використовували шкалу індекса: 0—1 — поганий, 1—2 — низький, 2—3 — помірний, 3—4 — добрий, 4—5 — високий.

Для встановлення подібності альгоугруповань різних ділянок русла проведено кластерний аналіз за індексом Брея — Кертиса [8] методом незваженого попарного арифметичного середнього за біомасою функціональних груп водоростей в угрупованнях фітопланктону та мікрофітобентосу.

Район досліджень — ділянка русла р. Горині, яка характеризується високим ступенем меандрування та наявністю бічних рукавів, що створює різноманіття біотопів і динамічну зміну умов формування стоку за профілем. На створі 1 русло являє собою типову річкову ділянку шириною 15—20 м, середня глибина — близько 1,5 м, швидкість течії у межах 0,3—0,4 м/с, тип донного субстрату — пісок, місцями замулений, прибережна смуга із заростями очерету і осоки, іноді з куртинами стрілолисту і ряски, проективне покриття близько 10 %. На створах 2 і 3 русло розширюється до 25 м, характерні глибини близько 2 м, швидкість течії знижується до 0,2 м/с, переважаючі типи субстрату — пісок і замулений пісок, прибережно-заплавна рослинність представлена очеретом, куширом, ряскою, глечиками жовтими, проективне покриття 10—15 %. Русло на створах 4 і 5 являє собою проточну ділянку шириною 20—25 м з глибинами більше 2 м, швидкість течії 0,4—0,5 м/с. На створі 6 формується перекат: русло звужується місцями до 15 м, переважаючі глибини 0,4—0,7 м, швидкість течії збільшується до 1,0 м/с. На створі 7 русло розширюється до 25—30 м, глибини більше 2 м, швидкість течії 0,4—0,5 м/с. Річкове дно у межах створів 4—7 піщане та піщано-глинисте, місцями замулене, прибережна смуга сформована стрілолистом, осоками, глечиками, валіснерією та ряскою, проективне покриття 15—25 %, у районі перекату зарості макрофітів у супроводі щільних скупчень нитчастих водоростей роду *Spirogyra* sp. займають до 70 % площі водного дзеркала. Характерною особливістю руслової ділянки на створах 8 і 9 протяжністю 40 км є те, що ліво- та правобережна заплава меандруючого русла прошнуровані меліоративними каналами, подекуди сполученими з руслом. Ця ділянка має ширину 25—30 м, глибини близько 2 м, середня швидкість течії 0,4 м/с. Русло на створі 10 — типова річкова ділянка шириною близько 35 м, з глибинами більше 2 м і швидкістю течії 0,4—0,5 м/с. На створах 8—10 переважаючий тип донного субстрату — пісок та замулений пісок, прибережна рос-

линність сформована куширом, рдесниками, їжачою голівкою, ряскою та глечиками жовтими, площа заростання 20—25 %.

Паралельно з відбором альгологічних проб реєстрували основні гідрохімічні та гідрофізичні показники водного середовища: прозорість — 0,6—0,8 м, температура води — 21,4—23,4 °С, рН — 7,64—8,10, вміст кисню і насичення — 4,7—6,9 мг/дм³ і 53,4—98,8 %.

Результати досліджень та їх обговорення

Всього в альгофлорі дослідженої ділянки р. Горині було зареєстровано 149 видів водоростей, представлених 157 внутрішньовидовими таксонами (ввт) із восьми відділів (табл. 2).

У загальному списку альгофлори переважали діатомові, частка яких складала 48 %, частка зелених, ціанобактерій і евгленових — відповідно 31, 9 і 7 %, інші відділи представлені одним — чотирма видами. Видова структура екологічних груп дещо відрізнялася: фітопланктон був представлений 92 видами (100 ввт) з переважанням частки зелених водоростей (43 %), діатомових (39 %) і ціанобактерій (10 %), мікрофітобентос налічував 105 (112 ввт) з домінуванням діатомових (58 %) і зелених (22 %).

Динаміка представленості видів у фітопланктоні і мікрофітобентосі, а також сумарної кількості видів обох екологічних груп у межах дослідженої ділянки мала риси подібності (рис. 1): на створі 4 відмічене незначне зростання, зниження відбувалось починаючи зі створу 5 до мінімуму на створі 7 з наступним різким зростанням на створі 8, у той же час на створах 9 і 10 кількість видів у планктоні знизилась, а у бентосі і загальна кількість практично не змінилась.

Динаміка формування чисельності і біомаси фітопланктону була схожою і мала декілька піків (рис. 2, 3), чисельність коливалася в межах 4560—10180 тис. кл/дм³, біомаса — 0,59—4,04 мг/дм³. Максимальні кільк-

Таблиця 2

Таксономічна структура фітопланктону і мікрофітобентосу р. Горині

Відділи водоростей	Кількість видів (внутрішньовидових таксонів — ввт)		
	Загалом	Фітопланктон	Мікрофітобентос
Cyanobacteria	14	10	7
Miozoa	3	2	2
Cryptophyta	1	—	1
Euglenozoa	11	3	9
Ochrophyta	1	1	—
Chlorophyta	46 (48)	42 (43)	24 (25)
Charophyta	4	2	3
Bacillariophyta	69 (75)	36 (39)	59 (65)
Загалом	149 (157)	92 (100)	105 (112)

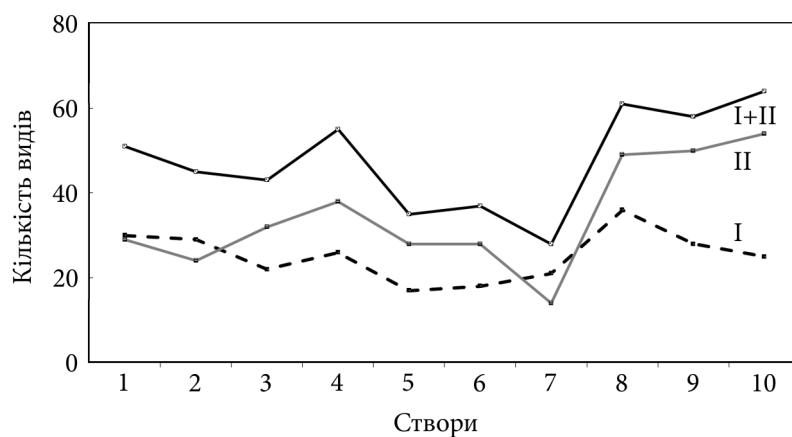


Рис. 1. Просторова динаміка видового багатства фітопланктону (I), мікрофітобентосу (II) і сумарно обох екологічних груп (I+II) на ділянці р. Горині

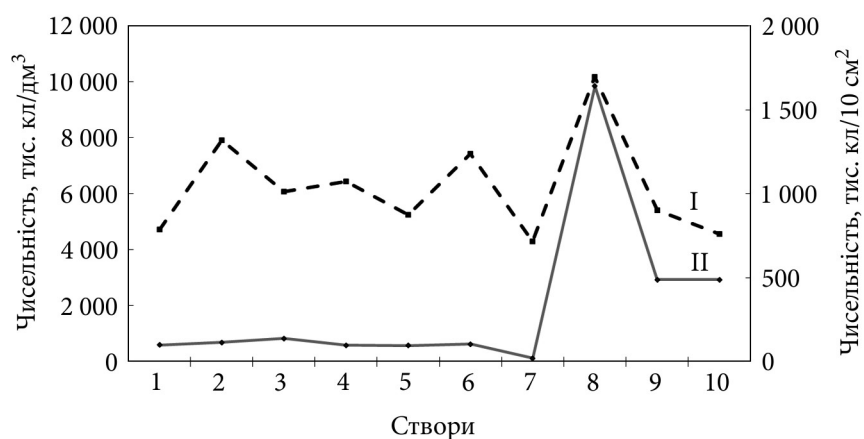


Рис. 2. Просторова динаміка чисельності фітопланктону (I) і мікрофітобентосу (II) дослідженої ділянки р. Горині

кісні показники планктонних угруповань відмічені на створі 8 — на русловій ділянці, що підтримує водообмін з системою меліоративних каналів, інші піки чисельності були приурочені до створів 2 і 6, піки біомаси — до створів 1 і 5.

Кількісні показники мікрофітобентосу на ділянці до створу 7 були низькими (див. рис. 2, 3). Чисельність коливалася у широких межах (19,5—1640,5 тис. кл./10 см²) і мала однопікову криву з максимальними значеннями на створі 8, біомаса також мала широку амплітуду коливань (0,04—1,39 мг/10 см²) з максимальними значеннями на створі 10.

Аналіз структури фітопланктону за профілем річки виявив ознаки дискретності у формуванні видового складу, чисельності і біомаси угру-

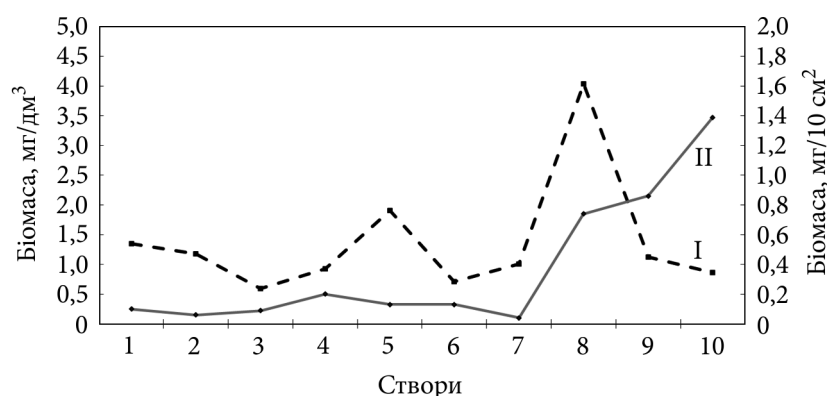


Рис. 3. Просторова динаміка біомаси фітопланктону (I) і мікрофітобентосу (II) на дослідженій ділянці р. Горині

повань. Частка домінування систематичних груп водоростей та домінуючих комплексів за течією річки змінювалася, відображаючи біотопічну мінливість. Так, флористичний спектр фітопланктону формували переважно зелені водорості (44—65 %) з максимальними значеннями на плесовій ділянці русла, мінімальні — нижче перекату. Частка ціанобактерій і діатомових коливалася в широких межах, відповідно 3—27 і 5—53 %, максимум ціанобактерій був приурочений до застійних зон плесової ділянки, мінімум — до ділянок з вираженою течією і навпаки, діатомові переважали на проточних ділянках русла (30—53 %), і майже не розвивалися на ділянках зі сповільненою течією (5—7 %).

Основу чисельності угруповань планктону на всіх створах формували ціанобактерії і зелені водорості, відповідно 13,6—74,0 і 20,5—78,0 %. Мінімальний розвиток ціанобактерій зареєстровано на проточних ділянках русла, максимальний — на перекаті, що відбувається завдяки змиву дрібноклітинних форм водоростей з макрофітів в умовах посиленої течії. На ділянках русла, що підтримують водообмін з каналами, за чисельністю домінували ціанобактерії *Microcystis pulverea* (H. C. Wood) Forti на рівні 30—56 % загальних показників. Мінімальна чисельність зелених водоростей відмічена на перекаті, максимальна — на плесі та русловій ділянці вище нього, переважали представники родів *Pediastrum*, *Coelastrum*, *Dityosphaerium*, *Westella* (табл. 3).

Основу біомаси фітопланктону формували переважно діатомові і зелені водорості, їх частка коливалася в широких межах, відповідно 3,8—79,8 і 19,2—60,3 %. Частка діатомових була найвищою на перекаті і на створах, що підтримують водообмін з меліоративними каналами, з яких до русла надходять діатомеї з шарів епілімніону та алогенні епіфітні форми (див. табл. 3), а найменша — на плесовій ділянці русла зі сповільненою течією. І навпаки, найвищу частку біомаси зелені водорості формували на плесовій ділянці русла із заводами, у супроводі динофітових (14,2—

21,5 %), ціанобактерій (11 %) і евгленових водоростей (10,3 %), найнижчу — у контактних зонах русло — меліорована заплава.

Бентосні альгоугруповання продемонстрували більш стабільний характер розвитку порівняно з планктонними. У флористичному спектрі мікрофітобентосу переважали діатомові, їхня частка коливалась у межах 37,5—78,5 %, мінімальні показники приурочені до плесової ділянки зі сповільненою течією. Частка зелених водоростей у бентосних угрупованнях була у межах 12,5—50 % з максимумом на плесі і мінімумом на ділянках русла, що контактують з меліоративними каналами.

Мікрофітобентос на створах 1—7 характеризувався низькою чисельністю (див. рис. 2) і був переважно зелено-діатомовим. Частка зелених водоростей змінювалась від 25,6 (нижче перекату) до 70 % (на плесі), діатомових — від 13 (на плесі) до 74,4 % (нижче перекату). При цьому частка

Таблиця 3

Домінуючі комплекси фітопланктону р. Горині

Створи	За чисельністю (≥ 10 %)	За біомасою (≥ 10 %)
1	<i>Pediastrum angulosum</i> Ehr. ex Menegh, <i>Coelastrum microporum</i> Näg., <i>Coelosphaerium kuetzingianum</i> Näg.	<i>Cymatopleura solea</i> (Bréb.) W. Smith
2	<i>Coelastrum microporum</i> , <i>Dictyosphaerium pulchellum</i> H.C. Wood, <i>Microcystis pulverea</i>	<i>Peridinium</i> sp., <i>Scenedesmus verrucosus</i> P. González
3	<i>Rhabdoderma lineare</i> Schmidle & Lauterborn, <i>Microcystis pulverea</i> , <i>Microcystis aeruginosa</i> (Kütz.) Kütz., <i>Westella botryoides</i> (West) De Wilde-man	<i>Westella botryoides</i> , <i>Scenedesmus opoliensis</i> P. G. Richter, <i>Peridinium aciculiferum</i> Lemm.
4	<i>Microcystis aeruginosa</i>	<i>Synedra ulna</i> (Nitzsch) Ehr., <i>Peridinium aciculiferum</i> Lemm.
5	<i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>Pediastrum duplex</i> Meyen, <i>Scenedesmus magnus</i> Meyen	<i>Surirella ovata</i> Kütz., <i>Scenedesmus magnus</i>
6	<i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>Oscillatoria planctonica</i> Woloszyńska	<i>Cocconeis placentula</i> Ehr., <i>Nitzschia angustata</i> (W. Smith) Grunow, <i>Nitzschia palea</i> (Kütz.) W. Smith, <i>Navicula cryptocephala</i> Kütz.
7	<i>Crucigenia apiculata</i> (Lemm.) Schmidle, <i>Microcystis pulverea</i>	<i>Cocconeis placentula</i> , <i>Navicula viridula</i> (Kütz.) Ehr.
8	<i>Microcystis pulverea</i>	<i>Aulacoseira granulata</i> (Ehr.) Simon-sen, <i>Synedra ulna</i>
9	<i>Microcystis pulverea</i>	<i>Aulacoseira granulata</i> , <i>Cocconeis placentula</i>
10	<i>Microcystis pulverea</i>	<i>Aulacoseira granulata</i> , <i>Navicula viridula</i>

ціанобактерій у чисельності на плесовій ділянці коливалася в межах 16,2—21,7 %, на перекаті становила 11,9 %, вище нього — 29,6 %. На русловій ділянці, що контактує з системою меліоративних каналів (створи 8 і 9), основу чисельності бентосних угруповань формували ціанобактерії (72—81 %), частки діатомових і зелених водоростей знижувалася відповідно до 13,8—22,5 і 4,3—4,7 %. На створі 10 структура мікрофітобентосу відновлювалась, частка ціанобактерій знижувалася до 8 %, при цьому частка харових водоростей, представлених *Spirogyra* sp., які масово розвивалися на піщаних субстратах, становила 56,4 %, діатомових і зелених відповідно 25,4 і 9 %.

Основу біомаси мікрофітобентосу формували діатомові водорості, частка яких коливалася у межах 65,1—95,6 %, за винятком створу 10, де вона знижувалась до 21,8 % за рахунок домінування *Spirogyra* sp. на рівні 76 %. Друге місце у формуванні біомаси мікрофітобентосу належало зеленим водоростям, частка яких була невисокою (4—29,5 %), досягаючи максимуму на плесі, де також була помітною роль диніфітових водоростей (16,6 %). У таблиці 4 наведено домінуючі комплекси мікрофітобентосу за чисельністю і біомасою.

Таблиця 4

Домінуючі комплекси мікрофітобентосу р. Горині

Створи	За чисельністю (≥ 10 %)	За біомасою (≥ 10 %)
1	<i>Desmodesmus communis</i> (E. Hegewald) E. Hegewald	<i>Cocconeis placentula</i> , <i>Aulacoseira granulata</i> , <i>Diatoma vulgare</i> Bory
2	<i>Desmodesmus communis</i> , <i>Desmodesmus opoliensis</i> , <i>Oscillatoria</i> sp.	<i>Gyrosigma acuminatum</i> (Kütz.) Rabenhorst, <i>Aulacoseira granulata</i>
3	<i>Anabaena</i> sp.	<i>Navicula viridula</i> , <i>Diatoma vulgare</i> , <i>Peridinium aciculiferum</i>
4	<i>Desmodesmus magnus</i> , <i>Desmodesmus bicaudatus</i> (Dedusenko) P.M. Tsarenko	<i>Synedra ulna</i> , <i>Aulacoseira granulata</i>
5	<i>Oscillatoria planctonica</i> , <i>Desmodesmus magnus</i>	<i>Aulacoseira granulata</i> , <i>Peridinium aciculiferum</i>
6	<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Desmodesmus communis</i> , <i>Desmodesmus magnus</i> , <i>Cocconeis placentula</i>	<i>Cocconeis placentula</i> , <i>Aulacoseira granulata</i>
7	<i>Cocconeis placentula</i> , <i>Navicula cryptocephala</i> , <i>Desmodesmus magnus</i> , <i>Desmodesmus communis</i>	<i>Cymbella lanceolata</i> C. Agardh, <i>Cocconeis placentula</i>
8	<i>Merismopedia glauca</i> (Ehr.) Näg., <i>Oscillatoria limosa</i> Ag.	<i>Navicula viridula</i> , <i>Nitzschia sigmoides</i> (Nitzsch) W. Smith
9	<i>Merismopedia glauca</i> , <i>Oscillatoria limosa</i>	<i>Surirella gracilis</i> O'Meara, <i>Surirella robusta</i> v. <i>splendida</i> (Ehr.) Van Heurck
10	<i>Spirogyra</i> sp.	<i>Spirogyra</i> sp.

Отже, аналіз структурних показників альгоутгруповань дозволив виділити у руслі р. Горині дискретні ділянки, які можна розглядати як руслові екотони, а саме:

— *плесо* (створ 2) — у фітопланктоні за видовим складом, чисельністю і біомасою переважали зелені водорості (відповідно 66, 56 і 60 %), ціанобактерії (17, 42 і 5 %), а також динофітові за біомасою (22 %); у мікрофітобентосі домінували зелені водорості, складаючи 50 % видового складу, 70 % чисельності і 29 % біомаси, діатомові (відповідно 38, 13 і 66 %) і ціанобактерії за чисельністю (16 %);

— *перекат* (створ 6) — у фітопланктоні за видовим складом домінували зелені і діатомові водорості — відповідно 56 і 33 %, за чисельністю — ціанобактерії і зелені (74 і 21 %), за біомасою — діатомові і зелені (60 і 36 %); у мікрофітобентосі переважали діатомові водорості, складаючи 64 % видового складу, 46 % чисельності і 87 % біомаси, зелені (відповідно 29, 42 і 12 %), а також ціанобактерії за чисельністю (12 %);

— *русло — меліорована заплава* (створ 8) — видовий склад фітопланктону формували діатомові і зелені водорості (відповідно 50 і 44 %), чисельність — зелені, діатомові і ціанобактерії (46, 38 і 16 %), біомасу — діатомові і зелені (80 і 19 %); у мікрофітобентосі за видовим складом переважали діатомові і зелені (59 і 25 %), за чисельністю — ціанобактерії (81 %), за біомасою — діатомові (89 %).

З метою розкриття механізмів формування угруповань на екотонних ділянках застосовано метод функціональної класифікації водоростей [6]. Для цього суму біомас водоростей (ідентифікованих за видовою чи родовою приналежністю) було згруповано у кодони за функціональною, біотопічною, морфологічною та екологічною різноманітністю водоростей і визначо функціональні групи фітопланктону і мікрофітобентосу.

Динаміку формування біомаси фітопланктону за участі функціональних груп водоростей за профілем річки представлено на рис. 4. Характеристику функціональних груп [6], що включає родову приналежність водоростей, біотопічну приуроченість та значення *F*-фактору, наведено у табл. 5.

Так, у фітопланктоні р. Горині провідне місце займали представники функціональних груп: *T_v* (діатомеї, приурочені до лотичних умов, з максимальними значеннями близько 40 % на перекаті), *P* (діатомові і зелені, що розвиваються в умовах евтрофного епілімніону, з максимумом до 37 % на ділянках русла, що контактують з меліоративними каналами), *J* (зелені, приурочені до мілководних евтрофних зон, з максимальною часткою на плесі — до 35 %) і *T_b* (бентосні та епіфітні діатомеї, нитчасті зелені водорості, приурочені до водотоків зі сповільненою течією і наявністю макрофітів, складаючи максимум нижче перекату — більше 40 %), на плесі структуроформуючу роль відігравали представники груп *W2* (динофітові і евгленові, приурочені до лімnofільних мезотрофних біотопів, на рівні 20—25 %) і *K* (ціанобактерії, приурочені до малих багатих біогенними речовинами водотоків — 18 %).

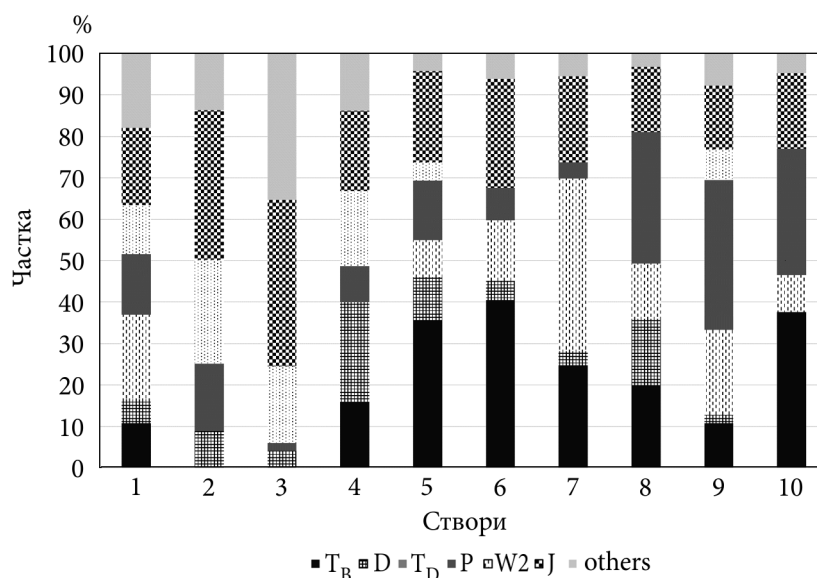


Рис. 4. Формування біомаси фітопланктону р. Горині за участі функціональних груп водоростей. Тут і на рис. 5, 8—9 — розшифровка функціональних груп — у табл. 5

Динаміку формування біомаси мікрофітобентосу за участі функціональних груп водоростей на досліджених створах річки представлено на рис. 5. У бентосних альгоутгрупуваннях до провідних функціональних груп відносились представники T_D (бентосні та епіфітні діатомеї, нитчасті зелені водорості, приурочені до водотоків зі сповільненою течією і наявністю макрофітів, 26—90 % з максимумом на створі 10) і T_B (діатомеї, приурочені до лотичних умов, 6—72 % з максимальними значеннями у контактній зоні русло — меліорована заплава), на руслових ділянках зі сповільненою течією співдомінували водорості групи J (зелені, приурочені до мілководних евтрофних зон, 14—26 %).

Проведено кластерний аналіз подібності альгоутгрупувань за участі функціональних груп водоростей у формуванні біомаси фітопланктону і мікрофітобентосу досліджених ділянок р. Горині, результати якого представлено на рис. 6.

За спектром функціональних груп водоростей фітопланктон розділювався на три гетерогенні кластери з коефіцієнтом подібності 0,47: лентична ділянка — плесо та нижче нього (створи 2—4), лотичні ділянки (всі інші, крім створу 8) і ділянка русла, що підтримує водообмін з системою меліоративних каналів (створ 8). Головною ознакою лентичної ділянки є відсутність функціональної групи T_B і домінування груп J і W2. Кластер лотичних ділянок виділювався на рівні $k = 0,58$, у його межах найвища подібність була між створами 6 і 10 ($k = 0,80$) з домінуванням функціональної групи T_B на рівні 38—40 % і між створами 1 і 9 ($k = 0,70$), де присутні всі функціональні групи без вираженого домінування. Екотонна ділянка

русло — меліорована заплава (створ 8) виділилась в окремий кластер на рівні $k = 0,36$.

У мікрофітобентосі за спектром функціональних груп водоростей виділено два кластери, які розділились на рівні $k = 0,18$: руслова ділянка, що контактує з меліорованою заплавою, і нижче за течією (створи 8—10) та всі інші (створи 1—7). У першому кластері виділився створ 10 ($k = 0,24$) з переважним домінуванням групи T_D , і два інших — створи 8 і 9 ($k = 0,82$) з угрупованнями на піщаних субстратах з домінуванням функціональної групи T_B на рівні 58—82 %. У другому кластері на рівні $k = 0,50$ виділено

Таблиця 5

Функціональні групи водоростей згідно [6] у біомасі фітопланктону і мікрофітобентосу р. Горині

Кодон	F-фактор	Представники і біотопічна приуроченість
T_B	$F = 5$	Діатомеї, приурочені до лотичних умов (<i>Surirella</i> , <i>Nitzschia</i> , <i>Navicula</i> , <i>Gomphonema</i> , <i>Fragilaria</i> , <i>Achnanthes</i>)
D	$F = 4$	Діатомеї, приурочені до мілководних скаламучених біотопів (<i>Cyclotella</i> , <i>Stephanodiscus</i> , <i>Synedra</i>)
T_D	$F = 3$	Бентосні та епіфітні діатомеї, нитчасті зелені водорості у водотоках з повільною течією і наявністю макрофітів (<i>Cocconeis</i> , <i>Caloneis</i> , <i>Stauroneis</i> , <i>Cymatopleura</i> , <i>Amphora</i> , <i>Rhoicosphaenia</i>)
P	$F = 3$	Діатомові і зелені водорості, що розвиваються в умовах евтрофного епілімніону (<i>Melosira</i> , <i>Aulacoseira</i> , <i>Dictyosphaerium</i> , <i>Coelastrum</i>)
X1	$F = 3$	Водорості мілководних, змішаних шарів у збагачених умовах (<i>Monoraphidium</i> , <i>Ankistrodesmus</i>)
W2	$F = 3$	Водорості (переважно джгутикові) мілководних мезотрофних, добре перемішуваних лімнофільних біотопів (<i>Peridinium</i> , <i>Trachelomonas</i> , <i>Gymnodinium</i>)
N	$F = 3$	Водорості мезотрофного епілімніону (<i>Cosmarium</i>)
J	$F = 2$	Зелені водорості мілководних евтрофних зон (<i>Scenedesmus</i> , <i>Oocystis</i> , <i>Crucigenia</i> , <i>Didymocystis</i> , <i>Micractinium</i> та ін.)
K	$F = 2$	Водорості малих, багатих біогенними речовинами водотоків (<i>Rhabdoderma</i> , <i>Holopedia</i> , <i>Coelosphaerium</i> , <i>Aphanothece</i> та ін.)
T_C	$F = 2$	Епіфітні ціанобактерії річок з повільною течією і наявністю макрофітів (<i>Oscillatoria</i> , <i>Lyngbia</i> , <i>Phormidium</i>)
W0	$F = 1$	Водорості застійних зон з надзвичайно високим вмістом органічних речовин (<i>Chlamydomonas</i>)
W1	$F = 1$	Водорості застійних зон з вмістом органічних речовин (<i>Euglena</i> , <i>Phacus</i> , <i>Lepocinclis</i> , <i>Pandorina morum</i>)
L_M	$F = 1$	Види літнього епілімніону в евтрофних умовах (<i>Microcystis</i>)
H1	$F = 1$	Динітроген-асимілюючі види Nostocales (<i>Anabaena</i> , <i>Aphanizomenon</i>)

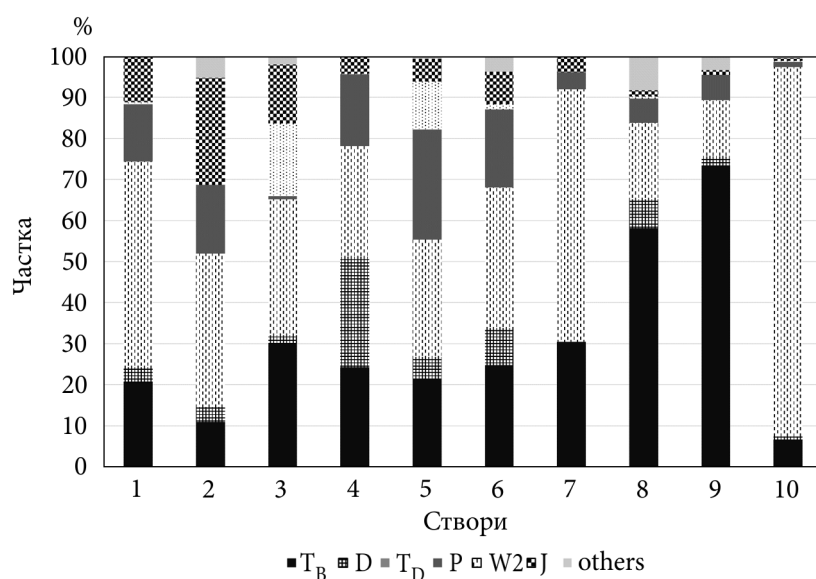


Рис. 5. Формування біомаси мікрофітобентосу р. Горині за участі функціональних груп водоростей

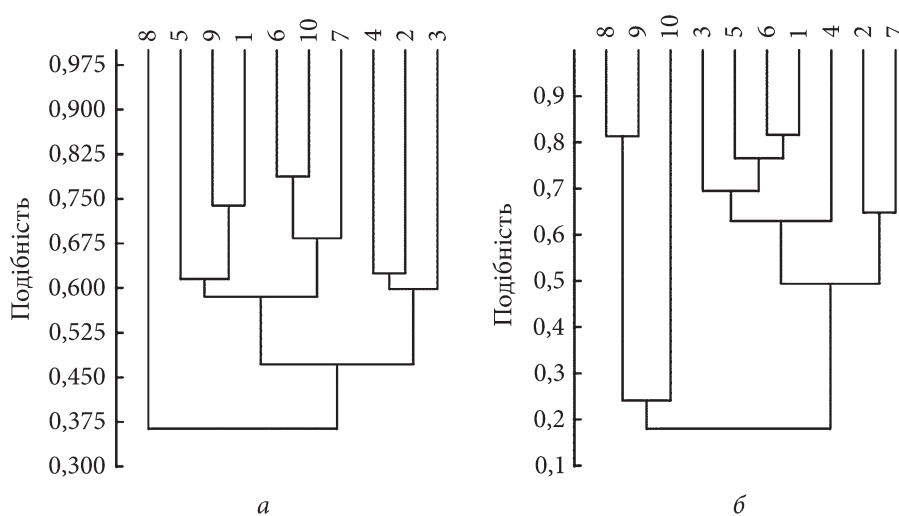


Рис. 6. Дендрограма подібності альгоугруповань за участі функціональних груп водоростей у формуванні біомаси фітопланктону (а) і мікрофітобентосу (б) р. Горині

два підкластери: альгоугруповання на піщаних замулених субстратах — створи 2 і 7 ($k = 0,64$) і на різних субстратах із заростями макрофітів — створи 1, 3—6 ($k = 0,63—0,82$) за рахунок домінування функціональної групи T_D.

Оцінка стану угруповань показала, що індекси за біомасою фітопланктону коливалися в межах 2,13—3,51 (рис. 7) з мінімальними значеннями

нижче плесової ділянки (створ 3), максимумами — на перекаці (створ 6), вище нього (створ 5) і на проточній ділянці русла (створ 10). Індеси угруповань за біомасою мікрофітобентосу були вищими — 2,9—4,42 з мінімальними значеннями на плесі (створ 2) і максимумами на ділянках русла, що підтримують гідрологічний зв'язок з меліоративними каналами (створи 8 і 9). Отже, стан угруповань за фітопланктоном характеризувався амплітудою від «помірного» до «доброго», за мікрофітобентосом — від «помірного» до «високого».

Таким чином, застосування методу функціональної класифікації водоростей підтвердило дискретність певних ділянок русла р. Горині, встановлених традиційними альгологічними методами, та розкрило механізми їх формування в екотонах плесо, перекач, контактна зона русло — меліорована заплава.

Так, у біомасі фітопланктону плесової ділянки, створ 2, (рис. 8, а) переважали функціональні групи J (зелені водорості мілководних евтрофних зон), W2 (динофітові і евгленові водорості мілководних лімnofільних біотопів), P (діатомові і зелені водорості, що розвиваються в умовах евтрофного епілімніону) і D (діатомеї, приурочені до мілководних скаламучених біотопів). Представники групи T_в (діатомеї, приурочені до лотичних умов) були відсутні як на створі 2, так і нижче за течією, натомість реєструвалися вище плеса на створі 1 та відновлювалися на створі 4. На плесовій ділянці також були присутні представники груп K (ціанобактерії малих багатих біогенними речовинами водотоків) та W0 (водорості застійних зон з надзвичайно високим вмістом органічних речовин, такі, як *Chlamydomonas* sp.) і отримували розвиток нижче за течією на створі 3. Для біомаси мікрофітобентосу (рис. 9, а) були характерні функціональні групи T_б (бентосні і епіфітні діатомеї та нитчасті зелені водорості водотоків зі сповільненою течією і наявністю макрофітів), а також J, P і T_в.

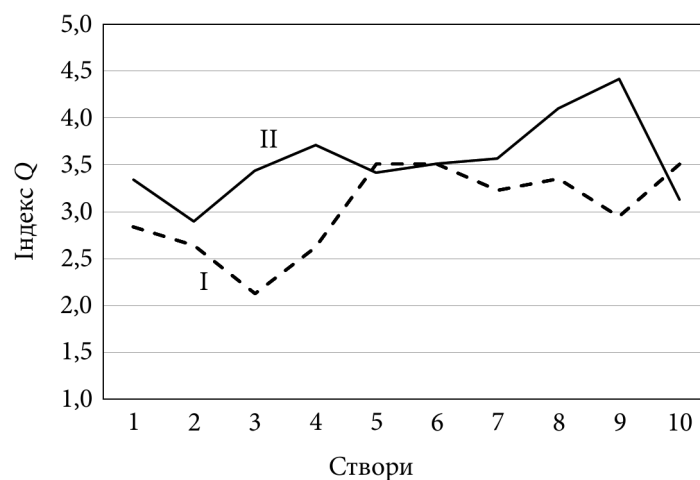


Рис. 7. Індеси угруповань фітопланктону (I) і мікрофітобентосу (II) р. Горині

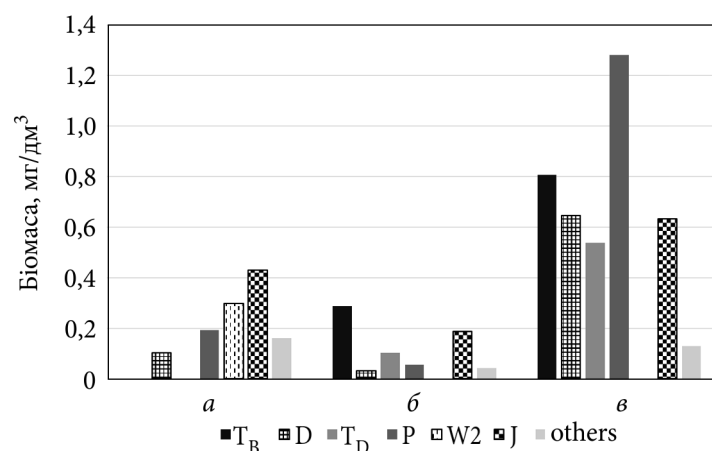


Рис. 8. Участь функціональних груп водоростей у формуванні біомаси фітопланктону на плесі (а), на перекаті (б), у контактній зоні русло — меліорована заплава (в) р. Горині

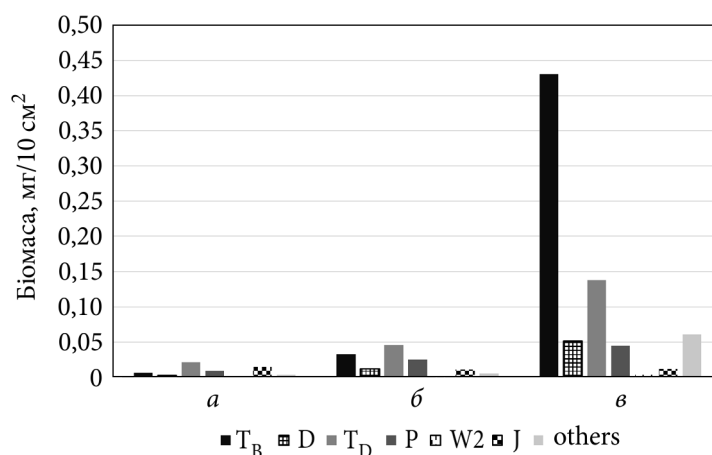


Рис. 9. Участь функціональних груп водоростей у формуванні біомаси мікрофітобентосу на плесі (а), на перекаті (б), у контактній зоні русло — меліорована заплава (в) р. Горині

Біомасу фітопланктону на перекаті (створ 6, див. рис. 8, б) формували функціональні групи Т_В (діатомеї, приурочені до лотичних умов), J (зелені водорості мілководних евтрофних зон) і Т_Д (бентосні і епіфітні діатомеї та нитчасті зелені водорості водотоків зі сповільненою течією і наявністю макрофітів). Нижче перекату роль діатомей групи Т_В, типових для лотичних систем, знижувалася в умовах сповільнення течії, а роль бентосних і епіфітних групи Т_Д збільшувалась. У біомасі мікрофітобентосу перекату переважали діатомові водорості функціональних груп Т_Д і Т_В, а також представники груп Р (діатомові і зелені водорості, що розвиваю-

ться в умовах евтрофного епілімніону) і D (діатомеї мілководних скаламучених біотопів), які відігравали більшу роль, ніж у фітопланктоні (див. рис. 9, б). Нижче перекату роль бентосних і епіфітних діатомових водоростей групи T_D як і у фітопланктоні збільшувалась.

В екотоні русло — меліорована заплава біомасу фітопланктону формували функціональні групи: P (діатомові і зелені водорості, що розвиваються в умовах евтрофного епілімніону), T_B (діатомеї, приурочені до лотичних умов), D (діатомеї мілководних скаламучених біотопів), J (зелені водорості мілководних евтрофних зон) і T_D (бентосні та епіфітні діатомеї і нитчасті зелені водорості водотоків з повільною течією і наявністю макрофітів (див. рис. 8, в). Нижче екотонної ділянки позиція діатомових водоростей функціональної групи T_B знижувалася, роль зелених водоростей групи J зростала. У біомасі мікрофітобентосу лідирували представники групи T_B, а також водорості функціональних груп T_D, D і P, як і у фітопланктоні (див. рис. 9, в).

Висновки

У результаті досліджень фітопланктону і мікрофітобентосу 180 км ділянки р. Горині, русло якої характеризується високим ступенем меандрування і рукавів, що створює розмаїття біотопів та динамічну зміну умов формування стоку за профілем водотоку, зареєстровано 149 видів водоростей, представлених 157 внутрішньовидовими таксонами із восьми систематичних відділів. Видову структуру фітопланктону формували 92 види (100 ввт) з переважанням частки зелених водоростей (43 %), діатомових (39 %) і ціанобактерій (10 %), мікрофітобентос налічував 105 (112 ввт) з домінуванням діатомових (58 %) і зелених (22 %).

Кількісні показники фітопланктону коливалися в межах 4560—10 180 тис. кл/дм³ і 0,59—4,04 мг/дм³, мікрофітобентосу — 19,5—1640,5 тис. кл/10 см² і 0,04—1,39 мг/10 см². Максимальні зареєстровані на створі 8 (на русловій ділянці, що підтримує водообмін з системою меліоративних каналів), за винятком біомаси мікрофітобентосу, яка стрімко продовжувала зростати і досягала максимуму на створі 10, переважно за рахунок аллогенних форм. Фітопланктон характеризувався динамічним розвитком, інші піки чисельності були приурочені до створів 2 і 6, піки біомаси були відмічені на створах 1 і 5. Мікрофітобентос мав більш стабільний характер формування кількісних показників.

Аналіз структури альгоугруповань за профілем річки виявив ознаки дискретності видового складу, їх чисельності і біомаси та домінуючих комплексів, відображаючи біотопічну мінливість, що дозволило нам виділити окремі ділянки в руслі р. Горині. Застосування методу функціональної класифікації водоростей підтвердило дискретний характер просторової динаміки альгоугруповань та допомогло розкрити особливості і механізми їх формування в екотонах: *плесо, перекаат, контактна зона русло — меліорована заплава*.

Встановлено, що біомасу фітопланктону на *плесовій ділянці* (яка характеризується розширенням русла із заводами та зниженням течії до

0,2 м/с) формували представники зелених водоростей, приурочені до мілководних евтрофних зон (функціональна група J), динофітові і евгленові водорості мілководних лімnofільних біотопів (група W2), діатомові і зелені водорості, що розвиваються в умовах евтрофного епілімніону (група P) і діатомеї, приурочені до мілководних скаламучених біотопів (група D). Присутність ціанобактерій групи K і водоростей застійних зон групи W0 та відсутність діатомей групи T_B, приурочених до лотичних умов, — головна ознака плесової ділянки. Для біомаси мікрофітобентосу на плесі були характерні бентосні та епіфітні діатомеї та нитчасті зелені водорості водотоків зі сповільненою течією і наявністю макрофітів (групи T_D), а також зелені водорості, що розвивалися на мілководних зонах (група J), представники евтрофного епілімніону (група P) і діатомеї, приурочені до лотичних умов (група T_B).

На *перекаті* (з глибиною русла 0,4—0,7 м та пришвидшеною до 1,0 м/с течією) біомасу фітопланктону формували функціональні групи T_B, J і T_D, нижче перекату в умовах сповільнення течії роль діатомей групи T_B знижувалася, а роль бентосних і епіфітних групи T_D зростала. У біомасі мікрофітобентосу переважали діатомові водорості функціональних груп T_D і T_B, а також груп P і D, які відігравали більшу роль, ніж у фітопланктоні. Нижче перекату роль бентосних і епіфітних діатомових водоростей групи T_D як і у фітопланктоні збільшувалась.

В екотоні *русло* — *меліорована заплава* біомасу фітопланктону формували функціональні групи: P, T_B, J і T_D, нижче екотонної ділянки роль діатомових водоростей групи T_B знижувалася, а зелених групи J зростала. У біомасі мікрофітобентосу переважали представники групи T_B, а також функціональних груп T_D, D і P, як і у фітопланктоні.

Оцінка стану угруповань показала, що індекси угруповань з урахуванням F-фактору (від 0 до 5) за біомасою фітопланктону коливалися в межах 2,13—3,51 — від «помірного» до «хорошого», мікрофітобентосу — 2,9—4,42 — від «помірного» до «високого». Найнижчі індекси за фітопланктоном зареєстровані нижче плеса, найвищі — на перекаті, за мікрофітобентосом найнижчі індекси були на плесі, найвищі — на ділянці русла, що підтримує водообмін з системою меліоративних каналів.

Таким чином, можна припустити, що ділянки річки *плесо* і *перекат* відносяться до руслових екотонів топичного рівня, а контактну зону *русло* — *меліорована заплава* допустимо розглядати як екотон біоценотичного рівня.

Список використаної літератури

1. Методи гідроекологічних досліджень поверхневих вод. За ред. В.Д. Романенка. Київ : Логос, 2006. 408 с.
2. Серєда Т.Н. Особенности формирования фитопланктона Верхнего Днестра. Материалы Междунар. конф. «Евроинтеграция и управление бассейном Днестра» (Кишинев, 8—9 окт. 2020 г.). Кишинев, 2020. С. 277—281.
3. Серєда Т.М., Мантурова О.В. Біорізноманіття фітопланктону і мікрофітобентосу гірської ділянки р. Дністер та його приток. *Екологічна наукова діяльність: в кон-* ISSN 0375-8990. Гідробіологічний журнал. 2023. 59(5)

цепції сталого розвитку. Зб. статей наук.-прак. конф. з міжнарод. участю, м. Житомир, 4 груд. 2018 р. Житомир, 2018. С. 290—296.

4. Середа Т.М., Усов О.Є., Жежеря В.А. та ін. Оцінка процесів евтрофікації водних об'єктів річки Стрижень. *Біоресурси та природокористування*. 2018. Т. 10, № 5—6. С. 16—23.

5. Afanasyev S., Lietytska O., Manturova O. Altitude distribution and structural organization of hydrobionts' communities in the rivers of the mountainous part of the Tisa River basin. *Hydrobiol. J.* 2013. Vol. 49, N 4. P. 16—25.

6. Borics G., Vórbíry G., Grigorszky I. et al. A new evaluation technique of potamoplankton for the assessment of the ecological status of rivers. *Arch. Hydrobiol. Suppl.* 2007. Vol. 161, N 3—4. P. 465—486.

7. Guiry M.D., Guiry G.M. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway, 2023. <http://www.algaebase.org> (last accessed: 07.03.2023)

8. Hammer III., Harper D.A.T. and Ryan P.D. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica*. 2001. Vol. 4, N 1. 9 p.

9. Kharchenko T.A. Structural and functional parameters of macrozoobenthos of water ecotons and indicators of the ecotone boundaries. *Hydrobiol. J.* 1998. Vol. 34, N 2—3. P. 111—119.

10. Lyashenko A.V., Zorina-Sakharova K.Ye., Guleykova L.V., Pogoryelova M.S. Peculiarities of the structural and functional characteristics of contact hydrobiocenoses. *Ibid.* J. 2020. Vol. 56, N 1. P. 3—23.

11. Sereda T.N. Phytopotamoplankton of river systems: retrospective review of investigations, search for methodic approaches. *Ibid.* 2016. Vol. 52, N 6. P. 33—42.

12. Transboundary Dniester River basin: ecological state, reference conditions, management. Ed. by S. Afanasyev, O. Manturova. Kyiv: Vaite, 2021. 384 pp.

13. Vannote R. L., Minshall K. W., Cummins J. R. et al. The river continuum concept. *Canad. J. Fish Aquat. Sci.* 1980. Vol. 37. P. 130—137.

Надійшла 7.06.2023

T.M. Sereda, PhD, Senior Researcher,
Institute of Hydrobiology of the NAS of Ukraine,
Volodymyr Ivasyuk Avenue, 12, Kyiv, 04210, Ukraine
e-mail: seredatm@ukr.net

O.V. Manturova, PhD, Senior Researcher,
Institute of Hydrobiology of the NAS of Ukraine,
Volodymyr Ivasyuk Avenue, 12, Kyiv, 04210, Ukraine
e-mail: omanturova@ukr.net

O.Ye Usov, PhD, Senior Researcher,
Institute of Hydrobiology of the NAS of Ukraine,
Volodymyr Ivasyuk Avenue, 12, Kyiv, 04210, Ukraine
e-mail: alex_lake2007@ukr.net

PATTERNS OF PHYTOPLANKTON AND MICROPHYTOBENTHOS
DEVELOPMENT IN CHANNEL ECOTONES IN THE GORYN RIVER

Studies of phytoplankton and microphytobenthos of the Goryn' River showed discrete-continual character of these communities' development, which reflects occurrence of ecotones in the channel-flood land system of the river. In ecotones, upstream and downstream, the species composition, dominant complexes and quantitative parameters changed, owing to specific features and hydrological conditions of the flow forming. The algal functional groups diagnostic technique was tested to assess state of the algal communities and revelation of their development specificity in the Goryn River, which enabled to reveal mechanisms of the algal communities' modifications in terms of the functional groups within the ecotones: pool, riffle, contact zone of the river channel and ameliorated flood land.

Key words: *phytoplankton, microphytobenthos, Goryn River, method of algal functional classification, assessment of communities' state, ecotones.*

ЕКОЛОГІЧНА ФІЗІОЛОГІЯ І БІОХІМІЯ ВОДНИХ ТВАРИН

УДК [575:001.891:591.524.1](285.33)

М.Т. ГОНЧАРОВА, к. б. н., ст. наук. співроб.,
Інститут гідробіології НАН України,
просп. Володимира Івасюка, 12, Київ, 04210, Україна,
e-mail: mariyagonch83@gmail.com
ORCID 0000-0003-3891-4572

О.В. РОМАНЕНКО, акад. НАН України, д. б. н., проф., зав. каф.,
Національний медичний університет імені О.О. Богомольця
просп. Перемоги, 34, Київ, 03057, Україна
e-mail: alexrom@i.com.ua
ORCID 0000-0002-8622-1757

Л.С. КІПНІС, к. б. н., ст. наук. співроб., ст. наук. співроб.,
Інститут гідробіології НАН України,
просп. Володимира Івасюка, 12, Київ, 04210, Україна,
e-mail: ecos_inhydro@ukr.net
ORCID 0000-0002-4008-5120

Ю.Г. КРОТ, к. б. н., ст. наук. співроб., в.о. зав. відділу,
Інститут гідробіології НАН України,
просп. Володимира Івасюка, 12, Київ, 04210, Україна,
e-mail: yuriikrot@ukr.net
ORCID 0000-0001-8732-1322

Ю.О. СТОЙКА, мол. наук. співроб.,
Інститут гідробіології НАН України,
просп. Володимира Івасюка, 12, Київ, 04210, Україна,
e-mail: julista75@gmail.com
ORCID 0000-0003-0485-7493

ЦИТОГЕНЕТИЧНИЙ АНАЛІЗ РАКОПОДІБНИХ *PONTOGAMMARUS ROBUSTOIDES* (AMPHIPODA, GAMMARIDAE) ПРИ ПІДВИЩЕННІ ТЕМПЕРАТУРИ ВОДИ В УМОВАХ МІКРОКОСМУ¹

Досліджено адаптивні реакції на клітинному рівні Pontogammarus robustoides, представника род. Gammaridae, при підвищенні температури води до критичних величин в умовах модельної екосистеми — мікрокосму. Проведено цитогенетичний

¹ Стаття є третьою в циклі публікацій (див. [8, 39]), присвячених вивченню особливостей пристосування угруповань водних безхребетних прибережної мілководної зони Київського водосховища до підвищення температури води до критичних величин шляхом застосування модельної екосистеми — мікрокосму.

Ц и т у в а н н я: Гончарова М.Т., Романенко О.В., Кіпніс Л.С., Крот Ю.Г., Стойка Ю.О. Цитогенетичний аналіз ракоподібних *Pontogammarus robustoides* (Amphipoda, Gammaridae) при підвищенні температури води в умовах мікрокосму. *Гідробіол. журн.* 2023. Т. 59. № 5. С. 46—58.

аналіз клітин їхніх ембріонів та досліджено ядерцеву активність соматичних клітин. Показано, що в діапазоні температур 25,0—27,5 °C спостерігається нормальний розвиток клітин ембріонів *P. robustoides*. Підвищення температури до 30,0—30,5 °C викликає такі структурно-функціональні зміни в клітинах, як зростання рівня аберантності хромосом та кількості мікроядер. За тривалої дії підвищених температур ці показники наближаються до критичних рівнів. Збільшується кількість ембріональних клітин з фрагментацією ядер, що є свідченням розвитку процесів, спрямованих на апоптоз. За температури 32 °C спостерігається руйнування клітинних структур ембріонів. В соматичних клітинах відмічено збільшення загального об'єму ядерця, що є показником посилення синтезу білків, які, ймовірно, приймають участь у адаптаційному процесі. Зниження температури води до початкового рівня 25 °C сприяє відновленню структурно-функціональних показників геному гамарид, однак все ще спостерігається висока частка порушень поділу клітин на фоні значного зниження рівня мікроядер.

Ключові слова: гамариди, *Pontogammarus robustoides*, температура, цитогенетичний аналіз, адаптивні реакції, мікрокосм.

На сучасному етапі, в умовах кліматичних змін, одним з провідних екологічних чинників є температура навколишнього середовища, найбільш відчутний вплив якої проявляється в прибережних мілководних зонах. Для водосховищ, створених у руслі Дніпра — основної водної артерії України, характерні великі площі мілководь, що в середньому для всіх водосховищ каскаду складають 19,1 %, а в Київському — біля 40 % площі водної поверхні [24]. У цих зонах ключова функціональна роль належить амфіподам, завдяки їхній чисельності та біомасі [35]. Зі створенням каскаду дніпровських водосховищ однією з провідних за чисельністю груп нектобентосних макробезхребетних стали інвазивні види гамарид понто-каспійського комплексу, що поступово витіснили аборигенну фауну [34]. У Київському водосховищі налічується сім видів гамарид [35], *Pontogammarus robustoides* (Sars, 1894) є найпоширенішим на мілководді. На сьогодні він також широко розповсюджений в Європі та багатьох інших регіонах [19]. Цей високоадаптивний вид понто-каспійських гамарид продовжує поширюватись за межі свого природного ареалу. Людська діяльність значною мірою сприяє поширенню *P. robustoides* вздовж великих річок (Вісла, Одер, Німан, Ельба) і судноплавних каналів, а також у штучні водойми та озера [26].

Прогнозування екологічних наслідків глобальних змін клімату вимагає різноманітних підходів, включаючи використання експериментальних моделей [41]. Багатовидовим підходом, в якому об'єднано різні методи, а також масштабні експерименти, в яких можлива реалізація реалістичних рівнів біокомплексності, є мікро- або мезокосми [44]. Мікрокосм — це штучна спрощена екосистема, яка використовується для прогнозування поведінки природних екосистем у контрольованих умовах. Експерименти з використанням «модельних організмів» у мікрокосмах або мезокосмосах можуть бути корисним підходом для вивчення впливу абіотичних або антропогенних стресорів на взаємодію видів, реакції екосистем на зміну клімату [16].

Найбільш об'єктивним та наближеним до природних умов підходом для прогнозування наслідків підвищення температури на біоту мілководних ділянок водойм, що спостерігається в умовах змін клімату, є дослідження її у мікрокосмі [16]. Переважна більшість цитогенетичних досліджень гамарид стосуються їхнього каріотипу [20, 30, 31] або оцінки цитогентоксичності для них різних забруднюючих речовин, включаючи іонізуюче випромінювання [9, 14, 21, 25, 29, 40, 43]. Робіт, присвячених дослідженню впливу підвищених температур на водних безхребетних, особливо гамарид, в умовах мікрокосму, досить мало [6, 33, 39]. Дослідження цитогенетичних змін гамарид за таких умов дозволить найбільш реалістично спрогнозувати наслідки впливу підвищених температур за умов зміни клімату.

Метою нашого дослідження було вивчення цитогенетичних характеристик гамарид *Pontogammarus robustoides* за динамічних змін температури води в модельній екосистемі — мікрокосмі.

Матеріал і методика досліджень

Основу угруповань в дослідному і контрольному мікрокосмах складала водні безхребетні різних систематичних груп та інші супутні організми (водорості, протисти, бактерії та ін.). Особливу увагу було приділено гамаридам та двостулковим молюскам, які були перевезені разом із природними субстратами з ділянки прибережних мілководь Київського водосховища (ур. Толокунь).

Угруповання гамарид у контрольному та експериментальному мікрокосмі були подібними і складалися з представників род. Gammaridae: *Pontogammarus robustoides* (Sars, 1894), *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894), *D. haemobaphes* (Eichwald, 1841), *Echinogammarus ischnus* (Stebbing, 1899) та род. Unionidae: *Unio tumidus* (Philipsson, 1788), *Unio pictorum* (Philipsson, 1788).

Об'єктом досліджень була домінуюча популяція гамарид *P. robustoides*, що складала 99 % угруповання мікрокосму. Видовий склад гамарид встановлювали за визначниками [5, 23] з урахуванням сучасної номенклатури [27].

Тварин годували нитчастими водоростями *Spirogyra* sp., листям верби та кормом Tetramin® (0,5 г/добу).

Перед початком експерименту тварини у дослідній і контрольній ємностях проходили тривалу аклімацію, що дозволило привести мікрокосми у близький структурно-функціональний стан.

Умови експерименту та динаміка гідрохімічних параметрів описані у попередніх статтях, присвячених особливостям адаптації до підвищеної температури представників родин Gammaridae [39] та Unionidae [8].

Експерименти проводили одночасно у двох однакових ємностях, кожна з яких була розділена перегородкою на два сполучених між собою відсіки з довжиною перебігу води 6,7 м. Потік води в ємностях створювався обертанням за допомогою електроприводу лопатей, насаджених на спільну вісь. Швидкість течії складала 0,05 м/с. Площа поверхні дна скла-

дала 1,27 м², об'єм води — 0,44 м³. Субстратом слугували донні відклади піщано-мулового типу, відібрані в місці мешкання гамарид [8, 39].

Для цитогенетичного аналізу відбирали п'ять самиць гамарид розміром 11—12 мм з яйцями, що знаходились на початкових стадіях розвитку, стадія ВІ за [1], та готували препарати з 20—30 яєць від кожної самиці. На 10, 13, 14 та 16-ту добу експерименту, через низьку прекопуляційну активність та понижену кількість закладених яєць за цих температур, для аналізу відбирали трьох — чотирьох самиць з 8—16 яйцями.

Цитогенетичний матеріал фіксували розчином Кларка (95 %-вий етиловий спирт та льодяна оцтова кислота у співвідношенні 3 : 1).

Для аналізу структурних цитогенетичних показників самиць гамарид з ембріонами занурювали у 2 %-вий розчин ацетоорсеїну на одну добу, після чого мацерували у льодяній оцтовій кислоті та відділяли ембріони у 60 %-вий молочній кислоті. Готували давлені цитогенетичні препарати [2]. Аналізували мітотичну активність клітин, відсоткову частку клітин в профазі (з усіх клітин в мітозі), рівень аберантності хромосом — порушень поділу, що включали аномалії метафази, відставання хромосом в анафазі та телофазі мітозу та інші структурні порушення поділу (мости, фрагменти, мультиполярний та множинний мітоз та ін.), а також кількість клітин з мікроядрами та фрагментованими ядрами (розпад ядра на невеликі структури, обмежені мембраною, кожна з яких містить ущільнену ДНК).

Для вивчення функціональної активності геному гамарид використовували кількісні характеристики ядерець (кількість та розмір), що представляють собою комплекс ампліфікованих генів рибосомної РНК та їхніх продуктів, зміни їхньої морфології безпосередньо пов'язані з найважливішими молекулярно-генетичними процесами в клітині та об'єктивно відображають особливості її метаболізму [2].

Ядерцеву активність досліджували в соматичних клітинах самиць гамарид розміром 11—12 мм. Для приготування препаратів ядерець шматочки зафіксованих тканин занурювали на 40—60 хв у 45 %-вий розчин оцтової кислоти для хімічної мацерації, потім протягом 5—10 хв подрібнювали механічно у невеликому об'ємі мацерату пінцетом. Суспензію клітин наносили на сухі знежирені предметні скельця і висушували на повітрі. Повітряно-сухі препарати фарбували 50 %-вим розчином нітрату срібла в присутності розчину желатину з додаванням мурашиної кислоти протягом 5—6 хв за температури 60 °С до отримання золотаво-коричневого забарвлення [28]. Кількість ядерець підраховували у 50—100 клітинах у кожній пробі з використанням окулярів $\times 10$, імерсійного об'єктиву $\times 100$ мікроскопу AxioImager A1 Carl Zeiss Гідроекологічного аналітичного центру Інституту гідробіології НАН України, для вимірювання розмірів ядерець використовували програму AxioVision 4.8.

В контрольному мікрокосмі для цитогенетичного аналізу були відібрані самиці гамарид на початку і наприкінці експерименту.

Отримані дані оброблені загальноприйнятими методами варіаційної статистики з використанням програми Microsoft Office Excel 2016. У таб-

лиці експериментальні дані представлені як середня величина та її стандартне відхилення при кількості повторів $n = 3-5$. Кожен повтор являв собою усереднену величину з 5—6 цитогенетичних препаратів. Статистичну значущість відмінностей середніх величин оцінювали за двовибірковим критерієм Ст'юдента (t -тест для незалежних вибірок). Відмінності в результатах вважали достовірними, якщо $p < 0,05$.

Результати досліджень та їх обговорення

Динаміка температурного режиму в експериментальному мікрокосмі була наближена до умов перебування безхребетних на ділянках прибережної зони мілководь Київського водосховища в періоди їхнього значного прогрівання [37] і включала етапи зростання температури зі швидкістю $1\text{ }^{\circ}\text{C}/\text{добу}$ (1—2-а, 6—8-а доба), стабілізації на рівні докритичних ($27 \pm 0,5\text{ }^{\circ}\text{C}$, 2—5-а доба) і критичних величин ($30 \pm 0,5\text{ }^{\circ}\text{C}$, 8—13-а доба та $32 \pm 0,5\text{ }^{\circ}\text{C}$, 14-та доба), зниження (14—16-та доба) та стабілізації на рівні вихідних величин ($25,0 \pm 0,5\text{ }^{\circ}\text{C}$, 16—24-та доба). В контрольному мікрокосмі температура становила $25 \pm 0,5\text{ }^{\circ}\text{C}$.

При підвищенні температури води в умовах мікрокосму з $25,0$ до $27,0 \pm 0,5\text{ }^{\circ}\text{C}$ розвиток клітин ембріонів гамарид *P. robustoides* відбувався нормально, з високою мітотичною активністю у клітинах ($28,6-32,5\%$) та низьким рівнем порушень поділу (табл. 1). Спостерігались лише незначні порушення, такі як відставання хромосом в анафазі мітозу на рівні $0,3-0,6\%$, що не виходить за межі контрольних величин. Кількість та об'єм ядерець в ядрі достовірно не відрізнялись від показників контрольного мікрокосму та наближались до тих, що спостерігались в місцях природного зосередження виду [3].

Підвищення температури водного середовища до $30,0 \pm 0,5\text{ }^{\circ}\text{C}$ (8-ма доба) викликало збільшення рівня порушень поділу до 3% , однак цей рівень не є критичним для розвитку рачків. Спостерігалось незначне зменшення кількості ядерець у ядрі.

Подальша дія температури $30,0 \pm 0,5\text{ }^{\circ}\text{C}$ протягом двох діб призводила до численних порушень у клітинах ембріонів гамарид, таких як відставання хромосом в анафазі, хромосомні мости, мультиполярний мітоз, розсіювання хромосом та інших порушень, загалом у кількості біля 5% . Спостерігали також появу мікроядер в невеликій кількості ($0,5\%$).

За більш тривалої дії температури $30,0 \pm 0,5\text{ }^{\circ}\text{C}$ протягом п'яти діб (13-а доба експерименту) спостерігались порушення поділу клітин ембріонів у кількості $4,1\%$, а саме: відставання хромосом в анафазі та телофазі, мости, фрагменти, мультиполярні мітози, розсіювання хромосом в мітозі, множинні мітози та ін. Як наслідок, кількість клітин з мікроядрами та фрагментацією ядра складала $6,2\%$ (рис. 1), що наближається до критичних для амфіпод величин 10% [9].

Згідно з нашими дослідженнями терморезистентності *P. robustoides* в статичних умовах, межею температурного оптимуму для репродуктивної активності гамарид є температура $27,5-28,0\text{ }^{\circ}\text{C}$ [38], критичною для виживання — $32\text{ }^{\circ}\text{C}$, абсолютно летальна — $35\text{ }^{\circ}\text{C}$ протягом 24 год [36]. За да-

Таблиця 1
Структурно-функціональні зміни у клітинах ембріонів та ядерцева активність в соматичних клітинах гамарид *P. robustoides* при підвищенні температури води в умовах мікрокосму

Температура, °C	Доба експерименту	Мітогічна активність, %	Кількість клітин в профазі, %	Відставання хромосом, %	Інші структурні порушення поділу, %	Кількість мікроядер та фрагментованих ядер, %	Кількість ядерцевих рець в ядрі	Сумарний об'єм ядерцевих рець, мкм ³
Дослід								
25,0	0	28,6±2,0	45,3±3,2	0,3±0,1	0	0	2,9±1,3	11,3±4,5
27,0	2	30,4±2,8	48,1±3,9*	0,4±0,1	0	0	2,9±1,4	13,5±5,5
27,5	5	32,5±2,5*	53,2±3,5*	0,6±0,1	0	0	2,9±1,3	10,8±3,9
30,0	8	34,6±2,7*	53,8±4,8*	3,0±0,2**	0	0	2,4±1,4	18,7±6,9*
30,5	10	28,9±2,1	54,6±6,5*	2,6±0,8**	3,1±0,8**	0,5±0,1*	2,4±1,0	26,1±7,8*
30,0	13	31,2±2,6	30,4±2,9	3,3±1,2**	0,8±0,4*	6,2±0,6**	2,3±0,9	43,9±13,2**
32,0	14	—	—	—	—	—	1,3±0,5*	72,5±20,1**
25,0	16	33,3±3,0*	71,3±5,4**	6,5±2,4**	1,3±0,5*	3,1±0,9**	2,3±1,9	27,1±10,3*
25,0	24	33,2±3,1*	44,6±6,9	7,5±2,6**	2,3±0,7**	1,0±0,8*	2,4±1,2	23,4±5,4*
Контроль								
25,0	0	28,0±1,8	40,4±4,2	0,2±0,1	0	0	2,7±1,2	10,3±4,8
25,0	24	29,5±1,9	42,1±4,5	0,2±0,1	0	0	2,9±1,4	12,2±4,2

Примітка. «—» — не виявлено через руйнування клітинних структур: * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$.

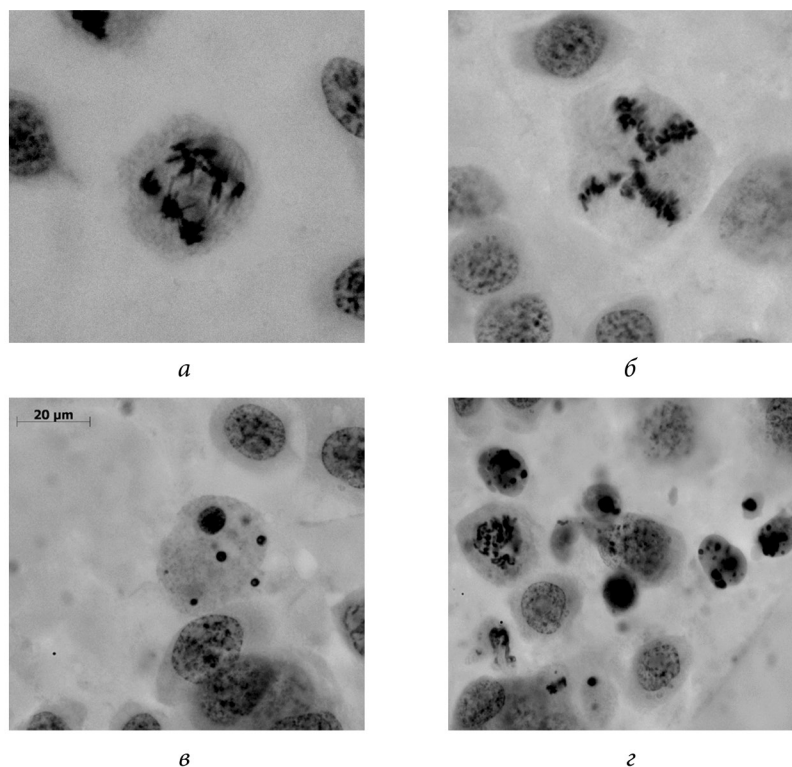


Рис. 1. Порушення поділу у клітинах ембріонів гамарид *P. robustoides* (×400): а — множинний мітоз (30 °С, 13-та доба); б — мультиполярний мітоз (30,5 °С, 10-та доба); в — мікроядра (30 °С, 13-та доба); г — фрагментація ядер та мікроядра (30 °С, 13-та доба)

ними інших дослідників, температурна резистентність цього виду становить більше 24 °С [12] і, ймовірно, вище 30 °С [13]. У природних біотопах *P. robustoides* температура води може коливатися від 0 до 30 °С [4]. Однак, за даними наших багаторічних спостережень, в природних біотопах вони уникають температур вище 28 °С, мігруючи на більші глибини [37].

Підвищення температури води до критичних значень призводить до негативного впливу як на організм в цілому, так і на генетичний апарат клітин. Такий вплив характеризується появою первинних генетичних порушень на рівні молекул ДНК або хромосом [30], що виражається у зростанні частоти порушень поділу.

Велика кількість клітин з фрагментацією ядра, що є ланкою у механізмі апоптозу клітин, найбільш вірогідно є наслідком температурного стресу, це явище було також описано і іншими дослідниками [10, 15, 22].

Подальше короткострокове підвищення температури до 32±0,5 °С викликало загибель клітин ембріонів і руйнування клітинних структур.

Для спостереження за зворотністю цих процесів моделювали зниження температури води у дослідному мікрокосмі до вихідних величин.

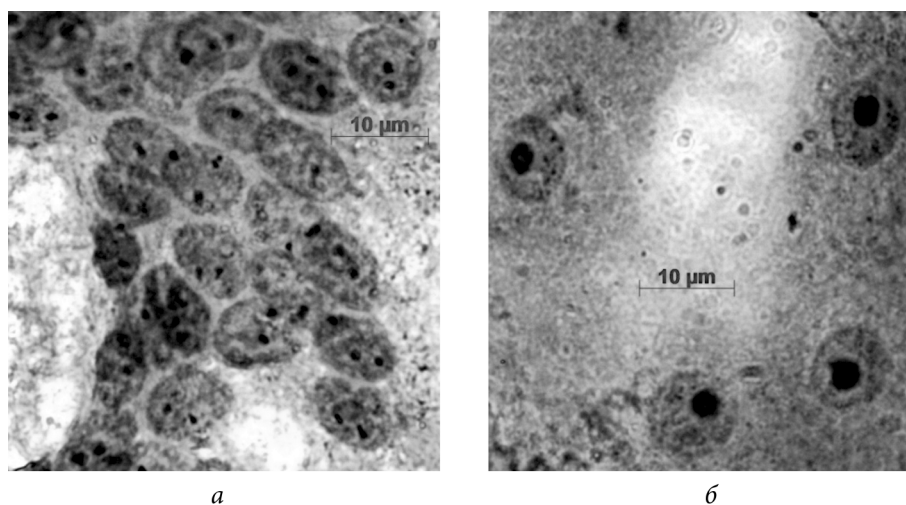


Рис. 2. Ядерця в ядрах соматичних клітин самиць гамарид *P. robustoides* ($\times 1000$): *a* — за температури водного середовища 25 °C на початку досліджу; *б* — за температури 32 °C через 14 діб експерименту

За поступового зниження температури з 32 до 25 °C протягом двох діб (16-та доба експерименту) ще спостерігались порушення поділу всіх типів. Слід також зазначити, що за цих умов відбувалась затримка мітозу в профазі, що потребує подальших досліджень.

При утриманні температури 25 °C протягом подальших 8 діб відбувалось часткове відновлення популяції гамарид. Однак в ембріональних клітинах все ще спостерігались відставання хромосом в анафазі у кількості 7,5 % та інші порушення поділу (2,3 %). Проте кількість мікроядер істотно знизилась, що може свідчити про включення репараційних процесів. Велика кількість порушень поділу, ймовірно, пов'язана з істотним пошкодженням геному внаслідок тривалої дії високих температур та недостатнім часом для відновлення, що узгоджується з нашим попереднім дослідженням частоти мікроядер у риб під впливом різної температури та фотоперіоду [7].

Нами було досліджено також функціональні зміни геному соматичних клітин гамарид за кількісними характеристиками — кількістю і розміром ядерців. Ці параметри є чутливим індикатором фізіологічної активності клітин, адже їх зміни відбуваються досить швидко та добре корелюють з інтенсивністю впливу на клітину чинників середовища [42].

Встановлено, що при підвищенні температури води до $30 \pm 0,5$ °C спостерігалось зменшення кількості ядерців та збільшення їхнього загального об'єму не лише за рахунок злиття ядерців [18], а й за рахунок збільшення загального об'єму матеріалу ядерця у клітині [11], що свідчить про стимуляцію синтетичної активності клітини. При тривалому впливі (5 діб) температури $30 \pm 0,5$ °C та її підвищенні до $32 \pm 0,5$ °C виявлено до-

стовірне підвищення цього показника у 4—6 разів порівняно з контрольною групою (рис. 2).

Зміни кількісних і розмірних характеристик ядерця є одним з перших кроків у відповіді клітини на стрес, в тому числі температурний. Ядерце являє собою органелу, залучену у регуляцію відповіді клітини на стрес. Там синтезуються і дозрівають не тільки компоненти рибосом, але й малі регуляторні РНК. Відомо, що розмір ядерця корелює з вмістом білків у цитоплазмі [17]. Ядерця поводять себе подібно до жирних крапель, тому при збільшенні їхнього загального об'єму зливаються у більш об'ємні малочисельні ядерця [32]. Отже, збільшення об'єму ядерця може свідчити про інтенсифікацію синтезу білків, що беруть участь у адаптаційному процесі. При зниженні температури води до 25 °С у період відновлення популяції на 16—24-ту добу спостерігалось наближення цих показників до контрольних величин.

Висновки

Проведені цитогенетичні дослідження показали, що при підвищенні температури води з 25,0 до 27,5 °С зі швидкістю 1 °/добу розвиток клітин ембріонів гамарид *P. robustoides* характеризувався високою мітотичною активністю та низьким рівнем порушень їхнього поділу.

Підвищення температури до 30 °С негативно впливало на розвиток ембріональних клітин, що проявлялось у численних порушеннях їхнього поділу (загалом у кількості більше 5 %), а також у появі мікроядер. Більш тривала дія цієї температури викликала збільшення кількості та спектру порушень поділу клітин і, як наслідок, появу великої кількості мікроядер та клітин з фрагментацією ядра (більше 6 %), що наближається до критичних величин. Подальше підвищення температури до 32 °С приводило до загибелі клітин ембріонів.

При зниженні температури води до 25 °С все ще спостерігались порушення поділу клітин у кількості більше 7 %, проте частка мікроядер істотно знизилась: це може свідчити про незворотність процесів або недостатній час для відновлення функцій організму.

Дослідження ядерцевої активності соматичних клітин *P. robustoides* виявило тенденцію до зменшення кількості ядерця та збільшення їхнього загального об'єму з наближенням температури до критичних величин, що свідчить про підвищення синтетичної активності клітин і є одним з механізмів адаптації організму в умовах температурного стресу.

Список використаної літератури

1. Бек Т.А. Размножение бокоплавов родов *Gammarus* и *Marinogammarus* на литорали Белого моря. *Тр. Беломор. биол. ст. МГУ*. 1980. Т. 5. С. 103—114.
2. Гончарова М.Т., Кіпніс Л.С., Коновець І.М., Крот Ю.Г. Оцінка токсичності донних відкладів прісноводних об'єктів за допомогою біотестування. Методичні рекомендації. Київ, 2019. 131 с.
3. Гончарова М.Т., Кіпніс Л.С., Стойка Ю.О., Бабич Г.Б. Цитогенетичні дослідження гамарид літоральної зони Київського водосховища (урочище Толокунь). *Біологічні дослідження-2017*. 2017. С. 112—114.

4. Мордухай-Болтовской Ф.Д. Каспийская фауна в Азово-Черноморском бассейне. Москва : Изд-во АН СССР, 1960. 287 с.
5. Определитель фауны Черного и Азовского морей: в 3 т. Т. 2: Свободноживущие ракообразные. Киев : Наук. думка, 1969. 545 с.
6. Романенко В.Д., Крот Ю.Г., Леконцева Т.І. Особливості функціонування дрейсно-гамаридного угруповання в умовах мікрокосму: Структурно-функціональні характеристики угруповання дрейсен і гамарид. *Наук. зап. Терноп. нац. пед. у-ту. Сер.: Біологія. Спец. вип. Гідроекологія*. 2010. Т. 43, № 2. С. 293—296.
7. Романенко В.Д., Стойка Ю.О., Кіпніс Л.С. Вплив температури та фотоперіода на спонтанний мутагенез клітин риб. *Наук. зап. Терноп. нац. пед. у-ту. Сер.: Біологія*. 2015. Т. 64, № 3—4. С. 579—583.
8. Романенко О.В., Крот Ю.Г., Красюк Ю.М., Коновець І.М. Особливості адаптивних реакцій *Unio tumidus* та *Unio pictorum* (Unionidae) при підвищенні температури води в умовах мікрокосму. *Гідробіол. журн.* 2023. Т. 59. № 1. С. 39—53.
9. Цыцугина В.Г., Поликарпов Г.Г. Идентификация «критических» видов гидробионтов в связи с проблемой оценки экологического риска. *Доп. НАН України*. 2005. № 7. С. 196—200.
10. AnvariFar H., Amirkolaie A.K., Miandare H.K. et al. Apoptosis in fish: environmental factors and programmed cell death. *Cell Tissue Res.* 2017. Vol. 368. P. 425—439. <https://doi.org/10.1007/s00441-016-2548-x>
11. Arkhipchuk V.V., Garanko N.N. A novel nucleolar biomarker in plant and animal cells for assessment of substance cytotoxicity. *Environ. Toxicol.: An Intern. J.* 2002. Vol. 17. N 3. P. 187—194. <https://doi.org/10.1002/tox.10056>
12. Bacela K., Konopacka A. The life history of *Pontogammarus robustoides*, an alien amphipod species in Polish waters. *J. Crustacean Biol.* 2005. Vol. 25, N 2. P. 190—195. <https://doi.org/10.1651/C-2519>
13. Baker E., Dettloff K., Li J. *Pontogammarus robustoides* (G.O. Sars, 1894): U.S. Geological Survey, Nonindigenous Aquatic Species Database, Gainesville, FL, and NOAA Great Lakes Aquatic Nonindigenous Species Information System, Ann Arbor, MI, 2021. <https://nas.er.usgs.gov/queries/greatlakes/FactSheet.aspx?SpeciesID=24&Potential=Y&Type=2>
14. Barabanova L., Galkina S., Mikhailova E. Cytogenetic study on the invasive species *Gmelinoides fasciatus* in the ecosystem of the Gulf of Finland. *J. Marine Biological Association of the United Kingdom*. 2019. Vol. 99, N 3. P. 611—618. DOI:10.1017/S0025315417001357
15. Bellmann K., Charette S. J., Nadeau P. J. et al. The mechanism whereby heat shock induces apoptosis depends on the innate sensitivity of cells to stress. *Cell Stress and Chaperones*. 2010. Vol. 15. P. 101—113. DOI 10.1007/s12192-009-0126-9
16. Benton T.G., Solan M., Travis J.M.J., Sait S.M. Microcosm experiments can inform global ecological problems. *Trends in Ecology & Evolution*. 2007. Vol. 22, N 10. P. 516—521. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.08.003>
17. Boulon S., Westman B. J., Hutte S. et al. The nucleolus under stress. *Molecular cell*. 2010. Vol. 40, N 2. P. 216—227.
18. Brangwynne C.P., Mitchison T.J., Hyman A.A. Active liquid-like behavior of nucleoli determines their size and shape in *Xenopus laevis* oocytes. *Proceed. of the National Academy of Sciences*. 2011. Vol. 108, N 11. P. 4334—4339. <https://doi.org/10.1073/pnas.1017150108>
19. CABI. *Pontogammarus robustoides* / Invasive Species Compendium. Wallingford, UK: CAB International. 2021. www.cabi.org/isc
20. Coleman C.O. Karyological studies in amphipoda (Crustacea). *Ophelia*. 1994. Vol. 39, N 2. P. 93—105. <https://doi.org/10.1080/00785326.1994.10429537>
21. Di Donato G., De Matthaeis E., Ronci L., Setini A. Genotoxicity biomarkers in the amphipod *Gammarus elvirae* exposed in vivo to mercury and lead, and basal levels of DNA

- damage in two cell types. *Chemistry and Ecology*. 2016. Vol. 32, N 9. P. 843—857. DOI:10.1080/02757540.2016.1201078
22. Di Tuccio V., De Luca P., Romano G. Programmed Cell Death in Sea Urchins: A Review. *J. Mar. Sci. Eng.* 2023. Vol. 11. P. 956. <https://doi.org/10.3390/jmse11050956>
23. Dobson M. Identifying Invasive Freshwater Shrimps and Isopods. Freshwater biological association. London, UK : DEFRA, 2012. 30 p. www.secure.fera.defra.gov.uk
24. Dubnyak S.S. Study of water currents in the shallow-water zones of the Dnieper Reservoirs. *Hydrobiol. J.* 1999. Vol. 35, N 2. P. 131—137. DOI:10.1615/HydrobJ.v35.i2.100
25. Florou H., Tsytsugina V., Polikarpov G. G. et al. H. Field observations of the effects of protracted low levels of ionizing radiation on natural aquatic population by using a cytogenetic tool. *J. Environ. Radioactivity*. 2004. Vol. 75, N 3. P. 267—283. <https://doi.org/10.1016/j.jenvrad.2004.01.003>
26. Grabowski M. NOBANIS — Invasive Alien Species Fact Sheet — *Pontogammarus robustoides*. Online Database of the European Network on Invasive Alien Species — NOBANIS. 2011. www.nobanis.org/files/factsheets/Pontogammarus_robustoides.pdf
27. Horton T., Lowr J., De Broyer C. World amphipoda database. 2017. Available from: <https://www.marinespecies.org/amphipoda/aphia.php?p=taxdetails&id=490104>
28. Howell W.M., Black D.A. Controlled silver staining of nucleolus organizer regions with a protective colloidal developer: a 1-step method, *Experientia*. 1980. Vol. 36. P. 1014—1015. <https://doi.org/10.1007/BF01953855>
29. Lacaze E., Devaux A., Jubeaux G. et al. DNA damage in Gammarus fossarum sperm as a biomarker of genotoxic pressure: intrinsic variability and reference level. *Science of the total environment*. 2011. Vol. 409, N 17. P. 3230—3236. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2011.05.012>
30. Libertini A., Rampin M. A molecular cytogenetic study on some Icelandic amphipods (Crustacea) by fluorescence in situ hybridization (FISH). *The Open Zoology J.* 2009. N 2. P. 109—116. DOI: 10.2174/1874336601002009109
31. Libertini A., Trisolini R., Rampin M. Chromosome number, karyotype morphology, heterochromatin distribution and nuclear DNA content of some talitroidean amphipods (Crustacea: Gammaridea). *Europ. J. Entomology*. 2008. Vol. 105, N 1. P. 53—58. DOI: 10.14411/eje.2008.007
32. Marko J.F. The liquid drop nature of nucleoli. *Nucleus*. 2012. Vol. 3, N 2. P. 115—117.
33. Perkins D.M., McKie B.G., Woodward G. Environmental warming and biodiversity-ecosystem functioning in freshwater microcosms: partitioning the effects of species identity, richness and metabolism. *Advances in ecological research*. 2010. Vol. 43. P. 177—209. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-385005-8.00005-8>
34. Pligin Y.V., Matchinskaya S.F., Zhelezny N.I., Linchuk M.I. Long-term distribution of alien species of macroinvertebrates in the ecosystems of the Dnieper reservoirs. *Hydrobiol. J.* 2014. Vol. 50, N 2. P. 3—17. DOI: 10.1615/HydrobJ.v50.i2.10
35. Pligin Yu.V. Long-term changes in the composition and in the quantitative indices of the development of macrozoobenthos of the Kiev reservoir. *Ibid.* 2009. Vol. 45, N 1. P. 16—31. <https://doi.org/10.1615/HydrobJ.v45.i1.20>
36. Romanenko V.D., Krot Yu.G., Lekontseva T.I., Podrugina A.B. Resistance of gammarids *Pontogammarus robustoides* and *Chaetogammarus ischnus* (Crustacea: Amphipoda) to elevation of temperature of the aquatic medium. *Ibid.* 2014. Vol. 50, N 3. P. 55—63. <https://doi.org/10.1615/hydrobj.v50.i3.60>
37. Romanenko V.D., Krot Yu.G., Lekontseva T.I., Podrugina G.B. Peculiarities of adaptation of Gammaridae of the reservoirs' littoral zone to water temperature increase. *Ibid.* 2020. Vol. 56, N 3. P. 3—12. <https://doi.org/10.1615/HydrobJ.v56.i3.10>
38. Romanenko V.D., Krot Yu.G., Lekontseva T.I. et al. Resistance of gammarids *Pontogammarus robustoides* (Sars) (Crustacea: Amphipoda) to winter temperature of the water medium. *Marine Ecol. J.* 2014. Vol. 13, N 2. P. 63—69.

39. Romanenko V., Romanenko O., Krot Y., Podruhina A. Peculiarities of the *Pontogammarus robustoides* (Amphipoda, Gammaridae) adaptive reactions to the water temperature increasing in the model ecosystem — microcosm. *Turkish J. Fisheries and Aquat. Sci.* 2021. Vol. 21. P. 365—374. http://doi.org/10.4194/1303-2712-v21_8_01
40. Ronci L., De Matthaeis E., Chimenti C., Davolos D. Arsenic-contaminated freshwater: Assessing arsenate and arsenite toxicity and low-dose genotoxicity in *Gammarus elvirae* (Crustacea; Amphipoda). *Ecotoxicology*. 2017. Vol. 26, N 5. P. 581—588. DOI:10.1007/s10646-017-1791-6
41. Stewart R.I. A., Dossena M., Bohan D. A. et al. Mesocosm Experiments as a Tool for Ecological Climate-Change Research. *Advances in Ecological Research*. 2013. Vol. 48. P. 71—181. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-417199-2.00002-1>
42. Thiry M., Lamaye F., Lafontaine D. The nucleolus: when two became three. *Nucleus*. 2011. Vol. 2, N 4. P. 289—293.
43. Tsytsugina V. Ecological risk assessment to benthic biocenoses. *Radiobiology and Environmental Security*. 2012. P. 297—308.
44. Woodward G., Perkins D.M., Brown L.E. Climate change and freshwater ecosystems: impacts across multiple levels of organization. *Phil. Trans. R. Soc. B*. 2010. Vol. 365. P. 2093—2106. <http://doi.org/10.1098/rstb.2010.0055>

Надійшла 28.03.2023

M.T. Goncharova, PhD (Biol.), Senior Researcher,
Institute of Hydrobiology of the NAS of Ukraine
Volodymyr Ivasyuk Avenue, 12, Kyiv, 04210, Ukraine
e-mail: mariyagonch83@gmail.com
ORCID 0000-0003-3891-4572

O.V. Romanenko, Dr. Sci. (Biol.), Prof., NAS Full Member, Head of Department,
Bogomolets National Medical University,
Peremogy avenue, 34, Kyiv, 03057, Ukraine
e-mail: alexrom@i.com.ua

L.S. Kipnis, PhD (Biol.), Senior Researcher, Senior Researcher,
Institute of Hydrobiology of the NAS of Ukraine
Volodymyr Ivasyuk Avenue, 12, Kyiv, 04210, Ukraine
e-mail: ecos_inhydro@ukr.net
ORCID 0000-0002-4008-5120

Yu.G. Krot, PhD (Biol.), Senior Researcher, Head of Department,
Institute of Hydrobiology of the NAS of Ukraine
Volodymyr Ivasyuk Avenue, 12, Kyiv, 04210, Ukraine
e-mail: yuriikrot@ukr.net
ORCID 0000-0001-8732-1322

Yu.O. Stoyka, Junior Researcher,
Institute of Hydrobiology of the NAS of Ukraine
Volodymyr Ivasyuk Avenue, 12, Kyiv, 04210, Ukraine
e-mail: julista75@gmail.com
ORCID 0000-0003-0485-7493

CYTOGENETIC EFFECTS OF INCREASED TEMPERATURES ON THE
CRUSTACEANS *PONTOGAMMARUS ROBUSTOIDES* (AMPHIPODA,
GAMMARIDAE) IN MICROCOSM EXPERIMENT

Adaptive responses at the cellular level of *Pontogammarus robustoides*, representatives of family Gammaridae, have been studied in conditions of elevated water temperature to critical values in the model ecosystem — the microcosm. Cytogenetic analysis of their embryonic cells was carried out and nuclear activity of somatic cells was investigated. It showed that the normal development of *P. robustoides* embryo cells was observed at the

temperature range of 25.0 — 27.5 °C. Increasing of temperature to 30.0—30.5 °C caused structural and functional alterations: the chromosomes aberration and micronuclei frequency increased to the levels close to critical due to the long-term effect of these temperatures. The number of embryonic cells with nuclear fragmentation increases, which is evidence of the development of processes aimed at apoptosis. At a temperature of 32 °C, the destruction of cellular structures of embryos is observed. In somatic cells, an increase in the total volume of nucleoli was noted, which is an indicator of increased synthesis of proteins that probably take part in the adaptation process. Lowering the water temperature to the initial level of 25 °C helps to restore the structural and functional parameters of the gamarid genome, however, a high number of cell division disorders is still observed against the background of a significant decrease in the level of micronuclei.

Keywords: *gammarids, Pontogammarus robustoides, temperature, cytogenetic analysis, adaptive responses, microcosm.*

УДК 577.2:575:574.3:594.124

І.Ю. ЧУБИК, аспірантка,
Одеський національний університет імені І.І. Мечникова,
вул. Дворянська, 2, Одеса, 65082, Україна
e-mail: i.chubyk@onu.edu.ua
ORCID 0000-0002-1443-7778

С.В. ЧЕБОТАР, д. б. н., проф., член-кор. НААН України,
Одеський національний університет імені І.І. Мечникова,
вул. Дворянська, 2, Одеса, 65082, Україна
e-mail: s.v.chebotar@onu.edu.ua
ORCID 0000-0002-9130-7272

МІКРОСАТЕЛІТНИЙ АНАЛІЗ ГЕНЕТИЧНОГО РІЗНОМАНІТТЯ МІДІЙ ПІВНІЧНО-ЗАХІДНОГО РЕГІОНУ ЧОРНОГО МОРЯ

За допомогою чотирьох мікросателітних маркерів ДНК (*Mch 5*, *Mch 8*, *MT 203*, *MT 282*) було проаналізовано генетичне різноманіття та структуру популяції для трьох угруповань мідій з північно-західного регіону Чорного моря, в якості зовнішніх груп досліджено мідій з Балтійського та Північного морів. Всього за досліджуваними мікросателітними локусами визначено 59 алелів (діапазон: від 3 до 13) в п'яти угрупованнях мідій ($n = 118$). Спостережувана гетерозиготність (H_o варіює від 0,083 до 0,538) була нижчою, ніж очікувана (H_e варіює від 0,344 до 0,858). Усі угруповання мідій продемонстрували дефіцити гетерозигот, що свідчить про імовірність присутності явища інбридингу. Встановлено слабку (F_{ST} варіює від 0,036 до 0,048) та середню (F_{ST} варіює від 0,054 до 0,127) генетичну диференціацію між досліджуваними угрупованнями мідій. Розраховано генетичні дистанції між угрупованнями мідій з різних локацій, які варіювали від 0,211 до 1,130. Отримані дані підтверджено за допомогою кластерного та координатного аналізів, проведених за використання генетичних дистанцій між локаціями, що встановлені за розподілом частот алелів мікросателітних локусів.

Ключові слова: генетичне різноманіття, структура популяцій, поліморфізм, мікросателітні локуси, мідії.

Родина *Mytilidae* — різноманітна група двостулкових молюсків, широко поширених у морському середовищі. Серед цієї групи молюски р. *Mytilus* є предметом дослідження як космополітичні мешканці високоширотних прибережних морських екосистем у Північній і Південній півкулях [23]. Вони служать чутливими біоіндикаторами забруднення з великою корисністю в екоотоксикології [33]. Це робить їх привабливими мо-

Ц и т у в а н н я: Чубик І.Ю., Чеботар С.В. Мікросателітний аналіз генетичного різноманіття мідій північно-західного регіону Чорного моря. *Гідробіол. журн.* 2023. Т. 59. № 5. С. 59—75.

делями для генетичних, еволюційних та екологічних досліджень. Крім того, мідії є комерційно важливими моллюсками: у 2019 р. світове виробництво моллюсків в аквакультурі досягло 17,6 млн тонн [9]. В Європі широко поширені два комерційні види мідій — *Mytilus edulis* (Linnaeus, 1758) і *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck, 1819), які схрещуються з *Mytilus trossulus* (Gould, 1850), де їхнє географічне поширення збігається [17, 30], утворюючи європейський видовий комплекс *Mytilus* [38].

Відомо [34], що мідії р. *Mytilus* мають $2n = 28$ хромосом і морфологічно консервативні каріотиби. Завдяки науковому та комерційному інтересу до мідій у біології та аквакультурі, на сьогоднішній день для р. *Mytilus* секвеновано чотири геноми та проведено анотацію генів: першим був секвенований геном *M. galloprovincialis* [26], а потім вдосконалений [15], і нещодавно були секвеновані геноми *M. coruscus* (Gould, 1861) [24, 40], *M. edulis* [6] та *M. chilensis* (Hupé, 1854) [11]. Відзначається [15], що для виду *M. galloprovincialis* було виявлено складну пангеномну архітектуру з основним набором із 45 000 генів плюс вражаюче велика кількість незамінних генів (20 000), які залежать від феномену варіацій присутності-відсутності гена (PAV) та можуть бути повністю відсутні в деяких мідій. Отримані результати надають цінну інформацію для подальших еволюційних, популяційно-генетичних та природоохоронних досліджень, а також є важливими для розуміння філогеографії живих ресурсів, забезпечення збереження їхнього біорізноманіття, стійкої експлуатації та відстеження.

На сьогоднішній день для вивчення структури популяції та генетичного різноманіття багатьох видів аквакультури широко використовується молекулярний аналіз [25]. Було показано [32], що мікросателітні (МС) маркери є придатними інструментами для оцінки генетичного різноманіття через їхні генетичні характеристики, включаючи високий рівень поліморфізму, специфічність та кодомінантне успадкування. МС широко використовуються для моніторингу генетичної варіації вирощуваних тварин, визначення батьківства та досліджень структури популяції [12, 14, 41], а також для порівняння генетичного різноманіття між дикими та культивованими популяціями морських видів мідій [16, 18, 22].

За морфологічним [2] та молекулярно-генетичним [4] аналізом чорноморську мідію класифікують як вид *M. galloprovincialis*. Проте інформації про генетичне різноманіття та структуру популяцій мідій у Чорному морі наразі недостатньо. Тому метою нашої роботи було вивчення генетичного різноманіття та популяційної структури угруповань мідії в північно-західному регіоні Чорного моря за допомогою мікросателітного аналізу.

Матеріал і методика досліджень

Генетичну різноманітність досліджували в трьох природних угрупованнях мідій (63 особини) з північно-західного регіону Чорного моря: 26 індивідуальних особин мідій з Одеської затоки (у локації А за географічними координатами N: 46°26'28" / E: 30°46'20"), 19 особин з району Ме-

моріалу 411-ї батареї (локація В — N: 46°22'2" / E: 30°43'45") та 18 особин, виловлених біля о. Зміїний (локація С — N: 45°15'18" / E: 30°12'15"). В якості зовнішніх груп було проаналізовано 37 особин мідій, виловлених в Балтійському морі біля м. Росток (у локації G — N: 54°10'55" / E: 12°5'18") та 18 особин — в Північному морі біля бельгійського узбережжя (у локації Н — N: 51°8'23" / E: 2°39'58")¹. Досліджуваних молюсків з Чорного моря до проведення мікросателітного аналізу зберігали при температурі -20°C, а молюсків з Балтійського та Північного морів — в 96%-му етанолі.

Виділення геномної ДНК з тканин (ктенідій та мантиї) індивідуальних особин мідій проводили за допомогою модифікованого методу з використанням СТАВ-буферу [39] та комерційного набору реагентів SureFood® PREP Basic за запатентованою методикою компанії-виробника (CONGEN Biotechnologie GmbH, Німеччина).

Генотипування досліджуваних особин мідій проводили за допомогою мікросателітного аналізу. Для визначення алельних характеристик за МС-локусами геному мідій було обрано чотири пари праймерів, які наведено в таблиці 1.

ПЛР-аналіз МС-локусів геному мідій проводили на ампліфікаторі Flex Cycler (Analytik Jena, Німеччина). До складу реакційної суміші входили такі компоненти: 2 мкл 10 mM dNTP Mix (Thermo Scientific), 2,5 мкл буферу для ПЛР 10 Ч Dream Taq Green Buffer (Thermo Scientific), по 1 мкл прямого та зворотнього олігонуклеотидних праймерів (Metabion, Німеччина), 0,5 U полімерази Dream Taq DNA Polymerase (Thermo Scientific), 50—100 нг ДНК-матриці та стерильна деіонізована вода (до загального об'єму 25 мкл). Ампліфікацію з праймерами до МС-локусів проводили згідно рекомендацій авторів [13, 27] з внесеними модифікаціями (табл. 2).

Продукти, отримані під час реакції ампліфікації ДНК, фракціонували методом вертикального електрофорезу в 7%-му поліакриламідному гелі (ПААГ) розмірами 200×200×0,75 мм. Електрофорез проходив при напрузі 300 В, протягом 2,0—2,5 год. Візуалізацію продуктів ампліфікації в ПААГ проводили шляхом фарбування гелю нітратом срібла (AgNO₃) відповідно до [29]. Для визначення розмірів продуктів ампліфікації використовували комп'ютерну програму GelAnalyzer 19.1 ([<http://www.gelanalyzer.com>] by Istvan Lazar Jr., PhD and Istvan Lazar Sr., PhD, CSc), в якості маркеру молекулярної маси застосовували *pUC 19/Msp I* (Thermo Scientific).

Статистичну обробку результатів мікросателітного аналізу проводили за допомогою комп'ютерної програми GenAlEx [28]. Для всіх досліджуваних особин мідій ($n = 118$) за кожним МС-локусом було розраховано частоти алелів. Також для кожного досліджуваного локусу було роз-

¹ Автори висловлюють подяку завідувачу Гідробіологічної станції Одеського національного університету імені І.І. Мечникова, к.б.н., доц. Ковтуну О.О., к.б.н., с.н.с. Снігірьову С.М. (Регіональний міжвідомчий центр інтегрованого моніторингу і екологічних досліджень Одеського національного університету імені І.І. Мечникова), с.н.с., д.б.н. Квачу Ю.В. (Інститут морської біології НАН України), д.природ.н. Біку А. (Ростоцький університет, Німеччина) за збір матеріалу для проведення молекулярно-генетичних досліджень.

Таблиця 1

Послідовності праймерів до мікросателітних локусів мідій р. *Mytilus*

Локус	Мотив послідовності, що повтворюється	Послідовність праймерів (5'—3')	Джерело послідовності	Сиквенс МС в GenBank	Літературне джерело
<i>Mch 5</i>	(CTGT) ₆	F: CTG TTG CTC AAT CCT TGC AG R: GCG AAA AAT AGG AAA AGA TAA GCA	<i>M. chilensis</i>	JF894127	[27]
<i>Mch 8</i>	(CA) ₆	F: AAA CCT AAG TGC TGT TCA T R: CAT TTA TTC GTCTGT CAC A		JF894130	
<i>MT 203</i>	(CA) ₈	F: GTT TTC CGA ATG GCG AGA TA R: ACA ACC AGT TCA ATA GCG ACA	<i>M. trossulus</i>	BV725482	[13]
<i>MT 282</i>	(GT) ₉	F: TGC CAC ATT GTT TTC AAG GA R: TTC ACG ACA GCG ACT ATG AAA		BV725484	

Таблиця 2

Умови проведення ПЦР

Назва праймера	Початкова денатурація	Денатурація	Відпалювання	Елонгація	Заклучна елонгація	Кількість циклів
<i>Mch 5</i>	95°C — 5 хв	94°C — 1 хв	55°C — 40 с	72°C — 1 хв	72°C — 10 хв	35
<i>Mch 8</i>	95°C — 5 хв	94°C — 1 хв	51°C — 40 с	72°C — 1 хв	72°C — 10 хв	35
<i>MT 203</i>	95°C — 5 хв	95°C — 30 сек	50°C — 45 с	72°C — 1 хв	72°C — 10 хв	35
<i>MT 282</i>	95°C — 5 хв	95°C — 30 сек	50°C — 45 с	72°C — 1 хв	72°C — 10 хв	35

раховано такі популяційно-генетичні параметри: кількість алелів на локус (N_a), спостережувану (H_o) та очікувану (H_e) гетерозиготність, індекс фіксації (F) згідно з [20]; ефективну кількість алелів (N_e) та інформаційний індекс (індекс різноманіття Шеннона) (I) згідно з [3]. Коефіцієнт генетичної диференціації (F_{ST}) між досліджуваними угрупованнями мідій розраховували за формулою [20]: $F_{ST} = (H_T - H_S) / H_T$, де H_T — реальна очікувана гетерозиготність; H_S — середня гетерозиготність в межах популяції. Індeksi генетичної подібності (I) між угрупованнями мідій та відповідні їм величини генетичних дистанцій (D) розраховували за Неєм [21].

На основі розрахованих частот алелів МС-локусів із застосуванням програми PAST [19] побудували дендрограму подібності досліджуваних угруповань мідій за методом UPGMA (Unweighted Pair-Group Method Using Arithmetic Averages) [31] та графік розподілу цих угруповань в двофакторному просторі методом PCoA (Principal Coordinates Analysis) [42].

Результати досліджень та їх обговорення

Загалом за результатами мікросателітного аналізу з використанням чотирьох МС-локусів (*Mch 5*, *Mch 8*, *MT 203*, *MT 282*) було визначено 59 алелів в п'яти досліджуваних вибірках мідій ($n = 118$). Для локацій А, В і С ($n = 63$) з північно-західного регіону Чорного моря за досліджуваними локусами визначено 38 алелів, для локації G ($n = 37$) з Балтійського моря — 39 алелів, для локації Н ($n = 18$) з Північного моря — 35 алелів. Серед визначених алелів МС-локусів, які відрізнялися за частотами, були присутні як спільні алелі для всіх досліджуваних угруповань мідій, так і алелі, характерні тільки для зразків з окремих угруповань мідій (табл. 3).

За МС-локусом *Mch 5* було визначено 13 алелів, розміри алелів варіювали від 229 п.н. до 287 п.н. Найчастіше зустрічалися алелі з розміром фрагментів ампліфікації 241 п.н. у локаціях А, В, С з частотою 0,646; 243 п.н. у локації Н — 0,429; 245 п.н. у локації G — 0,340. За МС-локусом *Mch 8* — 17 алелів, розміри яких варіювали від 185 п.н. до 245 п.н. Найчастіше зустрічалися алелі — 213 п.н. з різною частотою у локаціях А (0,385), В (0,600), С (0,792), G (0,188); 215 п.н. — у локації G з частотою 0,188; 223 п.н. — у локації Н з частотою 0,286. За МС-локусом *MT 203* — 16 алелів, розміри яких варіювали від 175 п.н. до 243 п.н. Найчастіше зустрічалися алелі — 179 п.н. (0,426) у локації G; 185 п.н. (0,280) у локації А; 187 п.н. (0,375) у локації С; 189 п.н. з різною частотою у локаціях В (0,292) і Н (0,324). За МС-локусом *MT 282* — 13 алелів, розміри яких варіювали від 332 п.н. до 372 п.н. Найчастіше зустрічалися алелі — 332 п.н. у локації А з частотою 0,295; 334 п.н. з різною частотою у локаціях А (0,273), В (0,531), С (0,192), G (0,371); 336 п.н. і 340 п.н. у локації С — 0,192; 344 п.н. у локації Н — 0,294.

Для досліджуваних угруповань молюсків за допомогою ПЛР-аналізу МС-локусів геному мідій було детектовано 11 спільних алелів різних розмірів: 241 п.н. за локусом *Mch 5*; 209 п.н. — *Mch 8*; 179 п.н., 185 п.н., 187 п.н., 189 п.н., 191 п.н. і 215 п.н. — *MT 203*; 334 п.н., 338 п.н. і 344 п.н. — *MT 282*. Для локацій (А, В і С) Чорного моря було виявлено 15 спільних

Таблиця 3

Частоти алелів мікросателітних локусів і розмір вибірки за досліджуваними угрупованнями мідій

Локус	Розмір але- ля в п.н.	Частоти алелів у локації				
		A	B	C	G	H
<i>Mch 5</i>	$N_A = 13$	$n = 24$	$n = 14$	$n = 11$	$n = 25$	$n = 14$
	229	0,000	0,000	0,091	0,060	0,000
	233	0,000	0,143	0,000	0,060	0,000
	237	0,271	0,214	0,136	0,180	0,000
	239	0,021	0,286	0,000	0,000	0,071
	241	0,646	0,357	0,682	0,120	0,143
	243	0,042	0,000	0,091	0,000	0,429
	245	0,000	0,000	0,000	0,340	0,107
	249	0,000	0,000	0,000	0,140	0,071
	253	0,000	0,000	0,000	0,020	0,000
	257	0,021	0,000	0,000	0,000	0,036
	261	0,000	0,000	0,000	0,040	0,000
	265	0,000	0,000	0,000	0,040	0,107
	287	0,000	0,000	0,000	0,000	0,036
<i>Mch 8</i>	$N_A = 17$	$n = 26$	$n = 15$	$n = 12$	$n = 28$	$n = 16$
	185	0,000	0,000	0,000	0,018	0,000
	193	0,000	0,000	0,000	0,000	0,031
	195	0,000	0,000	0,000	0,018	0,000
	197	0,000	0,000	0,000	0,089	0,000
	203	0,000	0,000	0,000	0,161	0,000
	207	0,000	0,033	0,042	0,000	0,000
	209	0,154	0,133	0,167	0,018	0,063
	211	0,000	0,000	0,000	0,018	0,000
	213	0,385	0,600	0,792	0,000	0,188
	215	0,096	0,033	0,000	0,089	0,188
	217	0,269	0,200	0,000	0,036	0,031
	223	0,000	0,000	0,000	0,286	0,156
	225	0,000	0,000	0,000	0,089	0,156
	227	0,000	0,000	0,000	0,089	0,000
	229	0,058	0,000	0,000	0,089	0,031

Продовження табл. 3

Локус	Розмір алеля в п.н.	Частоти алелів у локації				
		A	B	C	G	H
	237	0,000	0,000	0,000	0,000	0,156
	245	0,038	0,000	0,000	0,000	0,000
MT 203	$N_A = 16$	$n = 25$	$n = 12$	$n = 8$	$n = 34$	$n = 17$
	175	0,000	0,000	0,000	0,029	0,000
	179	0,080	0,083	0,063	0,426	0,206
	181	0,080	0,167	0,000	0,059	0,059
	183	0,040	0,000	0,125	0,059	0,000
	185	0,280	0,167	0,125	0,132	0,147
	187	0,160	0,125	0,375	0,088	0,059
	189	0,100	0,292	0,063	0,044	0,324
	191	0,060	0,125	0,188	0,074	0,059
	195	0,080	0,000	0,000	0,059	0,029
	203	0,040	0,000	0,000	0,000	0,000
	211	0,000	0,000	0,000	0,015	0,000
	215	0,020	0,042	0,063	0,015	0,088
	217	0,000	0,000	0,000	0,000	0,029
	229	0,020	0,000	0,000	0,000	0,000
	237	0,020	0,000	0,000	0,000	0,000
	243	0,020	0,000	0,000	0,000	0,000
MT 282	$N_A = 13$	$n = 22$	$n = 16$	$n = 13$	$n = 31$	$n = 17$
	332	0,295	0,125	0,038	0,000	0,059
	334	0,273	0,531	0,192	0,371	0,118
	336	0,091	0,031	0,192	0,194	0,000
	338	0,023	0,156	0,154	0,081	0,176
	340	0,045	0,000	0,192	0,048	0,147
	342	0,068	0,000	0,038	0,097	0,000
	344	0,091	0,063	0,038	0,161	0,294
	348	0,068	0,000	0,154	0,000	0,000
	350	0,023	0,063	0,000	0,000	0,088
	354	0,000	0,031	0,000	0,048	0,029
	364	0,023	0,000	0,000	0,000	0,000

Продовження табл. 3

Локус	Розмір алей в п.н.	Частоти алелів у локації				
		А	В	С	G	Н
	368	0,000	0,000	0,000	0,000	0,059
	372	0,000	0,000	0,000	0,000	0,029

П р и м і т к а. n — розмір вибірки (кількість особин); N_A — кількість алелів; жирним шрифтом в таблиці відмічено частоти алелів, які зустрічаються найчастіше в досліджуваних локаціях (А — Одеська затока (Гідробіологічна станція ОНУ); В — район Меморіалу 411-ї батареї; С — о. Зміїний; G — Балтійське море; Н — Північне море).

алелів за досліджуваними МС-локусами: 237 п.н. і 241 п.н. за локусом *Mch 5*; 209 п.н. і 213 п.н. — *Mch 8*; 179 п.н., 185 п.н., 187 п.н., 189 п.н., 191 п.н. і 215 п.н. — *MT 203*; 332 п.н., 334 п.н., 336 п.н., 338 п.н. і 344 п.н. — *MT 282*. Для локацій (G і Н) Балтійського і Північного морів виявлено 23 спільних алей: 241 п.н., 245 п.н., 249 п.н. і 265 п.н. за локусом *Mch 5*; 209 п.н., 215 п.н., 217 п.н., 223 п.н., 225 п.н. і 229 п.н. — *Mch 8*; 179 п.н., 181 п.н., 185 п.н., 187 п.н., 189 п.н., 191 п.н., 195 п.н. і 215 п.н. — *MT 203*; 334 п.н., 338 п.н., 340 п.н., 344 п.н. і 354 п.н. — *MT 282*. Крім того, в угрупованнях мідій Чорного моря було виявлено 20 алелів, яких не виявлено в угрупованнях Балтійського та Північного морів, а також 20 інших алелів — спільних для трьох морів. За МС-локусом *Mch 5* мідії з локацій А, В і С відрізнялися від мідій з локації G наявністю алелів розміром: 239 п.н., 243 п.н., 257 п.н. та відсутністю алелів — 245 п.н., 249 п.н., 253 п.н., 261 п.н. і 265 п.н.; від локації Н наявністю алелів: 229 п.н., 233 п.н. і 237 п.н. та відсутністю — 245 п.н., 249 п.н., 265 п.н. і 287 п.н. За локусом *Mch 8* локації А, В і С відрізнялися від локацій G і Н наявністю алелів: 207 п.н. і 245 п.н., та алей 213 п.н. характерного для локації Н. За локусом *Mch 8* локації А, В і С відрізнялися від локацій G відсутністю алелів: 185 п.н., 195 п.н., 197 п.н., 203 п.н., 211 п.н., 223 п.н., 225 п.н. і 227 п.н.; від локації Н — 193 п.н., 223 п.н., 225 п.н. і 237 п.н. За локусом *MT 203* локації А, В і С відрізнялися від локацій G і Н наявністю алелів: 203 п.н., 229 п.н., 237 п.н. і 243 п.н., та алей 183 п.н. характерного для локації Н. За локусом *MT 203* локації А, В і С відрізнялися від локацій G і Н відсутністю алелів розміром 211 п.н. і 217 п.н., відповідно. За локусом *MT 282* локації А, В і С відрізнялися від локації G тільки наявністю алелів: 332 п.н., 348 п.н., 350 п.н. і 364 п.н.; від локації Н відрізнялися наявністю алелів: 336 п.н., 342 п.н., 348 п.н. і 364 п.н. та відсутністю — 368 п.н. і 372 п.н.

Отримані нами алейні характеристики за МС-локусами геному досліджуваних особин мідій виходили за межі розмірів алелів, що вказані розробниками праймерів [13, 27]. Такі розбіжності в зазначених межах алелів за мікросателітними локусами (*Mch 5*, *Mch 8*, *MT 203*, *MT 282*) були

продемонстровані при дослідженні популяцій або вибірок різних представників р. *Mytilus* (табл. 4). Відомо [1], що мікросателіти є однаковими у близьких видів, і це дозволяє використовувати однакові праймери для проведення мікросателітного аналізу.

Слід зазначити, що досліджувані угруповання мідій раніше нами були проаналізовані за допомогою молекулярного маркера *Me 15-16* (до неповторювальної області гена адгезивного білка ноги) з метою встановлення видової приналежності. Згідно результатів нашого дослідження [4, 5], всі особини мідій з локацій північно-західного регіону Чорного моря були ідентифіковані як вид *M. galloprovincialis* (171 особина), серед мідій з Балтійського моря були виявлені представники видів *M. trossulus* (одна особина), *M. edulis* (26 особин) та їхні гібриди (11 особин), серед мідій з Північного моря — *M. edulis* (18 особин), *M. galloprovincialis* (одна особина) та їхній гібрид.

Для визначення рівня генетичного різноманіття досліджуваних угруповань мідій, за кількістю ідентифікованих алелів для кожного з МС-локусів і визначених частот алелів було розраховано основні генетичні характеристики (табл. 5).

За даними, наведеними в таблиці 5, найбільшу кількість детектованих алелів та найвище значення ефективної кількості алелів на локус у досліджуваних угрупованнях мідій спостерігали у локації А за МС-локусом *MT 203* (13 алелів, $N_E = 7,062$), локації G за МС-локусом *Mch 8* (12 алелів, $N_E = 6,672$). Найменшу кількість детектованих алелів та найменше значення ефективної кількості алелів на локус спостерігали у локації С за МС-локусом *Mch 8* (3 алеля, $N_E = 1,524$). Найбільш різноманітними угрупованнями мідій за інформаційним індексом є локації А за МС-локусом *MT 203* ($I = 2,225$) та G за МС-локусом *Mch 8* ($I = 2,137$). Найменших значень цей індекс сягає у локації С за МС-локусом *Mch 8* ($I = 0,616$). Спостережувальна гетерозиготність варіювала в діапазоні від 0,083 (локація С, *Mch 8*) до 0,538 (локація С, *MT 282*). Отримані значення очікуваної гетерозиготності були значно вищими спостережуваної гетерозиготності і варіювали в діапазоні від 0,344 (локація С, *Mch 8*) до 0,858 (локація А, *MT 203*). Індекс фіксації варіював від 0,088 (локація G, *MT 282*) до 0,818 (локація С, *Mch 5*) і характеризувався позитивними значеннями, що свідчить про дефіцит гетерозиготних генотипів в досліджуваних угрупованнях мідій. Можемо припустити, що виявлений дефіцит гетерозигот виник внаслідок схрещування близькоспоріднених організмів між собою — інбридинг.

Хартль Д.Л. і Кларк А.Г. [20] описують, що багато популяцій підрозділяються на групи всередині більших груп, свого роду структуру, яка називається ієрархічною структурою популяції. У великих популяціях географічний поділ популяції дозволяє виділяти субструктури, а види, які поширені на великій географічній території, поділяти на субпопуляції. Генетичні наслідки субструктури популяції є наслідком того, що частоти алелів можуть відрізнятися від однієї субпопуляції до іншої.

Таблиця 4

Алельна характеристика досліджуваних мікросателітних локусів,
розроблених для р. *Mytilus*

Локус	Вид	Регіони вилову мідій	Розмір алелів в п.п.	<i>n</i>	<i>N_A</i>	<i>H_O</i>	Літературне джерело
<i>Mch 5</i>	Mch	Регіон Чилое (Кайкаен, Чилі)	213—221	24	4	0,261	[27]
	Me	Орхус, Ронде, Данія	221—229	12	3	0,250	
	Mt	Екере, Фінляндія	—	12	—	—	
	Mg	Віго, Іспанія	205—227	12	8	0,545	
<i>Mch 8</i>	Mch	Регіон Лос-Лагос	215—353	20—53	9	—	[8]
	Mch	Регіон Чилое (Кайкаен, Чилі)	193—207	24	9	0,750	[27]
	Me	Орхус, Ронде, Данія	193—211	12	5	0,250	
	Mt	Екере, Фінляндія	184—202	12	3	0,083	
<i>MT 203</i>	Mg	Віго, Іспанія	191—203	12	6	0,500	
	Mch	Регіон Лос-Лагос	181—211	20—53	8	—	[8]
	Mt	Балтійське море, архіпелаг Борн-хольм (Б) і Троза (Т)	161—197	50	Б:8	0,38	[13]
					Т:13	0,46	
<i>MT 282</i>	Me	Північне море	174—206	16	8	0,56	
	Mg	Нова Зеландія	117—245	16-30	—	0,21—0,60	[37]
	Mt	Балтійське море, архіпелаг Борн-хольм (Б) і Троза (Т)	336—354	50	Б:7	0,25	[13]
					Т:6	0,18	
	Me	Північне море	336—354	16	9	0,50	
	Mg	Нова Зеландія	324—388	16-30	—	0,40—0,93	[37]

Примітка. *n* — розмір вибірки (кількість особин); *N_A* — кількість алелів; *H_O* — спостережувана гетерозиготність. Скорочене позначення виду: *M. galloprovincialis* — Mg; *M. trossulus* — Mt; *M. edulis* — Me; *M. chilensis* — Mch.

За допомогою генетичного коефіцієнту інбридингу субпопуляції відносно цілої популяції (*F_{ST}*), який використовується для вимірювання ге-

нетичної диференціації гена між популяціями щодо частот алеля, було виявлено генетичну мінливість між угрупованнями мідій з трьох локацій Чорного моря та між угрупованнями з різних морів: Чорного (локації А, В і С), Балтійського (локація G) і Північного (локація Н) (табл. 6).

За отриманими даними коефіцієнта F_{ST} , між угрупованням мідій з локацій Чорного моря було встановлено слабку (В і А, $F_{ST} = 0,036$; С і А, $F_{ST} = 0,048$) та середню (С і В, $F_{ST} = 0,061$) попарну генетичну диференціацію. Між угрупованнями мідій Чорного, Балтійського та Північного морів

Таблиця 5

Генетична характеристика угруповань мідій з різних локацій північно-західного регіону Чорного моря (А, В, С), Балтійського (G) і Північного (Н) морів за мікросателітними локусами

Назва локації	Локус	n	N_A	Діапазон розмірів алелів в п.н.	N_E	I	H_O	H_E	F
А	<i>Mch 5</i>	24	5	237—257	2,028	0,930	0,208	0,507	0,589
	<i>Mch 8</i>	26	6	203—245	3,874	1,524	0,423	0,742	0,430
	<i>MT 203</i>	25	13	179—243	7,062	2,225	0,360	0,858	0,581
	<i>MT 282</i>	22	10	332—364	5,232	1,915	0,500	0,809	0,382
В	<i>Mch 5</i>	14	4	233—241	3,630	1,334	0,143	0,724	0,803
	<i>Mch 8</i>	15	5	207—217	2,381	1,124	0,200	0,580	0,655
	<i>MT 203</i>	12	7	179—215	5,538	1,816	0,167	0,819	0,797
	<i>MT 282</i>	16	7	332—354	3,012	1,449	0,375	0,668	0,439
С	<i>Mch 5</i>	11	4	229—243	2,000	0,969	0,091	0,500	0,818
	<i>Mch 8</i>	12	3	207—213	1,524	0,616	0,083	0,344	0,758
	<i>MT 203</i>	8	7	179—215	4,571	1,721	0,500	0,781	0,360
	<i>MT 282</i>	13	8	332—348	6,145	1,903	0,538	0,837	0,357
G	<i>Mch 5</i>	25	9	229—265	5,187	1,879	0,200	0,807	0,752
	<i>Mch 8</i>	28	12	185—229	6,672	2,137	0,536	0,850	0,370
	<i>MT 203</i>	34	11	175—215	4,421	1,903	0,176	0,774	0,772
ht	<i>MT 282</i>	31	7	334—354	4,512	1,702	0,710	0,778	0,088
Н	<i>Mch 5</i>	14	8	239—287	4,170	1,735	0,357	0,760	0,530
	<i>Mch 8</i>	16	9	193—237	6,649	1,996	0,375	0,850	0,559
	<i>MT 203</i>	17	9	179—217	5,303	1,894	0,353	0,811	0,565
	<i>MT 282</i>	17	9	332—372	5,898	1,955	0,294	0,830	0,646

П р и м і т к а. n — розмір вибірки (кількість особин); N_A — кількість алелів; N_E — кількість ефективних алелів; I — інформаційний індекс; H_O — спостережувана гетерозиготність; H_E — очікувана гетерозиготність; F — індекс фіксації.

встановлено середню генетичну диференціацію, яка варіювала від 0,054 до 0,127.

За матеріалами розрахунків генетичних дистанцій за Неєм, отримані значення варіювали від 0,211 до 1,130 (табл. 7). Найбільш генетично віддаленими ($D = 1,130$) та найменш подібними ($I = 0,323$) одна від одної виявилися локації С і G. Це свідчить, що локації С і G представлені різними видами мідій і узгоджується з попередніми даними щодо видової приналежності [4]. Найменш генетично віддаленими і в той час найбільш подібними були угруповання мідій з локації північно-західного регіону Чорного моря: А і В ($D = 0,216$; $I = 0,806$), А і С ($D = 0,211$; $I = 0,809$), В і С ($D = 0,282$; $I = 0,754$).

Також потрібно зазначити, що виявлені в нашому дослідженні за допомогою мікросателітного аналізу гетерозиготні дефіцити та низькі рівні генетичної диференціації раніше були описані в літературі для популяцій різних видів мідій: *Perna canaliculus* (Gmelin, 1791) з Нової Зеландії [35]; *M. edulis* (диких і вирощених на фермах) з Нью-Гемпшира, США [7], *M. galloprovincialis* вздовж східного узбережжя Адріатичного моря [18].

Узагальнювальну оцінку генетичної диференціації досліджуваних угруповань мідій з різних локацій за даними мікросателітного аналізу отримано шляхом проведення кластерного і координатного аналізу на основі генетичних відстаней між угрупованнями мідій з різних локацій за розподілом частот алелів МС-локусів (рис. 1, 2).

Таблиця 6

Попарна генетична диференціація серед п'яти досліджуваних угруповань мідій з різних локацій, оцінених за мікросателітними локусами

Локації	А	В	С	G	Н
А	0,000				
В	0,039	0,000			
С	0,048	0,061	0,000		
G	0,081	0,085	0,127	0,000	
Н	0,077	0,075	0,109	0,054	0,000

Таблиця 7

Генетичні дистанції (верхня діагональ) та генетична подібність (нижня діагональ) між угрупованнями мідій за результатами мікросателітного аналізу

Локації	А	В	С	G	Н
А	0,000	0,216	0,211	0,833	0,756
В	0,806	0,000	0,282	0,819	0,660
С	0,809	0,754	0,000	1,130	0,811
G	0,435	0,441	0,323	0,000	0,655
Н	0,470	0,517	0,445	0,520	0,000

За результатами кластерного аналізу досліджуваних угруповань мідій утворили два кластери: до першого кластеру увійшли угруповання мідій з регіону Чорного моря (локації А, В, С), до другого кластеру — локації G і Н. Отриманий розподіл локацій на дендрограмі свідчить про більшу генетичну подібність угруповань мідій Чорного моря і про їх меншу подібність з мідіями, вивченими в Балтійському і Північному морях.

Аналіз головних координат показав, що угруповання мідій з локації А і В знаходяться на мінімальній відстані одна від одної та на середній відстані від локації С. Локації G і Н (зовнішні групи) були максимально віддалені від угруповань мідій з локацій Чорного моря. Розміщення локацій на дендрограмі (метод UPGMA) було подібне до їхнього розміщення на графіку (метод РСоА). Отримані результати узгоджуються з даними літератури щодо еколого-географічного поширення видів мідій р. *Mytilus* [10, 36].

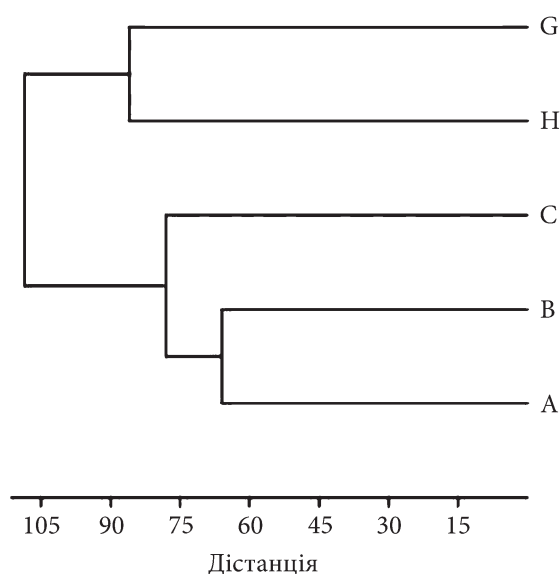


Рис. 1. Дендрограма генетичної подібності між угрупованнями мідій з п'яти локацій, побудована на основі генетичних відстаней між ними за розподілом частот алелів МС-локусів (*Mch 5*, *Mch 8*, *MT 203*, *MT 282*) з використанням методу UPGMA. Тут і на рис. 2 — досліджувані локації: А — Одеська затока (Гідробіологічна станція ОНУ); В — район Меморіалу 411-ї батареї; С — о. Зміїний; G — Балтійське море; Н — Північне море

Висновки

Таким чином, за допомогою мікросателітного аналізу було досліджено генетичне різноманіття та популяційну структуру угруповань мідій з локацій (А, В і С) північно-західного регіону Чорного моря, а також з локацій (G і Н) з Балтійського та Північного морів. За чотирма поліморфними МС-локусами (*Mch 5*, *Mch 8*, *MT 203*, *MT 282*) було ідентифіковано 59 алелів для п'яти досліджуваних угруповань мідій. Найбільшою кількістю детектованих алелів та найбільш різноманітним угрупованням моллюсків за індексом різноманіття Шеннона характеризується локація А (13 алелів, $I = 2,225$) за локусом *MT 203*, найменшою кількістю алелів та різноманіттям — локація С (3 алеля, $I = 0,616$) за локусом *Mch 8*.

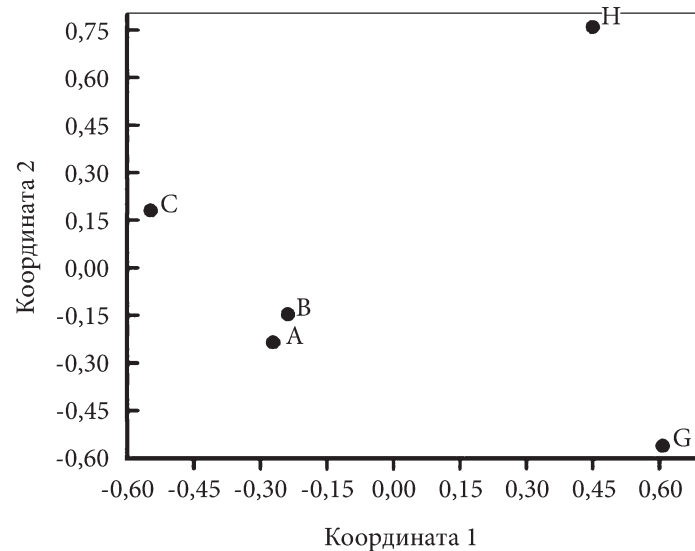


Рис. 2. Графік розподілу угруповань мідій з п'яти досліджуваних локацій на основі генетичних відстаней між ними за розподілом частот алелів МС-локусів (*Mch 5*, *Mch 8*, *MT 203*, *MT 282*) за допомогою методу РСоА

Дані спостережуваної та очікуваної гетерозиготності, а також індекси фіксації свідчили про дефіцит гетерозигот у досліджуваних угрупованнях мідій. За коефіцієнтом F_{ST} між угрупованнями мідій з Чорного моря встановлено слабку та середню генетичну диференціацію, а між угрупованнями мідій з Чорного і Балтійського та Північного морів — середню генетичну диференціацію.

Застосовані МС-маркери в п'яти досліджених вибірках мідій з різних локацій виявили 20 однакових алелів. Одночасно в чорноморських угрупованнях мідій зустрічались 20 алелів, які не спостерігались у досліджених угрупованнях мідій з Балтійського і Північного морів. Менші генетичні дистанції, тобто більша генетична подібність встановлена між угрупованнями мідій з Чорного моря. Однак, отримані результати генетичної диференціації виявилися достатніми для виділення внутрішньовидових генетичних груп в досліджуваних локаціях північно-західного регіону Чорного моря.

Показано, що за частотами алелів мікросателітних локусів досліджені угруповання Балтійського та Північного морів відрізняються від угруповань мідій з Чорного моря. За результатами кластерного і координатного аналізів, які проведено з урахуванням частот алелів мікросателітних локусів, наглядно доведено більшу спорідненість угруповань мідій Чорного моря, угруповання мідії з Балтійського та Північного морів більшою мірою дистанційовані від чорноморських мідій. Надалі перспективним є

дослідження більшої кількості угруповань мідій з різних локацій Чорного моря з використанням додаткових мікросателітних маркерів.

Список використаної літератури

1. Трофименко О.Л., Гиль М.І., Сметана О.Ю. Генетика популяцій: підручник / за ред. професора М.І. Гиль. Миколаїв (МНАУ) : Гельветика, 2018. 254 с.
2. Шурова Н.М. Структурно-функціональна організація популяцій мідій *Mytilus galloprovincialis* Чорного моря : монографія. Київ : Наук. думка, 2013. 208 с.
3. Brown A.H.D., Weir B.S. Measuring genetic variability in plant populations / *Isozymes in Plant Genetics and Breeding*, Part A. Ed. by Tanksley S.D., Orton T.J. 1983. P. 219—239.
4. Chubyk I., Chebotar G., Bick A., Chebotar S. Species affiliation of the North-Western region of the Black Sea mussels based on the results of molecular-genetic analysis. *Hydrobiol. J.* 2022. Vol. 58, N 3. P. 68—75.
5. Chubyk I., Kvach Y., Chebotar S. Genetic composition of *Mytilus* species in mussel settlements from the North Sea. IV. International Agricultural, Biological & Life Science Conf. (Edirne, Turkey, 29—31 August 2022). Edirne. 2022. P. 115—116.
6. Corrochano-Fraile A., Davie A., Carboni S., Bekaert M. Evidence of multiple genome duplication events in *Mytilus* evolution. *BMC Genomics*. 2022. Vol. 23, N 1. P. 1—13.
7. Daniels E.Q., Litvaitis M.K. Does peripheral dislodgement contribute to heterozygote deficiencies in blue mussels? *Invertebr. Biol.* 2017. Vol. 136, N 3. P. 301—308.
8. Despio P.F.M. Evaluación genética del chorito *Mytilus chilensis* (Hupé, 1854), en base a su distribución batimétrica en los bancos naturales del estuario Reloncaví, región de Los Lagos. PhD thesis, Instituto de Acuicultura, Puerto Montt Chile. 2016. 69 p.
9. Food and Agricultural Organization (FAO) FAO Yearbook of Fishery and Aquaculture Statistics 2019. Aquaculture Production. Rome : FAO, 2021. 110 p.
10. Gaitán-Espitia J.D., Quintero-Galvis J.F., Mesas A., D'Elia G. Mitogenomics of Southern hemisphere blue mussels (Bivalvia: Pteriomorpha): Insights into the evolutionary characteristics of the *Mytilus edulis* complex. *Sci. Res.* 2016. Vol. 6. P. 1—10.
11. Gallardo-Escárate C., Valenzuela-Muñoz V., Nuñez-Acuña G. et al. Chromosome-Level Genome Assembly of the Blue Mussel *Mytilus chilensis* Reveals Molecular Signatures Facing the Marine Environment. *Genes*. 2023. Vol. 14, N 4. P. 1—27.
12. Gao X.G., Li H.J., Li Y.F. et al. Sixteen polymorphic simple sequence repeat markers from expressed sequence tags of the Chinese Mitten Crab *Eriocheir sinensis*. *Int. J. Mol. Sci.* 2010. Vol. 11, N 8. P. 3035—3038.
13. Gardeström J., Pereyra R.T., André C. Characterization of six microsatellite loci in the Baltic blue mussel *Mytilus trossulus* and cross-species amplification in North Sea *Mytilus edulis*. *Conserv. Genet.* 2008. Vol. 9. P. 1003—1005.
14. Geist J., Kuehn R. Genetic diversity and differentiation of central European freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera* L.) populations: implications for conservation and management. *Mol. Ecol.* 2005. Vol. 14, N 2. P. 425—439.
15. Gerdol M., Moreira R., Cruz F. et al. Massive gene presence-absence variation shapes an open pan-genome in the Mediterranean mussel. *Genome Biol.* 2020. Vol. 21. P. 1—21.
16. Giantsis I., Mucci N., Randi E., Abatzopoulos T., Apostolidis A. Microsatellite variation of mussels (*Mytilus galloprovincialis*) in central and eastern Mediterranean: Genetic panmixia in the Aegean and the Ionian Seas. *J. Mar. Biolog. Assoc. U.K.* 2014. Vol. 94, N 4. P. 797—809.
17. Gosling E.M. Systematics and geographic distribution of *Mytilus*. *Dev. Aquac. Fish. Sci.* 1992. Vol. 25. P. 1—20.
18. Hamilton J.S., Piria M., Gavrilović A. et al. Limited population genetic variation but pronounced seascape genetic structuring in populations of the Mediterranean mussel (*Mytilus galloprovincialis*) from the eastern Adriatic Sea. *Ecol. Evol.* 2023. Vol. 13, N 1. P. 1—17.

19. Hammer O., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeont. Electr.* 2001. Vol. 4. P. 1—9.
20. Hartl D.L., Clark A.G. Principles of Population Genetics. 3rd Ed. Sunderland, MA: Sinauer Associates Inc., 1997. 519 p.
21. Hedrick P.W. Genetics of Populations. 2nd Ed. Boston: Jones and Bartlett, 2000. 553 p.
22. Larraín M.A., Díaz N.F., Lamas C. et al. Heterologous microsatellite-based genetic diversity in blue mussel (*Mytilus chilensis*) and differentiation among localities in southern Chile. *LAJAR*. 2015. Vol. 43, N 5. P. 998—1010.
23. Larraín M.A., González P., Pérez C., Araneda C. Comparison between single and multi-locus approaches for specimen identification in *Mytilus* mussels. *Sci. Rep.* 2019. Vol. 9, N 1. P. 1—13.
24. Li R., Zhang W., Lu J. et al. The whole-genome sequencing and hybrid assembly of *Mytilus coruscus*. *Front. Genet.* 2020. Vol. 11. P. 1—6.
25. Liu Z.J., Cordes J.F. DNA marker technologies and their applications in aquaculture genetics. *Aquaculture*. 2004. Vol. 238. P. 1—37.
26. Murgarella M., Puiu D., Novoa B. et al. A first insight into the genome of the filter-feeder mussel *Mytilus galloprovincialis*. *PLoS ONE*. 2016. Vol. 11, N 3. P. 1—22.
27. Ouagajjou Y., Presa P., Astorga M., Perez M. Microsatellites of *Mytilus chilensis*: a genomic print of its taxonomic status within *Mytilus* sp. *J. Shellfish Res.* 2011. Vol. 30. P. 325—330.
28. Peakall R., Smouse P.E. GenAlEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research — an update *Bioinformatics*. 2012. Vol. 28. P. 2537—2539.
29. Promega Technical Manual. Gene Print. STR Systems. Printed in USA. Revised. 1999. 52 p.
30. Riginos C., Cunningham C.W. Local adaptation and species segregation in two mussel (*Mytilus edulis*×*Mytilus trossulus*) hybrid zones. *Mol. Ecol.* 2004. Vol. 14. P. 381—400.
31. Sneath P.H.A., Sokal R.R. Numerical Taxonomy: The Principles and Practice of Numerical Classification. San Francisco : Freeman, 1973. 573 p.
32. Sun X.W., Zhang X.F., Zhao Y.Y. et al. Development and application of microsatellite markers in aquatic species. *JFSC*. 2008. Vol. 15, N 4. P. 689—703. (in Chinese).
33. Sureda A., Box A., Tejad S. et al. Biochemical responses of *Mytilus galloprovincialis* as biomarkers of acute environmental pollution caused by the Don Pedro oil spill (Eivissa Island, Spain). *Aquat. Toxicol.* 2011. Vol. 101, N 3—4. P. 540—549.
34. Thiriot-Quiévreux C. Advances in cytogenetics of aquatic organisms / *Genetics and Evolution of Aquatic Organisms*. Ed. by Beaumont A.R. London : Chapman and Hall, 1994. P. 369—388.
35. Wei K.-J., Wood A.R., Gardner J.P.A. Population genetic variation in the New Zealand greenshell mussel: Locus-dependent conflicting signals of weak structure and high gene flow balanced against pronounced structure and high self-recruitment. *Mar. Biol.* 2013. Vol. 160. P. 931—949.
36. Wenne R., Zbawicka M., Bach L. et al. Trans-Atlantic Distribution and Introgression as Inferred from Single Nucleotide Polymorphism: Mussels *Mytilus* and Environmental Factors. *Genes (Basel)*. 2020. Vol. 11, N 5. P. 1—31.
37. Westfall K.M. Molecular ecology and systematics of blue mussels (genus *Mytilus*) (Mytilidae; Bivalvia; Mollusca) in the Southern hemisphere. PhD thesis, Victoria University of Wellington, New Zealand, 2011. 275 p.
38. Wilson J., Matejusova I., McIntosh R.E. et al. New diagnostic SNP molecular markers for the *Mytilus* species complex. *PLoS ONE*. 2018. Vol. 13. P. 1—13.
39. Winnepenninckx B., Backeljau T., De Wachter R. Extraction of high molecular weight DNA from molluscs. *Trends. Genet.* 1993. Vol. 9, N 12. P. 407.

40. Yang J.-L., Feng D.-D., Liu J. et al. Chromosome-level genome assembly of the hard-shelled mussel *Mytilus coruscus*, a widely distributed species from the temperate areas of East Asia. *GigaScience*. 2021. Vol. 10, N 4. P. 1—13.
41. Zhan A.B., Hu J.J., Hu X.L. et al. Fine-scale population genetic structure of Zhikong scallop (*Chlamys farreri*): do local marine currents drive geographical differentiation? *Mar. Biotech.* 2009. Vol. 11, N 2. P. 223—235.
42. Zuur A.F., Ieno E.N., Smith G.M. *Analysing Ecological Data*. New York: Springer, 2007. 672 p.

Надійшла 4.05.2023

I.Yu. Chubyk, PhD student,
Odesa I.I. Mechnikov National University,
Dvoryanskaya str., 2, Odesa, 65082, Ukraine
e-mail: i.chubyk@onu.edu.ua
ORCID 0000-0002-1443-7778

S.V. Chebotar, Dr. Sci. (Biol.), Prof., Corresponding member of the NAAS of Ukraine,
Odesa I.I. Mechnikov National University,
Dvoryanskaya str., 2, Odesa, 65082, Ukraine
e-mail: s.v.chebotar@onu.edu.ua
ORCID 0000-0002-9130-7272

MICROSATELLITE ANALYSIS OF THE GENETIC DIVERSITY OF MUSSELS FROM THE NORTH-WESTERN REGION OF THE BLACK SEA

Using four microsatellite DNA markers (*Mch 5*, *Mch 8*, *MT 203*, *MT 282*), the genetic diversity and population structure of three groups of mussels from the North-Western region of the Black Sea were analyzed, and mussels from the Baltic and North Seas were studied as outgroups. A total of 59 alleles (range: 3 to 13) were determined by the studied microsatellite loci in five groups of mussels ($n = 118$). The observed heterozygosity (H_o ranges from 0.083 to 0.538) was lower than expected (H_e ranges from 0.344 to 0.858). All mussel groups showed heterozygous deficits, which suggests the possibility of inbreeding. Weak (F_{ST} ranges from 0.036 to 0.048) and medium (F_{ST} ranges from 0.054 to 0.127) genetic differentiation between the studied groups of mussels was established. Genetic distances between groups of mussels from different locations were calculated, which ranged from 0.211 to 1.130. The obtained data were confirmed by cluster and coordinate analyzes carried out using genetic distances between locations, which were established by the distribution of allele frequencies of microsatellite loci.

Keywords: genetic diversity, population structure, polymorphism, microsatellite loci, mussels.

УДК 574.4:504.054

О.О. ПАСІЧНА, к. б. н., ст. наук. співроб.,
Інститут гідробіології НАН України,
просп. Володимира Івасюка, 12, Київ, 04210, Україна,
e-mail: ecorasichna@gmail.com

Л.О. ГОРБАТЮК, к. т. н., ст. наук. співроб.,
Інститут гідробіології НАН України,
просп. Володимира Івасюка, 12, Київ, 04210, Україна,
e-mail: ludmila.horbatyuk@gmail.com

М.О. ПЛАТОНОВ, к. б. н., наук. співроб.,
Інститут гідробіології НАН України,
просп. Володимира Івасюка, 12, Київ, 04210, Україна,
e-mail: n.platonov73@gmail.com

С.П. БУРМІСТРЕНКО, пров. інженер,
Інститут гідробіології НАН України,
просп. Володимира Івасюка, 12, Київ, 04210, Україна,
e-mail: ecotoxhydrobiol@gmail.com

І.М. НЕЗБРИЦЬКА, к. б. н., ст. наук. співроб.,
Інститут гідробіології НАН України,
просп. Володимира Івасюка, 12, Київ, 04210, Україна,
e-mail: inna_imn@ukr.net

О.О. ГОДЛЕВСЬКА, к. фіз.-мат. н., доцент,
Національний університет біоресурсів і природокористування України,
вул. Героїв Оборони, 15, Київ, 03041, Україна
e-mail: godlevok@gmail.com

Т.В. ВІТОВЕЦЬКА, к. х. н., доцент,
Київський національний університет будівництва і архітектури,
просп. Повітрофлотський, 31, Київ, 03680, Україна
e-mail: vitovetskaya@ukr.net

ЗАБРУДНЮВАЛЬНІ РЕЧОВИНИ ТА ЇХ ПОТЕНЦІЙНА ТОКСИЧНІСТЬ У ВОДОЙМАХ ДЕНДРОПАРКУ «ОЛЕКСАНДРІЯ» (УКРАЇНА)

Досліджено рівні забруднення важкими металами, нафтопродуктами та аніонними синтетичними поверхнево-активними речовинами (СПАР) водойм дендропарку «Олександрія» (м. Біла Церква, Україна) у серпні 2022 р., а також проведено оцінку потенційної токсичності цих речовин для гідробіонтів. Доведено, що виявлені концентрації низки важких металів (Cu, Zn, Mn, Fe, Pb) у водоймах Західної бал-

Ц и т у в а н н я: Пасічна О.О., Горбатюк Л.О., Платонов М.О., Бурмістренко С.П., Незбрицька І.М., Годлевська О.О., Вітовецька Т.В. Забруднювальні речовини та їх потенційна токсичність у водоймах дендропарку «Олександрія» (Україна). *Гідробіол. журн.* 2023. Т. 59. № 5. С. 76—92.

ки дендропарку «Олександрія» можуть негативно впливати на життєдіяльність гідробіонтів (водних рослин, риб тощо). Максимальну концентрацію нафтопродуктів було виявлено у воді ставка Холодний (Східна балка дендропарку), що може спричинити розвиток токсичних ефектів у гідробіонтів. У воді ставків також присутні аніонні СПАР, ймовірно, внаслідок потрапляння комунально-побутових стоків, що також призводить до погіршення еколого-токсикологічного стану досліджуваних водойм.

Ключові слова: важкі метали, нафтопродукти, аніонні поверхнево-активні речовини, гідробіонти, токсичність, ставки, дендропарк «Олександрія».

Забруднення навколишнього середовища є однією з головних проблем сьогодення. Це обумовлено швидким розвитком промисловості, підвищеним попитом на енергію та недбалим використанням природних ресурсів протягом останніх десятиліть [20].

Важкі метали потрапляють у навколишнє середовище з різних природних і антропогенних джерел. Природними джерелами важких металів є переважно виверження вулканів і вивітрювання металовмісних порід. Антропогенне надходження металів відбувається внаслідок сільськогосподарської та промислової діяльності людини, спалювання палива та бензину, роботи сміттєспалювальних заводів тощо і залишається однією з головних загроз для природних екосистем, в тому числі і водних [20, 40]. Забруднення важкими металами водного середовища є серйозною проблемою у випадку, якщо їхні концентрації перевищують такі, що вважаються безпечними для живих організмів [28]. Токсичність важких металів пов'язана з такими їхніми властивостями як стійкість (нездатність до біологічного розкладу), здатність до біоаккумуляції та біоконцентрування [20, 30, 40].

Концентрації важких металів, які зустрічаються в поверхневих водах, часто перевищують рівні, встановлені Європейським Союзом як стандарти якості природних вод [19, 31]. Потрапляння металів у водне середовище викликає зміни його фізико-хімічних властивостей, що може негативно впливати на водні організми, особливо риби, які є дуже чутливими до таких змін [28]. Важкі метали у розчинній формі здатні потрапляти в організм гідробіонтів. Біо накопичення токсичних важких металів у різних тканинах завдає шкоди живим організмам, спричиняючи порушення перебігу фізіологічних процесів, а також призводить до передачі металів по харчовим ланцюгам. Встановлено, що деякі з важких металів є високоеканцерогенними, мутагенними та тератогенними [18]. Біодоступність і накопичення важких металів гідробіонтами залежить від багатьох чинників, таких як концентрація, тривалість їх впливу, взаємодія з іншими металами, фізико-хімічні параметри навколишнього середовища, біологічні характеристики живих організмів [18, 28].

Серед широкого спектру забруднювальних речовин, що потрапляють у водні об'єкти внаслідок діяльності людини, окрім важких металів, слід відзначити нафтопродукти та СПАР.

Продукти переробки нафти належать до найбільш небезпечних токсикантів, вплив яких призводить до порушення природної екологічної

рівноваги у водоймах та створює загрозу для безпечного існування гідробіонтів [15]. Основними джерелами їх надходження у внутрішні водойми є стічні води промислових і комунальних підприємств та поверхневий стік з площі водозбору під час дощів і паводків.

Впливаючи на усі ланки трофічного ланцюга, нафтопродукти передусім є токсичними для водних фотосинтезуючих організмів, які становлять продукційну та енергетичну основу гідробіоценозів, а також несуть небезпеку для риб та інших гідробіонтів [14].

Окрім безпосереднього токсичного впливу на гідрофіти, сира нафта та продукти її переробки здатні викликати різні сублетальні ефекти, діючи на ферментні системи, фотосинтез, дихання, синтез білків і нуклеїнових кислот тощо [26, 36]. Тривають дослідження можливих механізмів токсичності компонентів нафти на вищі водні рослини та водорості. Як один із вірогідних шляхів, зокрема, розглядають поетапний розвиток реакцій окиснювального стресу в організмах-мішенях за впливу нафтопродуктів [45].

Фітотоксичні концентрації значно варіюють в залежності як від хімічного складу сирової нафти і нафтопродуктів, так і від виду водоростей та стадії їхнього розвитку. Проте, обґрунтовані узагальнення щодо величини фітотоксичних концентрацій складно зробити через нерівномірний характер напрацьованої бази даних і широкий спектр зареєстрованих токсичних ефектів. На підставі багаторічних досліджень виявлено, що для більшості протестованих видів водоростей нафту (нафтопродукти) можна вважати високотоксичними, якщо їх LC_{50} становило 0,1—1,0 мг/дм³, помірно токсичними — LC_{50} в межах 1—10 мг/дм³, практично нетоксичними, якщо LC_{50} перевищувало 100 мг/дм³ [26]. Припускають, що більша токсичність притаманна нафтопродуктам з високим вмістом ароматичних та асфальтенових сполук [41].

Аніонні СПАР — необхідний компонент у складі більшості детергентів та миючих засобів. Незважаючи на високу ефективність видалення при очищенні стоків, певна частка цих речовин завжди буде надходити у водні екосистеми внаслідок великих обсягів їх споживання. Достатня кількість достовірних даних свідчить про токсичний вплив СПАР на гідробіонтів усіх трофічних рівнів [10, 25, 37], а викликані при цьому токсичні ефекти є складними і видоспецифічними [24].

З року в рік внаслідок зростання антропогенного тиску збільшується надходження токсичних речовин і у внутрішні водойми України. З 2022 р. до негативних чинників, що впливають на їх еколого-токсикологічний стан, додалися руйнівні наслідки військових дій, що за своїми масштабами мають ознаки екоциду [1]. Це стосується як водойм урбанізованих територій, так і водних об'єктів природно-заповідного фонду, до яких належить, зокрема, дендрологічний парк «Олександрія» (м. Біла Церква).

Слід зазначити, що водойми дендропарку «Олександрія» впродовж тривалого часу ґрунтовно досліджувалися на предмет їхнього забруднен-

ня неорганічними сполуками азоту і фосфору, хлоридами та органічними речовинами, що відображено у відповідних публікаціях [3, 22, 23, 38, 39].

Проте, стан забруднення ставків парку «Олександрія» специфічними токсичними речовинами, такими як важкі метали, нафтопродукти, поверхнево-активні речовини, до цього часу вивчений недостатньо. Найбільш результативні і систематизовані дослідження в цьому напрямку відбувалися протягом 1990—1993 рр. та у 2001 р. Безперечно, що встановлення рівнів забруднення ставків парку токсичними речовинами різної хімічної природи є актуальним завданням гідроекологічних досліджень і на сучасному етапі.

Отже, метою нашої роботи було визначення концентрації важких металів, нафтопродуктів і аніонних СПАР у водоймах дендропарку «Олександрія» та оцінка потенційного впливу цих речовин на життєдіяльність гідробіонтів та функціонування гідроекосистем в цілому.

Матеріал і методика досліджень

Об'єктами дослідження були 11 ставків, які розташовані на території дендропарку «Олександрія» (м. Біла Церква, Київська область). Вони живляться за рахунок підземних джерел та формують три каскади, які розташовані відповідно у Східній, Середній і Західній балках (рис. 1). Усі ставки парку доволі схожі за морфометричними характеристиками, але суттєво відрізняються за вмістом біогенних елементів, хлоридів та органічних речовин [3, 23].

Відбір проб води для визначення вмісту важких металів, нафтопродуктів і аніонних СПАР проводили у серпні 2022 р. за відповідними методиками [2, 5, 6]. Проби відбирали в літоралі ставків з поверхневого (0,2—0,3 м) шару води.

Для визначення розчинної форми металів ($Zn_{розч}$, $Mn_{розч}$, $Pb_{розч}$, $Ni_{розч}$, $Cu_{розч}$, $Fe_{розч}$) відібрану воду фільтрували через нітроцелюлозні мембранні фільтри «Fioroni» (КНР) з діаметром пор 0,45 мкм, потім підкисляли концентрованою азотною кислотою (з розрахунку 12 см³ кислоти на 1 дм³ води) [2]. Визначення концентрації розчинної форми металів у воді проводилось методом оптичної емісійної спектроскопії з індуктивно-зв'язаною плазмою на оптичному емісійному спектрометрі iCAP 6300 Duo (Thermo-Fisher Corporation, США) [11, 29].

При відборі проб для визначення вмісту нафтопродуктів не допускали потрапляння їхньої поверхневої плівки. Потім проводили фільтрування відібраної води через фільтрувальний папір для видалення механічних домішок. Масову концентрацію розчиненої у воді фракції нафтопродуктів визначали флуориметричним методом на аналізаторі рідини «Флюорат-02-3М». Метод заснований на екстракції нафтопродуктів з води гексаном з подальшим вимірюванням інтенсивності флуоресценції отриманого гексанового екстракту [6].

Визначення аніонних СПАР у воді проводили колориметричним методом з використанням приладу КФК-3. Основою методу є реакція СПАР

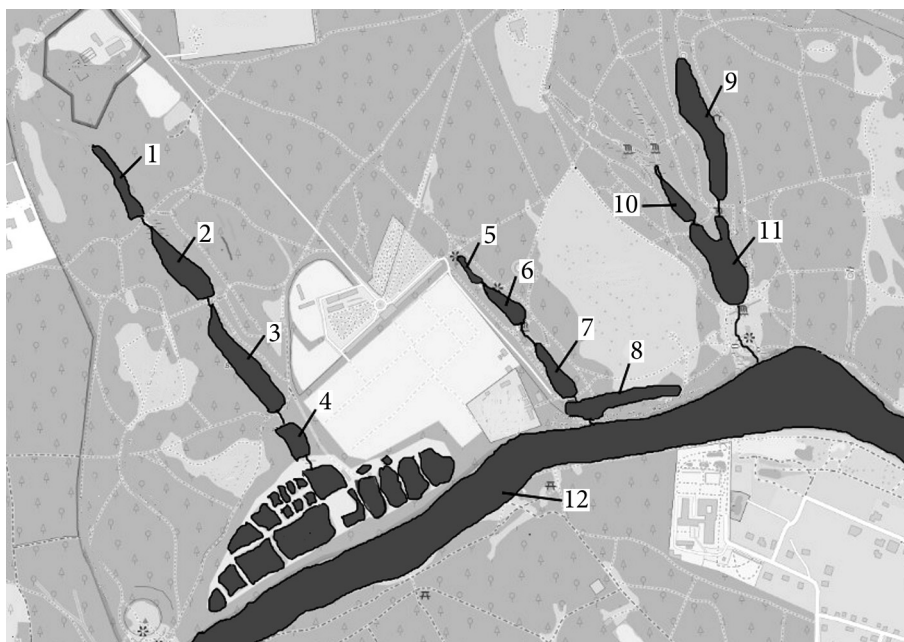


Рис. 1. Ставки дендропарку «Олександрія» (49°48'35"N, 30°03'43"E). Західна балка: 1 — Потерчата, 2 — Русалка, 3 — Водяник, 4 — Скельний; Середня балка: 5 — Акваріум Золотої Рибки, 6 — Лебединий, 7 — Поповича, 8 — Срібний Серпанок; Східна балка: 9 — Дзеркальний, 10 — Холодний, 11 — Лазневий; 12 — річка Рось

з катіонним барвником (метиленовий блакитний) з утворенням забарвленої комплексної сполуки, яку екстрагують із води хлороформом [5].

Оцінку якості води здійснювали згідно відповідної методики [7], а визначені концентрації хімічних речовин порівнювали з величинами, затвердженими у документах ЄС [19, 31] для різних класів внутрішніх поверхневих вод.

Статистичну обробку одержаних даних (розрахунок середнього значення та стандартного відхилення ($M \pm m$) із 3—4 визначень ($n = 3—4$)) проводили за допомогою програми MS Excel 2016. При описі результатів досліджень використовували середні значення, результати статистичної обробки відображені на рисунках.

Результати досліджень та їх обговорення

Важкі метали. Встановлено, що важкі метали (Mn, Fe, Zn, Cu, Ni, Pb) у воді досліджуваних ставків дендропарку «Олександрія» за зменшенням середньої концентрації їх розчинної форми можна розташувати у ряду: Mn, Fe > Zn > Cu > Pb, Ni. Більшість цих металів (Mn, Fe, Zn, Cu, Ni) у мікрограмових концентраціях необхідні для функціонування ферментних систем та життєдіяльності рослинних і тваринних організмів [12]. Однак, зростання концентрації цих металів у навколишньому середо-

вищі та надлишкове накопичення у живих організмах може призводити до токсичних ефектів, пригнічення перебігу метаболічних процесів і навіть загибелі. Pb не має встановленої біологічної ролі для живих організмів і навіть у невисоких концентраціях виявляє токсичність [13].

В результаті проведених досліджень у воді водойм дендропарку «Олександрія» м. Білої Церкви було виявлено $\text{Cu}_{\text{розч}}$ у концентрації 14—67 мкг/дм³ (рис. 2). При цьому найбільшою концентрація $\text{Cu}_{\text{розч}}$ була у водоймах Західної Балки (Потерчата, Скельний, Русалка, Водяник), яка досягала 41—67 мкг/дм³. Такі концентрації $\text{Cu}_{\text{розч}}$ у воді природних водойм були значно вищими за концентрації купруму, визначені стандартами якості води для водойм I—II класу як сприятливі для функціонування водних екосистем згідно рекомендацій ЄС (<20 мкг/дм³ $\text{Cu}_{\text{розч}}$) [31]. Згідно [7] за концентрацією $\text{Cu}_{\text{розч}}$ вода досліджуваних водойм Західної Балки належить до категорії «брудні». Серед інших водойм дендропарку «Олександрія» найбільшими концентраціями $\text{Cu}_{\text{розч}}$ характеризувалися ставки Дзеркальний (31 мкг/дм³), Холодний і Лебединий (34 мкг/дм³). В інших водоймах парку концентрація $\text{Cu}_{\text{розч}}$ знаходилась в межах 14—24 мкг/дм³ (рис. 2).

Існують відомості, що купрум токсично впливає на прісноводні риби у концентрації від 10 до 20 мкг/дм³ [20, 43]. Токсичність купруму для водних організмів залежить від багатьох чинників, зокрема, твердості води, рН, вмісту аніонів і розчиненого органічного вуглецю [20]. Зокрема, встановлено, що при зростанні твердості води токсичність Cu зменшується. Так, для форелі райдужної (*Oncorhynchus mykiss* Walbaum) масою 1—2 г токсичність Cu в м'якій воді (при 20 мг/дм³ CaCO_3) була приблизно в 20 разів більшою, ніж у твердій воді (при 120 мг/дм³ CaCO_3) [43]. Вивчення токсичності міді для молоді коропа звичайного (*Cyprinus carpio* L.) в експериментальних умовах показало, що LC_{50} (96 год) становить $0,77 \pm 0,03$ мкМ Cu [18].

Також результати експериментальних досліджень засвідчили, що $\text{Cu}_{\text{розч}}$ у концентрації 10—20 мкг/дм³ призводить до зменшення інтенсивності фотосинтезу та вмісту фотосинтетичних пігментів у вищих водних рослин та водоростей [32, 33, 34].

У воді ставків дендропарку «Олександрія» концентрація $\text{Zn}_{\text{розч}}$ знаходилась в межах 22—96 мкг/дм³ (див. рис. 2). При цьому найвищу концентрацію $\text{Zn}_{\text{розч}}$ виявлено у водоймах Західної Балки (66—96 мкг/дм³), що у більшості випадків перевищує рекомендовані ЄС концентрації металу для водойм I—II класу якості вод (≤ 70 мкг/дм³ $\text{Zn}_{\text{розч}}$) [31]. Згідно [7] вода досліджуваних водойм Західної балки дендропарку «Олександрія» за концентрацією $\text{Zn}_{\text{розч}}$ належить до категорії «помірно забруднені».

Щодо токсичності цинку для гідробіонтів, то в експериментальних дослідженнях було виявлено, що показник LC_{50} (96 год) для молоді коропа звичайного становить $29,89 \pm 9,03$ мкМ, а токсичність металу для деяких фізіолого-біохімічних процесів у риб виявлялась вже при набагато менших концентраціях металу у водному середовищі [18]. Встановлено безпечні концентрації Zn^{2+} у воді для різних видів риб: для *Aristichthys*

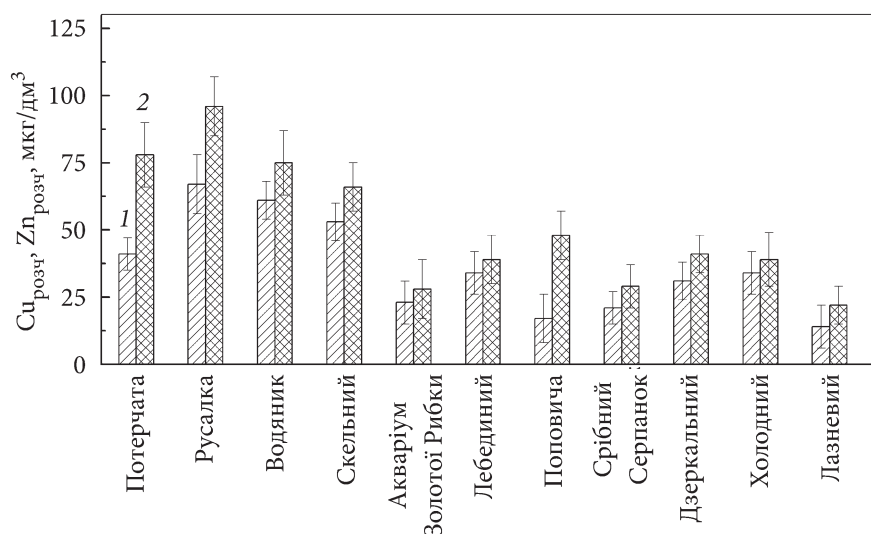


Рис. 2. Концентрація розчинної форми купруму (1) та цинку (2) у воді ставків дендропарку «Олександрія» ($M \pm m$; $n = 3-4$)

nobilis Richardson — 8 мкг/дм³, *Ctenopharyngodon illellus* C. et V. — 46 мкг/дм³, *Megalobrama aimbly-cephala* Yih — 10 мкг/дм³, *Hypophthalmichthys molitrix* C. et V. — 12 мкг/дм³, малька *H. molitrix* — 90 мкг/дм³ [44]. Перевищення же таких концентрацій цинку у водному середовищі несприятливо відображається на розвитку ікри та темпах росту мальків цих видів риб. Таким чином, доведено, що токсичність цинку є видоспецифічною і залежить від стадії розвитку риб, а також від таких чинників, як температура, твердість води та концентрація розчиненого кисню. При концентраціях цинку у воді, що виявляють гостру токсичність, руйнується тканина зябер риб, що призводить до їх швидкої загибелі. Хронічний стрес у риб виникає при значно менших концентраціях цинку у водному середовищі, які за тривалої дії також можуть призводити до їхньої загибелі [20].

У воді інших водойм дендропарку «Олександрія» концентрація Zn_{розч} знаходилась в межах 22—48 мкг/дм³ (див. рис. 2).

У воді досліджуваних ставків також виявлено Pb_{розч} у концентрації 1—7 мкг/дм³ (рис. 3). Тобто згідно стандартів якості поверхневих вод [31], у більшості водойм дендропарку спостерігається перевищення рекомендованої концентрації Pb_{розч} для водойм I—II класу якості вод (2,5 мкг/дм³). Однак, встановлено, що Pb²⁺ має значну здатність до комплексоутворення і випадання в осад, яка зростає при підвищенні рН водного середовища в результаті життєдіяльності рослинних організмів [27]. Це пов'язано з утворенням нерозчинних або малорозчинних сполук металу майже з усіма наявними у воді аніонами, зокрема SO₄²⁻, Cl⁻, CO₃²⁻.

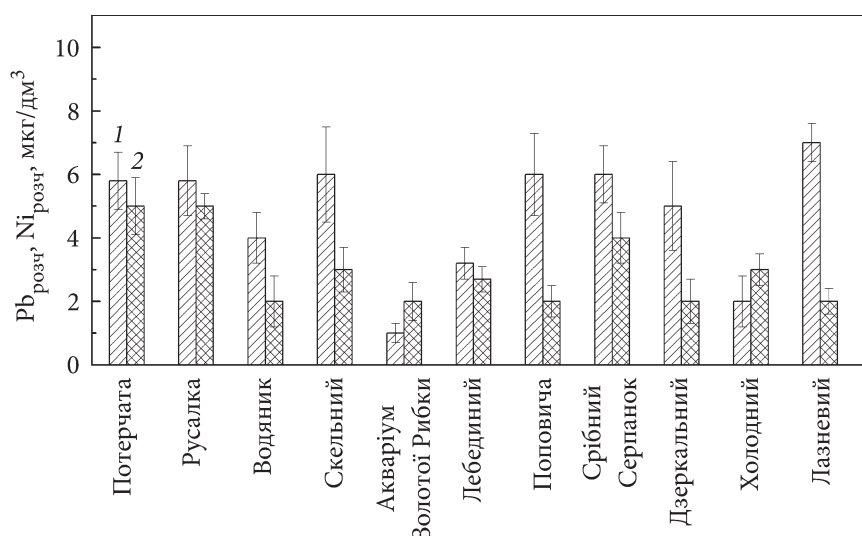


Рис. 3. Концентрація розчинної форми плумбуму (1) та нікелю (2) у воді ставків дендропарку «Олександрія» ($M \pm m$; $n = 3-4$)

У зв'язку з цим зменшується біодоступність та токсичність плумбуму для гідробіонтів [33].

Щодо нікелю, то в усіх досліджуваних ставках дендропарку «Олександрія» його концентрації знаходились в межах 2—5 мкг/дм³ (див. рис. 3) і не перевищували рекомендовані рівні для водойм I—II класу якості вод [31]. Воду досліджуваних водойм за вмістом нікелю можна віднести до категорії «досить чисті» згідно [7].

Виявлено, що максимальним вмістом $Mn_{розч}$ у воді характеризувалися ставки Потерчата і Русалка (Західна балка), відповідно 391 та 221 мкг/дм³ (рис. 4), що у 3,9 і 2,2 рази вище, ніж допустима концентрація для водойм I та II класу якості вод (≤ 100 мкг/дм³ $Mn_{розч}$) [31]. Згідно [7] вода цих ставків Західної Балки за концентрацією $Mn_{розч}$ належить до категорії «помірно забруднені». Меншу концентрацію мангану (47—119 мкг/дм³) виявлено у водоймах Середньої та Східної балки, а також у двох інших ставках Західної балки (Водяник і Скельний) (рис. 4).

Результати експериментальних досліджень показали, що манган у концентраціях 100—200 мкг/дм³ може виявляти токсичний вплив на газообмінні процеси та вміст фотосинтетичних пігментів у вищих водних рослин та деяких нитчастих водоростей [32, 35]. Також на протестованих видах гідробіонтів (*Amerianna cumingi* H. Adams, *Moinodaphnia macleayi* King та *Hydra viridissima* Pallas) встановлено, що концентрації хронічного токсичного та гострого летального впливу (LC_{50}) коливалися від 140 до 80 000 мкг/дм³ [21]. Виявлено, що вплив 0,1 мМ $Mn_{розч}$ на *Carassius auratus* L. протягом 96 год викликає найбільш виражені зміни в печінці риб і

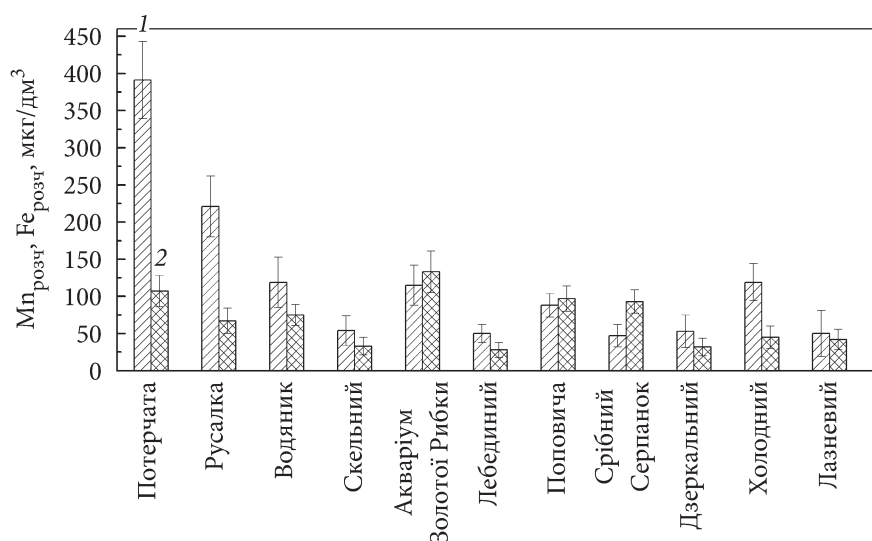


Рис. 4. Концентрація розчинної форми мангану (1) та феруму (2) у воді ставків дендропарку «Олександрія» ($M \pm m$; $n = 3-4$)

спричиняє генералізований окиснювальний стрес у їхньому організмі [42].

В ставках дендропарку «Олександрія» концентрація $Fe_{розч}$ знаходилась в межах 28—133 мкг/дм³ (див. рис. 4). Слід зазначити, що нормативи якості поверхневих вод розраховані головним чином на вміст загального феруму [7, 31], однак, було встановлено, що показник LC_{50} (96 год) для форелі струмкової *Salmo trutta* L. становив 50 мкг $Fe_{розч}$. (при додаванні у воду сульфату заліза (III), який використовується для обробки водойм з метою пригнічення росту водоростей). При цьому спостерігалось порушення дихання риб через накопичення феруму зябрами, що призводило до їхнього заупорювання і пошкодження; водночас накопичення феруму в плазмі риб не було зафіксовано [17].

Таким чином, згідно результатів проведених досліджень щодо рівнів забруднення водойм дендропарку «Олександрія» важкими металами у водоймах Західної балки концентрації розчинних форм купруму, цинку, мангану та плумбуму перевищують рекомендовані для водойм I та II класу якості вод [31]. Слід відзначити, що забруднення водойм Західної балки такими металами як Cu і Zn зросло у декілька разів порівняно з 1995—2001 рр. [8]. Отже, одержані результати досліджень та літературні відомості [3, 8] щодо накопичення забруднювальних речовин у воді та донних відкладах водойм Західної балки дендропарку свідчать про хронічно несприятливі умови для функціонування їхніх екосистем.

Акумуляція значної кількості важких металів первинними ланками харчових ланцюгів водних екосистем (гідрофітами) спричиняє токсичні ефекти, призводячи до зменшення інтенсивності фотосинтезу, вмісту фо-

тосинтетичних пігментів та пригнічення низки інших фізіолого-біохімічних процесів, що в кінцевому результаті може призвести до загибелі рослинних організмів, внаслідок чого метали знову перейдуть у водне середовище і призведуть до його вторинного забруднення [34].

Потрапляючи до організму різних видів риб, важкі метали можуть викликати гематологічні та біохімічні зміни, включаючи клітинні та ядерні аномалії. За гострого та хронічного впливу важких металів зафіксовано різні типи патологій основних органів риб (зябра, печінка, нирки, кишківник та ін.). В результаті таких досліджень у риб виявили також експресію різних генів, які беруть участь в захисті від окиснювального стресу та детоксикації важких металів [28], оскільки основним молекулярним механізмом токсичності металів для гідробіонтів є розвиток окиснювального стресу. Він послаблює імунну систему, викликає пошкодження у тканинах і органах, порушення росту, зниження репродуктивної здатності. При використанні риби як харчового продукту акумульовані в її тканинах важкі метали переходять в організм людини і викликають токсичні ефекти та призводять до різного роду захворювань [20].

Нафтопродукти. Визначення концентрацій розчиненої фракції нафтопродуктів у воді ставків дендропарку «Олександрія» показало, що їх величини відрізнялися для різних водойм залежно від їхньої локації (рис. 5).

За даними попередніх досліджень відомо, що внаслідок хронічного техногенного навантаження в ставках урочища «Потерчата» вміст нафтопродуктів протягом десятирічного періоду становив 0,5—5,6 мг/дм³ залежно від відстані до джерела забруднення, а у поверхневих водах урочища «Китайський місток» коливався в межах 0,2—0,8 мг/дм³ [4].

Ці результати добре узгоджуються з даними інших дослідників [8], згідно яких концентрація нафтопродуктів у 1995—1999 рр. варіювала у ставку Потерчата від 0,12 до 4,94 мг/дм³, ставку Русалка — від 0,07 до 4,40 мг/дм³, ставку Водяник — від 0,04 до 3,68 мг/дм³, що у десятки разів перевищувало значення, регламентовані ЄС як достатньо нешкідливі для функціонування водних екосистем (0,05—0,1 мг/дм³) [31]. У відповідності до екологічної класифікації якості поверхневих вод [7] за вмістом нафтопродуктів вода зазначених ставків у той період визначалася як «дуже брудна».

Отримані нами дані свідчать про те, що у 2022 р. концентрація нафтопродуктів у воді ставків Західної і Середньої балки мала значно нижчі значення і варіювала в межах 0,025—0,035 та 0,022—0,031 мг/дм³ відповідно. Згідно екологічної класифікації якості поверхневих вод [7] за вмістом нафтопродуктів водойми на теперішній час можна віднести до категорії «досить чисті». Є підстави вважати, що внаслідок процесів самоочищення водних екосистем дендропарку відбувається накопичення нафтопродуктів у мулах, ймовірно їх окиснення з утворенням легкомігруючих металоорганічних сполук, а також міграція з одночасним пониженням концентрації токсикантів в основному потоці [4].

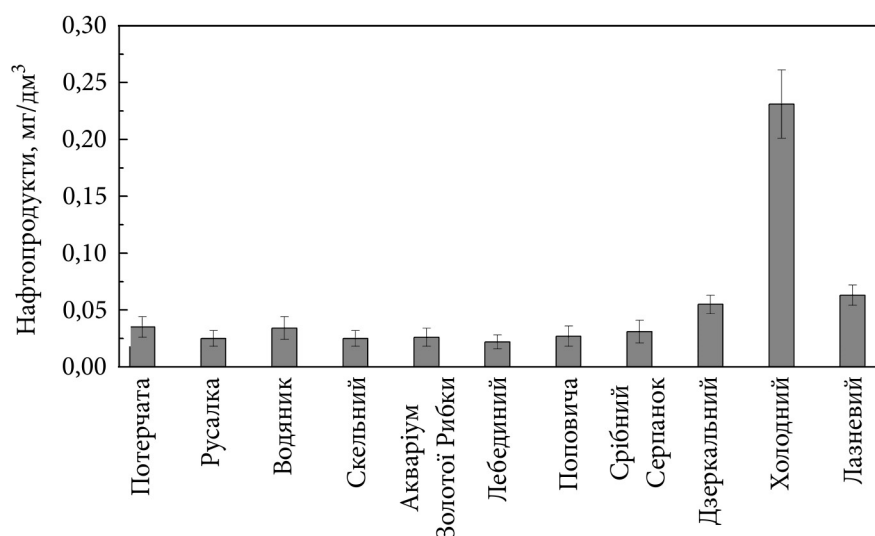


Рис. 5. Концентрація нафтопродуктів у воді ставків дендропарку «Олександрія» ($M \pm m$; $n = 3-4$)

На тлі вищезазначеного привертає увагу аномально висока концентрація нафтопродуктів ($0,231 \text{ мг/дм}^3$) у воді ставка Холодний (Східна балка), що значно перевищує концентрації нафтопродуктів, визначені нормативними документами ЄС для водойм I та II класу якості вод як сприятливі для функціонування водних екосистем ($0,05$ і $0,1 \text{ мг/дм}^3$ відповідно) [31]. Згідно методики [7] за вмістом нафтопродуктів воду ставка Холодний можна віднести до категорії «брудні».

Варто зазначити, що в інших водоймах Східної балки концентрація нафтопродуктів була значно нижчою — $0,063 \text{ мг/дм}^3$ та $0,055 \text{ мг/дм}^3$ відповідно у ставках Лазневий і Дзеркальний. Однак, і тут вона перевищувала значення, регламентовані ЄС для водойм I класу якості вод [31]. За екологічною класифікацією [7] воду зазначених водойм можна вважати «слабко забрудненою».

Відомо, що ставки дендропарку живляться за рахунок підземних джерел. В результаті латеральної міграції розчинених нафтопродуктів відбувається розширення площі, охопленої забрудненням. Джерелом забруднення геологічного середовища парку нафтопродуктами, звідки відбувається їхня міграція у підземні і поверхневі води, є бази зберігання паливно-мастильних матеріалів, цехи з ремонту літаків, ремонту і випробування авіадвигунів колишніх військових частин [4].

Ймовірно, що висока концентрація нафтопродуктів у воді ставків Східної балки парку є наслідком тривалої міграції нафтових вуглеводнів з потоком ґрунтових вод у поверхневі води ставків, що можуть бути розташовані досить віддалено від джерела забруднення. Висловлено припущення, що міграція забруднювальних речовин з місця живлення ґрунто-

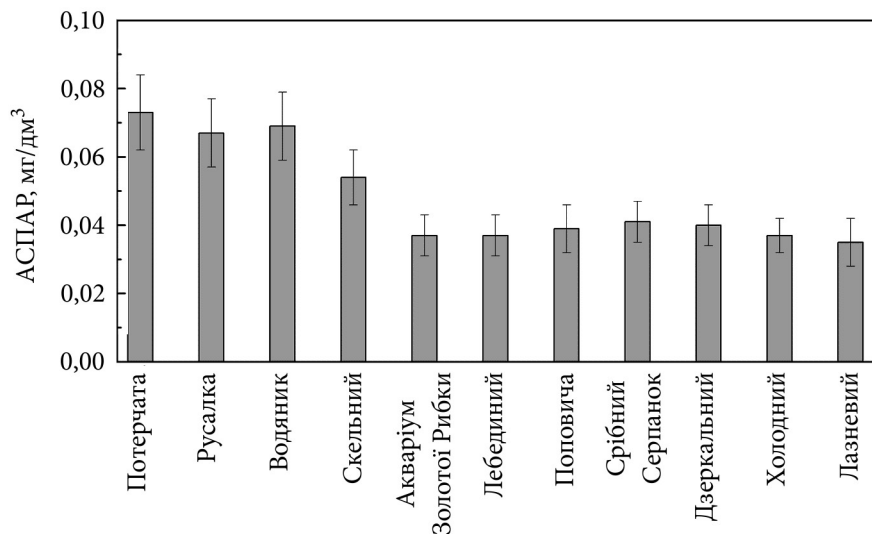


Рис. 6. Концентрація аніонних синтетичних поверхнево-активних речовин (АСПАР) у воді ставків дендропарку «Олександрія» ($M \pm m$; $n = 3-4$)

вих вод до місця їх дренажування у водойми відбувається в зонах підвищеної провідності, утворених прошарками флювіогляціального піску [16].

Аніонні синтетичні поверхнево-активні речовини. Визначення концентрації аніонних СПАР у водоймах Середньої і Східної балки показало, що її величина знаходилася в межах 0,037—0,041 та 0,035—0,040 мг/дм³ відповідно (рис. 6). Згідно з екологічною класифікацією якості поверхневих вод [7] воду зазначених ставків можна віднести до категорії «слабко забруднені».

Вміст аніонних СПАР досягав найвищих значень (0,054—0,073 мг/дм³) у воді ставків Західної балки парку, яка за цим показником відповідала категорії «помірно забруднені» [7]. Це свідчить про потрапляння комунально-побутових стоків у водойми природно-заповідного фонду, що в перспективі може погіршити їхній еколого-токсикологічний стан. Зокрема, є відомості, що навіть низькі концентрації ПАР призводили до ультраструктурних перебудов ядер клітин планктонних водоростей *Chlamydomonas reinhardtii* Dang., глибина яких посилювалася із підвищенням концентрації ПАР, причому часто ці перебудови були несумісні з нормальним функціонуванням ядер [9].

Дослідження впливу детергенту на мікрроводорості *Chroomonas salina* (Wils.) Butch. (Cryptophyta) показало, що більш низькі концентрації СПАР (0,05, 0,1 і 1,0 мг/дм³) мають евтрофуючий ефект і можуть викликати значне зростання чисельності водоростей, тому становлять екологічну небезпеку. За концентрації 10,0 мг/дм³ відзначено інгібування росту клітин, блокування синтезу хлорофілу *a* та загибель більшої частини клітинної популяції [10].

Отже, надходження важких металів, нафтопродуктів та аніонних СПАР у природні водойми як у низьких, так і у високих концентраціях, може спричиняти вплив на гідробіоти, призводити до змін у функціонуванні водних екосистем та до порушення їхньої екологічної рівноваги. Для попередження акумуляції та токсичного впливу цих речовин на життєдіяльність різних видів гідробіотів, передачі їх по харчовим ланцюгам, в т.ч. і до людини, необхідно вчасно виявляти і ліквідовувати джерела їхнього надходження у природні водойми.

Висновки

В результаті проведених досліджень виявлено підвищений рівень забруднення ставків Західної Балки дендропарку «Олександрія» такими важкими металами як Cu, Zn, Mn, Pb, концентрації яких у воді перевищують регламентовані ЄС для водойм I та II класу якості вод (сприятливі для функціонування водних екосистем) [31], а згідно методики [7] вода досліджуваних водойм Західної балки належить до категорій «помірно забруднені» (за Zn і Mn) і «забруднені» (за Cu). Порівняння нинішніх рівнів забруднення цих водойм важкими металами з даними попередніх років свідчить про їхнє хронічне забруднення, яке очевидно, посилилось, внаслідок військових дій російської федерації на території України.

Аналіз стандартів якості поверхневих вод та результатів досліджень щодо наслідків впливу важких металів на різні види гідробіотів дає можливість зробити висновок, що виявлені концентрації Cu, Zn, Mn, Fe, Pb у воді водойм Західної балки дендропарку «Олександрія» можуть чинити негативний вплив на життєдіяльність гідробіотів (водних рослин, риб тощо) і погіршувати стан водної екосистеми в цілому. Особливо небезпечними є здатність важких металів до акумуляції в гідробіотах, зокрема, у водних рослинах та рибах, та неможливість їхньої біодеградації у живих організмах, що зумовлює їх міграцію від первинних ланок трофічних ланцюгів (водорості, вищі водні рослини) до наступних, включаючи і людину.

Встановлено, що серед досліджуваних водойм дендропарку «Олександрія» найвищим вмістом нафтопродуктів характеризувалися ставки Східної балки. Виявлені концентрації нафтопродуктів можуть бути токсичними для гідробіотів та спричиняти негативний вплив на водну екосистему в цілому. Одержані дані та аналіз літературних відомостей щодо вмісту нафтопродуктів у досліджуваних водоймах свідчить про їхнє хронічне забруднення.

У воді ставків Західної балки парку також виявлено підвищені концентрації аніонних СПАР, що є свідченням потрапляння комунально-побутових стоків у водойми дендропарку «Олександрія».

Таким чином, виникає необхідність розробки і впровадження заходів з метою попередження надходження важких металів, нафтопродуктів і СПАР у водні екосистеми природно-заповідного фонду та мінімізації їхнього токсичного впливу на гідробіоти. Вони можуть включати в себе регулярні спостереження за концентрацією цих речовин у воді та їхнім

вмістом у донних відкладах, а також визначення рівнів їх накопичення у гідробіонтах різних трофічних рівнів. Слід також вчасно виявляти і ліквідовувати антропогенні джерела надходження забруднювальних речовин у природні водойми. Необхідно проводити інформування громадськості про шкідливий вплив токсикантів різної хімічної природи (важких металів, нафтопродуктів, СПАР) на навколишнє середовище з метою мінімізації їхнього потрапляння у водойми з побутовими відходами. Також важливим є сприяння науковим дослідженням, які здатні розкрити механізми токсичного впливу цих речовин на живі організми, шляхи їх передачі по трофічним ланцюгам та оцінити наслідки впливу на навколишнє середовище в цілому і водні екосистеми зокрема.

Список використаної літератури

1. Збитки довкіллю через війну перевищили 1,7 трильйона — Держекоінспекція <https://www.epravda.com.ua/news/2023/01/25/696362/>
2. Інструкція з відбирання, підготовки проб води і ґрунту для хімічного та гідробіологічного аналізу гідрометеорологічними станціями і постами. Затверджено наказом ДСНС України № 30 від 19.01.2016 р. <https://zakon.rada.gov.ua/rada/show/v0030388-16#Text>
3. Клоченко П.Д., Горбунова З.Н., Шевченко Т.Ф., Вітовецька Т.В. Неорганічні та органічні речовини у водоймах дендрологічного парку «Олександрія» (м. Біла Церква). *Гідрологія, гідрохімія і гідроекологія*. 2020. № 1 (56). С. 48—55.
4. Кулик С.М. Динаміка розповсюдження техногенного забруднення у біокосних системах території державного дендропарку «Олександрія». *Пошукова та екологічна геохімія*. 2003. № 2—3. С. 58—61.
5. Методи гідроекологічних досліджень поверхневих вод / О.М. Арсан, О.А. Давидов, Т.М. Дьяченко та ін. / За ред. В. Д. Романенка. Київ : Логос, 2006. 408 с.
6. Методика выполнения измерений массовой концентрации нефтепродуктов в пробах питьевых, природных и сточных вод флуориметрическим методом на анализаторе жидкости «Флюорат-02». МВВ 99-12-98. 1998. 19 с.
7. Методика екологічної оцінки якості поверхневих вод за відповідними категоріями / В.Д. Романенко, В.М. Жукинський, О.П. Оксіюк та ін. Київ : Символ-Т. 1998. 28 с.
8. Плєскач А.Я. Забруднення водойм дендропарку «Олександрія» та його вплив на стан рослинності. *Інтродукція рослин*. 2004. № 2. С. 80—87.
9. Попова А.Ф., Іваненко Г.Ф. Эффекты различных концентраций неионогенных ПАВ на ультраструктуру клеток *Chlamydomonas reinhardtii* Dang. *Доп. НАН України*. 2010. № 8. С. 173—178.
10. Реунова Ю.А., Айздайчер Н.А. Влияние детергента на содержание хлорофилла *a* и динамику численности микроводоросли *Chroomonas salina* (Wils.) Butch. (Cryptophyta). *Альгология*. 2014. Т. 14. № 1. С. 32—38.
11. ЦККП «Спектрометричний центр елементного аналізу (СЦЕА)» при Національному ботанічному саду ім. М. М. Гришка НАН України. http://www.nbg.kiev.ua/ru/scientific_activity/scea.
12. Alloway B.J. Heavy metals and metalloids as micronutrients for plants and animals. *Heavy Metals in Soils*. 2012. P. 195—209. <https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-94-007-4470-7>.
13. Balali-Mood M., Naseri K., Tahergorabi Z. et al. Toxic mechanisms of five heavy metals: mercury, lead, chromium, cadmium and arsenic. *Front. Pharmacol.* 2021. <https://doi.org/10.3389/fphar.2021.643972>
14. Barron M.G. Photoenhanced toxicity of petroleum to aquatic invertebrates and fish. *Arch. Environ. Contam. Toxicol.* 2017. Vol. 73, N 1. P. 40—46.

15. Beyer J., Trannum H.C., Bakke T. et al. Environmental effects of the Deepwater Horizon oil spill: a review. *Mar. Pollut. Bull.* 2016. Vol. 110, N 1. P. 28—51.
16. Bricks A.I., Gavryliuk R.B., Negoda Y.O. Hazard of petrochemical pollution of ponds of the «Olexandria» arboretum (Bila Tserkva). *J. Geology, Geography and Geoecology*. 2020. N 29 (2). P. 243—251.
17. Dalzell D.J.B., Macfarlane N. The toxicity of iron to brown trout and effects on the gills: a comparison of two grades of iron sulphate. *J. Fish Biology*. 2005. Vol. 55, N 2. P. 301—315.
18. Delahaut V., Rašković B., Salvado M.S. et al. Toxicity and bioaccumulation of Cadmium, Copper and Zinc in a direct comparison at equitoxic concentrations in common carp (*Cyprinus carpio*) juveniles. *PLoS One*. 2020. Vol. 15, N 4. <https://journals.plos.org/plosone/article/file?type=printable&id=10.1371/journal.pone.0220485>
19. EU. Directive 2013/39/EU of the European Parliament and of the Council. Official Journal of the European Union. 2013; L 266:1—17. <https://eurlex.europa.eu/LexUriServ/LexUriServ.do?uri=OJ:L:2013:226:0001:0017:en:PDF>
20. Garai P., Banerjee P., Mondal P. and Saha N.C. Effect of Heavy Metals on Fishes: Toxicity and Bioaccumulation *J. Clin. Toxicol.* 2021. Vol. 11. P. 1—10. <https://www.longdom.org/open-access/effect-of-heavy-metals-on-fishes-toxicity-and-bioaccumulation-82260.html>
21. Harford A.J., Mooney T.J., Trenfield M.A., van Dam R.A. Manganese toxicity to tropical freshwater species in low hardness water. *Environ. Toxicol. Chem.* 2015. Vol. 34, N 12. P. 2856—2863.
22. Klochenko P.D., Shevchenko T.F., Lilitskaya G.G. et al. Phytoplankton of water bodies differing in the degree of anthropogenic contamination. *Hydrobiol. J.* 2020. Vol. 56, N 3. P. 13—29.
23. Klochenko P.D., Shevchenko T.F., Nezbyrskaya I.N. et al. Phytoplankton production and decomposition characteristics in water bodies differing in the degree of their contamination by inorganic compounds of nitrogen and phosphorus. *Ibid.* 2019. Vol. 55, N 3. P. 29—43.
24. Könnecker G., Regelman J., Belanger S. et al. Environmental properties and aquatic hazard assessment of anionic surfactants: physico-chemical, environmental fate and ecotoxicity properties. *Ecotoxicol. Environ. Saf.* 2011. Vol. 74, N 6. P. 1445—1460.
25. Lechuga M., Fernández-Serrano M., Jurado E. et al. Acute toxicity of anionic and non-ionic surfactants to aquatic organisms. *Ibid.* 2016. Vol. 125. P. 1—8.
26. Lewis M., Rachel Pryor R. Toxicities of oils, dispersants and dispersed oilsto algae and aquatic plants: review and database value to resource sustainability. *Environ Pollut.* 2013. Vol. 180, P. 345—367.
27. Linnik P.N. Heavy metals in surface waters of Ukraine: their content and forms of migration. *Hydrobiol. J.* 2000. Vol. 36, N 3. P. 31—54.
28. Md Shahjahan, Taslima K., Rahman M.S. et al. Effects of heavy metals on fish physiology — a review. *Chemosphere*. 2022. Vol. 300. <https://www.sciencedirect.com/journal/chemosphere/vol/300/suppl/C>.
29. Michalke B., Nischwitz V. Chapter 22. Speciation and element-specific detection. *Liquid Chromatography*. 2013. P. 633—649. <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/B9780128146156000035>.
30. Nawab J., Din Z.U., Ahmad R. Occurrence, distribution, and pollution indices of potentially toxic elements within the bed sediments of the riverine system in Pakistan. *Environ. Sci. and Pollut. Res.* 2021. Vol. 28. P. 54986—55002.
31. OECD. Surface water quality regulation in Moldova: policy aspects of the reform. Paris: OECD Publishing; 2007. <https://www.oecd.org/env/outreach/38205453.pdf>, <https://www.oecd.org/env/outreach/41833059.pdf>
32. Pasichna O.O. Content of pigments in *Cladophora glomerata* under the influence of copper (II) and manganese (II) ions in the aquatic environment. *Hydrobiol. J.* 2017. Vol. 53, N 1. P. 60—68.

33. Pasichna O.O., Gorbatiuk L.O., Platonov M.O. et al. Peculiarities of the influence of copper (II) and lead (II) on the content of pigments in *Ceratophyllum demersum* L. *Ibid.* 2022. Vol. 58, N 6. P. 46—55.
34. Pasichna Ye.A. Toxicity of copper for hydrophytes: accumulation, effects on photosynthesis, respiration and pigment system (a review). *Ibid.* 2002. Vol. 38, N 4. P. 103—118.
35. Pasichnaya Ye.A., Arsan O.M., Godlevskaya O.A. Respiratory metabolism of the higher aquatic macrophytes under the effect of manganese ions (II) of the aquatic environment. *Ibid.* 2009. Vol. 45, N 6. P. 97—109.
36. Ramadass K., Megharaj M., Venkateswarlu K., Naidu R. Toxicity of diesel water accommodated fraction toward microalgae, *Pseudokirchneriella subcapitata* and *Chlorella* sp. MM3. *Ecotoxicol. Environ. Saf.* 2017. Vol. 142. P. 538—543.
37. Rosen M.J., Li F., Morrall S.W., Versteeg D.J. The relationship between the interfacial properties of surfactants and their toxicity to aquatic organisms. *Environ. Sci. Technol.* 2001. Vol. 35, N 5. P. 954—959.
38. Shevchenko T.F., Klochenko P.D., Bilous O.P. Response of epiphytic algae to heavy pollution of water bodies. *Water Environ. Res.* 2018. Vol. 90, N 8. P. 706—718.
39. Shevchenko T., Klochenko P., Nezbyrsky I. Response of phytoplankton to heavy pollution of water bodies. *Oceanol. Hydrobiol. St.* 2020. Vol. 49, N 3. P. 267—280.
40. Singh A., Sharma A., Verma R.K. et al. Heavy metal contamination of water and their toxic effect on living organisms. 2022. DOI: 10.5772/intechopen.105075. <https://www.intechopen.com/chapters/82246>.
41. Singh A.K., Gaur J.P. Effects of petroleum oils and their paraffinic, asphaltic, and aromatic fractions on photosynthesis and respiration of microalgae. *Ecotoxicol. Environ. Saf.* 1990. Vol. 19, Iss. 1. P. 8—16.
42. Vieira M.C., Torronteras R., Córdoba F., Canalejo A. Acute toxicity of manganese in goldfish *Carassius auratus* is associated with oxidative stress and organ specific antioxidant responses. *Ecotoxicol. and Environ. Saf.* 2011. Vol. 78. P. 212—217.
43. Woody C.A., O'Neal S.L. Effects of Copper on fish and aquatic resources. Anchorage, Alaska, 2012. 26 P. <https://www.arlis.org/docs/vol1/Pebble/1097573147.pdf>
44. Zang W., Lin Ye, Xuancheng Xu, Shuchun G. Toxic effects of zinc on four species of freshwater fish. *Chinese J. Oceanology and Limnology.* 1991. Vol. 9, Iss. 1. P. 64—70.
45. Zhang H., Zhou Y., Kong Q. et al. Toxicity of naphthenic acids on the chlorophyll fluorescence parameters and antioxidant enzyme activity of *terosigma akashiwo*. *Antioxidants (Basel).* 2021. Vol. 10, Iss.10. P. 1582.

Надійшла 8.06.2023

O.O. Pasichna, PhD (Biol.), Senior Researcher,
Institute of Hydrobiology of the NAS of Ukraine,
Volodymyr Ivasyuk Avenue, 12, Kyiv, 04210, Ukraine,
e-mail: ecopasichna@gmail.com

L.O. Gorbatiuk, PhD (Tech.), Senior Researcher, Senior Researcher,
Institute of Hydrobiology of the NAS of Ukraine,
Volodymyr Ivasyuk Avenue, 12, Kyiv, 04210, Ukraine
e-mail: ludmila.horbatiuk@gmail.com

M.O. Platonov, PhD (Biol.), Researcher,
Institute of Hydrobiology of the NAS of Ukraine,
Volodymyr Ivasyuk Avenue, 12, Kyiv, 04210, Ukraine
e-mail: n.platonov73@gmail.com

S.P. Burmistrenko, Leading Engineer,
Institute of Hydrobiology of the NAS of Ukraine,
Volodymyr Ivasyuk Avenue, 12, Kyiv, 04210, Ukraine
e-mail: ecotoxhydrobiol@gmail.com

I.M. Nezbytska, PhD (Biol.), Senior Researcher,
Institute of Hydrobiology of the NAS of Ukraine,
Volodymyr Ivasyuk Avenue, 12, Kyiv, 04210, Ukraine
e-mail: inna_imn@ukr.net

O.O. Godlevska, PhD (Phys. and Math.), Assoc. Prof.,
National University of Life and Environmental Sciences of Ukraine,
Heroyiv Oborony str.12, Kyiv, 03041, Ukraine,
e-mail: godlevok@gmail.com

T.V. Vitovetska, PhD (Chem.), Assoc. Prof.,
Kyiv National University of Construction and Architecture
Povitroflotsky Avenue, 31, Kyiv, 03680, Ukraine
e-mail: vitovetskaya@ukr.net

POLLUTANTS AND THEIR POTENTIAL TOXICITY IN THE PONDS OF THE «OLEKSANDRIYA» DENDROLOGICAL PARK (UKRAINE)

The levels of contamination of the ponds of the «Oleksandriya» Dendrological Park (the town of Bila Tserkva, Ukraine) by heavy metals, petroleum products and anionic synthetic surfactants were investigated in August 2022. In addition, the potential toxicity of these substances for aquatic organisms was assessed. It has been proven that the detected concentrations of some heavy metals (Cu, Zn, Mn, Fe, Pb) in the ponds located in the Western ravine of the «Oleksandriya» Dendrological Park can affect negatively on the life activity of hydrobionts (aquatic plants, fish, etc.). The maximum concentration of petroleum products was found in the water of the Kholodny pond (Eastern ravine of the park), which can cause the toxic effects in hydrobionts. The water of the ponds also contains anionic synthetic surfactants, probably due to the ingress of municipal sewage, which also leads to the worsening of the ecological and toxicological state of the studied water bodies.

Keywords: heavy metals, petroleum products, anionic surfactants, hydrobionts, toxicity, ponds, «Oleksandriya» Dendrological Park.

ПРИСНОВОДНА РАДІОЕКОЛОГІЯ

УДК 612.11+616.15+599.32

Н.А. ПОМОРЦЕВА, к. б. н., наук. співроб.,
Інститут гідробіології НАН України,
просп. Володимира Івасюка, 12, Київ, 04210, Україна
e-mail: natapomorceva@gmail.com

Н.К. РОДИОНОВА, к. м. н., ст. наук. співроб.,
Інститут ядерних досліджень НАН України,
просп. Науки, 47, Київ, 03680, Україна
e-mail: rodionova@nas.gov.ua

Д.І. ГУДКОВ, д. б. н., проф., чл.-кор. НАН України, завідувач відділу,
Інститут гідробіології НАН України,
просп. Володимира Івасюка, 12, Київ, 04210, Україна
e-mail: digudkov@gmail.com
ORCID 0000-0002-5304-7414

О.Є. КАГЛЯН, к. б. н., ст. наук. співроб., ст. наук. співроб.,
Інститут гідробіології НАН України
просп. Володимира Івасюка, 12, Київ, 04210, Україна
e-mail: alex_kt983@ukr.net

КІЛЬКІСНИЙ ТА ЯКІСНИЙ КЛІТИННИЙ СКЛАД ПЕРИФЕРИЧНОЇ КРОВІ РИБ У ГРАДІЄНТІ ТРИВАЛОГО РАДІАЦІЙНОГО ОПРОМІНЕННЯ¹

Наведено результати аналізу гематологічних показників краснопірки звичайної та карася сріблястого з найбільш забруднених радіонуклідами водойм Чорнобильської зони відчуження. Отримано дані щодо абсолютного і відносного лейкоцитарного складу та морфологічних порушень еритроцитів периферичної крові. У лейкоцитарній ланці виявлена односпрямованість реакцій на підвищення потужності поглиненої дози для обох видів риб. В діапазоні доз опромінення 5,1—54,1 мкГр/год спостерігали реакційні зміни компенсаторного характеру зі збільшенням вмісту лейкоцитів за рахунок лімфоцитарної і гранулоцитарної фракцій. За дії більш високих доз (до 84,5 мкГр/год) зареєстровано пошкодження кровотворення з різким зниженням вмісту лейкоцитів і значними змінами в лейкограмах, що також підтверджується величиною показників гематологічних індексів. Встановлено, що зі збільшенням потужності поглиненої дози зростає кількість патологічних порушень еритроцитів.

¹Роботу виконано за підтримки Національного фонду досліджень України (проект № 2020.02/0264) і Національної академії наук України, а також у співробітництві з Державним спеціалізованим підприємством «Екоцентр» Державного агентства України з управління зоною відчуження.

Ц и т у в а н н я: Поморцева Н.А., Родионова Н.К., Гудков Д.І., Каглян О.Є. Кількісний та якісний клітинний склад периферичної крові риб у градієнті тривалого радіаційного опромінення. *Гідробіол. журн.* 2023. Т. 59. № 5. С. 93—111.

Ключові слова: Чорнобильська зона відчуження, радіонуклідне забруднення, потужність поглиненої дози, *Scardinius erythrophthalmus*, *Carassius gibelio*, лейкоцитарна формула, порушення еритроцитів.

Забруднення водойм штучними радіонуклідами спричиняє різної складності ушкодження гідробіонтів, серед яких одними з найбільш уразливих є представники іхтіофауни [15, 16, 28, 36]. Протягом життя риби піддаються зовнішньому та внутрішньому опроміненню за рахунок природного радіаційного фону, а також у зв'язку з радіоактивним забрудненням гідросфери штучними радіонуклідами [6, 7, 15, 37]. Проживання у певних екологічних зонах водойми та характер живлення є основними складовими у формуванні зовнішньої та внутрішньої дози опромінення риб [24, 25]. Упродовж перших місяців після аварії на Чорнобильській АЕС (ЧАЕС) риби у найбільш забруднених водоймах зони її впливу зазнали опромінення, потужність якого була порівнянна з LD_{50} , внаслідок чого найбільш чутливі до дії іонізуючого випромінювання особини могли загинути [19, 20, 35]. У подальшому в результаті розпаду короткоживучих радіонуклідів дозове навантаження на риб поступово зменшувалось, але набуло хронічного характеру завдяки радіонуклідам з великим періодом напіврозпаду (^{137}Cs , ^{90}Sr , трансуранові елементи), які в даний час є головними забруднювачами водних екосистем, у першу чергу в межах Чорнобильської зони відчуження (ЧЗВ) [32—34, 41—43].

Високу чутливість до дії радіаційного чинника виявляють різні ланки кровотворної системи риб, зокрема лейкоцити периферичної крові, зміни кількісних і якісних показників яких дозволяють оцінити роботу механізмів імунної системи та рівень імунологічної реактивності, що забезпечує збереження гомеостазу [15, 16, 38], а також еритроцити з морфологічними порушеннями, поява яких свідчить про ослаблення адаптивних можливостей і виникнення патологічних станів в організмі [11, 13, 17]. Завдяки наявності ядер, еритроцити риб в умовах радіаційного впливу є зручною моделлю для виявлення порушень проліферації клітин та їхніх генетичних ушкоджень. При цьому зміни у складі крові риб виникають за дії порівняно невисоких доз іонізуючої радіації [13, 16, 18, 39].

Проблема оцінки стану кровотворної системи гідробіонтів, і зокрема риб, в умовах тривалого радіонуклідного забруднення залишається недостатньо вивченою. Тому дослідження дозозалежних гематологічних ефектів у риб, що мешкають у водоймах ЧЗВ, і з'ясування реакції кровотворної системи на хронічне опромінення є вкрай необхідним для розуміння механізмів регуляції захисних функцій організму риб, а також є важливою складовою комплексного підходу при розробці прогнозів подальших негативних наслідків тривалого впливу іонізуючого випромінювання на водну біоту.

Матеріал і методика досліджень

Збір іхтіологічного матеріалу виконували впродовж літніх періодів 2016—2021 рр. у водоймах ЧЗВ, які характеризуються високими рівнями

радіонуклідного забруднення всіх компонентів: озера Глибоке, Азбучин, Далеке, Янівський затон, північно-східна (ПСЧ) та північно-західна частини (ПЗЧ) колишньої акваторії водойми-охолоджувача (ВО) Чорнобильської АЕС (ЧАЕС). Біологічними об'єктами досліджень слугували пелагічна краснопірка звичайна (*Scardinius erythrophthalmus* L.) і карась сріблястий (*Carassius gibelio* Bloch), який веде придонний спосіб життя. Обидва види є одними з найбільш поширених у заплавах водоймах українського Полісся.

Робота виконана на 162 екз. риб з водойм ЧЗВ (77 краснопірок і 85 карасів). Референтною водоймою було обрано оз. Підбірна (масив Осокорки, м. Київ) з низьким фоновим рівнем радіонуклідного забруднення. Кількість риб контрольної групи становила 27 екз. (12 краснопірок і 15 карасів). Використані в роботі величини потужності поглиненої дози (ППД) іонізуючого випромінювання для досліджених видів риб розраховані на основі дозиметричних оцінок і наведені у мікрогреях за годину (мкГр/год) згідно публікацій [29—31].

При відборі та обробці матеріалу застосовували загальноприйняті у гідробіологічних, радіоекологічних та гематологічних дослідженнях методи [12]. Вибірki всіх видів риб були представлені статевозрілими особинами віком 4—9 років. Фарбування мазків крові проводили за Паппенгеймом [2]. Підрахунок абсолютної кількості лейкоцитів та еритроцитів виконували з використанням гематологічного аналізатора MicroCC-20 Vet, (НТІ, США). Лейкоцитарну формулу розраховували на основі аналізу 200 клітин білої крові для кожного препарату. Клітини крові ідентифікували за класифікацією Н.Т. Іванової [5]. Кількість еритроцитів з порушеннями визначали при аналізі 3000 клітин на кожному мазку за Л.Д. Житеньовою [4]. Загалом було проаналізовано понад 320 препаратів периферичної крові риб.

Для оцінки змін у системі кровотворення розраховували гематологічні індекси периферичної крові: індекс напруженості адаптації Гаркаві (ІГ); індекс імунореактивності (ІПР); індекс зсуву лейкоцитів крові (ІЗЛК), які свідчать про порушення імунологічної реактивності та активність запального процесу [10, 14].

Результати дослідження та їх обговорення

ППД для риб у водоймах ЧЗВ формується за рахунок зовнішніх джерел — радіонуклідів, що депоновані у донних відкладах та містяться у воді, а також внутрішнього опромінення — радіонуклідів, що накопичені у тканинах [21, 24—26, 28]. Внесок різних джерел у сумарне дозове навантаження риб залежить переважно від типу живлення та розподілу радіонуклідів у різних екологічних зонах водойми. Середні величини ППД для краснопірки упродовж періоду досліджень становили 5,1—54,1 мкГр/год, а для карася — 19,3—84,5 мкГр/год (табл. 1). Для краснопірки і карася референтної водойми ППД не перевищувала відповідно 0,05 і 0,07 мкГр/год [29—31].

Таблиця 1
Середні значення ППД для риб ЧЗВ упродовж 2016-2021 рр., мкГр/год [29—31]

Види	Водойми та кількість риб, <i>n</i>	Зовнішня ППД		Внутрішня ППД		Загальна ППД	Зовнішня ППД, %	Внутрішня ППД, %
		⁹⁰ Sr	¹³⁷ Cs	⁹⁰ Sr	¹³⁷ Cs			
Краснопірка звичайна	Оз. Глибоке, <i>n</i> = 25	0,53	42,53	10,10	0,90	54,06	79,65	20,35
	Оз. Далеке, <i>n</i> = 18	0,91	5,87	4,54	0,44	11,76	57,65	42,35
	ПЗЧ ВО, <i>n</i> = 14	0,50	9,58	0,11	0,16	10,35	97,39	2,61
Карась сріблястий	Янівський загон, <i>n</i> = 15	0,11	3,78	1,07	0,12	5,08	76,57	23,43
	Оз. Глибоке, (<i>n</i> = 25)	0,53	72,97	10,40	0,60	84,50	86,98	13,02
	Оз. Азбучин, <i>n</i> = 23	1,18	48,61	2,63	0,68	53,10	93,77	6,23
	ПСЧ ВО, <i>n</i> = 22	0,62	26,03	0,11	0,44	27,20	97,98	2,02
	ПЗЧ ВО, <i>n</i> = 15	0,87	17,76	0,49	0,18	19,30	92,02	3,47

Найбільший внесок у ППД для обох досліджуваних видів риб належить зовнішньому опроміненню, переважно за рахунок ¹³⁷Cs, що депонований у донних відкладах водойм. При цьому для карася сріблястого, який веде придонний спосіб життя, зовнішня доза від ¹³⁷Cs майже у 2 рази перевищувала таку для краснопірки. Так, наприклад, в оз. Глибокому ППД зовнішнього опромінення краснопірки і карася складає відповідно 43,06 і 73,50 мкГр/год, а у ПЗЧ ВО — 10,08 і 18,63 мкГр/год. Внесок ¹³⁷Cs, інкорпорованого у тканинах риб, до потужності внутрішньої дози опромінення з наведених водойм практично не відрізнявся.

Зовнішня доза опромінення, обумовлена ⁹⁰Sr, у краснопірки з різних водойм була в межах 0,11—0,91 мкГр/год, з найбільшими значеннями для риб оз. Далекого, а у карася сріблястого — 0,53—1,18 мкГр/год, з найбільшими значеннями для риб оз. Азбучин. Величини ППД від інкорпорованого ⁹⁰Sr для риб однієї водойми різнилися несуттєво. Максимальні значення реєстрували в оз. Глибокому — 10,1 і 10,4 мкГр/год відповідно для краснопірки і карася.

Інтегральним показником стану як кровотворної системи, так і організму в

цілому є кількість зрілих функціонуючих клітин у периферичній крові, які виконують життєво важливі функції забезпечення тканин і органів киснем, а також захисту від негативних чинників зовнішнього середовища [2, 3, 9]. У таблиці 2 наведено дані щодо кількості лейкоцитів та еритроцитів у краснопірки та карася з водойм ЧЗВ порівняно з контрольною групою.

Встановлено, що у діапазоні ППД 5,1—54,1 мкг/год для краснопірки та 19,3—53,1 мкг/год — для карася кількість лейкоцитів у крові риб з усіх досліджених водойм ЧЗВ була збільшеною — для краснопірки на 14,7—48,6 %, а для карася сріблястого — на 8,2—35,8 % порівняно з контролем. Проте достовірні відмінності від контрольної вибірки встановлені лише для краснопірки з найбільш забрудненої водойми — оз. Глибокого. Достовірних змін загальної кількості еритроцитів у периферичній крові риб з водойм ЧЗВ у дослідженому дозовому діапазоні не виявлено, а зареєстровані відмінності можна оцінювати лише на рівні певних тенденцій. Загальна кількість еритроцитів у досліджуваних видів риб, які мешкають у градієнті наведених ППД, була на рівні контрольних показників.

Відмінності у кількісних показниках як лейкоцитарної, так і еритроцитарної складової периферичної крові риб виявлені лише для карася з оз. Глибокого за ППД 84,5 мкг/год (найвищої серед зареєстрованих). Кількість лейкоцитів була нижчою на 10,6 % порівняно з контролем і на 17,4—34,2 % — порівняно з іншими водоймами ЧЗВ. Звертає на себе увагу також достовірне зниження у крові карася вмісту еритроцитів порівняно

Таблиця 2

Загальна кількість лейкоцитів та еритроцитів у периферичній крові краснопірки звичайної і карася сріблястого у водоймах ЧЗВ, $M \pm m$

Види	Водойми	ППД, мкг/год	Кількість лейкоцитів, $10^9/\text{л}$	Кількість еритроцитів, $10^{12}/\text{л}$
Краснопірка звичайна	Контроль	0,07	74,7±5,2	1,3±0,05
	Янівський затон	5,08	90,3±8,1	1,3±0,03
	ПЗЧ ВО	10,35	103,2±19,7	1,3±0,06
	Оз. Далеке	11,76	95,5±13,1	1,4±0,03
	Оз. Глибоке	54,06	111,0±12,5 ¹	1,4±0,05
Карась сріблястий	Контроль	0,05	66,8±8,2	1,3±0,03
	ПЗЧ ВО	19,30	84,8±9,8	1,4±0,06
	ПСЧ ВО	27,20	72,3±8,5	1,4±0,06
	Оз. Азбучин	53,10	90,7±10,2	1,2±0,03
	Оз. Глибоке	84,50	59,7±9,5	1,1±0,03 ^{1,2,3}

Примітка. ¹ — зміни достовірні відносно даних контролю; ² — відносно ПЗЧ ВО; ³ — відносно ПСЧ ВО, $p < 0,05$.

як з контролем, так і з рибами ПЗЧ та ПСЧ ВО. Таким чином, доза опромінення 84,5 мкГр/год призвела до формування ушкоджуючого ефекту кровотворної системи карася сріблястого. Кількісні зміни вмісту лейкоцитів та еритроцитів у периферичній крові риб водойм з меншим рівнем ППД, скоріш за все, мають реакційний характер, що підтверджує подальший аналіз лейкограм досліджуваних видів.

Відомо, що в крові риб присутні клітини всіх генерацій за рівнем диференціювання і стадії дозрівання [4]. Аналіз препаратів периферичної крові досліджених особин краснопірки і карася сріблястого з водойм ЧЗВ виявив, що переважаючими клітинами у складі білої крові є лімфоцити, які складали у окремих особин до 93 % від усіх лейкоцитів, що є типовим для даних видів риб [4, 5]. Доля гранулоцитів (нейтрофілів, псевдоеозинофілів і псевдобазофілів) була значно меншою.

Наведені на рисунку 1 дані свідчать, що у обох видів риб спостерігається тенденція до перерозподілу лейкоцитарної формули в бік зменшення частки агранулоцитів та відповідного збільшення кількості клітин гранулоцитарної фракції. Проте за кількісними параметрами (абсолютні показники наведено у вигляді графічних кривих), навпаки, відбувається підвищення вмісту як агранулоцитів (у карася до дози опромінення 53,1 мкГр/год), серед яких більшість складають лімфоцити, так і гранулоцитів, що вказує на активацію процесів імунного захисту організму.

Зміни в лейкоцитарній формулі краснопірки спостерігаються вже за ППД на рівні 10,4 і 11,8 мкГр/год і сягають максимуму за 54,1 мкГр/год. Можливо, у даному випадку суттєвого впливу набуває значна частка внутрішнього опромінення у загальній ППД. У карася сріблястого за ППД у діапазоні 19,3—27,2 мкГр/год відмінностей від контролю не виявлено, а за дози 53,1 мкГр/год (оз. Азбучин), яка є близькою за величиною до дози, що отримує краснопірка у оз. Глибокому, реакція гранулоцитарної фракції перевищує таку для краснопірки — кількість гранулоцитів у карася збільшена у 4,4 раза, а у краснопірки — у 2 рази. Тобто, у карася за наведеного рівня опромінення реєструються ефекти подразнення кровотворення, але вони компенсовані і на загальній кількості клітин периферичній крові не відображаються. Подальше збільшення дози опромінення до 84,5 мкГр/год у карася призводить до зниження вмісту лімфоцитів як за відносними, так і за абсолютними значеннями майже у два рази, наслідком чого, за даними [3, 9], може бути зниження імунітету організму риб та скорочення чисельності популяції у водоймі. Вміст гранулоцитів при цьому прогресивно збільшувався як за рахунок нейтрофілів, так і фракції псевдоеозинофілів. З однієї сторони, це може бути пов'язано з підвищеним ризиком інфікування завдяки зниженню імунного захисту, а з іншої — бути відповіддю на локальні осередки пошкоджень у місцях розпаду інкорпорованих радіонуклідів. Збільшення кількості нейтрофілів, основною функцією яких є фагоцитоз (поглинання бактерій, грибків і продуктів розпаду тканин), а також участь в неспецифічному захисті організму, свідчить про глибину порушень у мієлопоезі та в кровотворних органах риб в цілому та визначається дозою опромінення і функціональ-

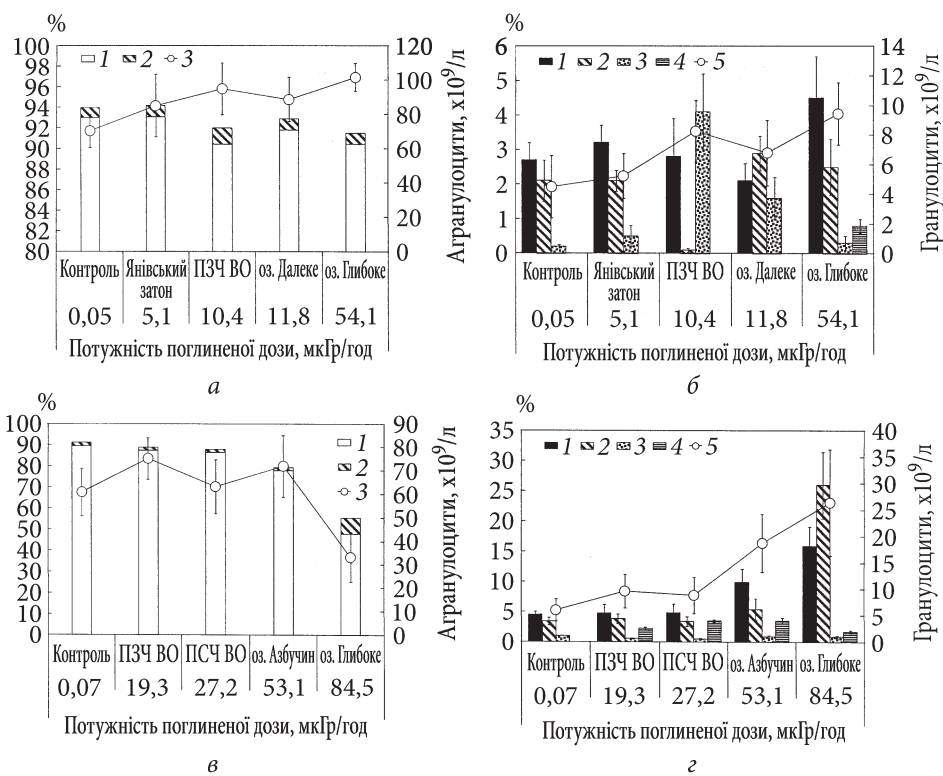


Рис. 1. Зміни лейкоцитарного профілю в периферичній крові карася звичайної (а, б) і карася сріблястого (в, г) у різних водоймах в залежності від ППД. Агранулоцити (а, в): 1 — лімфоцити, %; 2 — моноцити, %; 3 — абсолютна кількість, $\times 10^9/\text{л}$. Гранулоцити (б, г): 1 — нейтрофіли, %; 2 — псевдоеозинофіли, %; 3 — псевдобазофіли, %; 4 — піністі клітини, %; 5 — абсолютна кількість, $\times 10^9/\text{л}$

ним станом кровотворної системи [3, 9]. Відносно висока частка моноцитів (клітин, що фагоцитують продукти розпаду клітин і тканин, а також поглинають бактерії) у карася з оз. Глибокого свідчить про збільшення кількості пошкоджених клітинних елементів. Зазвичай наростання кількості моноцитів у крові співпадає з посиленням розпаду не лише клітин червоної крові, але й із загибеллю самих лейкоцитів [3, 8].

Інтегральні показники лейкоцитарної формули надають можливість отримати більше інформації про стан імунологічної реактивності організму [10, 14]. Набір показників гемограми охоплює кілька сегментів гомеостазу організму, що дозволяє судити про комплексні зміни, часом непомітні на рівні візуального аналізу лейкоцитарної формули [1, 14]. У різних видів риб допустимі значення гематологічних індексів можуть істотно відрізнятися. Для карася звичайного і карася сріблястого значення допустимих рівнів індексів ІЗЛК, ІГ і ІПР невідомі, тому величини умовної норми обчислені нами для риб з контрольної вибірки, які дорівнювали у карася звичайного — відповідно 0,09, 34,4 і 95,1, а у карася сріблястого — 0,53, 19,9 і 57,8 (рис. 2).

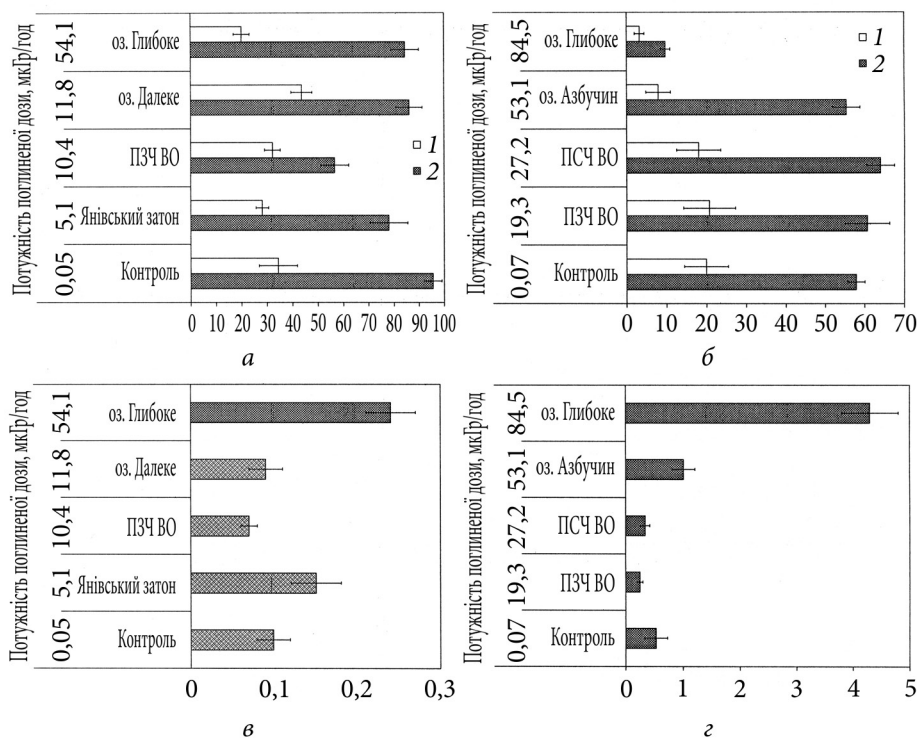


Рис. 2. Залежність індексу Гаркаві (1), індексу імунореактивності (2) та індексу зсуву лейкоцитів (в, г) у периферичній крові карася звичайної (а, в) і карася сріблястого (б, г) від ППД

За отриманими даними, найбільш значущі відхилення досліджених показників від контролю були виявлені у карася і карася оз. Глибокого: низькі значення ІГ (відповідно у 6,2 і 1,7 разів) і ІПР (відповідно у 6 і 1,2 разів) і, навпаки, високі значення ІЗЛК (відповідно у 8,1 і 2,7 разів), що може свідчити про дисбаланс процесів кровотворення і можливу неспроможність адаптаційних реакцій внаслідок впливу підвищених доз опромінення.

Якісний аналіз еритроцитів контрольних вибірок карася і карася оз. Глибокого виявив наявність у периферичній крові клітин зі структурними порушеннями. Здебільшого це були деформації ядер і пікноз, а також клітини з порушеннями, що пов'язані з патологією мітозу — двоядерні клітини (рис. 3, а, в). Вміст двоядерних еритроцитів у двох видів риб контрольної групи суттєво не відрізнявся і складав близько 10 % загальної кількості порушень. За кількістю клітин зі структурними порушеннями відмічена суттєва різниця: так, у карася майже 80 % патології представлено еритроцитами з деформацією ядра, тоді як у карася оз. Глибокого переважали пікнотизовані еритроцити — 52 %, а деформація ядер зустрічалась у 38 % клітин. Загальна кількість еритроцитів з морфологічними порушеннями у кар-

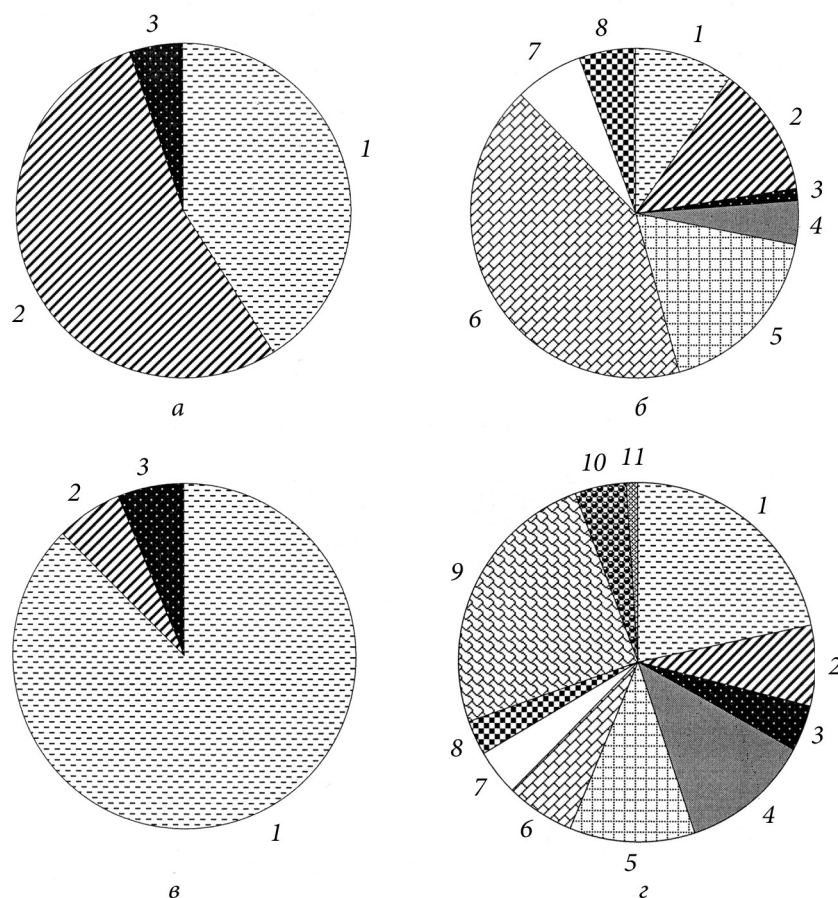


Рис. 3. Співвідношення усереднених показників морфологічних порушень еритроцитів краснопірки звичайної (*а* — контроль, *б* — водойми ЧЗВ) і карася сріблястого (*в* — контроль, *г* — водойми ЧЗВ): 1 — деформації ядер; 2 — пікноз; 3 — двоядерні; 4 — мікроядра; 5 — цитоліз; 6 — вакуолізована цитоплазма; 7 — пристінкові ядра; 8 — мікроцити; 9 — хроматиноліз; 10 — амітоз; 11 — перегородка в ядрі, %

нопірки була вищою порівняно з карасем і складала в середньому відповідно 2,1 і 1,6 %.

Натомість у периферичному руслі крові риб у водоймах ЧЗВ спектр порушень клітини еритроцитарної ланки був набагато ширшим (див. рис. 3). Зокрема, у карася реєстрували 11 типів морфологічних порушень еритроцитів — деформація ядра, пристінкове ядро, вакуолізована цитоплазма, пікноз, хроматиноліз, цитоліз, мікроцит, мікроядра, двоядерні, амітоз, перегородка в ядрі. У краснопірки було зареєстровано 8 типів порушень клітин — деформація ядра, вакуолізована цитоплазма, пристінкове ядро, пікноз, цитоліз, мікроцит, мікроядра, двоядерні. Середня загальна кількість порушень для краснопірки ЧЗВ складала 16,0 %, а для карася — 19,2 % що, відповідно, у 7,6 та 12 разів вище за контрольні показники.

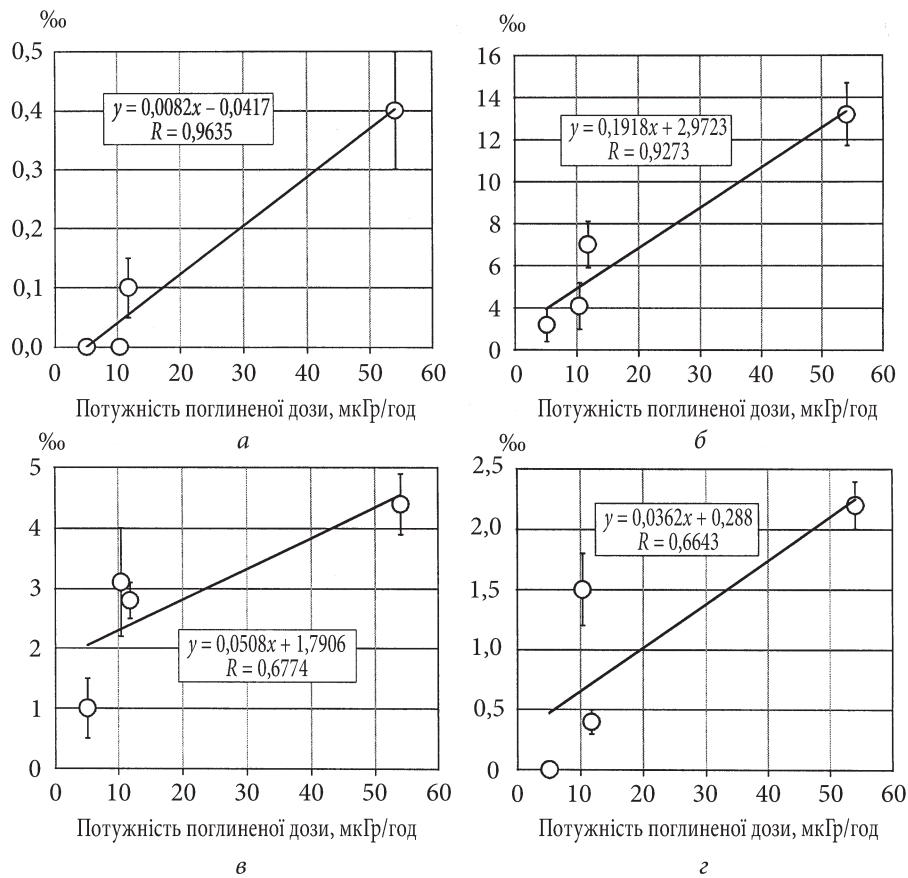


Рис. 4. Залежність частоти морфологічних порушень в еритроцитах периферичної крові карасі звичайної від ППД: а — двоядерні; б — вакуолізована цитоплазма; в — цитоліз; г — пристінкові ядра

В діапазоні дозового навантаження 5,1—54,1 $\mu\text{Gr}/\text{year}$ у карасі звичайної з усіх досліджених водойм — Янівського затону, ПЗЧ ВО, озер Далекого та Глибокого — переважали еритроцити з вакуолізованою цитоплазмою, які утворюються внаслідок набрякання мітохондрій і деструкції мембран органел, — відповідно $3,2 \pm 0,8$, $4,1 \pm 1,1$, $7,0 \pm 1,1$ і $13,2 \pm 1,5$ % (див. рис. 3). У риб контрольної вибірки цей тип порушень був відсутній. За збільшенням поглиненої дози від 5,1 $\mu\text{Gr}/\text{year}$ відбувалося зростання кількості і типів морфологічних порушень (див. рис. 3, б). У крові карасі звичайної за ППД в середньому 5,1 $\mu\text{Gr}/\text{year}$ частіше зустрічались еритроцити з мікроядрами — $1,4 \pm 0,1$ %. За максимальної для карасі звичайної ППД — 54,1 $\mu\text{Gr}/\text{year}$ — зареєстровано зростання частоти клітин з порушенням мітозу, а саме двоядерних і з мікроядрами, загальна кількість яких становила $1,3 \pm 0,1$ %.

У крові карася, на відміну від карасі звичайної, серед морфологічних порушень переважали еритроцити з хроматінолізом (див. рис. 3, в, г). У

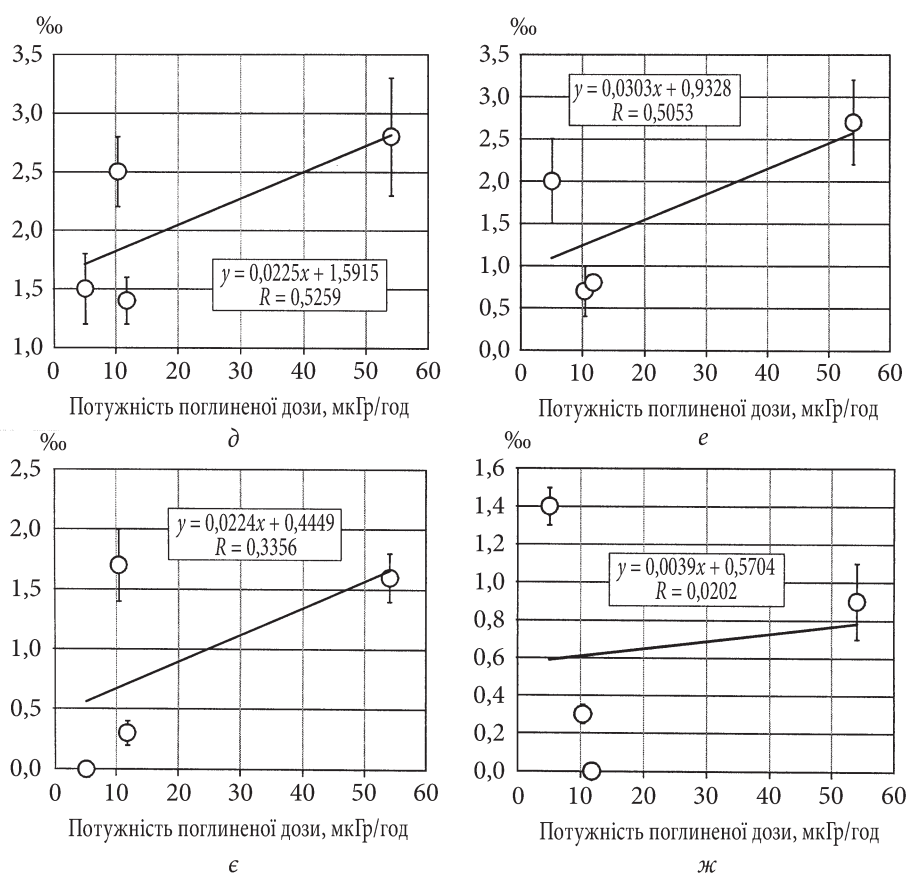


Рис. 4 (продовження). Залежність частоти морфологічних порушень в еритроцитах периферичної крові краснопірки звичайної від ППД: δ — пікноз; e — деформації ядер; ε — мікроцити; ж — мікроядра

діапазоні 19,3—53,1 мкГр/год загальна кількість порушень в еритроцитах була майже на одному рівні — $16,2 \pm 1,1$ — $17,0 \pm 1,5$ ‰. При підвищенні ППД до 84,5 мкГр/год кількість структурних порушень збільшилася до $27,6 \pm 1,7$ ‰ — в середньому в 1,7 раза. При цьому спостерігали збільшення еритроцитів з хроматінолізом до $8,1 \pm 1,1$ ‰ і з деформацією ядра — до $5,8 \pm 0,5$ ‰. Оцінка частоти клітин з порушеннями в результаті патології мітозу в периферичній крові карася у водоймах ЧЗВ виявила більшу різноманітність цих порушень порівняно з краснопіркою. Були зареєстровані клітини з амітозом, двоядерні, з мікроядрами, а також перегородкою в ядрі, загальна кількість яких становила 6,3 ‰.

Кореляційний аналіз окремих морфологічних порушень еритроцитарної ланки периферичної крові двох видів виявив певні відмінності щодо тривалого впливу іонізуючого випромінювання на риб різних екологічних груп у водоймах ЧЗВ. Так, у периферичній крові краснопірки встановлено достовірний кореляційний зв'язок між ППД та частотою ви-

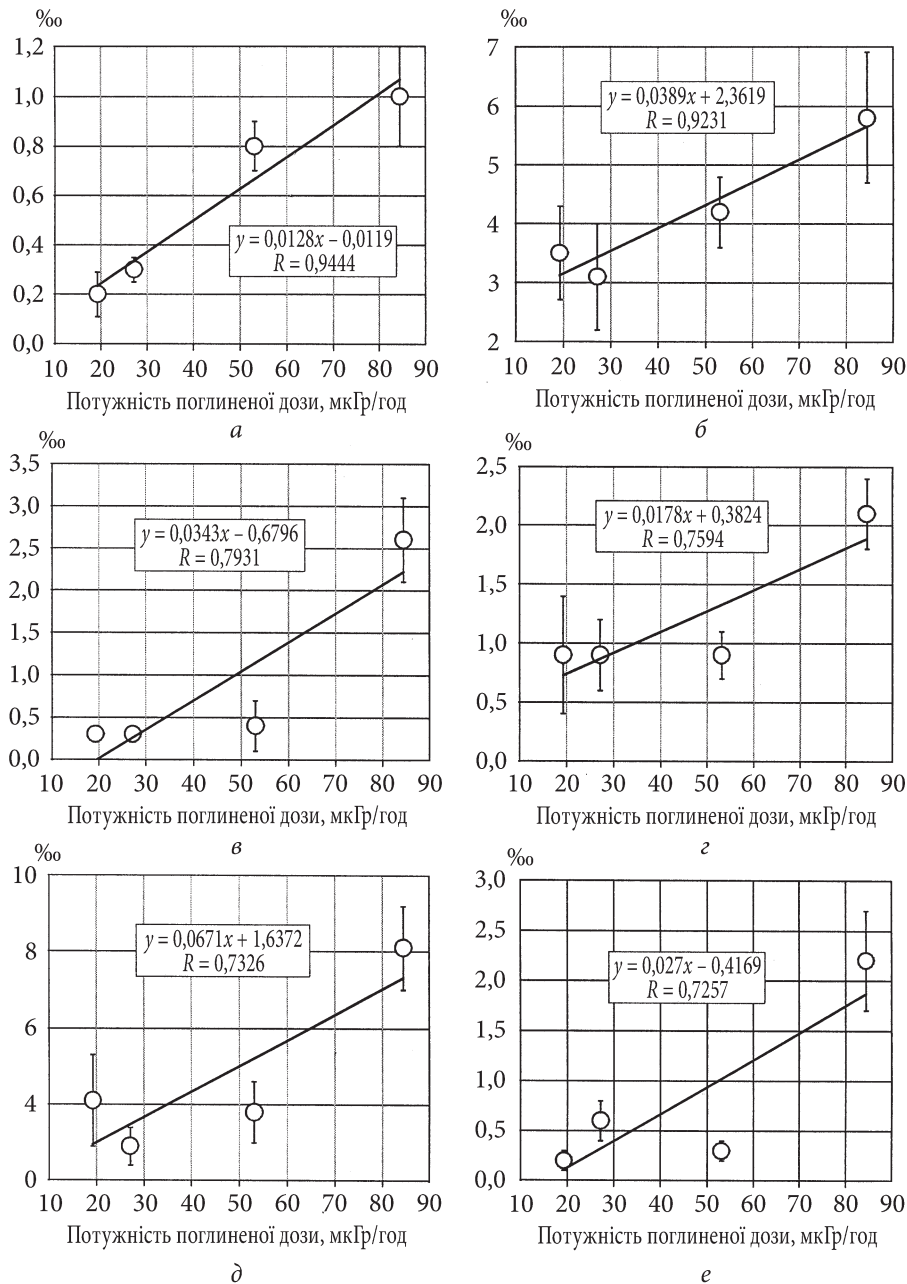


Рис. 5. Залежність частоти морфологічних порушень в еритроцитах периферичної крові карася сріблястого від ППД: *а* — мікроцити; *б* — деформації ядер; *в* — амітоз; *г* — вакуолізована цитоплазма; *д* — хроматиноліз; *е* — двоядерні

никнення клітин з двома ядрами еритроцитів ($R = 0,96$), вакуолізованою цитоплазмою ($R = 0,92$), цитолізом ($R = 0,67$), пристінковими ядрами ($R = 0,66$), пікнозом ($R = 0,52$), а також деформацією ядра ($R = 0,50$). Слабшу

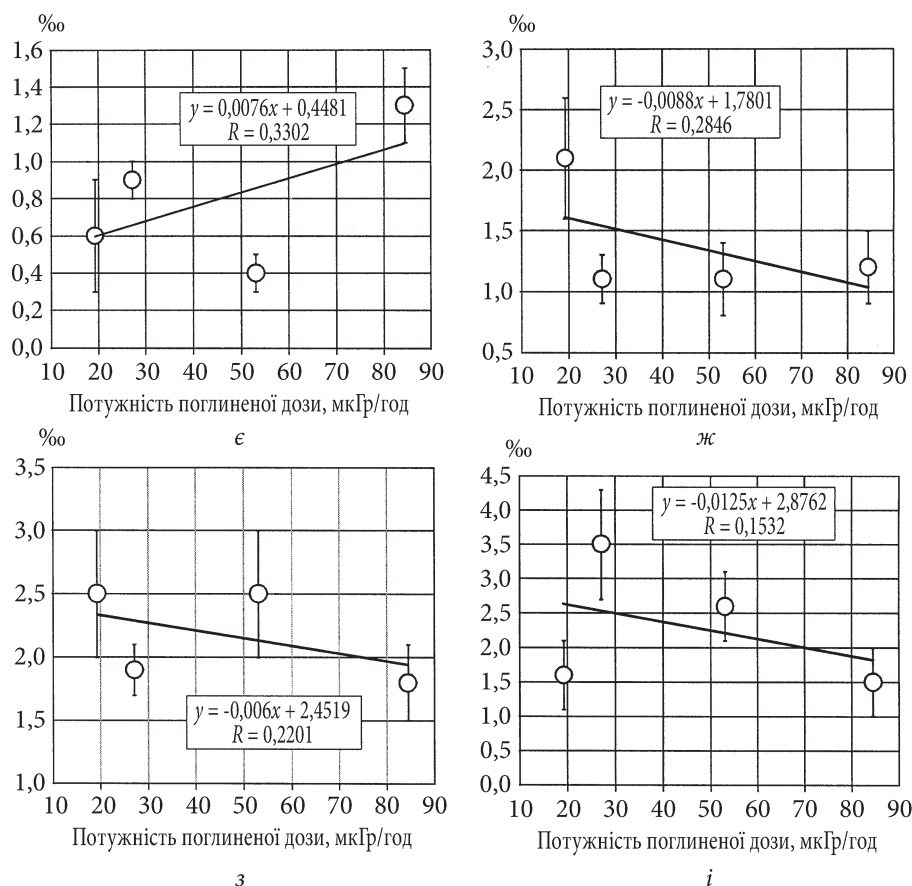


Рис. 5 (продовження). Залежність частоти морфологічних порушень в еритроцитах периферичної крові карася сріблястого від ППД: ϵ — пристінкові ядра; $ж$ — пікноз; $з$ — цитоліз; $і$ — мікроядра

кореляцію або її відсутність відмічено для частоти виникнення мікроцитів ($R = 0,33$) і клітин з мікроядрами ($R = 0,02$) (рис. 4).

У карася сріблястого встановлено вірогідний вплив опромінення на зустрічальність еритроцитів у вигляді мікроцитів ($R = 0,94$), з деформацією ядра ($R = 0,92$), амітозом ($R = 0,79$), вакуолізованою цитоплазмою ($R = 0,75$), хроматинолізом ($R = 0,73$) і двома ядрами ($R = 0,72$) (рис. 5). Слабшу кореляцію або її відсутність відмічено для частоти виникнення пристінкових ядер ($R = 0,33$), пікноза ($R = 0,28$), цитоліза ($R = 0,22$) і мікроядер ($R = 0,15$).

Оцінка залежності загальної кількості еритроцитів зі структурними порушеннями від ППД дозволила виявити вірогідне збільшення кількості аномальних клітин у периферичній крові краснопірки у наступному порядку: $2,1 \pm 0,8$ ‰ (0,05 мкГр/год, референтна водойма) $\rightarrow$ $7,7 \pm 1,8$ ‰ (5,08 мкГр/год, Янівський затон) $\rightarrow$ $12,7 \pm 2,5$ ‰ (11,76 мкГр/год, оз. Дале-

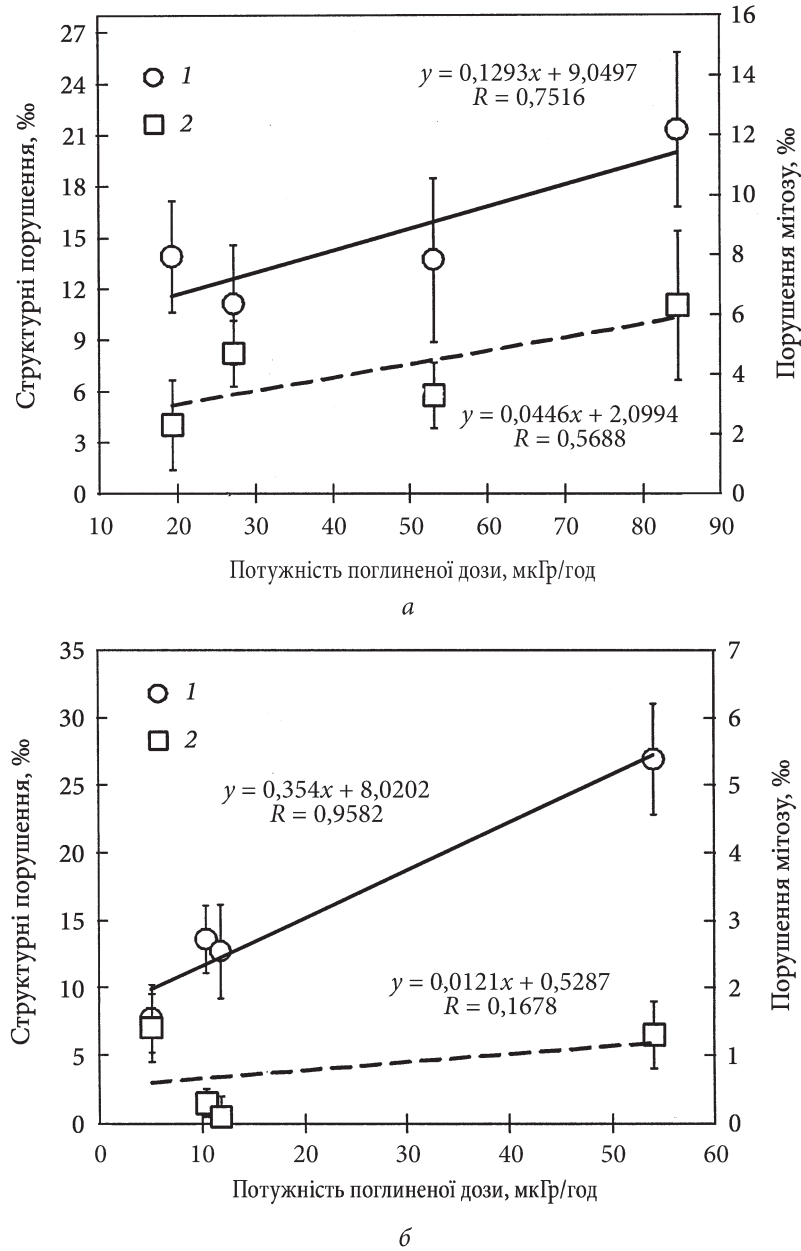


Рис. 6. Залежність частоти морфологічних порушень еритроцитів периферичної крові краснопірки звичайної (а) і карася сріблястого (б) від ППД: 1 — структурні порушення; 2 — порушення мітозу

ке) $\rightarrow 13,6 \pm 2,2$ ‰ (10,35 мкГр/год, ПЗЧ ВО) $\rightarrow 26,9 \pm 3,1$ ‰ (54,06 мкГр/год, оз. Глибоке); у карася сріблястого: $1,6 \pm 0,3$ ‰ (0,07 мкГр/год, референтна водойма) $\rightarrow 11,1 \pm 2,5$ ‰ (27,20 мкГр/год, ПСЧ ВО) $\rightarrow 13,7 \pm 1,1$ ‰

(53,10 мкГр/год, оз. Азбучин) $\rightarrow$ $13,9 \pm 2,1$ ‰ (19,30 мкГр/год, ПЗЧ ВО ЧАЕС) $\rightarrow$ $21,3 \pm 2,5$ ‰ (84,50 мкГр/год, оз. Глибоке) (рис. 6).

У карася сріблястого з водойм ЧЗВ виявлена також позитивна кореляція ($R = 0,56$) між ППД та кількістю еритроцитів з патологією мітозу. У краснопірки звичайної, за наявності значно меншої (більш ніж у 5 разів) кількості клітин з порушеннями мітотичного поділу, достовірної залежності цього показника від ППД не виявлено (див. рис. 6, а, б). Враховуючи відмінності в екологічних нішах, які займають досліджені види у водоймах, можна припустити, що більш значний внесок у виникнення еритроцитів з патологією мітозу формується за рахунок потужного γ -випромінювання ^{137}Cs , більш ніж 90 % якого у непроточних водоймах ЧЗВ депоновано у донних відкладах [22, 23, 27]. Саме для карася, який веде придонний спосіб життя і зазнає підвищеного дозового навантаження за рахунок зовнішнього γ -опромінення від донних відкладів, притаманний більш високий рівень порушень мітотичного поділу клітин червоної крові. Краснопірка звичайна мешкає переважно у порівняно радіаційно-сприятливій пелагічній зоні водойм, де внесок зовнішнього γ -опромінення до загальної ППД істотно менший, а рівень опромінення, обумовлений β -випромінюючими радіонуклідами, що інкорпоровані у тканинах, є подібним до такого у карася сріблястого. Але це припущення потребує підтвердження на підставі подальших більш ретельних досліджень із залученням інших представників рибного населення водойм ЧЗВ.

Висновки

Аналіз реакції кровотворної системи краснопірки звичайної та карася сріблястого на тривале радіаційне опромінення у водоймах ЧЗВ дозволив з'ясувати, що зміни в лейкоцитарній ланці периферичної крові обох видів риб у діапазоні ППД 5,1—54,1 мкГр/год мають односпрямований характер і виявляються у збільшенні кількості лімфоцитів і гранулоцитів, що свідчить про наявність певних компенсаторних змін, які відбуваються в організмі риб в результаті пристосування до несприятливих умов водного середовища.

В периферичній крові карася сріблястого за опромінення у дозі 84,5 мкГр/год зареєстровано істотне зниження загальної кількості лімфоцитів (на 43 %) та еритроцитів (на 19 %) порівняно з контролем, що може вказувати на певне виснаження функціональних можливостей організму та зрив компенсаторних процесів. Оцінка лейкоцитарних індексів дозволила встановити, що з підвищенням ППД до 84,5 мкГр/год спостерігається зменшення ІГ у 6,2 раза та ІПР — у 6,0 разів на фоні збільшення ІЗЛК у 8,1 раза, що також може вказувати на зниження адаптаційних можливостей організму.

Якісний аналіз еритроцитів крові риб у водоймах ЧЗВ виявив численні структурні порушення клітин, а також порушення, пов'язані з патологією мітотичного поділу. Так, у краснопірки загальна кількість морфологічних порушень за максимальних доз опромінення була в середньому у 12,1, а у карася сріблястого — у 14,2 раза вище за контрольні показники.

Серед порушень еритроцитів краснопірки превалювали клітини з вакуолізованою цитоплазмою, а у карася сріблястого — клітини з хроматінолізом. При цьому, у карася виявлена достовірна залежність від ППД для більшості морфологічних порушень еритроцитів, а саме: деформація ядер, клітини з вакуолізованою цитоплазмою, мікроцити, хроматиноліз, амітоз і двоядерні клітин. У краснопірки зростання кількості порушень зі збільшенням ППД було виявлено для клітин з деформацією ядер, вакуолізованою цитоплазмою, пікнозом, пристінковими ядрами, цитолізмом та двоядерних еритроцитів.

Таким чином, дослідження реакції кровотворної системи краснопірки і карася сріблястого виявили, що імунна система обох видів риб реагує на тривале хронічне опромінення активацією компенсаторно-адаптаційних процесів, які виявляються у зміні кількості лейкоцитів, лейкоцитарних індексів, а також перерозподілом окремих видів клітин у лейкограмі. Водночас відмічене значне збільшення патологічних змін структури ядер та цитоплазми еритроцитів. Радіаційне навантаження, вплив якого перевищує допустимі можливості організму, спричиняє значне скорочення абсолютної кількості лейкоцитів і лімфоцитів, що призводить до погіршення стану імунітету організму і, як наслідок, підвищує ризик гельмінтезації риб, а також бактеріальних і вірусних захворювань. Тому не виключна ймовірність того, що за умов дії порівняно високих ППД зміни у лейкоцитарній та еритроцитарній ланках периферичної крові риб можуть призвести до поступового зниження пристосувальних реакцій організму, погіршенню його захисних функцій та до скорочення чисельності популяцій рибного населення у водоймах ЧЗВ.

Список використаної літератури

1. Гаркави Л.Х., Квакина Е.Б., Уколова М.А. Адаптационные реакции и резистентность организма. Ростов-н/Д : Ростов. книжн. изд-во, 1977. 224 с.
2. Давыдов О.Н., Темниханов Ю.Д., Куровская Л.Я. Патология крови рыб. Киев : ИНКОС, 2006. 206 с.
3. Жербин Е.А., Чухловин А.Б. Радиационная гематология. Москва : Медицина, 1989. 176 с.
4. Житенева Л.Д., Полтавцева Т.Г., Рудницкая О.А. Атлас нормальных и патологически измененных клеток крови рыб. Ростов-н/Д : Ростов. книжн. изд-во, 1989. 112 с.
5. Иванова Н.Т. Атлас клеток крови рыб. Москва : Лег. и пищ. пром-сть, 1983. 150 с.
6. Ильенко А.И. Некоторые особенности накопления цезия-137 в популяциях рыб пресноводного водоем. *Вопросы ихтиологии*. 1972. Т. 12. № 1. С. 174—178.
7. Ильенко А.И. Концентрирование животными радиоизотопов и их влияние на популяцию. Москва : Медицина, 1974. 167 с.
8. Илюхин А.В., Шашков В.С., Бурковская Т.Е. и др. Цитокинетика и морфология кроветворения при хроническом облучении. Москва : Медицина, 1982. 136 с.
9. Инграм М. Гематологические основы для оценки степени лучевого поражения. Малые дозы, хроническое облучение и отдаленные эффекты. Руководство по радиационной гематологии (Совместное издание Международного агентства по атомной энергии и Всемирной организации здравоохранения). Москва : Медицина, 1974. С. 221—230.

9. Кавцевич Н.Н., Минзюк Т.В. Лейкоцитарные индексы и активность организмов ядрышка лимфоцитов крови щенков серых тюленей. *Вестн. Южн. науч. центра РАН*. 2010. Т. 6. № 4. С. 83—85.
10. Куликов Н.В., Куликова В.Г. О накоплении Sr и Cs некоторыми представителями пресноводных рыб в природных условиях. *Экология*. 1977. № 5. С. 45—49.
11. Методи гідроекологічних досліджень поверхневих вод / За ред. В.Д. Романенка. НАН України. Ін-т гідробіології. Київ : ЛОГОС, 2006. 408 с.
12. Пряхин Е.А., Тряпицына Г.А., Стяжкина Е.В. и др. Оценка уровня патологии эритроцитов в периферической крови у плотвы (*Rutilus rutilus* L.) из водоемов с разным уровнем радиоактивного загрязнения. *Радиационная биология. Радиоэкология*. 2012. Т. 52. № 6. С. 616—624.
13. Романова Е.Б., Шаповалова К.В. Лейкоцитарные индексы и микроядра в эритроцитах как популяционные маркеры иммунного статуса *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) (Amphibia, Ranidae) обитающих в различных биотопических условиях. *Поволж. экол. журнал*. 2018. № 1. С. 75—80.
14. Шеханова И.А. Радиоэкология рыб. Москва : Высш. шк., 1983. 208 с.
15. Шлейфер Г.С., Шеханова И.А. Влияние ионизирующей радиации на некоторые факторы иммунитета рыб. *Радиоэкология животных*. Москва, 1977. С. 93—94.
16. Al-Sabti K., Metcalfe C.D. Fish micronuclei for assessing genotoxicity in water. *Mutation Research*. 1995. N 343. P. 121—135.
17. Anbumani S., Mohankumar M.N. Gamma radiation induced micronuclei and erythrocyte cellular abnormalities in the fish *Catla catla*. *Aquat. Toxicol.* 2012. N 122. P. 125—132.
18. Belyaev V.V., Volkova O.M., Gudkov D.I. et al. Reconstruction of the absorbed dose of ionizing radiation in fish of the Glyboke Lake over the early phase of the Chernobyl accident. *Hydrobiol. J.* 2021. Vol. 57. N 4. P. 96—106.
19. Belyaev V.V., Volkova O.M., Gudkov D.I. et al. Radiation dose reconstruction for higher aquatic plants and fish in Glyboke Lake during the early phase of the Chernobyl accident. *J. Environ. Radioactivity*. 2023. Vol. 263. P. 107—169.
20. Belyaev V.V., Volkova E.N., Parkhomenko A.A. et al. Dynamics of irradiation dose formation in freshwater fish after ⁹⁰Sr and ¹³⁷Cs single entry in a reservoir. *Hydrobiol. J.* 2014. Vol. 50. N 5. P. 119—129.
21. Gudkov D.I., Derevets V.V., Zub L.N. et al. The distribution of the radionuclides in the main components of lake ecosystems within the Chernobyl NPP exclusion zone *Radiatsionnaya Biologiya. Radioekologiya*. 2005. Vol. 45. N 3. P. 271—280.
22. Gudkov D.I., Derevets V.V., Zub L.N. et al. ⁹⁰Sr, ¹³⁷Cs, ²³⁸Pu, ²³⁹⁺²⁴⁰Pu, and ²⁴¹Am in the components of aquatic ecosystems of the Krasnenskaya floodplain of the Pripjat river. *Hydrobiol. J.* 2005. Vol. 41. N 3. P. 75—89.
23. Gudkov D.I., Kaglian A.E., Kireev, S.I. et al. The main radionuclides and dose formation in fish of the Chernobyl NPP exclusion zone. *Radiatsionnaya biologiya, radioekologiya*. 2008. Vol. 48. N 1. P. 48—58.
24. Gudkov D.I., Kaglyan A.Ye., Nazarov A.B. et al. Dynamics of the content and distribution of the main dose forming radionuclides in fishes of the exclusion zone of the Chernobyl NPS. *Hydrobiol. J.* 2008. Vol. 44. N 5. P. 87—104.
25. Gudkov D.I., Kireev S.I., Kuzmenko M.I. et al. Peculiarities of radionuclide distribution in the main components of aquatic ecosystems within the Chernobyl accident exclusion zone. *Aquatic Ecosystem Research Trends*. 2012. P. 383—403.
26. Gudkov D.I., Kuzmenko M.I., Kireev S.I. et al. Radionuclides in components of aquatic ecosystems of the Chernobyl accident restriction zone. *20 Years after the Chernobyl Accident: Past, Present and Future*. 2007. P. 265—285.
27. Gudkov D.I. Shevtsova N.L., Pomortseva N.A. et al., Radiation-induced cytogenetic and hematologic effects on aquatic biota within the Chernobyl exclusion zone. *J. Environ. Radioact.* 2016. Vol. 151. P. 438—448.

28. Gudkov D., Shevtsova N., Pomortseva N. et al. Aquatic plants and animals in the Chernobyl exclusion zone: Effects of long-term radiation exposure on different levels of biological organization, Genetics, Evolution and Radiation: Crossing Borders, The Interdisciplinary Legacy of Nikolay W. Timofeeff-Ressovsky. 2017. P. 287—302.
29. Kaglyan O.Ye., Gudkov D.I., Belyaev V.V. et al. Changes in radiation exposure rate of fish of the cooling pond of the Chornobyl NPS and Lake Azbuchyn after water level lowering. *Hydrobiol. J.* 2023. Vol. 59. N 2. P. 96—109.
30. Kaglyan A.Ye., Gudkov D.I., Kireyev S.I. et al. Fish of the Chernobyl exclusion zone: Modern levels of radionuclide contamination and radiation doses. *Ibid.* 2019. Vol. 55. N 5. P. 86—104.
31. Kaglyan A.Ye., Gudkov D.I., Kireev S.I. et al. Dynamics of specific activity of ^{90}Sr and ^{137}Cs in representatives of ichthyofauna of Chornobyl exclusion zone. *Nuclear Physics and Atomic Energy*. 2021. Vol. 22. N 1. P. 62—73.
32. Kaglyan O.Ye., Gudkov D. I., Klenus V.G. et al. Strontium-90 in fish from the lakes of the Chernobyl Exclusion Zone. *Radioprotection*. 2009. Vol. 44. N 5. C. 945—949.
33. Kaglyan O.Y., Gudkov D.I., Klenus V.G. et al. Radionuclides in the indigenous fish species of the Chernobyl exclusion zone. *Nuclear Physics and Atomic Energy*. 2012. Vol. 13. N 3. P. 306—315.
34. Kryshev I.I. Radioactive Contamination of Aquatic Ecosystems Following the Chernobyl Accident. *Journal of Environmental Radioactivity*. 1995. Vol. 27. N 3. P. 207—219.
35. Lerebours A., Gudkov D., Nagorskaya L. et al. Impact of environmental radiation on the health and reproductive status of fish from Chernobyl. *Environ. Sci. Technol.* 2018. Vol. 52, N 16. P. 9442—9450.
36. Lerebours A., Robson S., Sharpe C. et al. Transcriptional Changes in the Ovaries of Perch from Chernobyl. *Environ. Sci. Technol.* 2020. Vol. 54. N 16. P. 10078—10087.
37. Mikryakov V.R., Gudkov D.I., Mikryakov D.V. et al. Comparative characteristics of leucocytes compositions in the crucian carp *Carassius carassius* (Cyprinidae) from the waterbodies of the Chernobyl exclusion zone and from the Rybinsk reservoir. *J. Ichthyol.* 2013. Vol. 53. N 9. P. 753—757.
38. Pomortseva N.A., Gudkov D.I. Effect of additional acute irradiation on cytomorphological abnormalities of erythrocytes of the Prussian carp (*Carassius gibelio* Bloch) from water body contaminated with radionuclides *Problemy Radiatsiinoi Medytsyny ta Radiobiologii*. 2019. Vol. 24. P. 270—283.
39. Volkova Ye.N., Belyaev V.V., Goncharenko N.I. Forming of radiation doses of fishes of the Kiev Reservoir. *Hydrobiol. J.* 2010. Vol. 47. N 2. P. 78—92.
40. Zarubin O.L., Laktionov V.A., Moshna B.O. et al. Technogenic radionuclides in freshwater fishes of Ukraine after the accident at the Chernobyl nuclear power plant. *Nuclear Physics and Atomic Energy*. 2011. Vol. 12, N 2. P. 192—197.
41. Zarubin O.L., Kostyuk V.A., Zalisskiy A.A. et al. Dynamics of ^{137}Cs distribution over the organs and tissues of fishes of various ecological groups in the cooling pond of the Chernobyl nuclear power station. *Hydrobiol. J.* 2012 Vol. 48, N 3. P. 99—105.
42. Zarubin O.L., Zarubina N.Ye., Zalisskiy A.A. et al. Dynamics of ^{137}Cs specific activity in fishes differing in the type of their nutrition in the cooling pond of the Chernobyl NPS (1986-2013). *Ibid.* 2014. Vol. 50, N 3. P. 95—106.

Надійшла 16.05.2023

N.A. Pomortseva, PhD (Biol.), Junior Researcher,
Institute of Hydrobiology of the NAS of Ukraine,
Volodymyr Ivasyk Avenue, 12, Kyiv, 04210, Ukraine
e-mail: natapomorceva@gmail.com

N.K. Rodionova, PhD (Medical), Senior Researcher,
Institute for Nuclear Research of the NAS of Ukraine,
Nauky Avenue, 47, Kyiv, 03680, Ukraine
e-mail: rodionova@nas.gov.ua

D.I. Gudkov, Dr. Sci. (Biol.), Prof., NAS Corresp. member, Head of Department,
Institute of Hydrobiology of the NAS of Ukraine,
Volodymyr Ivasyk Avenue, 12, Kyiv, 04210, Ukraine
e-mail: digudkov@gmail.com
ORCID 0000-0002-5304-7414

O.Ye. Kaglyan, PhD (Biol.), Senior Researcher,
Institute of Hydrobiology of the NAS of Ukraine,
Volodymyr Ivasyk Avenue, 12, 12, Kyiv, 04210, Ukraine
e-mail: alex_kt983@ukr.net

QUANTITATIVE AND QUALITATIVE COMPOSITION OF THE PERIPHERAL BLOOD OF FISH IN THE GRADIENT OF LONG-TERM RADIATION EXPOSURE

The results of analysis of the haematological parameters of the common rudd (*Scardinius erythrophthalmus* L.) and Prussian carp (*Carassius gibelio* Bloch) from the most radionuclide-contaminated water bodies of the Chernobyl Exclusion Zone are presented. Data on the absolute and relative leukocyte composition and morphological disorders of erythrocytes in peripheral blood were obtained. In the leukocyte chain, unidirectional reactions to the absorbed dose rate were found for the both fish species. In the range of radiation doses of 5.1—54.1 $\mu\text{Gy/h}$, reactive changes of a compensatory nature were observed with an increase in the content of leukocytes at the expense of lymphocyte and granulocyte fractions. Under the influence of higher doses (up to 84.5 $\mu\text{Gy/h}$), damage to haematopoiesis was registered with a sharp decrease in the content of leukocytes and significant changes in leukograms, which is also confirmed by the value of haematological indices. It was established that the number of morphological disorders and pathological changes of erythrocytes increases with the increase of the absorbed dose rate.

Keywords: Chernobyl exclusion zone, radionuclide contamination, absorbed dose rate, *Scardinius erythrophthalmus*, *Carassius gibelio*, leukocyte formula, red blood cells disorders.

Hydrobiological Journal

Number 5

2023

CONTENTS

General Hydrobiology

V.I. Shcherbak, N.Ye. Semenyuk & N.V. Maistrova. Cyanobacteria patterns at different stages of Kyiv water reservoir existence 3

T.M. Sereda, O.V. Manturova & O.Ye Usov. Patterns of phytoplankton and microphytobenthos development in channel ecotones in the Goryn river 28

Ecological Physiology and Biochemistry of Aquatic Animals

M.T. Goncharova, O.V. Romanenko, L.S. Kipnis, Yu.G. Krot & Yu.O. Stoyka. Cytogenetic effects of increased temperatures on the crustaceans *Pontogammarus robustoides* (Amphipoda, Gammaridae) in microcosm experiment 46

I.Yu. Chubyk & S.V. Chebotar. Microsatellite analysis of the genetic diversity of mussels from the North-Western region of the Black Sea. 59

Aquatic Toxicology

O.O. Pasichna, L.O. Gorbatiuk, M.O. Platonov, S.P. Burmistrenko, I.M. Nezbrytska, O.O. Godlevska & T.V. Vitovetska. Pollutants and their potential toxicity in the ponds of the «Oleksandriya» Dendrological Park (Ukraine) 76

Freshwater Radioecology

N.A. Pomortseva, N.K. Rodionova, D.I. Gudkov & O.Ye. Kaglyan. Quantitative and qualitative composition of the peripheral blood of fish in the gradient of long-term radiation exposure 93

Індекс 74115

ISSN 0375-8990. Гідробіол. журн. 2023. Т. 59, № 5. 1–112

Гідробіологічний журнал. Т. 59, № 5, 2023