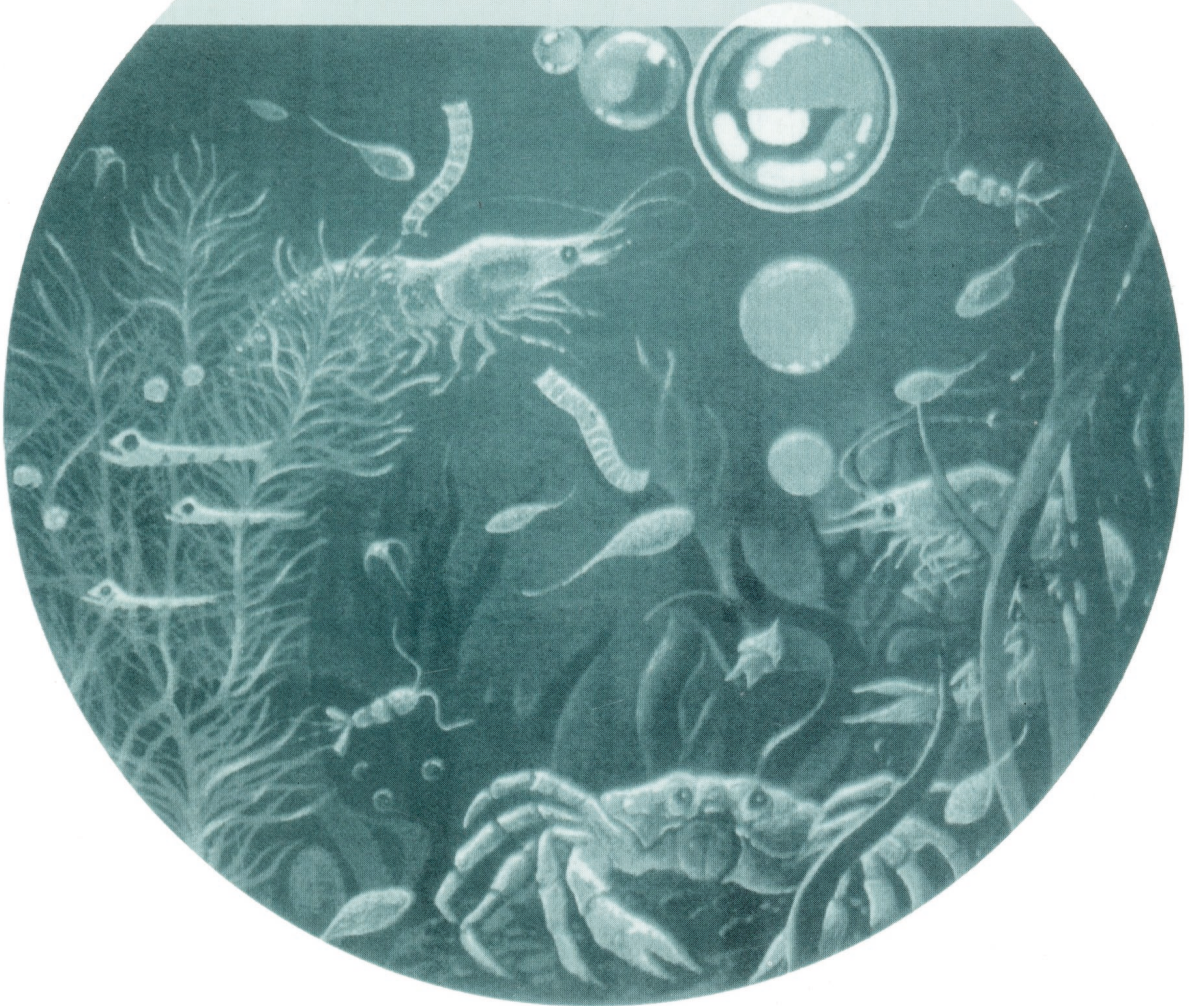


ISSN 0375-8990

ГІДРОБІОЛОГІЧНИЙ ЖУРНАЛ



1(361)

ТОМ 61 • 2025

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; *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

Свідоцтво 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; *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

1 (361)
том 61 • 2025

ЗМІСТ

Загальна гідробіологія

- Щербак В.І., Семенюк Н.Є., Кутіщев П.С., Луценко Д.А., Козійчук Е.Ш.* Характеристика фітопланктону різнотипних дніпровських екосистем: кількісний розвиток, домінуючий комплекс, реакція водоростей на вплив певних екологічних чинників і якість водного середовища 3
- Ніколенко Ю.В., Маренков О.М.* Особливості розвитку фітопланктону Запорізького водосховища в умовах антропогенного навантаження 30

Водна флора і фауна

- Садухан К., Лаккакула С., Шунмугарай Т., Рамана Мурті М.В.* Перше повідомлення про обростання червоною водорістю *Halutenia* sp. кам'янистих коралів на мілководних коралових рифах узбережжя затоки Палк, Індія 49

Рибогосподарська гідробіологія і іхтіологія

- Кокодій С.В., Циба А.О.* Причини зникнення одностатевих популяцій карася сріблястого *Carassius gibelio* у водоймах України 60

Екологічна фізіологія і біохімія водних рослин

- Крот Ю.Г., Леонтєва Т.О., Усенко О.М., Красюк Ю.М., Коновець І.М., Кіпніс Л.С.* Особливості змін хімічного складу культурального середовища в процесі росту зелених мікроводоростей в штучних умовах 77

Екологічна фізіологія і біохімія водних тварин

- Вовчек Н.О., Марків В.С., Хоменчук В.О., Курант В.З.* Фракційний склад білків сироватки крові прісноводних риб за дії іонів кобальту 90

Водна мікробіологія

Юришинець В.І., Старосила Є.В., Ляшенко А.В., Зоріна-Сахарова К.Є., Якушин В.М. Бактеріопланктон річкових ділянок Кілійської дельти Дунаю 101

Втрати науки

Пам'яті Ляшенка Артема Володимировича. 124

Затверджено до друку Вченою радою інституту (протокол № 10 від 14.11.2024 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 11.02.2025. Формат 70×108/16. Гарн. Minion Pro.
Ум. друк. арк. 8,75. Обл.-вид. арк. 14,4. Тираж 88 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.

ЗАГАЛЬНА ГІДРОБІОЛОГІЯ

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

П.С. КУТІЩЕВ, к. б. н., доцент
Херсонський державний аграрно-економічний університет,
вул. Стрітенська, 23, Херсон, 73006, Україна
e-mail: kutishev_p@ukr.net
ORCID 0000-0002-8875-3909

Д.А. ЛУЦЕНКО, пров. інж.
Інститут гідробіології НАН України,
просп. Володимира Івасюка, 12, Київ, 04210, Україна
e-mail: ecowaterkma@gmail.com
ORCID 0000-0002-9399-2250

Е.ІІ. КОЗІЙЧУК, к. б. н., мол. наук. співроб.,
Інститут гідробіології НАН України,
просп. Володимира Івасюка, 12, Київ, 04210, Україна
e-mail: elina.koziychuk@gmail.com
ORCID 0009-0002-5762-938X

ХАРАКТЕРИСТИКА ФІТОПЛАНКТОНУ РІЗНОТИПНИХ ДНІПРОВСЬКИХ ЕКОСИСТЕМ: КІЛЬКІСНИЙ РОЗВИТОК, ДОМІНУЮЧИЙ КОМПЛЕКС, РЕАКЦІЯ ВОДОРОСТЕЙ НА ВПЛИВ ПЕВНИХ ЕКОЛОГІЧНИХ ЧИННИКІВ І ЯКІСТЬ ВОДНОГО СЕРЕДОВИЩА¹

Фітопланктон Київського водосховища та Дніпровсько-Бузької естуарної екосистеми (ДЕЕ) в літній період характеризувався високими величинами чисельності

¹ Роботу виконано за часткової підтримки гранту МОН на проект наукових досліджень «Розробка і впровадження інноваційних методів, технологій виробництва продукції рибництва» та 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., Кутіщев П.С., Луценко Д.А., Козійчук Е.ІІ. Характеристика фітопланктону різнотипних дніпровських екосистем: кількісний розвиток, домінуючий комплекс, реакція водоростей на вплив певних екологічних чинників і якість водного середовища. *Гідробіол. журн.* 2025. Т. 61, № 1. С. 3—29.

та біомаси, притаманними високопродуктивним екосистемам. Проте в естуарії чисельність і біомаса фітопланктону (і зокрема *Cyanoobacteria*) були майже на порядок вищими, ніж у водосховищі, що, ймовірно, пов'язано з теплішим кліматом регіону ДДР. У Київському водосховищі на багаторічну динаміку *Cyanoobacteria* вплинув не тільки температурний чинник, а й гідрологічний та гідрохімічний. У ДДР багаторічна динаміка біомаси *Cyanoobacteria* пов'язана переважно з температурним режимом. Зростання мінералізації дніпровської води призводить до поширення солонуватоводних і морських видів водоростей. При цьому в естуарії цей процес протікає значно інтенсивніше, ніж у водосховищі. Якість водного середовища водосховища та естуарію в основному характеризується як «помірно забруднені води», що властиве для більшості лотичних і лентичних екосистем України та Європейського союзу. Отримані дані можуть бути використані як фонові для подальшої оцінки негативних наслідків та загроз збройної агресії РФ для дніпровських екосистем України.

Ключові слова: фітопланктон, чисельність, біомаса, домінуючий комплекс, Київське водосховище, Дніпровська естуарна екосистема, температура води, мінералізація води, біогенні елементи.

Для встановлення закономірностей формування біорізноманіття, потоків енергії, колообігу речовин, процесів самоочищення-самозабруднення першим кроком в алгоритмі дій є визначення кількісних показників важливого біологічного компонента континентальних гідроекосистем — фітопланктону [22, 47, 71, 74, 76, 77]. Наступний крок — це оцінка реакції фітопланктону на вплив абіотичних чинників. На сьогодні провідними з них є глобальні зміни клімату, що найбільшою мірою проявляються в зростанні температури повітря і води, мінералізації континентальних вод, у зміні вмісту біогенних елементів.

Висока адаптаційна здатність водоростей вегетувати за різних умов водного середовища, зокрема органічного забруднення, дозволяє використовувати їхні індикаційні характеристики для отримання інтегрального показника стану гідроекосистем — якості водного середовища. Очевидно, що наукова значущість оцінки реакції фітопланктону на екологічні чинники зростатиме у разі проведення порівняльного аналізу отриманих натурних результатів для різнотипних водних екосистем.

Антропогенний вплив на річки часто проявляється у штучній трансформації їх з лотичних до лентичних екосистем, але при цьому можуть залишатись і ділянки з природним режимом. Такою унікальною екосистемою є одна з найбільших в Європі рівнинних річок — Дніпро, на якій у межах України знаходяться Дніпровський каскад з головним Київським водосховищем та природна Дніпровська естуарна екосистема (ДДР).

Мета роботи — провести порівняльний аналіз кількісних показників фітопланктону різнотипних екосистем — штучно створеного Київського водосховища і природної Дніпровської естуарної екосистеми.

Важливим є й те, що території, на яких знаходяться досліджувані екосистеми, були частково окуповані російськими військами під час повномасштабного вторгнення РФ, і на них проводились бойові дії. Викладені в статті дані набувають особливого значення після раптового знищення РФ греблі Каховської ГЕС: відбувся витік значної кількості прісної води з

дніпровським фітопланктоном, що, безперечно, викликало суттєві зміни в абіотичних і біотичних складових естуарної екосистеми. Тому отримані дані можуть бути використані як фонові для вивчення та оцінки наслідків збройної агресії РФ для природно-штучної дніпровської екосистеми, яка є основною в Україні та найбільшою на теренах ЄС.

Матеріал і методика досліджень

Карту-схему водних екосистем, досліджуваних у літні сезони 2014—2020 рр., та опис процедури відбору і камерального опрацювання проб представлено в попередній роботі [79].

Чисельність фітопланктону розраховували на 1 дм³ товщі води за загальноприйнятою формулою, а біомасу визначали стандартним стереометричним методом [14]. Домінантами вважали види, чисельність яких складала від 5 % і більше від загальної чисельності фітопланктону.

Сапробіологічну складову якості води оцінювали за співвідношенням видів-індикаторів різних зон сапробності та за індексом сапробності Пантле-Букк у модифікації Сладечека [80].

Відношення видів до мінералізації води визначали згідно з класифікацією Ф. Хустедта [43] для всіх відділів водоростей і за класифікацією А.І. Прошкіної-Лавренко [10] — для Bacillariophyta.

Кореляційний аналіз проводили за допомогою прикладного програмного пакету Past 4.03. Статистичну достовірність різниці середніх величин оцінювали за t-критерієм Стюдента. Таксономічну номенклатуру водоростей наведено згідно з міжнародним електронним каталогом AlgaeBase [38].

Аналіз абіотичних чинників, що визначають просторовий розподіл фітопланктону в Київському водосховищі та ДЄЕ, було проведено за даними попередньої статті [79]. Для оцінки впливу температурних змін на фітопланктон водосховища використовували дані по м. Києву [13], а для ДЄЕ — дані метеостанції м. Херсон [6].

Результати досліджень та їх обговорення

Чисельність та біомаса фітопланктону. У Київському водосховищі упродовж літніх сезонів 2014—2020 рр. чисельність фітопланктону по плесах змінювалась від 1273 до 197 949 тис. кл/дм³ і в середньому по водосховищу становила $26\,277 \pm 5791$ тис. кл/дм³. Основу чисельності (від 32 до 93 %, у середньому 71 ± 4 %) формували Cyanobacteria, а субдомінантами виступали дрібноклітинні Bacillariophyta (6—38 %, у середньому 6 ± 2 %) і Chlorophyta (4—47 %, у середньому 15 ± 2 %). Цікаво, що на більшості станцій (у 65 % відібраних проб) спостерігалось монодомінування Cyanobacteria.

Біомаса коливалась від 0,70 до 27,91 г/м³ і в середньому становила $5,51 \pm 0,87$ г/м³. На відміну від чисельності, структуру якої на рівні відділів формували переважно Cyanobacteria, біомаса характеризувалась полідомінантною структурою. Так, Cyanobacteria складали від 3 до 65 % біомаси (у середньому 26 ± 4 %), Bacillariophyta — від 1 до 74 (у середньому 19 ± 3 %),

Chlorophyta — від 3 до 54 (у середньому 22 ± 3 %), Miozoa — від менш ніж 1 % до 53 % (у середньому 17 ± 3 %). На окремих ділянках водосховища в якості субдомінантів зареєстровано Charophyta з родів *Closterium*, *Cosmarium*, які характерні для Полісся, де знаходяться басейни річок Прип'ять, Тетерів.

У Дніпровській естуарній екосистемі чисельність літнього фітопланктону становила від 36 800 до 928 050 тис. кл/дм³ (у середньому $483\,380 \pm 150\,003$ тис. кл/дм³). Спостерігалось монодомінування Cyanobacteria (від 47 до 96 %, у середньому 80 ± 7 %), значно меншими були частки Bacillariophyta і Chlorophyta.

Біомаса фітопланктону по акваторії ДЕЕ змінювалась від 32,58 до 106,78 г/м³, складаючи в середньому $64,90 \pm 10,18$ г/м³. Її структуру формували Cyanobacteria (від 2 до 86 %, у середньому 42 ± 10 %), Miozoa (від менш ніж 1 % до 89 %, у середньому 23 ± 12 %), Bacillariophyta (від 2 до 45 %, у середньому 10 ± 6 %), а також Chlorophyta (від 3 до 26 %, у середньому 13 ± 3 %).

На східній ділянці середня біомаса становила $34,45 \pm 1,87$ г/м³, а на центральній та західній була майже вдвічі вищою — відповідно $70,99 \pm 17,88$ г/м³ та $81,14 \pm 12,84$ г/м³. Це узгоджується з ретроспективними літературними даними [2, 50], згідно з якими центральна і західна ділянки ДЕЕ завжди були більш продуктивними, ніж східна.

Цікаво, що відділи водоростей характеризувались різними закономірностями просторового розподілу. Наприклад, біомаса Cyanobacteria зростала від східної ділянки ($9,10 \pm 2,98$ г/м³), до центральної ($48,38 \pm 27,73$ г/м³), а потім дещо знижувалась на західній ($27,90 \pm 12,99$ г/м³). Водночас на західній ділянці реєструвалась найвища біомаса Miozoa, яка на окремих станціях могла досягати $94,69$ г/м³.

Порівняння чисельності та біомаси водоростей у досліджуваних екосистемах показує, що в естуарії вони майже на порядок вищі, ніж у водосховищі, і ця різниця є статистично достовірною. Так, критерій Стьюдента для загальної чисельності становить 5,71 ($p < 0,0001$), а для загальної біомаси — 10,58 ($p < 0,0001$).

На рівні систематичних відділів аналогічна закономірність характерна і для чисельності та біомаси Cyanobacteria, які у ДЕЕ були на порядок вищими ніж у водосховищі. Критерій Стьюдента для чисельності Cyanobacteria становив 5,43 ($p < 0,0001$), а для біомаси — 5,07 ($p < 0,0001$).

Суттєві відмінності у кількісному розвитку фітопланктону Київського водосховища та ДЕЕ, ймовірно, зумовлені зростанням чисельності та біомаси від витоків до гирла — через більш тривале існування угруповання водоростей в річковому потоці, а також впливом температурного режиму.

Оцінка трофічного статусу екосистем за величинами чисельності, біомаси фітопланктону, інтенсивністю розвитку Cyanobacteria в літній період характеризує їх як високопродуктивні, але дещо відмінні за трофічним статусом. Так, водосховище характеризується як евтрофна екосистема, а естуарій — як гіперевтрофна. Порівняння отриманих даних з рет-

роспективними [2, 7, 11] показує, що нині в літній період у цих дніпровських екосистемах спостерігається зростання кількісних показників розвитку фітопланктону, особливо це характерно для Київського водосховища.

Домінуючий комплекс фітопланктону. При всій високій таксономічній і кількісній різноманітності фітопланктону основна роль у формуванні потоків енергії, трофічного статусу, колообігу речовин, якості води належить домінуючому комплексу водоростей.

Для отримання інформативних і об'єктивних даних було застосовано методичний підхід, відповідно до якого домінуючі комплекси фітопланктону за чисельністю було виділено як на рівні відділів, так і на рівні видів [77].

У Київському водосховищі на найвищому таксономічному щаблі, який враховувався, домінуючий комплекс був представлений чотирма відділами, які за часткою ($\%N_i$) у загальній чисельності фітопланктону ($\sum N$) можна ранжувати наступним чином: Cyanobacteria > Bacillariophyta > Chlorophyta > Cryptista.

На популяційно-видовому рівні організації фітопланктону розподіл видів за величинами чисельності і часткою в загальній чисельності представлено в таблиці 1. Загалом літній фітопланктон водосховища був представлений 21 видом-домінантом.

Наприклад, найвищою чисельністю і найвищою відсотковою часткою ($\%N_i$) в літньому фітопланктоні характеризувався олігодомінантний комплекс видів р. *Dolichospermum* (*D. flos-aquae* і *D. scheremetieviae*), а найменшою — види р. *Oscillatoria*, *Anagnostidinema*, *Jaaginema*. Із Bacillariophyta домінувала *Aulacoseira italica*, а субдомінантами практично в рівних частках були *Stephanocyclus meneghinianus*, *Stephanodiscus hantzschii* та *Aulacoseira granulata*. Chlorophyta були представлені полідомінантним комплексом.

Цікаво, що порівняльний аналіз з ретроспективними даними показав зростання ролі родів *Dolichospermum*, *Oscillatoria*, *Microcystis* і зниження — *Aphanizomenon*, *Aulacoseira*, *Stephanodiscus*, *Cyclotella*.

Отже, літній фітопланктон Київського водосховища в сучасних умовах представлений полідомінантним за чисельністю комплексом, в якому провідна роль належить Cyanobacteria, меншими частками представлені Bacillariophyta і Chlorophyta.

Дніпровська естуарна екосистема. Узагальнення отриманих багаторічних натурних даних показує, що у фітопланктоні естуарію домінували дрібноклітинні Cyanobacteria. Інші — великі одноклітинні Miozoa, колоніальні Bacillariophyta і ценобіальні Chlorophyta — були представлені значно бідніше (див. табл. 1). Згідно з ретроспективними даними, домінування в естуарії Cyanobacteria в літній період реєструвалося ще з кінця минулого століття [2, 3], на відміну від Київського водосховища, де в 70—80-х роках спостерігався певний спад інтенсивності їхнього розвитку [16].

До складу домінуючого комплексу фітопланктону естуарію входило 22 види, при цьому найбільшою кількістю видів були представлені *Cyanobacteria* (див. табл. 1).

Таким чином, у літній період дніпровський фітопланктон внаслідок масового розвитку *Cyanobacteria* (як у водосховищі, так і в естуарії) та меншою мірою *Bacillariophyta* і *Chlorophyta* є найчисленнішим біотичним компонентом дніпровських екосистем.

Заразом навіть на рівні відділів встановлені певні відмінності, що, на нашу думку, зумовлено природними чинниками. Так, у водосховищі в якості субдомінантів виступають дрібноклітинні *Cryptista* (*Cryptomonas erosa*, *Rhodomonas pusilla*), тоді як в естуарії — більш теплолюбні та солонуватоводні *Miozoa* (*Peridinium cinctum*, *Peridiniopsis quadridens*).

Значно складніші закономірності просторового розподілу характерні для всіх 23 видів-домінантів дніпровського фітопланктону. Порівняння складу домінуючого комплексу водосховища та естуарію за коефіцієнтом Серенсена (K_s) показало найвищий рівень подібності ($K_s = 0,55$) для *Cyanobacteria*. Варто зауважити, що у водосховищі найбільш масовими є види р. *Dolichospermum*, а в естуарії — види р. *Microcystis*, які є більш теплолюбними і витримують вищу мінералізацію води [16, 52].

З інших відділів K_s був розрахований для *Chlorophyta* (0,36) і *Bacillariophyta* (0,20). Для пояснення отриманих даних можна навести приклад з *Bacillariophyta*. Так, в обох екосистемах найчисленнішими є види р. *Aulacoseira*. Але у водосховищі це більш холодолюбна *A. italica*, а в естуарії — більш теплолюбна *A. granulata*. Отже, на склад видів-домінантів, навіть у межах того самого систематичного відділу, суттєво впливають екологічні чинники, зокрема температурний режим і мінералізація води.

Таким чином, у літній період домінуючий комплекс фітопланктону водосховища та естуарію формували дрібноклітинні *Cyanobacteria*, крупноклітинні *Bacillariophyta* і *Miozoa* та ценобіальні *Chlorophyta*. Важливо, що для водосховища характерний полідомінантний комплекс *Cyanobacteria*, *Bacillariophyta*, *Chlorophyta*, а для естуарію — монодомінантний *Cyanobacteria*.

Реакція фітопланктону на вплив низки екологічних чинників. Фітопланктон за підвищених температур. Реакція фітопланктону прісноводних екосистем на зміни температури переважно вивчалась на озерах, таких як Вашингтон, Тахо (США), Констанц, Женевське і Цюрихське озера [82], Онтаріо [30], Мйоса (Норвегія) [58], Кінерет (Ізраїль) [37, 39, 61, 62], Лунцер (Австрія) [70], Пюхьярві (Фінляндія) [68], Ньїве (Нідерланди) [45] та інших озерах Європи та Америки [48].

Роботи щодо фітопланктону великих річок Європи в умовах зростання температури проводились на Луарі [57], Темзі [25, 46], Дунаї [84], Рейні, Ельбі [40]. Є публікації, присвячені впливу змін клімату на річкові екосистеми в цілому [21, 88], проте фітопланктон у них окремо не обговорюється.

Також на сьогодні мало робіт, в яких аналізується зв'язок між температурою і фітопланктоном водосховищ світу. Це питання вивчали для

Таблиця 1
Структурна організація домінуючих комплексів за чисельністю лігнього фітопланктону Київського водосховища та Дніпровської естуарної екосистеми (узагальнені дані за 2014—2020 рр.)

Київське водосховище				Дніпровська естуарна екосистема		
№	відділи $N_i/\Sigma N \times 100\%$	№	види-домінанти $N_i/\Sigma N \times 100\%$	№	відділи $N_i/\Sigma N \times 100\%$	види-домінанти $N_i/\Sigma N \times 100\%$
1.	Cyanobacteria 24—81	1.	<i>Dolichospermum flos-aquae</i> (Bornet & Flahault) P. Wacklin, L. Hoffmann & Komárek <i>D. scheremetieviae</i> (Elenkin) Wacklin, L. Hoffmann & Komárek <i>Microcystis pulvereae</i> (H.C. Wood) Forti <i>M. aeruginosa</i> (Kützinger) Kützinger <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> Ralfs ex Bornet & Flahault <i>Coelosphaerium kuetzingianum</i> Nägeli <i>Jaaginema geminatum</i> (Schwabe ex Gomont) Anagnostidis & Komárek <i>Limnotherix planctonica</i> (Woloszynska) Meffert <i>Oscillatoria limosa</i> C. Agardh ex Gomont	1.	Cyanobacteria 46—92	1. <i>M. aeruginosa</i> (Kützinger) Kützinger 2. <i>M. pulvereae</i> (H.C. Wood) Forti 3. <i>D. flos-aquae</i> (Bornet & Flahault) P. Wacklin, L. Hoffmann & Komárek 4. <i>D. scheremetieviae</i> (Elenkin) Wacklin, L. Hoffmann & Komárek 5. <i>Aph. flos-aquae</i> Ralfs ex Bornet & Flahault 6. <i>Anagnostidinema amphibium</i> (C. Agardh ex Gomont) Strunický, Bohunická, J.R. Johansen & J. Komárek 7. <i>Oscillatoria tenuis</i> C. Agardh ex Gomont 8. <i>Merismopedia minima</i> G. Beck 9. <i>M. tranquilla</i> (Ehrenberg) Trevisan

Продовження табл. 1

Київське водосховище				Дніпровська естуарна екосистема			
№	відділи N/ΣN×100 %	№	види-домінанти N/ΣN×100 %	№	відділи N/ΣN×100 %	№	види-домінанти N/ΣN×100 %
2.	Bacillariophyta 12—31	1.	<i>Aulacoseira italica</i> (Ehrenberg) Simonsen	2.	Bacillariophyta 7—23	1.	<i>A. granulata</i> (Ehrenberg) Simonsen
		2.	<i>Stephanocyclus meneghinianus</i> (Kützing) Kulikovskiy, Genkal & Kociolek	2.		<i>A. distans</i> (Ehrenberg) Simonsen	
		3.	<i>Stephanodiscus hantzschii</i> Grunow	3.		<i>Melosira varians</i> C. Agardh	
		4.	<i>Aulacoseira granulata</i> (Ehrenberg) Simon- sen	4.		<i>Chaetoceros compressus</i> Lauder	
3.	Cryptista 5—7	1.	<i>Cryptomonas erosa</i> Ehrenberg	3.	Miozoa 5—12	1.	<i>Chaetoceros subtilis</i> Cleve
		2.	<i>Rhodomonas pusilla</i> (Bachmann) Javor- nický	6.		<i>Tabellaria fenestrata</i> (Lyngbye) Kützing	
4.	Chlorophyta 5—21	1.	<i>Coelastrum microporum</i> Nägeli	4.	Chlorophyta 5—16	1.	<i>Peridinium cinctum</i> (O.F. Müller) Ehren- berg
		2.	<i>Colemanosphaera charkowiensis</i> (Korshi- kov) H. Nozaki, T.K. Yamada, F. Takahas- hi, R. Matsuzaki & T. Nakada			2.	<i>Peridiniopsis quadridens</i> (F. Stein) Bourrel- ly
		3.	<i>Tetradismus lagerheimii</i> M.J. Wynne & Guiry			1.	<i>C. microporum</i> Nägeli
						2.	<i>Pandorina morum</i> (O.F. Müller) Bory
						3.	<i>Desmodesmus communis</i> (E. Hegewald) E. Hegewald

Продовження табл. 1

Київське водосховище				Дніпровська естуарна екосистема		
№	відділи $N_i/\sum N \times 100\%$	№	види-домінанти $N_i/\sum N \times 100\%$	№	відділи $N_i/\sum N \times 100\%$	види-домінанти $N_i/\sum N \times 100\%$
		4.	<i>Desmodesmus communis</i> (E. Hegewald)	4.		<i>Coenochloris pyrenoidosa</i> Korshikov
		5.	<i>Microcystis pusillum</i> Fresenius	5.		<i>Coenococcus planctonicus</i> Korshikov
		6.	<i>Monoraphidium contortum</i> (Thuret) Komárková-Legnerová			
		7.	<i>Sphaerocystis planctonica</i> (Korshikov) Bourrelly			

Примітка. Наведено види-домінанти, які формували від 5 % і вище чисельності ($\sum N$) літнього фітопланктону; види-домінанти представлені в порядку зменшення як абсолютних величин їхньої чисельності (N_i), так і часток (%) від загальної чисельності фітопланктону ($\sum N$).

водосховищ на річках басейну р. Вісли [27, 86, 91], р. Одра [49], р. Саскачеван [18], р. Коннектикут [59] та верхньокаскадних водосховищ Дніпра [77, 81].

Дещо більше публікацій присвячено впливу зростання температури на фітопланктон естуаріїв, які є дуже вразливими до змін клімату [31, 35, 60]. У цьому контексті розглядали естуарії таких річок, як Ельба [41], Гвадіана (Португалія — Іспанія) [22, 29], Тахо (Португалія) [26], Мондегу (Португалія), Ріо-де-ла-Плата (Аргентина — Уругвай), Мегхна (Бангладеш) [31], Амазонка [36], Ньюс (Північна Кароліна, США) [66, 67], деяких річок Великої Британії [72], а також великі естуарії, у які впадають кілька річок: Сан-Франциска затока [42, 44, 51, 53], Мексиканська затока [69], Чесапекська затока (Вірджинія — Меріленд, США) [60, 67], затока Наррагансетт (Род-Айленд, США) [23].

Київське водосховище. Реакцію літнього фітопланктону на зміни температурного режиму проаналізовано на основі ретроспективних і сучасних даних щодо біомаси основних відділів водоростей (Cyanobacteria і Bacillariophyta) та середньої температури повітря (рис. 1).

У багаторічній динаміці Cyanobacteria спостерігається два піки. Перший припадає на другу половину 1960-х років — формування водосхо-

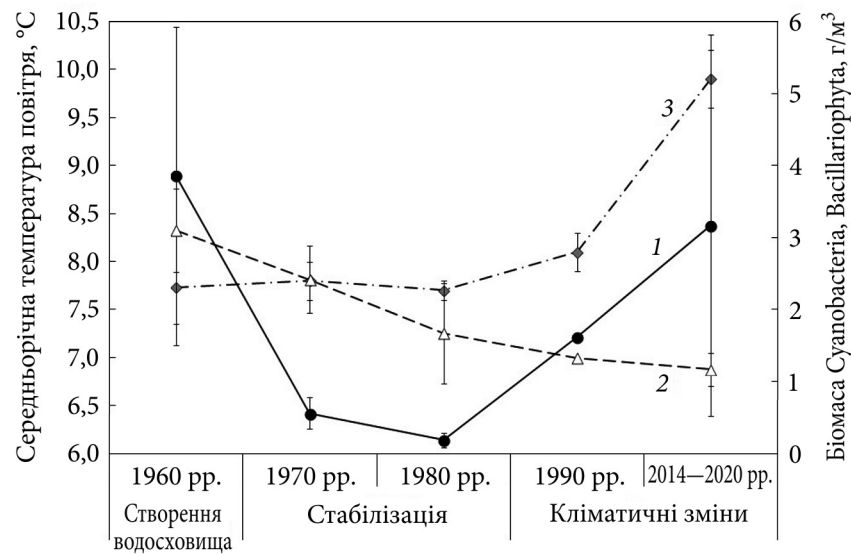


Рис. 1. Багаторічна динаміка середньої біомаси *Cyanobacteria* (1) і *Bacillariophyta* (2) у Київському водосховищі та середньорічної температури повітря в м. Києві за даними ЦГО (3). Дані по фітопланктону за 1960-ті роки — згідно з [9], з 1970-х років — авторські дані

вища, коли були затоплені нові території і відбувалось надходження у водну товщу значної кількості біогенних елементів. Другий починається з 90-х років минулого століття, коли почалась реєстрація зростання температури, і триває дотепер.

Динаміка біомаси *Bacillariophyta* характеризується одним піком — у 60—70-х роках минулого століття, після якого спостерігається поступове зниження.

Отже, реакція водоростей цих провідних відділів на підвищення температури діаметрально протилежна. Так, чисельність і біомаса *Cyanobacteria* продовжує зростати, а *Bacillariophyta* — навпаки, знижуватись. Важливо, що саме в теперішній час, порівняно з іншими періодами, спостерігається найбільший «розрив» між середньою біомасою *Cyanobacteria* і *Bacillariophyta* на користь *Cyanobacteria*. Це свідчить про те, що в умовах потепління клімату *Cyanobacteria* отримали значну конкурентну перевагу.

Аналіз багаторічної динаміки *Cyanobacteria* і *Bacillariophyta* в естуарії показує, що починаючи з 60-х років ХХ ст. і до сьогодення відбувається зростання біомаси *Cyanobacteria* (рис. 2). Вважаємо, що це пов'язано з дією температурного чинника, оскільки динаміка біомаси *Cyanobacteria* корелює із середньорічною температурою повітря в регіоні.

Відомо [63, 64], що *Cyanobacteria* характеризуються оптимальною швидкістю росту за відносно високих температур, зазвичай вище ніж

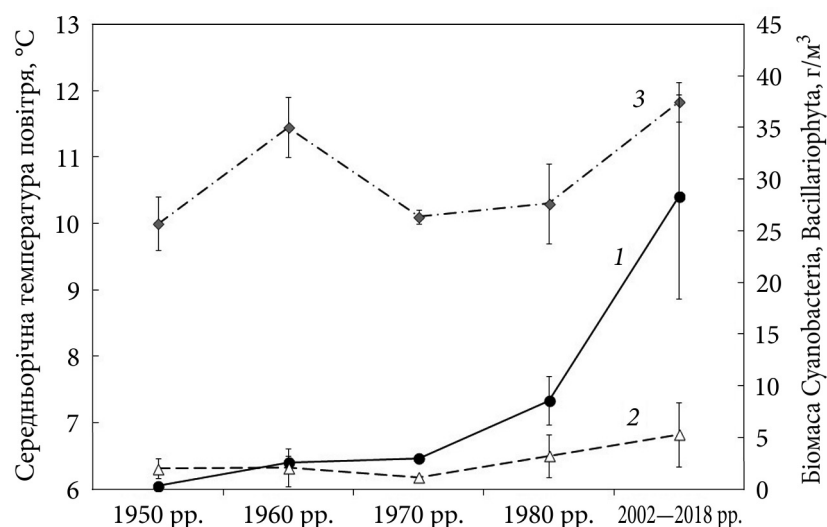


Рис. 2. Багаторічна динаміка середньої біомаси *Cyanobacteria* (1) і *Bacillariophyta* (2) у ДДП та середньорічної температури повітря по м. Херсон (3): температура — за даними метеостанції Херсон; дані по фітопланктону за 1960—1980-ті роки — згідно з [2, 3], з 2002 р. — власні дані

25 °C, і за таких умов вони найбільш ефективно конкурують з еукаріотними водоростями.

Відтак, сучасний інтенсивний розвиток *Cyanobacteria* в обох досліджуваних екосистемах є проявом спільної закономірності.

Проте встановлено й аспекти відмінності. Сучасні величини біомаси *Cyanobacteria* в естуарії майже на порядок вищі, ніж у водосховищі. Вважаємо, що основною причиною є різниця у середньорічній температурі регіонів. Це підтверджується позитивними залежностями між середньорічною температурою повітря по м. Київ та м. Херсон і біомасою *Cyanobacteria* (рис. 3, а), побудованими на основі вищенаведених даних (див. рис. 1, 2). Якщо об'єднати дані по Київському водосховищі і ДДП в один масив і на основі об'єданого масиву розрахувати коефіцієнт кореляції між температурою повітря та біомасою *Cyanobacteria*, то він буде статистично достовірним і становитиме 0,61 при рівні значущості 0,04 (рис. 3, б).

Важливо, що при цьому для біомаси *Bacillariophyta* статистично достовірних змін не встановлено. Можна зробити припущення, що серед них присутні види (особливо з р. *Chaetoceros*) з Чорного моря, які більш теплолюбні, тому підвищення температури не призводить до статистично значущого зниження їхньої біомаси.

Чутливість *Cyanobacteria* до змін температури підтверджується раніше встановленою достовірною лінійною залежністю між біомасою ціанобактерій та температурою води у Київському водосховищі [16]. Аналогічна закономірність спостерігається і для масиву даних, які включено до даної роботи. Так, у літні сезони 2014—2020 рр. коефіцієнт кореляції

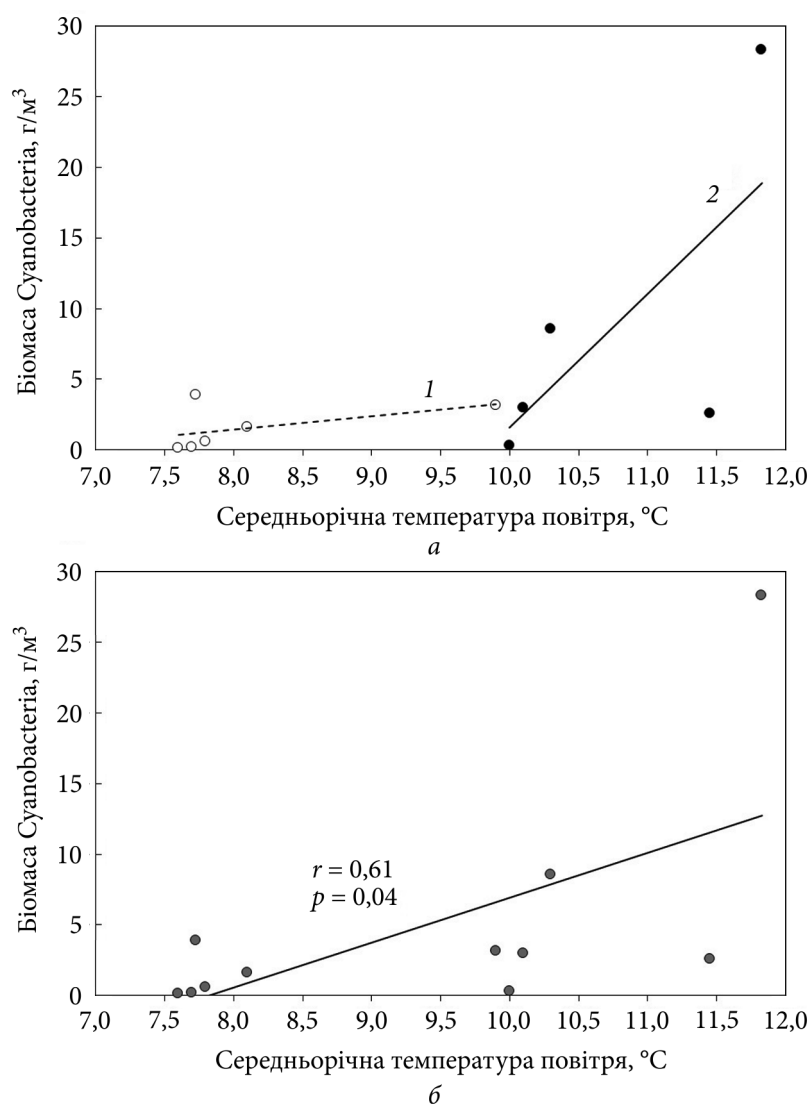


Рис. 3. Залежність між середньорічною температурою повітря та біомасою *Cyanobacteria*: а — окремо по двох екосистемах (1 — Київське водосховище, 2 — ДНЕС); б — за об'єднаним масивом даних по водосховищу та естуарію

між цими показниками становив: $r = 0,46$, $p = 0,02$ (рис. 4). Найменшу біомасу *Cyanobacteria* відмічено за температури води 20—21 °C, а найбільшу — за температури 27 °C.

Отже, *Cyanobacteria* не тільки чутливо реагують на зміну температури води, а й можуть бути використані як індикатори зміни середньорічної температури повітря.

Водночас для *Bacillariophyta* залежність від температури води в літні періоди мала складніший характер. Загальною тенденцією є зниження біомаси *Bacillariophyta* при підвищенні температури води. Проте якщо

розглянути цей графік більш детально, на кривій біомаси Bacillariophyta видно два піки (див. рис. 4), які реєструються у температурних діапазонах близько 20—21 і 23—24 °С.

Пояснити це можна тим, що різні види Bacillariophyta характеризуються різною реакцією на зміни температури. Так, діапазон 20—21 °С входить до температурного оптимуму таких видів, як *Stephanodiscus hantzschii*, *Aulacoseira ambigua* [19, 90], а діапазон 23—24 °С є сприятливішим для розвитку більш теплолюбних видів, таких як *Aulacoseira granulata* [92], *Ulnaria ulna* [90]. Необхідно зауважити, що в даній роботі ми розглядаємо виключно літній сезон і не беремо до уваги весняно-осінній піки розвитку діатомових, які значно перевищують літні показники [15].

Гідрохімічний режим. Важливим екологічним чинником, що в значній мірі впливає на вегетацію фітопланктону, є гідрохімічний режим, зокрема вміст біогенних елементів та іонний склад води. Залежність розвитку фітопланктону від біогенних елементів проаналізовано в роботах [20, 28, 32, 47, 55, 56, 73].

Велике значення для фітопланктону має градієнт мінералізації води, особливо при переході від річки до естуарію і від верхньої до нижньої частини естуарію [54, 83, 85]. Підвищення рівня морів збільшує приток морської води до естуаріїв і може викликати зміни у фітопланктоні [75].

Реакція фітопланктону на зростання мінералізації дніпровської води. Цікавою складовою гідрохімічних процесів сьогодення є зростання мінералізації дніпровської води. Оскільки в ДЄЕ інтенсивність осолонення води є значно вищою, ніж у водосховищі, відповідно, реакція фітопланктону на осолонення води в досліджуваних екосистемах дещо відрізняється.

Київське водосховище. Появу солонуватоводно-морських форм у фітопланктоні головного у каскаді водосховища вперше було зареєстровано 40 років тому — у 1984 р. [1]. Знайдені види відносились до Bacillariophyta і були представниками двох родів: *Thalassiosira* (*Th. inserta*, *Th. lacustris*, *Th. guillardii*, *Th. pseudonana*, *Th. weissflogii*) і *Skeletonema* (*S. subsalsum*, *S. potamos*).

Подальші дослідження дали підставу стверджувати, що солонуватоводно-морські форми є типовими представниками діатомей як у головному, так і у внутрішньокаскадних, зокрема Канівському, водосховищах [5, 12]. Аналіз багаторічних натурних даних дозволяє зробити наступні узагальнення:

- упродовж усього періоду досліджень (кінець XX — початок XXI ст.) рр. *Thalassiosira* і *Skeletonema* є типовими складовими діатомової флори;
- найінтенсивніше вегетують навесні, менше — восени та поодинокі трапляються в літній період за більш високих температур;
- їхня біомаса коливається в широких межах — від фонових значень ($<0,1$ г/дм³) до декількох г/м³, що може становити до 50 % від усіх Bacillariophyta;

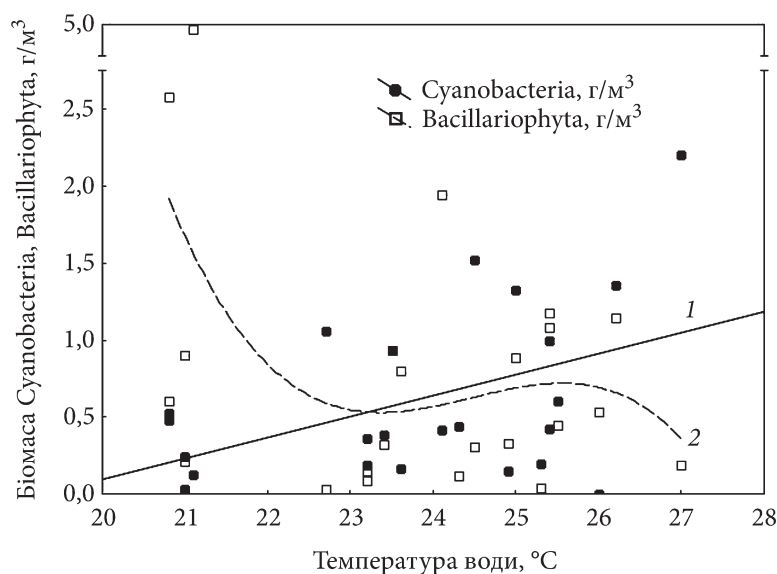


Рис. 4. Залежність біомаси *Cyanobacteria* (1) і *Bacillariophyta* (2) у Київському водосховищі від температури води (за даними літа 2014—2020 рр.)

— наведені види були представлені дрібноклітинними формами, діаметр ступок яких коливався від 3,4—3,9 до 16,3—20,0 мкм (види р. *Thalassiosira*) і від 3,9—4,7 до 7,6—8,9 мкм (види р. *Skeletonema*);

— оцінюючи роль цих діатомей у продукційних процесах, необхідно констатувати, що дрібноклітинні види характеризуються більш високою питомою продукцією, ніж великоклітинні [77].

Крім наведених дрібноклітинних представників зареєстровані й більші солонуватоводні види *Bacillariophyta*: *Cocconeis pediculus*, *Cyclotella stelligera*, *Nitzschia vitrea*.

Очевидно, що вегетації діатомей у дніпровських водосховищах сприяє їхня висока адаптаційна здатність до розвитку в широкому діапазоні мінералізації води — від прісних до морських вод [3, 10, 87].

Важливо, що в Київському водосховищі були також виявлені солонуватоводні представники інших відділів: *Dactylococcopsis planctonica*, *Gloeocapsa minuta*, *G. turgida*, *Oscillatoria limosa*, *Peridiniopsis penardii*, *Cryptomonas erosa*, *Euglena oxyuris*, *Oocystis submarina*.

Отже, зростання мінералізації води навіть на кілька десятків мг/дм³ зумовило корінну перебудову фітопланктону, внаслідок чого в останні десятиліття реєструється експансія солонуватоводних видів з *Bacillariophyta*, *Cyanobacteria*, *Miozoa*, *Chlorophyta*, *Euglenozoa*.

Дніпровська естуарна екосистема. Узагальнення ретроспективних і сучасних авторських даних, що охоплюють понад сімдесятирічний період досліджень, на прикладі *Bacillariophyta* показали відмінності реакції їхніх екологічних груп на зростання мінералізації води. Встановлено зниження частки (% видового складу від загальної кількості діатомей) пріс-

новодних форм Bacillariophyta від східної ділянки до більш осолоненої західної.

Зворотній процес — зростання частки солонуватоводно-морських і морських форм, хоча і з меншою інтенсивністю, спостерігався від східної до західної ділянки акваторії естуарію (табл. 2).

Зокрема, це види, які зустрічались у фітопланктоні з 60-х років минулого століття і знайдені ще О.І. Івановим [2, 3]: *Chaetoceros compressus*, *Ch. subtilis*, *Ch. septentrionalis*, *Ch. socialis* f. *vernalis*, *Rhizosolenia calcar-avis*, *Skeletonema costatum*, *S. subsalsum*, *Thalassiosira parva*, *Th. subsalina*, *Thalassionema nitzschoides*.

Наведений список таксонів поповнюється видами, зафіксованими авторами вже у 2000-х роках: *Mastogloia elliptica*, *M. ambigua*, *Cocconeis pediculus*, *Melosira lineata*, *Nitzschia epithemioides*.

Крім Bacillariophyta, в естуарії зареєстровані також солонуватоводно-морські форми з інших відділів: *Peridiniopsis penardii*, *Prorocentrum cordatum*, *Euglena pisciformis* [3]. На сьогодні цей список поповнили *Gloeocapsa minuta*, *G. turgida*, *Pseudoholopedia convoluta*, *Cryptomonas erosa*, *Oocystis submarina*. Усі відмічені види — це енергетична основа фітопланктону, яка формує первинні потоки енергії, колообігу речовин і якості водного середовища естуарію за сучасних умов.

Згідно з багаторічними даними, зі зростанням мінералізації води у напрямку від східної ділянки до західної зменшується біомаса галофобів і збільшується сукупна біомаса галофілів та мезогалобів (рис. 5).

На східній ділянці ДЕЕ сумарна біомаса галофілів та мезогалобів перевищує біомасу галофобів у 2,5 рази, на центральній ділянці — у 8 разів, а на західній ділянці, яка з'єднується з Чорним морем, — майже в 20 разів. Отримані нами результати узгоджуються з ретроспективними даними [50].

Таблиця 2

Багаторічна динаміка розподілу (частка від видового складу, %) Bacillariophyta за відношенням до мінералізації води по акваторії ДЕЕ

Екологічні групи	Ділянки акваторії ДЕЕ								
	східна			центральна			західна		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3
Прісноводні	70	51	40	48	48	36	42	26	19
Прісноводно-солонуватоводні	18	26	21	22	26	19	17	18	12
Солонуватоводні	8	—	4	15	3	6	18	4	10
Солонуватоводно-морські	—	10	11	4	10	14	6	12	15
Морські	3	13	19	11	13	18	16	42	47

Примітка. 1 — дані за 1951—1952 рр. [8]; 2 — дані за 1958—1988 рр. [2, 3]; 3 — авторські дані. Розподіл Bacillariophyta за різними екологічними групами відносно мінералізації води наведено згідно з [10].

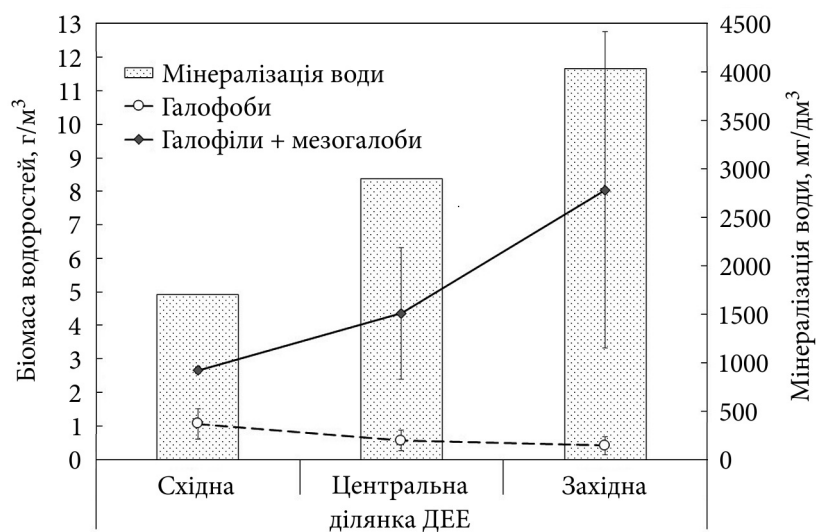


Рис. 5. Просторовий розподіл середньої біомаси галофобів, галофілів та мезогалофілів у фітопланктоні ДНЕ в сучасний період за різної мінералізації води [17]

Важливою ознакою сучасної сукцесії дніпровського фітопланктону, характерною як для естуарію, так і водосховища, є те, що серед водоростей різних систематичних відділів найбільш інтенсивною на зростання мінералізації (осолонення) води є реакція Bacillariophyta. Встановлено, що як більш інтенсивне осолонення, так і експансія солонуватоводно-морських форм Bacillariophyta більшою мірою притаманні ДНЕ, ніж Київському водосховищу.

Реакція фітопланктону на зміну біогенного режиму. На прикладі Київського водосховища проведено кореляційний аналіз залежності між вмістом мінеральних форм азоту (NH_4^+ , NO_2^- , NO_3^-) і фосфору (PO_4^{3-}) та біомасою Cyanobacteria і Bacillariophyta.

Встановлено достовірну позитивну кореляцію ($r = 0,60$; $p = 0,001$) між вмістом амонійного азоту та біомасою Cyanobacteria (рис. 6, а). Це пояснюється тим, що Cyanobacteria серед мінеральних форм азоту віддають перевагу амонійній формі [24, 53].

Достовірну позитивну кореляцію ($r = 0,63$; $p = 0,001$) зареєстровано між вмістом фосфору фосфатів та часткою біомаси Cyanobacteria (рис. 6, б). Згідно з [65], конкурентна перевага Cyanobacteria перед іншими відділами зумовлена здатністю запасати фосфор безпосередньо у водоростевих клітинах.

Необхідно звернути увагу і на достовірну негативну кореляцію ($r = -0,56$; $p = 0,003$) між вмістом амонійного азоту та часткою біомаси Bacillariophyta (рис. 7, а). На нашу думку, кореляційний зв'язок між цими двома показниками не є «причинно-наслідковим», а зумовлений опосередкованою дією інших чинників:

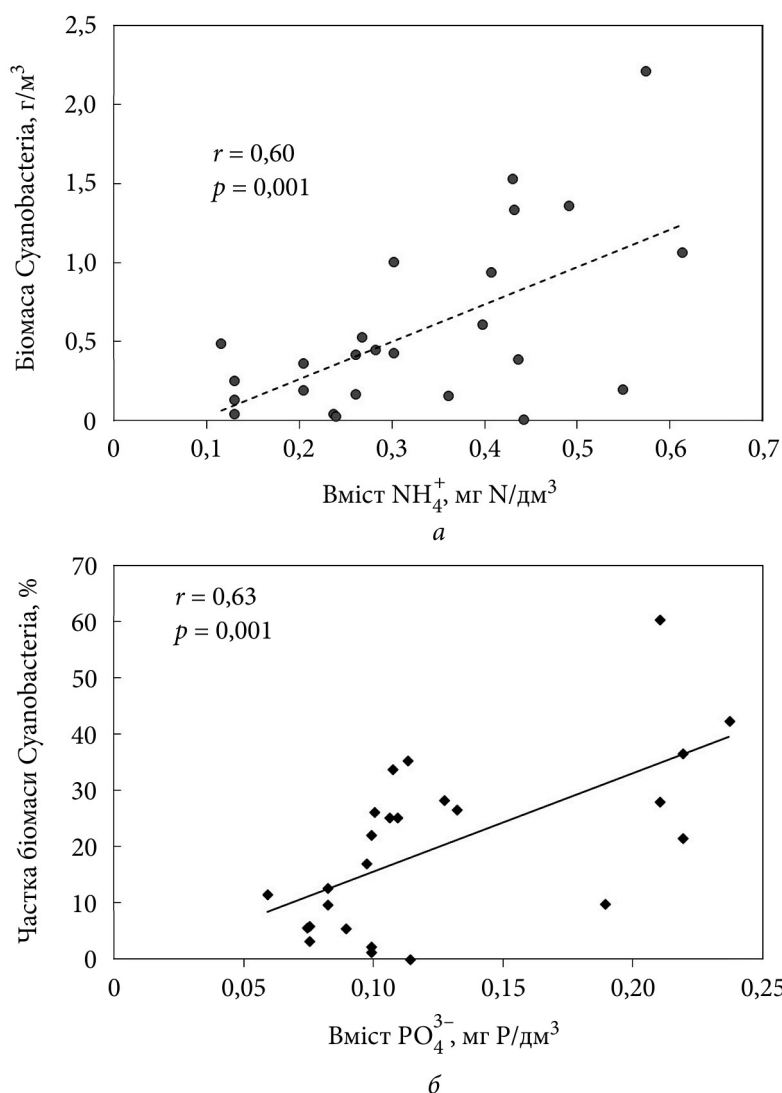


Рис. 6. Лінійна кореляція між вмістом біогенних елементів (а — амонійного азоту, б — фосфору) та кількісними характеристиками *Cyanobacteria* у фітопланктоні Київського водосховища

1. Високий вміст амонійного азоту позитивно впливає на вегетацію *Cyanobacteria*, які характеризуються низькою питомою вагою і, формуючи поверхневі плівки, «екранують» товщу води, де вегетують *Bacillariophyta*, питома вага яких більша [78];

2. Високий вміст амонійного азоту може бути наслідком інтенсивної деструкції органічних речовин. При цьому швидкість деструкції зростає з підвищенням температури води. На користь цього свідчить достовірна позитивна кореляція між вмістом амонійного азоту і температурою води ($r = 0,65$; $p < 0,001$). Оскільки для більшості видів *Bacillariophyta* опти-

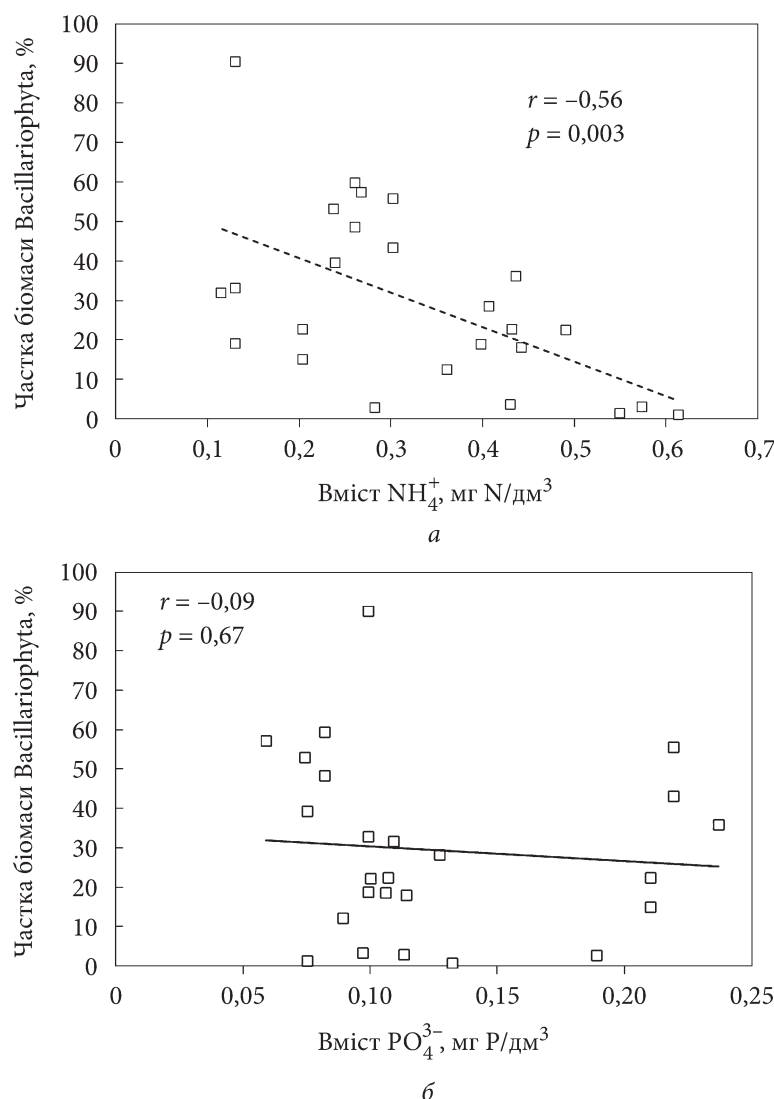


Рис. 7. Лінійна кореляція між вмістом біогенних елементів (а — амонійного азоту, б — фосфору) та часткою біомаси Bacillariophyta у фітопланктоні Київського водосховища

мальною температурою є 14—20 °C [77], то за високої температури води їхня біомаса знижується.

Відсутність достовірної залежності між біомасою Bacillariophyta та вмістом фосфору (рис. 7, б) може пояснюватись тим, що у теперішній час неорганічний фосфор у воді Київського водосховища є в надлишку і не лімітує розвиток водоростей [16].

Таким чином, у сучасних умовах існуючі концентрації мінеральних форм азоту і фосфору є достатніми для розвитку комплексу Ціанобacte-

ria—Bacillariophyta — якісної і кількісної основи дніпровського фітопланктону.

Сучасна оцінка якості водного середовища. Київське водосховище. На основі узагальнених як опублікованих, так і авторських даних [12, 89]² проведено комплексну оцінку якості водного середовища: а) за гідрохімічними показниками (іонний склад води, мінералізація, вміст мінеральних форм азоту і фосфору); б) за біотичними показниками (співвідношення видів — індикаторів сапробності та індекси сапробності Пантле-Букк у модифікації Сладечека як за чисельністю (S_N), так і за біомасою (S_B) видів-індикаторів (табл. 3).

Відповідно, за гідрохімічними складовими отримано:

- згідно з динамікою вмісту іонів Cl^- , SO_4^{3-} і NO_2^- , якість води характеризується як «чиста»;
- за величиною мінералізації і вмісту NO_3^- — «чиста» — «брудна»;
- за NH_4^+ — «помірно забруднена» — «брудна», за PO_4^{3-} — «помірно забруднена».

Якість води за біологічними складовими водосховища за останнє десятиліття (2014—2020 рр.) характеризувалась від класу «чиста» до «помірно забруднених» — «брудних» вод.

Загалом модальним класом якості води Київського водосховища на сучасному етапі як за гідрохімічними, так і за біотичними показниками є «помірно забруднені» води, що характерно для більшості континентальних гідроекосистем України та ЄС.

Дніпровська естуарна екосистема. Якість водного середовища проаналізовано на основі узагальнення значного масиву авторських даних [4, 17].

Згідно з розрахованими 12 показниками, на сьогодні якість водного середовища ДЄЕ характеризується в широкому діапазоні: за гідрохімічними — це «чисті — брудні» води, а за вмістом іонів хлору (Cl^-) — «дуже брудні» (див. табл. 3).

Модальним класом якості води за гідрохімічними та біологічними складовими ДЄЕ є «помірно забруднені» води. Виняток становить тільки оцінка якості води за вмістом Cl^- для західної ділянки, що необхідно враховувати при проектуванні використання води естуарію (іригація, аквакультура).

Аналіз сучасних і ретроспективних даних не виявив статистично достовірних відмінностей порівняно з останніми десятиліттями ХХ ст. (за винятком зростання вмісту Cl^- на західній ділянці). Важливо, що зростання вмісту Cl^- в ДЄЕ узгоджується з літературними даними, отриманими для інших естуарних екосистем [33, 34].

Загалом якість водного середовища ДЄЕ в сучасних умовах відповідає такій, що характерна для більшості лотичних і лентичних екосистем України та ЄС.

² Повний перелік робіт з даними по гідрохімічних показниках наведено у попередній роботі «Характеристика фітопланктону різнотипних дніпровських екосистем: абіотичні чинники і таксономічне різноманіття фітопланктону» [79].

Таблиця 3

Оцінка якості водного середовища Київського водосховища та ДЄЕ за гідрохімічними і гідробіологічними складовими в сучасних умовах

№	Показники	Класи якості води			
		Київське водосховище		ДЄЕ	
Гідрохімічні складові:					
Іонний склад					
1.	Cl ⁻	Чисті		Чисті — дуже брудні	
2.	SO ₄ ³⁻	Чисті		Чисті	
3.	Мінералізація води	Чисті — брудні		Чисті — брудні	
Біогенні елементи					
4.	NH ₄ ⁺	Помірно забруднені — брудні		Помірно забруднені — брудні	
5.	NO ₂ ⁻	Чисті		Чисті — брудні	
6.	NO ₃ ⁻	Чисті		Чисті	
7.	PO ₄ ³⁻	Помірно забруднені		Чисті — брудні	
Біотичні складові:					
За співвідношенням індикаторів сапробності					
8.	χ—о-сапроби	32 %	Чисті	33 %	Чисті
9.	β-мезосапроби	61 %	Помірно забруднені	50 %	Помірно забруднені
10.	α-мезосапроби	7 %	Брудні	13 %	Брудні
Індекс сапробності Пантле-Букк у модифікації Сладечека					
11.	S _N	1,45—1,93 (1,89)	β-мезо-сапробна зона, помірно забруднені	1,57—2,28 (1,97)	β-мезо-сапробна зона, помірно забруднені
12.	S _B	1,54—2,04 (1,94)	β-мезо-сапробна зона, помірно забруднені	1,74—2,16 (1,97)	β-мезо-сапробна зона, помірно забруднені

Примітка. У дужках зазначено середні величини.

Таким чином, отримані дані щодо якості водного середовища вказують на переважання у дніпровських екосистемах «помірно забруднених вод». Погіршення якості води в естуарії зумовлено високим вмістом Cl⁻, особливо на західній ділянці.

Висновки

Кількісний розвиток фітопланктону Київського водосховища та Дніпровсько-Бузької естуарної екосистеми в літній період характери-

зується високими показниками чисельності і біомаси, притаманними високопродуктивним екосистемам.

Відмінності полягають у тому, що чисельність і біомаса фітопланктону, зокрема *Cyanobacteria*, в естуарії майже на порядок вищі, ніж у водосховищі. Оскільки вміст біогенних елементів в обох екосистемах є оптимальним, така відмінність, ймовірно, пов'язана з теплішим кліматом району ДЕЕ, а також зі зростанням кількісних показників фітопланктону від витоків до гирла.

Аналіз домінуючих комплексів фітопланктону показав, що у ДЕЕ спостерігався більш інтенсивний розвиток *Microcystis aeruginosa*, який є теплолюбним і витримує значні коливання мінералізації води. Водночас у водосховищі провідна роль належить видам р. *Anabaena*.

У Київському водосховищі на багаторічну динаміку *Cyanobacteria* вплинув не тільки температурний чинник, а й гідрологічний та гідрохімічний режим. Тому відмічено два основні піки розвитку ціанобактерій: у перші роки створення водосховища і в сучасний період у зв'язку з потеплінням клімату.

У ДЕЕ багаторічна динаміка біомаси *Cyanobacteria* пов'язана переважно з температурним режимом, що підтверджується достовірною лінійною залежністю між цими показниками.

Зростання мінералізації дніпровської води призводить до поширення солонуватоводних і морських видів водоростей. При цьому в естуарії цей процес протікає значно інтенсивніше, ніж у водосховищі.

Показано достовірну позитивну кореляцію між вмістом амонійного азоту та біомасою *Cyanobacteria*, що зумовлено їхньою перевагою до споживання цієї форми азоту. Відсутність достовірної залежності між біомасою *Bacillariophyta* та вмістом фосфору пов'язана з тим, що на сьогодні фосфор не є лімітуючим чинником для розвитку фітопланктону як у водосховищі, так і в естуарії.

На сучасному етапі еволюції дніпровської екосистеми якість водного середовища водосховища та естуарію в основному характеризується як «помірно забруднені води», що властиве для більшості лотичних і лентичних екосистем України та ЄС.

Отримані дані можуть бути використані як фонові для подальшої оцінки негативних наслідків та загроз збройної агресії РФ для дніпровських екосистем України, особливо після підриву греблі Каховської ГЕС і потрапляння значної кількості прісної води з річковим фітопланктоном у дніпровську естуарну екосистему.

Список використаної літератури

1. Генкал С.І., Щербак В.І. Нові дані про флору діатомових водоростей Київського водосховища. *Укр. ботан. журн.* 1987. Т. 43, № 1. С. 61—65.
2. Днепро-Бугская эстуарная экосистема. Киев : Наук. думка, 1989. 239 с.
3. Иванов А.И. Фитопланктон устьевых областей рек северо-западного Причерноморья. Киев : Наук. думка, 1982. 210 с.

4. Кутіщев П.С., Коржов Є.І., Гончарова О.В., Козлов Л.В. Екологічна оцінка якості води Дніпровсько-Бузької естуарної екосистеми за гідрохімічними показниками. *Тавр. наук. вісн.* 2021. № 120. С. 323—335.
5. Майстрова Н.В., Генкал С.И., Щербак В.И., Семенюк Н.Е. Centrophyceae урбанізованої частини Каневського водохранилища (Україна). *Альгологія*. 2007. Т. 17, № 4. С. 467—480.
6. Метеопост. Статистика погоди. Кліматичні дані за роками та місяцями. URL: <https://meteopost.com/weather/climate/> (дата звернення: 27.10.2023).
7. Планктон и бентос Днепровских водохранилищ как кормовая база рыб. Киев : Полиграфцентр «Лира», 2016. 217 с.
8. Приймаченко А.Д. Фитопланктон Днепровско-Бугского лимана. Киев : Изд-во АН УССР, 1956. 155 с.
9. Приймаченко А.Д. Фитопланктон и первичная продукция Днепра и днепровских водохранилищ. Киев : Наук. думка, 1981. 228 с.
10. Прошкина-Лавренко А.И. Диатомовые водоросли — показатели солёности. *Диатомовый сборник*. 1953. Вып. 1. С. 187—205.
11. Растительность и бактериальное население Днепра и его водохранилищ / Отв. ред. Н.В. Кондратьева. Киев : Наук. думка, 1989. 232 с.
12. Романенко В.Д., Якушин В.М., Щербак В.І. та ін. Біорізноманіття та біоресурсний потенціал екосистем дніпровських водосховищ в умовах кліматичних змін і розвитку біологічної інвазії. Київ : Наук. думка, 2019. 255 с.
13. Центральна геофізична обсерваторія імені Бориса Срезневського. Кліматичні дані по м. Київ. URL: <http://cgo-sreznevskiy.kyiv.ua/uk/diialnist/klimatolohichna/klimatychni-dani-ro-kyievu> (дата звернення: 27.10.2023).
14. Щербак В.І. Фітопланктон. Методи гідроекологічних досліджень поверхневих вод. Київ : ЛОГОС, 2006. С. 8—32.
15. Щербак В.І., Майстрова Н.В., Задорожна Г.М. Різноманіття дніпровського фітопланктону. Біорізноманіття та біоресурсний потенціал екосистем дніпровських водосховищ в умовах кліматичних змін і розвитку біологічної інвазії. Київ : Наук. думка, 2019. С. 67—78.
16. Щербак В.І., Семенюк Н.Є., Майстрова Н.В. Характеристика Cyanobacteria на різних етапах існування Київського водосховища. *Гідробіол. журн.* 2023. Т. 59, № 5. С. 3—27.
17. Щербак В.І., Шерман І.М., Кутіщев П.С. та ін. Сучасний екологічний стан і біорізноманіття Дніпровсько-Бузької естуарної системи у зв'язку з промисловою іхтіофауною. Херсон, 2020. 200 с.
18. 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.
19. Anderson N.J. Minireview: Diatoms, temperature and climatic change. *Eur. J. Phycol.* 2000. Vol. 35, Iss. 4. P. 307—314.
20. Arhonditsis G.B., Stow C.A., Paerl H.W. et al. Delineation of the role of nutrient dynamics and hydrologic forcing on phytoplankton patterns along a freshwater-marine continuum. *Ecological Modeling*. 2007. Vol. 208. P. 230—246.
21. Arnell N.W., Halliday S.J., Battarbee R.W. et al. The implications of climate change for the water environment in England. *Progress in Physical Geography*. 2015. Vol. 39, N 1. P. 93—120.
22. Barbosa A.B., Domingues R.B., Galvão H.M. Environmental forcing of phytoplankton in a Mediterranean estuary (Guadiana Estuary, South-western Iberia): A decadal study of anthropogenic and climatic influences. *Estuaries and Coasts*. 2010. Vol. 33. P. 324—341.
23. Borkman D.G., Smayda T. Multidecadal (1959—1997) changes in *Skeletonema* abundance and seasonal bloom patterns in Narragansett Bay, Rhode Island, USA. *Journal of Sea Research*. 2009. Vol. 61, N 1—2. P. 84—94.

24. 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.
25. Bussi G., Whitehead P.G., Bowes M.J. et al. Impacts of climate change, land-use change and phosphorus reduction on phytoplankton in the River Thames (UK). *Sci. Total Environ.* 2016. Vol. 572. P. 1507—1519.
26. Cereja R., Chainho P., Brotas V. et al. Spatial variability of physicochemical parameters and phytoplankton at the Tagus Estuary (Portugal). *Sustainability*. 2022. Vol. 14, N 20. Article N 13324. (<https://doi.org/10.3390/su142013324>).
27. 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.
28. Dodds W.K., Smith V.H. Nitrogen, phosphorus, and eutrophication in streams. *Inland Waters*. 2016. Vol. 6, N 2. P. 155—164.
29. Domingues R.B., Barbosa A., Galvao H. Nutrients, light and phytoplankton succession in a temperate estuary (the Guadiana, south-western Iberia). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 2005. Vol. 65. P. 249—260.
30. Estep L.R., Reavie E.D. The ecological history of lake Ontario according to phytoplankton. *Journal of Great Lakes Research*. 2015. Vol. 41, N 3. P. 669—687.
31. Filho W.L., Nagy G.J., Martinho F. Influences of climate change and variability on estuarine ecosystems: An impact study in selected European, South American and Asian Countries. *Intern. J. Environ. Res. Publ. Health*. 2022. Vol. 19, N 1. Article N 585 (<https://doi.org/10.3390/ijerph19010585>).
32. Fisher T.R., Peele E.R., Ammerman J.W., Harding Jr L.W. Nutrient limitation of phytoplankton in Chesapeake Bay. *Marine Ecology Progress Series*. 1992. Vol. 82. P. 51—63.
33. Garcia M., Cobos M., Magaca P., Dñez-Minguito M. Sensitivity of Iberian estuaries to changes in sea water temperature, salinity, river flow, mean sea level, and tidal amplitudes. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 2020. Vol. 236. Article N 106624. (<https://doi.org/10.1016/j.ecss.2020.106624>).
34. Ghalambor C.K., Gross E.S., Grosholz E.D. et al. Ecological effects of climate-driven salinity variation in the San Francisco Estuary: Can we anticipate and manage the coming changes. *San Francisco Estuary and Watershed Science*. 2021. Vol. 19, N 2. Article N 3. P. 1—30. (<https://doi.org/10.15447/sfews.2021v19iss2art3>).
35. Gillanders B.M., Elsdon T.S., Halliday I.A. et al. Potential effects of climate change on Australian estuaries and fish utilizing estuaries: a review. *Marine and Freshwater Research*. 2011. Vol. 62. P. 1115—1131.
36. Gomes A.L., Cunha C.J.S., Lima M.O. et al. Biodiversity and interannual variation of cyanobacteria density in an estuary of the Brazilian Amazon. *An Acad Bras Cienc*. 2021. Vol. 93, N 4. (doi: 10.1590/0001-3765202120191452).
37. Gophen M. Climate change-enhanced Cyanobacteria domination in Lake Kinneret: a retrospective overview. *Water*. 2021. Vol. 13, N 2, Article N 163. (<https://doi.org/10.3390/w13020163>).
38. Guiry M.D., Guiry G.M. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway, 2023. URL: <http://www.algaebase.org> (last accessed: 27.06.2023)
39. Hadas O., Kaplan A., Sukenik A. Long-term changes in Cyanobacteria population in Lake Kinneret (Sea of Galilee), Israel: an eco-physiological outlook. *Life*. 2015. Vol. 5, N 1. P. 418—431.
40. Hardenbicker P., Rolinski S., Weitere M., Fischer H. Contrasting long-term trends and shifts in phytoplankton dynamics in two large rivers. *Intern. Rev. Hydrobiol.* 2014. Vol. 99. P. 287—299.
41. Hein B., Viergutz C., Wyrwa J. et al. Impacts of climate change on the water quality of the Elbe Estuary (Germany). *J. Appl. Water Engineer. Res.* 2018. Vol. 6, N 1. P. 28—39.

42. Herbold B., Bush E., Castillo G. et al. Climate change effects on San Francisco Estuary aquatic ecosystems: A Review. *San Francisco Estuary and Watershed Science*. 2022. Vol. 20, N 2. Article N 1. P. 1—29. (<https://doi.org/10.15447/sfew.2022v20iss2art1>).
43. Hustedt F. Die Diatomeenflora des Flußsystems der Weser im Gebiet der Hansestadt Bremen. *Abhandl. Naturw. Ver. Bremen*. 1957. Vol. 34. P. 181—440.
44. Jassby A. Phytoplankton in the Upper San Francisco Estuary: Recent biomass trends, their causes and their trophic significance. *San Francisco Estuary and Watershed Science*. 2008. Vol. 6, N 1. Article N 2. (<https://doi.org/10.15447/sfew.2008v6iss1art2>).
45. 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.
46. Johnson A.C., Acreman M.C., Dunbar M.J. et al. 2009. The British river of the future: How climate change and human activity might affect two contrasting river ecosystems in England. *Sci. Total. Environ.* **407**(17): 4787–4798. doi: 10.1016/j.scitotenv.2009.05.018.
47. Jørgensen S.E. Lake Management (Water Development, Supply and Management). Oxford: Pergamon Press, 1980. 167 p.
48. Kosten S., Huszar V.L.M., Bécares E. et al. Warmer climate boosts cyanobacterial dominance in shallow lakes. *Global Change Biology*. 2012. Vol. 18, N 1. P. 118—126.
49. 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>).
50. Kutishchev P.S., Geyna K.M., Sherman I.M., Volichenko Yu.M. Actual state of phytoplankton of the Dnieper-Bug mouth area. *Hydrobiol. J.* 2018. Vol. 54, N 5. P. 3—16.
51. Lehman P.W. The influence of climate on phytoplankton community biomass in San Francisco Bay Estuary. *Limnol. Oceanogr.* 2000. Vol. 45, N 3. P. 580—590.
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 N 632264. P. 1—18. (<https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.632264>).
54. Lionard M., Muylaert K., Van Gansbeke D., Vyverman W. Influence of changes in salinity and light intensity on growth of phytoplankton communities from the Schelde river and estuary (Belgium/The Netherlands). *Hydrobiologia*. 2005. Vol. 540. P. 105—115.
55. Mackay E.B., Feuchtmayr H., De Ville M.M. et al. Dissolved organic nutrient uptake by riverine phytoplankton varies along a gradient of nutrient enrichment. *Science of the Total Environment*. 2020. Vol. 722. Article N 137837. (<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.137837>).
56. Mallin M.A., Cahoon L.B. The hidden impacts of phosphorus pollution to streams and rivers. *BioScience*. 2020. Vol. 70, N 4. P. 315—329.
57. Minaudo C., Abobnyi A., Leitro M. Long-term impacts of nutrient control, climate change, and invasive clams on phytoplankton and cyanobacteria biomass in a large temperate river. *Science of the Total Environment*. 2021. Vol. 756. Article N 144074. P. 1—11. (<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.144074>).
58. Moe S.J., Hobæk A., Persson J. et al. Shifted dynamics of plankton communities in a restored lake: exploring the effects of climate change on phenology through four decades. *Climate Research*. 2022. Vol. 86. P. 125—143.
59. 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.
60. Najjar R.G., Pyke C.R., Adams M.B. et al. Potential climate-change impacts on the Chesapeake Bay. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 2010. Vol. 86. P. 1—20.

61. Ninio Sh., Lupu A., Viner-Mozzini Y. et al. Multiannual variations in *Microcystis* blooms episodes — Temperature drives shift in species composition. *Harmful Algae*. 2020. Vol. 92, Article N 101710. (<https://doi.org/10.1016/j.hal.2019.101710>).
62. Ostrovsky I., Rimmer A., Yacobi Y.Z. et al. Long-term changes in the Lake Kinneret Ecosystem: The effects of climate change and anthropogenic factors. *Climatic Change and Global Warming of Inland Waters: Impacts and Mitigation for Ecosystems and Societies* / Ed. by Ch.R. Goldman, M. Kumagai & R.D. Robarts. John Wiley & Sons, Ltd., 2013. P. 271—293.
63. 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.
64. Paerl H.W., Huisman J. Blooms like it hot. *Science*. 2008. Vol. 320, N 5872. P. 57—58.
65. Paerl H.W., Otten T.G. Harmful cyanobacterial blooms: causes, consequences, and controls. *Microbial Ecology*. 2013. Vol. 65, N 4. P. 995—1010.
66. Paerl H.W., Rossignol K.L., Hall S.N. et al. Phytoplankton community indicators of short- and long-term ecological change in the anthropogenically and climatically impacted Neuse River Estuary, North Carolina, USA. *Estuaries and Coasts*. 2010. Vol. 33. P. 485—497.
67. Paerl H.W., Valdes L.M., Peierls B.J. et al. Anthropogenic and climatic influences on the eutrophication of large estuarine ecosystems. *Limnol. Oceanogr.* 2006. Vol. 51, N 1, Part 2. P. 448—462.
68. Pätynen A., Elliott J.A., Kiuru P. et al. Modelling the impact of higher temperature on the phytoplankton of a boreal lake. *Boreal Environmental Research*. 2014. Vol. 19, N 1. P. 66—78.
69. Rabalais N.N., Turner R.E., Díaz R.J., Justić D. Global change and eutrophication of coastal waters. *ICES Journal of Marine Science*. 2009. Vol. 66. P. 1528—1537.
70. Rasconi S., Gall A., Winter K., Kainz M.J. Increasing water temperature triggers dominance of small freshwater plankton. *PLOS ONE*. 2015. Vol. 10, N 10. P. 1—17. (<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0140449>)
71. Reynolds C.S. The Ecology of Phytoplankton. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2006. 535 p.
72. Robins P.E., Skov M.W., Lewis M.J. et al. Impacts of climate change on UK estuaries: A review of past trends and potential projections. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 2016. Vol. 169. P. 119—135.
73. Roche K.F., Ferreira M.G.A., Galheiros D.F. Influence of nutrient levels, travel time and light availability on phytoplankton chlorophyll-*a* concentrations in a neotropical river basin. *Acta Limnologica Brasiliensia*. 2022, Vol. 34, e 18. (<https://doi.org/10.1590/S2179-975X0522>).
74. Rose V., Rollwagen-Bollens G., Bollens S.M., Zimmerman J. Seasonal and interannual variation in lower Columbia River phytoplankton (2005—2018): environment variability and a decline in large bloom-forming diatoms. *Aquatic Microbial Ecology*. 2021. Vol. 87. P. 29—46.
75. Sá A.K.D.S., Feitosa F.A.N., Cutrim M.V.J. et al. Phytoplankton community dynamics in response to seawater intrusion in a tropical macrotidal river-estuary continuum. *Hydrobiologia*. 2023. Vol. 850. P. 4351—4383.
76. Shcherbak V.I. Primary production of algae in the Dnieper and Dnieper Reservoirs. *Hydrobiol. J.* 1999. Vol. 35, N 1. P. 1—13.
77. 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.
78. Shcherbak V.I., Kuzmenko M.I. Intensity of photosynthesis by phytoplankton at various depths in the photic zone. *Ibid.* 1987. Vol. 23, N 2. P. 20—23.

79. Shcherbak V.I., Semeniuk N.Ye., Kutishchev P.S. et al. Phytoplankton characteristics in various ecosystems of the Dnieper River: Abiotic factors and phytoplankton taxonomic diversity. *Ibid.* 2024. Vol. 60, N 4. P. 3—23.
80. Shcherbak V.I., Semeniuk N.Ye., Lutsenko D.A. Diversity and ecological characteristics of algae in the water column in the subbasin of the large Danube lakes during the autumn-winter period (Ukraine). *Intern. J. on Algae*. 2023. Vol. 25, N 1. P. 71—94.
81. 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). *Hydrobiol. J.* 2022. Vol. 58, N 6. P. 3—27.
82. Shimoda Y., Azim M.E., Perhar G. et al. Our current understanding of lake ecosystem response to climate change: What have we really learned from the north temperate deep lakes. *J. Great Lakes Res.* 2011. Vol. 37, N 1. P. 173—193.
83. Sin Y., Wetzel R.L., Anderson I.C. Seasonal variations of size-fractionated phytoplankton along the salinity gradient in the York River estuary, Virginia (USA). *Journal of Plankton Research*. 2000. Vol. 22, N 10. P. 1945—1960.
84. Sipkay C., Kiss-Keve T., Vadadi-Fülöp C. et al. Simulation modeling of phytoplankton dynamics in a large eutrophic river, Hungary — Danubian Phytoplankton Growth Model (DPGM). *Biologia*. 2012. Vol. 67, N 2. P. 323—337.
85. Sun X., Zhang H., Wang Z. et al. Phytoplankton community response to environmental factors along a salinity gradient in a seagoing river, Tianjin, China. *Microorganisms*. 2023. Vol. 11. Article N 75. (<https://doi.org/10.3390/microorganisms11010075>).
86. Ułańczyk R., Kliš C., Łozowski B. et al. Phytoplankton production in relation to simulated hydro- and thermodynamics during a hydrological wet year — Goczałkowice reservoir (Poland) case study. *Ecological Indicators*. Vol. 121. Article N 106991 (<https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.106991>).
87. Van Dam H., Mertens A., Sinkeldam J. A coded checklist and ecological indicator values of freshwater diatoms from the Netherlands. *Netherlands Journal of Aquatic Ecology*. 1994. Vol. 28, N 1. P. 117—133.
88. Whitehead P.G., Wilby R.L., Battarbee R.W. et al. A review of the potential impacts of climate change on surface water quality. *Hydrological Sciences J.* 2009. Vol. 54, N 1. P. 101—123.
89. 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.
90. Zhang Y., Peng C., Wang C. et al. The species-specific responses of freshwater diatoms to elevated temperatures are affected by interspecific interactions. *Microorganisms*. 2018. Vol. 6, N 3. Article N 82. (<https://doi.org/10.3390/microorganisms6030082>).
91. 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.
92. Zou Y., Wang L., Zhang L. et al. Seasonal diatom variability of Yunlong Lake, southwest China — a case study based on sediment trap records. *Diatom Research*. 2018. Vol. 33, N 3. P. 381—396.

Надійшла 20.11.2023

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

P.S. Kutishchev, PhD (Biol.), Associate Professor,
Kherson State Agrarian and Economic University
Sritenska Street, 23, Kherson, 73006, Ukraine
e-mail: kutishev_p@ukr.net
ORCID 0000-0002-8875-3909

D.A. Lutsenko, Leading Engineer,
Institute of Hydrobiology of the NAS of Ukraine,
Volodymyr Ivasyuk Avenue, 12, Kyiv, 04210, Ukraine
e-mail: ecowaterkma@gmail.com
ORCID 0000-0002-9399-2250

E.Sh. Koziychuk, PhD (Biol.), Junior Researcher,
Institute of Hydrobiology of the NAS of Ukraine,
Volodymyr Ivasyuk Avenue, 12, Kyiv, 04210, Ukraine
e-mail: elina.koziychuk@gmail.com
ORCID 0009-0002-5762-938X

PHYTOPLANKTON PATTERNS IN VARIOUS ECOSYSTEMS OF THE DNIEPER
RIVER: QUANTITATIVE DEVELOPMENT, DOMINANT SPECIES COMPLEX,
RESPONSE OF ALGAE TO SOME ENVIRONMENTAL FACTORS AND
WATER QUALITY

Summer phytoplankton of the Kyiv Water Reservoir and the Dnieper Estuary showed high cell count and biomass, typical for highly productive ecosystems. However, in the estuary the phytoplankton cell count and biomass (in particular, those of Cyanobacteria) were almost one magnitude higher than in the water reservoir, which is probably associated with the warmer climate of the estuary region. In the Kyiv Water Reservoir the long-term dynamics of Cyanobacteria was driven by temperature, hydrological and hydrochemical factors. In the estuary the long-term dynamics of Cyanobacteria biomass is mainly related to the temperature driver. An increase in the Dnieper water salinity brings about brackish and salt-water algae expansion. In the estuary this process is much more intensive, than in the water reservoir. The water quality in the water reservoir and estuary is characterized as «moderately polluted», which is typical for the majority of lotic and lentic ecosystems of Ukraine and the European Union. The findings of these studies can serve as background data for assessing the negative impact of the RF's military aggression and arising hazards for the Dnieper ecosystems of Ukraine.

Key words: *phytoplankton, cell count, biomass, dominant species complex, Kyiv Water Reservoir, Dnieper Estuary, water temperature, salinity, nutrients.*

УДК 574.583+581.526.325.2

Ю.В. НІКОЛЕНКО, доктор філософії, мол. наук. співроб.,
Дніпровський національний університет імені Олеся Гончара
просп. Науки, 72, Дніпро, 49045, Україна
jul.nikolenko@gmail.com
ORCID 0000-0001-6719-4282

О.М. МАРЕНКОВ, к. б. н., доцент,
Дніпровський національний університет імені Олеся Гончара
просп. Науки, 72, Дніпро, 49045, Україна
gidrobions@gmail.com
ORCID 0000-0002-3456-2496

ОСОБЛИВОСТІ РОЗВИТКУ ФІТОПЛАНКТОНУ ЗАПОРІЗЬКОГО ВОДОСХОВИЩА В УМОВАХ АНТРОПОГЕННОГО НАВАНТАЖЕННЯ

На основі результатів досліджень фітопланктону Запорізького водосховища впродовж вегетаційних сезонів 2019—2021 рр. встановлено його таксономічну структуру та закономірності міжрічної і сезонної динаміки чисельності та біомаси на різних ділянках водойми. Найвищу чисельність фітопланктону на всіх станціях досліджень зафіксовано протягом вегетаційного сезону 2020 р., а найвищу біомасу — у 2019 р. Протягом майже всього досліджуваного періоду синьозелені водорості залишалися домінуючою групою, викликаючи «цвітіння» води. Визначення вмісту важких металів показало, що на гідроекосистему Запорізького водосховища найбільше впливають свинець, кадмій, цинк, мідь, залізо, марганець і нікель. Встановлено, що вміст штучних радіонуклідів ^{137}Cs та ^{90}Sr у фітопланктоні Запорізького водосховища знаходився на низькому рівні. Питома активність природних радіонуклідів (^{226}Ra , ^{232}Th та ^{40}K) була у 80—320 разів вищою, ніж штучних, що пов'язано з їхньою вищою концентрацією у екосистемі Запорізького водосховища. Проведено кореляційний аналіз зв'язків між гідрохімічними, токсикологічними, радіоекологічними показниками та видовим багатством і кількісними показниками розвитку фітопланктону. Виявлено основні чинники, що впливають на розвиток фітопланктону Запорізького водосховища на сучасному етапі його існування.

Ключові слова: фітопланктон, «цвітіння» води, антропогенне забруднення, важкі метали, радіонукліди, Запорізьке водосховище.

Розвиток фітопланктону — один з ключових показників для оцінки якості води [36]. Виступаючи основним продуцентом в гідроекосистемах [36], фітопланктон забезпечує їхню стабільність та функціонування [36, 40, 44]. Фітопланктон передусім реагує на забруднення змінами структу-

Ц и т у в а н н я: Ніколенко Ю.В., Маренков О.М. Особливості розвитку фітопланктону Запорізького водосховища в умовах антропогенного навантаження. *Гідробиол. журн.* 2025. Т. 61, № 1. С. 30—48.

ри, якісних та кількісних показників, що може бути використано для екологічної оцінки якості води [8, 28, 31, 50, 52]. Маючи велику сорбційну площу, фітопланктон виступає первинним акумулятором важких металів та радіонуклідів, сприяючи їхній передачі по ланцюгах живлення [8, 24, 33, 39, 42].

Фітопланктон здатен включати доступні форми важких металів у біохімічні цикли, сприяє їхньому переходу з іонної в мінеральну форму та адсорбує сполуки металів на клітинній оболонці або в слизу [2, 7, 24]. Здатність водоростей активно концентрувати важкі метали може мати істотний екологічний наслідок: збільшується небезпека накопичення токсикантів в клітинах фотосинтетиків і передачі їх харчовими ланцюгами [33, 39, 42].

Певні важкі метали (наприклад, кадмій, свинець, ртуть) при потрапленні у клітини фітопланктону конкурують з іншими металами, необхідними для росту рослин, і можуть замінити їх. Ці шкідливі метали здатні руйнувати хлоропласти, мітохондрії та інші клітинні структури, впливають на фотосинтез і процеси передачі енергії, а також пригнічують синтез білків, нуклеїнових кислот тощо [46].

Варто зауважити, що ціанобактерії можуть адаптуватися до середовища, забрудненого важкими металами, тому їх можна використовувати як індикатор забруднення водного середовища цими політантами. Це пов'язано з толерантністю ціанобактерій до важких металів [37].

Дослідження угруповань фітопланктону мають особливо важливе значення в антропогенно трансформованих водоймах [27, 37, 38, 52], серед яких варто виділити і Запорізьке водосховище.

За період свого існування екосистема Запорізького водосховища зазнала численних трансформацій, викликаних змінами гідрологічного режиму. На сучасному етапі водосховище характеризується посиленням антропогенним тиском. Забруднення водосховища стоками техногенного та господарсько-побутового походження, які містять мінеральні й органічні речовини, пестициди, нафтопродукти, важкі метали та радіонукліди, змінює середовище існування гідробіонтів, що відображається на їхньому видовому складі та кількісних показниках розвитку [20].

Через те що фітопланктон є чутливим до змін зовнішніх параметрів, важливим є пізнання його динаміки у водних екосистемах [45]. До того ж, аналіз сезонних змін якості води допомагає оцінити вплив антропогенної діяльності на водойми [40]. Незважаючи на це, детальних досліджень фітопланктону по акваторії Запорізького водосховища не проводилося тривалий час.

Метою роботи було встановити та проаналізувати особливості розвитку фітопланктону на різних ділянках Запорізького водосховища в умовах антропогенного навантаження.

Матеріал і методика досліджень

Відбір та опрацювання проб виконано впродовж вегетаційних сезонів 2019—2021 рр. відповідно до загальноприйнятих методів гідро-

ISSN 0375-8990. Гідробіологічний журнал. 2025. 61(1)

біологічних [1], токсикологічних [22], радіобіологічних [9] і гідрохімічних [1, 4, 19] досліджень по акваторії Запорізького водосховища в п'яти точках, що відрізняються гідрохімічними, гідрологічними умовами та ступенем антропогенного впливу: Самарська затока (48°53'40,2"N; 35°12'12,8"E), Фестивальний причал (48°27'59,1"N 35°04'01,0"E), о. Монастирський (48°27'17,0"N 35°05'13,1"E), гирло р. Мокра Сура (48°19'28,3"N 35°08'29,3"E) і нижня ділянка водосховища поблизу с. Військове (48°10'18,8"N 35°10'30,6"E) (рис. 1).

Для визначення важких металів у клітинах водоростей проби фітопланктону відбирали планктонною сіткою Апштейна (газ № 77) в поверхневому шарі води (0,5 м). При підготовці до аналізу фітопланктон гомогенізували, висушували при температурі 105 °С до постійної маси, а потім спалювали при температурі 450 °С до отримання білої золи, яку обробляли 1н азотною і 1н хлоридною кислотами. Отриманий розчин фільтрували через фільтр «синя стрічка» і переносили в ємність, доводячи об'єм до 10 см³.

Концентрацію важких металів в пробах визначали на атомно-абсорбційному спектрофотометрі С115-М1 за довжин хвиль, що відповідають максимуму поглинання кожного з досліджуваних металів, згідно зі стандартними методиками. Вміст металів виражали в мг/кг сухої ваги [22].

Назви таксонів подано відповідно до таксономічної системи водоростей *AlgaeBase* [29] та порівняно з монографією «*Algae of Ukraine*» [47].

Отримані дані піддавали математичній обробці загальноновизнаними методами варіаційної статистики з використанням пакетів прикладних програм Microsoft Excel-2010.

Оцінку вірогідності різниці середніх та відносних величин проводили за допомогою *t*-критерія Стьюдента при рівні значущості $p \leq 0,05$. Для визначення кореляційних зв'язків між факторами навколишнього середовища та параметрами фітопланктону розраховували вибірковий коефіцієнт кореляції Пірсона (*r*).

Результати досліджень та їх обговорення

Гідрохімічний режим. Аналіз отриманих результатів вивчення гідрохімічного режиму показав, що за більшістю досліджуваних показників вода в Запорізькому водосховищі відповідала нормативним значенням (табл. 1).

Перевищення допустимих концентрацій спостерігали за вмістом азоту амонійного — в 1,2—2,0 рази, найвищі значення зафіксовано в районі Самарської затоки, Фестивального причалу та нижньої ділянки водосховища. Стабільно високим впродовж усього досліджуваного періоду був вміст легкоокиснюваних органічних речовин, про що свідчать показники перманганатної окиснюваності, які перевищували нижню межу нормативних значень у 1,05—1,5 рази.

На всіх точках відбору фіксували перевищення за вмістом сульфатів від 1,2 раза у весняний період на нижній ділянці водосховища до 3 разів в

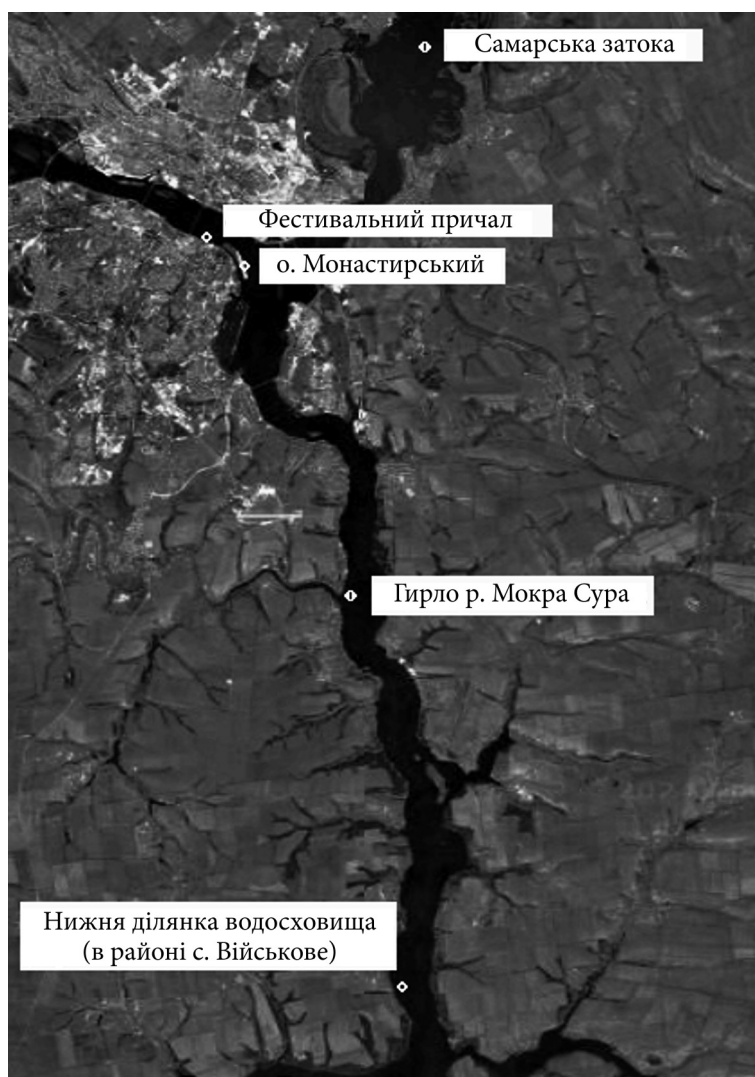


Рис. 1. Точки відбору проб (космічний знімок, Google maps)

районі Самарської затоки та нижньої ділянки водосховища в осінній період. Вміст хлоридів також перевищував нормативні значення влітку 2020 р. та восени 2021 р. на нижній ділянці водосховища — відповідно у 1,8 та 2 рази, в районі Самарської затоки — в 5 разів. Сульфати та хлориди мінерального та органічного походження при потраплянні у воду знижують вміст кисню, тим самим негативно впливають на життєздатність гідробіонтів [12].

Перевищення нормативних значень були і за вмістом нітритів: в гирлі р. Мокра Сура в 2019 р. — у 15 разів, а влітку 2020 р. в районі о. Монастирський — у 20 разів. Загальновідомо, що їхня наявність свідчить про свіже органічне забруднення водойми [12].

Співвідношення $N_{\text{неорг}}/P_{\text{неорг}}$ суттєво відрізнялися на різних точках відбору: від 0,87:1 — в районі Самарської затоки весною 2019 р., до 264:1 — в осінній період 2019 р., коли вміст $P_{\text{неорг}}$ був досить низьким ($<0,01$ мг/дм³). В середньому по акваторії Запорізького водосховища співвідношення між $N_{\text{неорг}}/P_{\text{неорг}}$ становило 25:1.

При високих концентраціях фосфору неорганічного відбувається посилена евтрофікація, що призводить до розвитку фітопланктону, «цвітіння» води, збільшення кількості органічних речовин, дефіциту кисню, а в певні періоди — до «заморів» риб та інших водних організмів, зниження біорізноманіття [11, 41, 43, 51].

Загалом за гідрохімічними показниками спостерігалася тенденція до погіршення якості води в Запорізькому водосховищі від травня до серпня місяця. Це в основному пов'язано з підвищенням температури води, що призводить до просторово-часової інтенсифікації проявів антропогенного впливу на трофічний стан водойм, сприяє розвитку планктонних водоростей, зниженню прозорості води, як результат — є причиною погіршення трофічного стану водосховищ, біологічного забруднення [13,

Таблиця 1

Межі коливань гідрохімічних показників Запорізького водосховища в досліджуваний період

Показники	Точки відбору проб				
	Самарська затока	Фестивальний причал	о. Монастирський	гирло р. Мокра Сура	нижня ділянка водосховища
Температура, °C	13,9—23,4	13,5—23,1	13,4—22,9	13,7—23,2	13,8—22,9
pH	7,60—7,70	7,58—7,70	6,91—7,10	7,70—7,82	7,90—8,35
Вміст кисню, мг/дм ³	4,7—5,25	4,8—5,4	5,9—6,74	4,2—5,2	5,3—6,87
Перманганатна окиснюваність, мг О/дм ³	12,00—16,30	11,50—15,11	10,80—14,32	11,70—14,90	9,17—14,20
Амонійний азот, мг/дм ³	0,018—1,800	0,550—0,950	0,200—0,570	0,100—0,500	0,010—1,500
Азот нітритний, мг/дм ³	0,003—0,043	0,007—0,120	0,003—0,400	0,050—0,300	0,003—0,060
Азот нітратний, мг/дм ³	0,10—1,85	0,18—0,95	0,10—1,49	0,29—0,98	0,26—0,49
Фосфор фосфатів, мг/дм ³	0,01—0,42	<0,01	<0,01	0,10—0,30	<0,01
Сульфати, мг/дм ³	40,1—164,6	45,9—93,5	41,5—85,4	41,2—82,7	32,5—165,8
Хлориди, мг/дм ³	9,5—2400	10,1—48,4	9,8—47,9	9,5—45,8	9,4—790,0

21]. Загальновідомо, що найбільш сильно евтрофікація відбувається в добре прогрітих і освітлених мілководних ділянках, які займають до 39% площі Запорізького водосховища [10, 26, 30].

Важкі метали у воді. Зафіксовано перевищення нормативних значень вмісту важких металів у воді: за кадмієм — у 2 рази в 2019 р. в районі Самарської затоки, за вмістом цинку — впродовж всього досліджуваного періоду від 2 разів в районі о. Монастирський (2020—2021 рр.), до 15 разів — в гирлі р. Мокра Сура (2019 р.). За вмістом цинку на всіх точках відбору концентрації, зафіксовані в 2019 р., в 3—7 разів перевищували такі в 2020 та 2021 рр., що свідчить про зменшення вмісту цього металу в гідроекосистемі, а отже, про менший вплив на гідробіонтів.

Таким чином, у воді Запорізького водосховища вміст більшості досліджуваних важких металів зменшився у 2020 та 2021 рр. порівняно з минулими подекуди в 6—7 разів, що свідчить в першу чергу про зменшення їхнього надходження зовні і підтверджується даними екопаспорту Дніпропетровської області [5].

Радіонукліди у воді. Суттєвих достовірних відмінностей за вмістом штучних та природних радіонуклідів не відмічено ні за роками, ні за точками відбору. Систематичні дослідження радіонуклідів у воді Запорізького водосховища свідчать, що загалом показники знаходяться на рівні доаварійного періоду [23]. Проте варто враховувати передачу радіонуклідів по ланцюгах живлення та їхнє концентрування у гідробіонтах.

Таксономічна структура фітопланктону. Фітопланктон Запорізького водосховища в досліджуваній період представлений 116 видами (119 внутрішньовидовими таксонами), що відносяться до 72 родів, 51 родини, 31 порядку, 11 класів та 6 відділів (Chlorophyta — 41 ввт, Bacillariophyta — 37, Cyanobacteria — 23, Charophyta — 10, Euglenophyta — 4 та Ochrophyta — 4 ввт).

Порівняно з даними 1920—1924 рр. (до зарегулювання стоку) [16, 17, 18] кількість видів знизилася більше ніж у 2 рази, однак при порівнянні з останніми даними (2015—2016 рр.) [48] зафіксовано на 42 види більше, що пов'язано як з довшим періодом дослідження, більш повним дослідженням акваторії Запорізького водосховища, так і зі зниженням загальної кількості забруднювальних речовин, що могло сприяти розвитку певних таксонів фітопланктону [20].

Впродовж досліджуваного періоду 60 родів, що формували 58% флористичної структури фітопланктону, були представлені лише 1—2 видами, що характерно для антропогенно забруднених водойм [31].

За період дослідження фітопланктону акваторії Запорізького водосховища найбільшу кількість видів зафіксовано в пробах в районі нижньої ділянки водосховища та о. Монастирський (відповідно 75 та 83 види), найменшу — в Самарській затоці (58 видів). 39 видів фітопланктону були спільними для всіх точок відбору.

Спостерігалася неоднорідність структури фітопланктону. Так, в 2019 р. у фітопланктоні Запорізького водосховища на всіх досліджуваних ділянках переважали представники відділу Chlorophyta та становили від

46% (від усього видового багатства фітопланктону) в Самарській затоці до 60% — на нижній ділянці водосховища. У 2020—2021 рр. частка представників Chlorophyta зменшилась до 30—38%, натомість зросла частка представників Bacillariophyta — від 30 % в Самарській затоці (2020 р.) до 41% — в районі Фестивального причалу (2020—2021 рр.).

Варто зазначити, що протягом досліджуваного періоду стабільно висока кількість видів фітопланктону спостерігалась у пробах з нижньої ділянки водосховища та о. Монастирський (в середньому 16 ± 4 види), що характеризуються як умовно чисті, а найменша кількість — в пробах з району Фестивального причалу (13 ± 4 види) та Самарської затоки (14 ± 3 види).

Аналіз видового складу з використанням коефіцієнту Серенсена дав змогу на всіх точках відбору виділити два кластера. Перший кластер об'єднує видовий склад фітопланктону 2020—2021 р. ($K_s = 0,65—0,53$), другий кластер — 2019 р., видове багатство якого відрізнялося від 2020 р. ($K_s = 0,47—0,53$) та від 2021 р. ($K_s = 0,43—0,55$).

При порівнянні видового складу основних відділів фітопланктону Запорізького водосховища відмічено високу подібність (відповідно до значень коефіцієнта подібності Серенсена) для усіх точок відбору між фітопланктоном у 2020 та 2021 рр. для представників відділу Bacillariophyta ($K_s = 0,52—0,72$), а також для Chlorophyta — в точках відбору Фестивальний причал та о. Монастирський (відповідно $K_s = 0,62$ та $0,67$), Cyanobacteria — о. Монастирський та нижня ділянка водосховища (відповідно $K_s = 0,83$ та $0,67$). Також високі значення коефіцієнту зафіксовано між 2019 та 2021 рр. відбору проб для представників Chlorophyta (Самарська затока та нижня ділянка водосховища — відповідно $K_s = 0,67$ та $0,61$) і Cyanobacteria (Самарська затока, о. Монастирський, нижня ділянка водосховища — відповідно $K_s = 0,71, 0,64$ та $0,53$).

Найменший показник подібності характерний для діатомових водоростей 2019 р., які відрізнялися за видовим складом від 2020 р. ($K_s = 0,30$) та 2021 р. ($K_s = 0,35$).

Загалом спостерігалась тенденція до збільшення кількості видів фітопланктону з квітня по серпень-вересень, залежно від точки відбору, та зниження в жовтні, що здебільшого пов'язано зі змінами температури води.

Кількісні показники. Найвищі значення показників чисельності по всіх точках відбору, зафіксовані протягом вегетаційного сезону 2020 р., перевищували такі в 2019 р. у 1,3—1,7 рази, а порівняно з 2021 р. — в 1,2—1,5 рази (рис. 2).

Порівнюючи отримані показники чисельності з ретроспективними даними варто зазначити, що чисельність фітопланктону на сучасному етапі перевищує показники 1934—1940 рр. [3] в 5—30 разів, показники 1946—1986 рр. [14, 15] — в середньому у 2 рази, на сучасному етапі існування чисельність фітопланктону піддається змінам, але залишається стабільно високою, особливо у літній період, тенденція до суттєвого збільшення чисельності не простежується [20, 21].

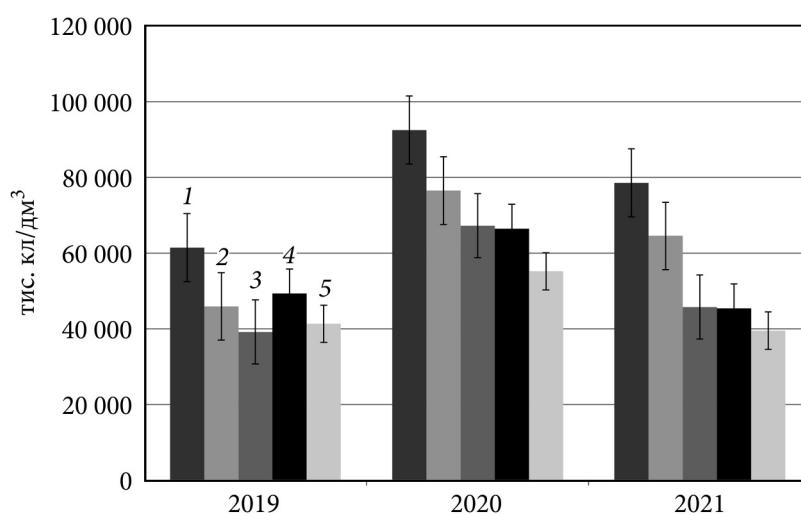


Рис. 2. Динаміка чисельності фітопланктону Запорізького водосховища за роками (2019—2021 рр.). Тут і на рис. 3—5: 1 — Самарська затока; 2 — Фестивальний причал; 3 — о. Монастирський; 4 — гирло р. Мокра Сура; 5 — нижня ділянка (с. Військове)

За показниками чисельності фітопланктону спостерігається сезонний розподіл. Так, максимальну чисельність (від 55 320 до 116 470 тис. кл/дм³) протягом трьох років досліджень на всіх точках відбору зафіксовано в серпні — на початку вересня. Найменші значення чисельності (від 19 086 до 31 100 тис. кл/дм³) реєстрували у квітні та жовтні. Останнє характерно для фітопланктону помірної зони і узгоджується з подібними дослідженнями [6, 8, 20, 21].

Що стосується точок відбору, то найвища чисельність протягом досліджуваного періоду спостерігалася в Самарській затоці і становила в середньому $69\,352,7 \pm 30\,932,1$ тис. кл/дм³. Найменші значення чисельності фіксували у квітні та жовтні в районі о. Монастирський та нижньої ділянки водосховища — в середньому $26\,812,2 \pm 5\,535,0$ тис. кл/дм³.

За чисельністю домінуючою групою залишалися Cyanobacteria. Певний внесок у чисельність здійснювали також Chlorophyta та Bacillariophyta, причому частка Bacillariophyta з кожним наступним роком дослідження зростала: від 2% у 2019 р. до 5% у 2021 р., частка Chlorophyta, навпаки, знижувалася — до 4% у 2021 р., що вдвічі менше показників 2019 р.

Залежно від точок відбору показники біомаси протягом 2019—2021 рр. суттєво відрізнялись (рис. 3). Попри це можна відмітити, що на більшості точок відбору дещо вищими значеннями біомаси характеризувався 2019 р., перевищуючи такі порівняно з 2020 р. у 1,1—1,4 рази, порівняно з 2021 р. у 1,03—1,3 рази.

Відносно ретроспективних даних, показники біомаси зросли порівняно з етапом першого затоплення в середньому у 4—6 разів, а порівняно з етапом другого затоплення — у 1,5 раза [3, 14, 15, 20, 21].

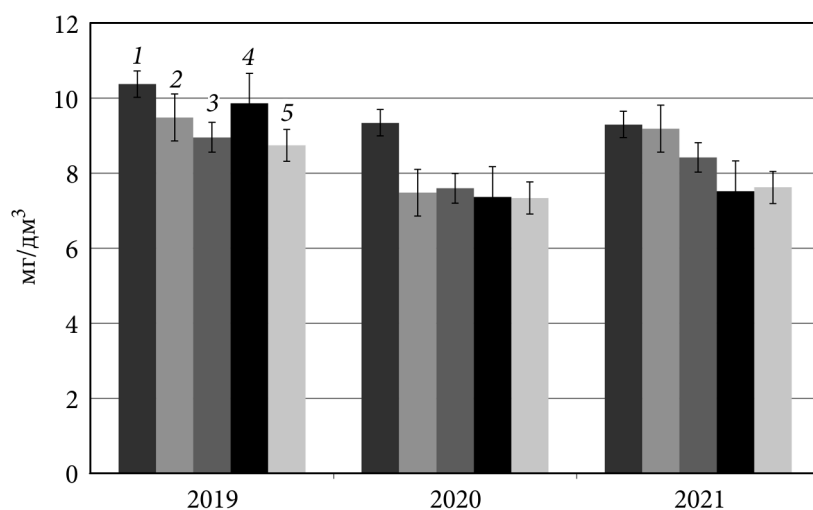


Рис. 3. Динаміка біомаси фітопланктону Запорізького водосховища за роками (2019—2021 рр.)

Зафіксоване підвищення біомаси в серпні пов'язано в першу чергу зі сприятливим комплексом умов для розвитку фітопланктону, а саме: підвищенням температури води (до 25 °C), накопиченням у водній масі високих концентрацій біогенних елементів, що призводить до посилення вегетації водоростей, особливо представників *Cyanobacteria* [6].

Протягом майже всього досліджуваного періоду синьо-зелені водорості залишалися домінуючою групою, особливо в поверхневому шарі води, викликаючи «цвітіння» води. Особливо гостро воно проявлялося з середини липня до середини вересня в Самарській затоці та в районі Фестивального причалу, що пояснюється як гідрологічними умовами, так і посиленою антропогенною діяльністю в цих районах.

Значення індексу Шенона за чисельністю фітопланктону змінювалося від 0,24 біт/екз в серпні 2020 р. в районі о. Монастирський до 1,93 біт/екз в червні 2021 р. на нижній ділянці водосховища.

За біомасою індекс змінювався в межах: від 0,63 біт/мг в жовтні 2020 р. — в районі Фестивального причалу, до 2,34 біт/мг у вересні 2019 р. — в районі о. Монастирський.

Загалом по акваторії Запорізького водосховища домінуючий комплекс фітопланктону представлений оліго- та монодомінантними угрупованнями, що свідчить про негативний вплив антропогенних чинників, який призвів до зміни структури фітопланктону. Спостерігається «цвітіння» води, яке досягало свого піку в другій половині липня — серпні, внаслідок домінування виду *Microcystis aeruginosa* (Kütz.) Kütz. Найбільш помітне це явище в Самарській затоці, для якої в літній період значення індексу Шенона були найнижчими (0,67 біт/екз).

Важкі метали у фітопланктоні. Фітопланктон Запорізького водосховища здатний акумулювати важкі метали (рис. 4), особливо значною

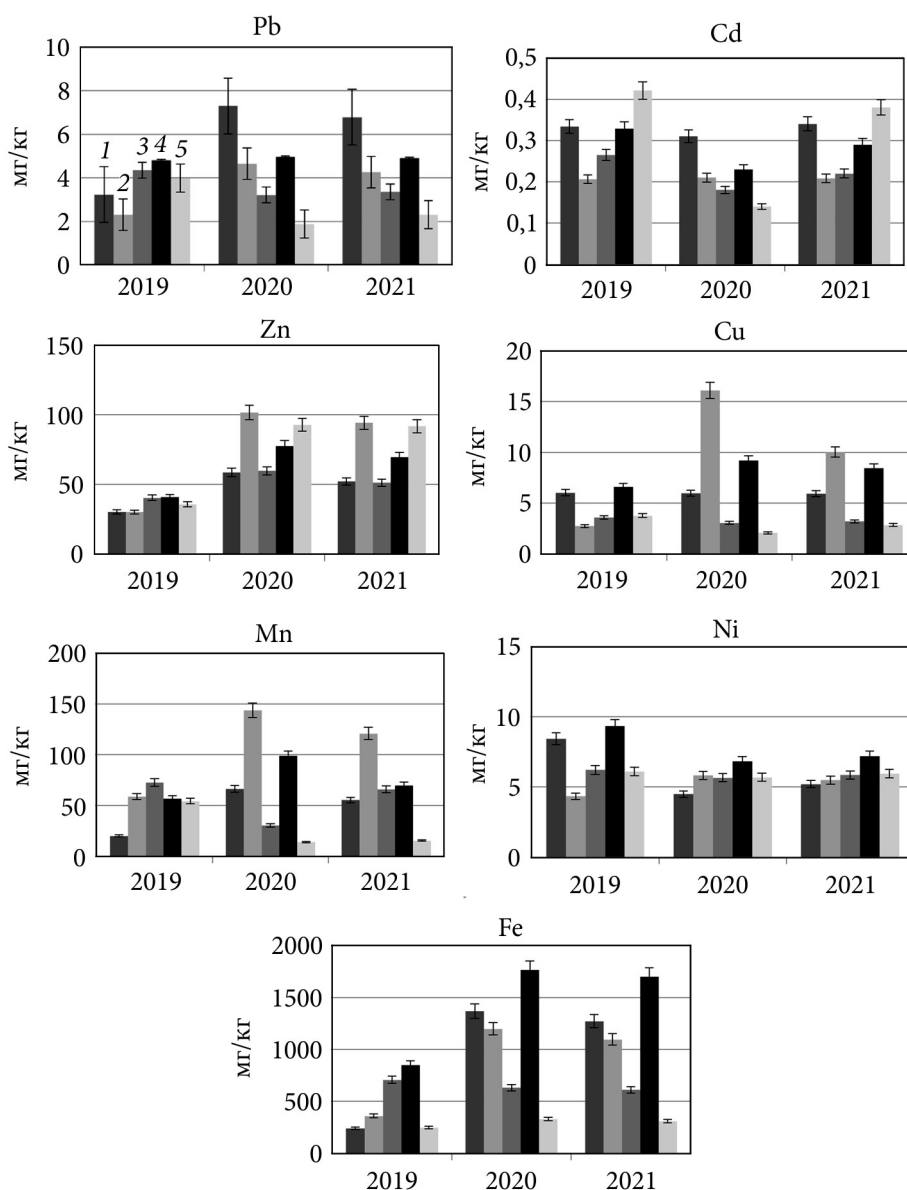


Рис. 4. Вміст важких металів у фітопланктоні на різних ділянках Запорізького водосховища за роками (2019—2021 рр.)

мірою ферум та манган, максимальні показники яких зафіксовані в Самарській затоці, що призводить до зменшення їхньої концентрації у воді, тобто до самоочищення водойми [25].

Загалом вміст важких металів у фітопланктоні на різних ділянках Запорізького водосховища суттєво відрізняється. Так, за більшістю досліджуваних металів найгіршими показниками характеризувався фітопланктон гирла р. Мокра Сура та Фестивального причалу — ці ділянки є

одними з найбільш забруднених по акваторії водосховища. За вмістом більшості досліджуваних металів (Pb, Cu, Mn, Ni) у фітопланктоні максимальні значення коефіцієнтів накопичення виявлено в районі Фестивального причалу, за вмістом кадмію та цинку — на нижній ділянці водосховища, а за накопиченням феруму — в Самарській затоці.

Відмінності в концентраціях та коефіцієнтах накопичення (табл. 2) на різних ділянках водосховища свідчать як про своєрідний комплекс гідрохімічних та гідрологічних умов, різницю в якісному та кількісному складі фітопланктону, так і про наявність локальних джерел забруднення природних вод токсичними сполуками і змив їх вниз за течією.

Середні коефіцієнти накопичення важких металів фітопланктоном Запорізького водосховища дозволяють розмістити досліджувані метали в такій послідовності від найбільшого до найменшого коефіцієнта накопичення: 1) Самарська затока: 2019 р. Fe>Mn>Cu>Zn>Ni>Pb>Cd; 2020—2021 рр. Fe>Mn>Zn>Cu>Pb>Ni>Cd; 2) Фестивальний причал: 2019 р. Fe>Mn>Ni>Cu>Zn>Cd>Pb; 2020—2021 рр. Fe>Mn>Zn>Ni>Cu>Pb>Cd; 3) о. Монастирський: 2019 р. Fe>Mn>Cu>Zn>Ni>Cd>Pb; 2020 р. Fe>Zn>Mn>Ni>Cu>Cd>Pb; 2021 р. Fe>Mn>Zn>Ni>Cu>Cd>Pb; 4) гирло р. Мокра Сура: 2019 р. Fe>Mn>Cu>Zn>Ni>Cd>Pb; 2020—2021 рр. Fe>Zn>Mn>Cu>Ni>Cd>Pb; 5) нижня ділянка водосховища (с. Військове): 2019 р. Mn>Fe>Zn>Ni>Cu>Cd>Pb; 2020 р. Fe>Zn>Mn>Ni>Cu>Pb>Cd; 2021 р. Fe>Zn>Mn>Ni>Cu>Cd>Pb.

Найнижчі коефіцієнти накопичення для всіх досліджуваних важких металів, на всіх точках відбору зафіксовано в 2019 р., однак згідно з дани-

Таблиця 2

Середні значення коефіцієнтів накопичення важких металів фітопланктоном Запорізького водосховища ($M \pm t$, $n = 9$)

Точки відбору проб	Метали						
	Pb	Cd	Zn	Cu	Mn	Ni	Fe
Самарська затока	23,69± 18,36	4,97± 2,99	56,60± 37,33	40,29± 19,44*	195,19± 99,07	16,83± 5,61	1619,50± 1144*
Фестивальний причал	24,09± 17,22	10,82± 4,89	107,04± 81,99	70,81± 53,20*	256,56± 171,73	106,88± 76,99*	1314,60± 1049,6*
о. Монастирський	2,40± 0,71	9,44± 3,36	103,58± 78,80	19,74± 4,06	108,93± 58,79	54,61± 38,86	715,55± 506,01*
Гирло р. Мокра Сура	2,95± 0,30	6,88± 1,73	109,53± 83,62	40,39± 19,18*	100,73± 37,24	28,50± 15,69	1516,80± 1195,1*
Нижня ділянка водосховища (с. Військове)	13,47± 1,67	13,47± 6,01	136,10± 93,57	19,66± 3,95	108,28± 36,75	23,03± 14,06	216,21± 130,17

П р и м і т к а. При розрахунках коефіцієнтів накопичення використовували величини вологої біомаси фітопланктону; * різниця між показниками статистично достовірна при $p < 0,05$.

ми екопаспорта Дніпропетровської області [5], в 2020 та 2021 рр. викиди забруднювальних речовин (в тому числі важких металів) знизились. З огляду на це, можна говорити про вторинне забруднення важкими металами.

Отже, по всіх точкам відбору, крім нижньої ділянки водосховища в 2019 р., ферум в найбільшій мірі накопичувався у фітопланктоні. Це може викликати загибель деяких таксонів, знижувати їхню здатність до поділу, що зменшує біорізноманіття, інші ж водорості, наприклад представники синьозелених, навпаки, можуть швидко адаптуватися до підвищення концентрації, таким чином збільшувати свою популяцію [43—45].

Радіонукліди у фітопланктоні. Встановлено, що питома активність штучних радіонуклідів ^{137}Cs та ^{90}Sr у фітопланктоні Запорізького водосховища знаходиться на низькому рівні, проте вміст ^{137}Cs в 4,5—9 разів перевищував вміст ^{90}Sr (рис. 5).

По акваторії Запорізького водосховища у фітопланктоні спостерігається відносно рівномірний розподіл ізотопів ^{137}Cs та ^{90}Sr , за виключенням точки відбору Фестивальний причал, де зафіксовано максимальний вміст штучних радіонуклідів.

Питома активність природних радіонуклідів (^{226}Ra , ^{232}Th та ^{40}K) у 80—320 разів перевищувала таку штучних, що пов'язано з їхньою вищою концентрацією в екосистемі Запорізького водосховища (рис. 5).

Значення питомої активності природних радіонуклідів змінювалося залежно від виду ізотопу та точки відбору, найбільшим коливанням піддавався вміст ^{40}K .

За коефіцієнтами накопичення відносно води (табл. 3) у фітопланктоні Запорізького водосховища встановлено послідовність акумуляції радіонуклідів від найбільшого значення до найменшого: $^{137}\text{Cs} > ^{232}\text{Th} > ^{226}\text{Ra} > ^{40}\text{K} > ^{90}\text{Sr}$.

Незважаючи на незначні концентрації радіонуклідів у водних екосистемах, існує загроза їхнього накопичення у фітопланктоні та передача далі по трофічних ланцюгах.

На основі кореляційного аналізу (табл. 4) встановлено, що основним абіотичним показником, що в значній мірі впливав на чисельність та біомасу фітопланктону Запорізького водосховища, була температура води ($r = 0,615$; $r = 0,556$).

Аналіз кількісних показників фітопланктону показав, що чисельність і біомаса водоростей збільшувалися з температурою води та досягли свого максимуму за високих температур (21—24 °C), що фіксувалися наприкінці липня — в серпні, здебільшого за рахунок синьозелених водоростей. Подібна кореляція за біомасою та чисельністю фітопланктону відмічалася також у Канівському водосховищі [5], у Мальтанському водосховищі (Польща) [35]. Проте варто враховувати, що при підвищенні температури води до аномально високої (> 25 °C) подібна тенденція не простежується, що підтверджується роботами як українських [5], так і закордонних дослідників [44].

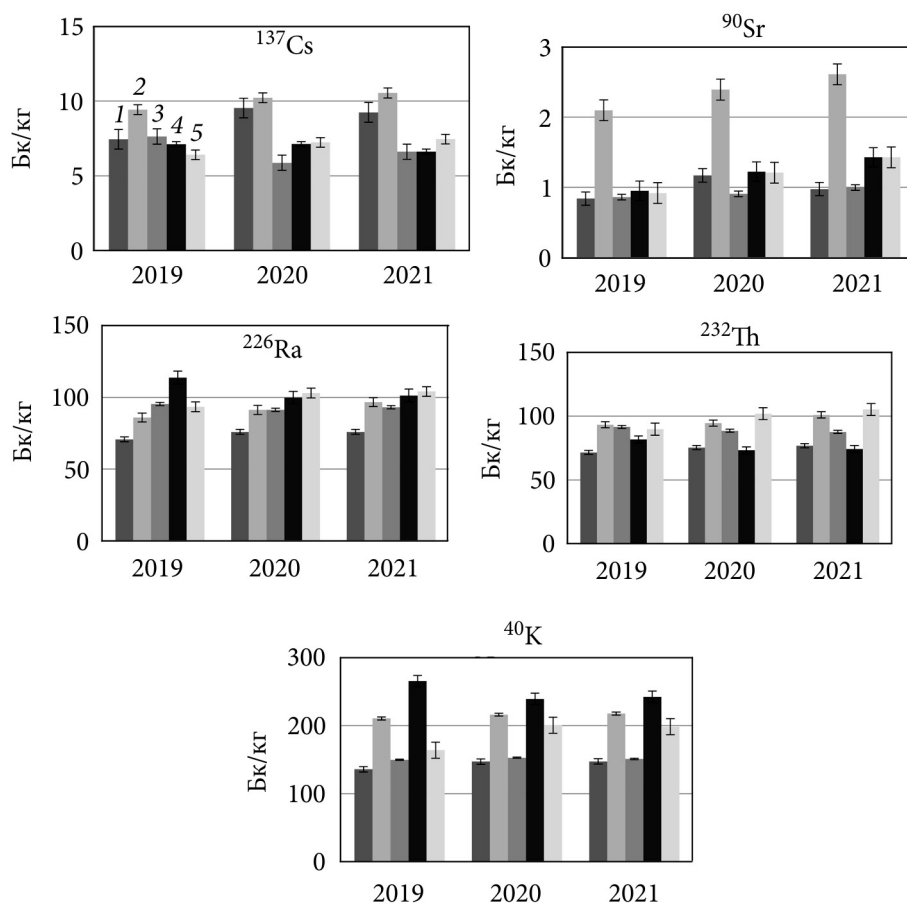


Рис. 5. Питома активність радіонуклідів у фітопланктоні Запорізького водосховища за роками (2019—2021 рр.)

Отже, цей фактор не є абсолютним і не визначає повністю розвиток фітопланктону Запорізького водосховища, про що свідчить також середнє значення коефіцієнта Пірсона. До того ж достовірної кореляції між температурою та кількістю видів фітопланктону нами відмічено не було.

Помірна пряма кореляція простежується також між чисельністю і біомасою та вмістом амонійного азоту (відповідно $r = 0,384$ і $r = 0,336$) (див. табл. 4). Дослідженнями [34, 48] встановлено, що високий вміст амонійного азоту посилює «цвітіння» водоростей.

Серед токсикологічно-радіологічних показників на чисельність фітопланктону значний вплив має манган ($r = -0,677$): при збільшенні вмісту мангану у воді чисельність фітопланктону зменшувалась. Відмічено пряму кореляцію між біомасою фітопланктону і вмістом цинку ($r = 0,601$), кадмію ($r = 0,590$), нікелю ($r = 0,522$) та купруму ($r = 0,511$); обернена кореляція — з манганом ($r = -0,474$). Подібні коефіцієнти кореляції можуть бути пов'язані з високою і надвисокою накопичувальною здатністю

Таблиця 3

Середні значення коефіцієнтів накопичення радіонуклідів фітопланктоном Запорізького водосховища ($M \pm m$, $n = 9$)

Точки відбору проб	Коефіцієнти накопичення				
	^{137}Cs	^{90}Sr	^{226}Ra	^{232}Th	^{40}K
Самарська затока	$291,48 \pm 37,83^*$	$22,50 \pm 7,78$	$72,57 \pm 4,52$	$168,92 \pm 14,36$	$35,67 \pm 6,83$
Фестивальний причал	$323,16 \pm 8,28^*$	$49,43 \pm 10,54^*$	$89,35 \pm 5,39$	$211,09 \pm 16,48$	$52,76 \pm 11,36$
о. Монастирський	$220,55 \pm 39,93$	$20,60 \pm 22,80$	$91,21 \pm 7,02$	$195,67 \pm 13,09$	$37,45 \pm 8,38$
Гирло р. Мокра Сура	$231,94 \pm 9,67$	$27,35 \pm 10,21$	$101,92 \pm 5,72^*$	$169,99 \pm 3,81$	$60,17 \pm 5,06^*$
Нижня ділянка (с. Військове)	$234,60 \pm 30,39$	$27,03 \pm 5,56$	$95,18 \pm 0,93$	$208,35 \pm 1,17$	$46,67 \pm 5,90$

Примітка. * Тут і в табл. 4 — різниця між показниками статистично достовірна при $p \leq 0,05$.

Таблиця 4

Коефіцієнти кореляції Пірсона між абіотичними показниками та характеристиками фітопланктону ($n = 105$, $p \leq 0,05$)

Показники	Біомаса фітопланктону	Чисельність фітопланктону	Кількість видів
Температура води	0,556*	0,615*	-0,032
pH	0,032	0,027	-0,067
Вміст кисню	0,164	0,053	0,336*
Перманганатна окиснюваність	-0,030	-0,113	0,170
Азот амонійний	0,334*	0,384*	0,148
Азот нітритний	0,205	0,218	-0,026
Азот нітратний	0,162	0,030	0,093
Фосфор фосфатів	-0,231	-0,188	-0,202
Сульфати	-0,019	0,128	0,001
Хлориди	0,170	0,245	0,082
Кадмій	0,590*	0,100	-0,075
Плюмбум	-0,053	0,100	0,059
Цинк	0,601*	-0,209	0,549*
Купрум	0,511*	-0,310	0,485*
Манган	-0,474*	-0,677*	0,329
Нікель	0,522*	-0,221	0,489

Продовження табл. 4

Показники	Біомаса фітопланктону	Чисельність фітопланктону	Кількість видів
Ферум	0,295	-0,436	0,785*
90-стронцій	0,540*	-0,325	0,553*
226-радій	0,364	-0,036	0,297
232-торій	0,180	-0,030	0,185
40-калій	0,523*	-0,356	0,550*

фітопланктону відносно цих важких металів, однак за кадмієм така закономірність не простежувалась.

Отже, з огляду на коефіцієнти кореляції між досліджуваними важкими металами і радіонуклідами та біомасою фітопланктону, достовірне зниження біомаси відмічали лише при підвищенні концентрації мангану. Щодо інших токсичних елементів, можна припустити, що їхні вміст/питома активність у досліджуваних районах були меншими за рівень, який може завдати шкоди водним організмам, а в деяких випадках, навпаки, сприяли їхньому розвитку.

На кількість видів фітопланктону, що зустрічалися при відборі проб, серед важких металів сильний вплив мав ферум ($r = 0,785$), середній — цинк ($r = 0,549$) та купрум ($r = 0,485$). Це означає, що збільшення концентрації заліза, цинку та міді призводить до збільшення різноманітності фітопланктону. Подібна кореляція по Cu та Fe показана в дослідженнях [32, 43].

Отже, результати дослідження засвідчили, що на розвиток фітопланктону Запорізького водосховища впливає цілий комплекс абіотичних чинників, які взаємодіють між собою.

Висновки

Впродовж досліджуваного періоду фітопланктон Запорізького водосховища був представлений 119 видами та внутрішньовидовими таксонами, включно з номенклатурним типом виду.

Для фітопланктону Запорізького водосховища характерний сезонний розподіл за кількістю видів, чисельністю та біомасою. Найвищі значення досліджуваних показників спостерігали в Самарській затоці та в районі Фестивального причалу, що в першу чергу пов'язано з посиленням антропогенним тиском на дані ділянки, найнижчі — зафіксовано в районі о. Монастирський та нижньої ділянки водосховища, що дозволяє їх характеризувати як умовно чисті ділянки.

Домінуючою групою протягом майже всього досліджуваного періоду залишалися синьозелені водорості, які стійкі до антропогенного впливу і в літньо-осінній період викликають інтенсивне «цвітіння» води.

Вміст важких металів у фітопланктоні на різних ділянках Запорізького водосховища суттєво відрізнявся. Так, за більшістю досліджуваних металів найвищими значеннями показників, які вивчали, характеризувався фітопланктон гирла р. Мокра Сура та Фестивального причалу.

Фітопланктон Запорізького водосховища здатний акумулювати важкі метали, особливо в значній мірі ферум та манган, про що свідчать високі і надвисокі коефіцієнти накопичення феруму по всіх досліджуваних точках та мангану — в районі Фестивального причалу.

Встановлено, що питома активність штучних радіонуклідів ^{137}Cs та ^{90}Sr у фітопланктоні Запорізького водосховища знаходиться на низькому рівні. Питома активність природних радіонуклідів (^{226}Ra , ^{232}Th та ^{40}K) у 80—320 разів перевищувала таку штучних, що пов'язано з їхньою вищою концентрацією в екосистемі Запорізького водосховища.

Відмічено високу та помірну позитивну кореляцію між кількісними показниками фітопланктону Запорізького водосховища та температурою води, вмістом мангану (обернена кореляція), цинку, кадмію, питомою активністю 90-стронцію, 40-калію, вмістом нікелю, купруму, феруму, а також вмістом амонійного азоту та розчиненого кисню.

Встановлено, що на розвиток фітопланктону Запорізького водосховища впливає комплекс взаємопов'язаних чинників. Пізнання цих процесів зумовлює необхідність подальших комплексних досліджень.

Список використаної літератури

1. Арсан О.М., Давидов О.А., Дьяченко Т.М. та ін. Методи гідроекологічних досліджень поверхневих вод / за ред. В.Д. Романенка. Київ, 2006. 408 с.
2. Боднар О.І., Грубінко В.В. Мембранний механізм проникнення іонів металів у клітини водоростей. *Наук. зап. Терноп. нац. пед. універ. Сер. Біол.* 2010. № 2 (43). С.31—35.
3. Гаухман З.С. Фитопланктон и фитобентос среднего течения Днепра и его придаточной системы. *Вест. Днепропетр. НИИ гидробиологии.* 1960. Т. 12. С. 35—58.
4. Гранично допустимі значення показників якості води для рибогосподарських водойм. Загальний перелік ГДК і ОБРВ шкідливих речовин для води рибогосподарських водойм: [№12.04.11 чинний від 09.08.1990]. Київ: 1990. 45 с.
5. Екологічний паспорт Дніпропетровської області за 2014—2021 роки. (2015—2022). Дніпро. <https://adm.dp.gov.ua/pro-oblast/ekologiya-pro-oblast/ekologiya>
6. Задорожна Г. М., Щербак В. І. Вплив сонячної радіації і температури води на розвиток фітопланктону Канівського водосховища. *Гідробіол. журн.* 2016. Т. 52, № 5. С. 18—27.
7. Колесник Н.А. Розподіл важких металів серед компонентів прісноводних екосистем (огляд). *Рибогосп. наука України.* 2014. № 3(29). С. 35—54.
8. Мантурова О.В., Колесник Н.Л., Симон М.Ю. Фітопланктон окремих ділянок річки Нивки. *Таврійський наук. вісн. С.-г. науки.* 2016. № 96. С. 216—232.
9. Методика відбору проб сільськогосподарської продукції та продуктів харчування для лабораторного аналізу на вміст радіонуклідів. Довідник для радіологічних служб Мінсільгосппроду України. Київ, 1997. 176 с.
10. Обухов Е.В. Мелководья днепровских водохранилищ и их экономико-экологические удельные показатели. *Укр. гидромет. журн.* 2006. № 1. С. 176—185.
11. Пасичная Е.А., Горбатюк Л.О., Арсан О.М та ін. Влияние соединений фосфора на водные растения. *Гидробиол. журн.* 2015. Т. 51, № 1. С. 93—108.

12. Петров Р.В., Кутах О.А., Матвієвська Т.П., Петров В.В. Контроль за абіотичними факторами ставків Сумської області. *Вісн. Сумського нац. аграр. ун-ту. Сер. «Вет. медицина»*. 2020. Т. 48, № 1. С. 37—43.
13. Пічура В. І. Просторово-часові тенденції зміни трофічного стану водосховищ річки Дніпро. *Вісн. Нац. ун-ту водн. госп-ва та природокорист. С.-г. науки*. 2016. № 4. С. 3—21.
14. Приймаченко А. Д. Запорожское водохранилище. Фитопланктон и первичная продукция Днепра и Днепровских водохранилищ. Киев, 1981. С. 74—79.
15. Приймаченко А.Д., Литвинова М.А. Распределение и динамика синезеленых водорослей в Днепровских водохранилищах / «Цветение» воды. Киев, 1968. С. 42—67.
16. Свиренко Д.О. Исследования Днепровского водохранилища им. Ленина : материалы совещ. при институте ВОДГЕО. Москва, 1934. С. 18—24.
17. Свиренко Д.О. Исследование Днепровского водохранилища им. Ленина. Водохранилища для промышленного и питьевого водоснабжения. 1934. С. 45—57.
18. Свиренко Д.О. Значення, завдання, план, програми і хід гідробіологічних досліджень порожистої частини Дніпра в зв'язку з побудуванням греблі Дніпрельстану. *Вісн. Дніпропетр. гідробіол. ст.* 1937. Т. 2. С. 3—5.
19. СОУ-05.01.-37-385:2006. Вода рибогосподарських підприємств. Загальні вимоги та норми. Київ, 2006. 15 с.
20. Федоненко О.В., Єсіпова Н. Б., Шарамок Т. С. та ін. Сучасні проблеми гідробіології: Запорізьке водосховище: довідник. Дніпропетровськ, 2012. 276 с.
21. Федоненко О.В., Ніколенко Ю.В. Характеристика фітопланктону Запорізького водосховища за період існування (огляд). *Рибогосп. наука України*. 2019. № 2(48). С. 21—41.
22. Чмиленко Ф.О., Деркач Т.М. Методи атомної спектроскопії: атомноабсорбційний спектральний аналіз. Дніпропетровськ, 2002. 120 с.
23. Шаповаленко З.В., Ананьєва Т.В. Рівні вмісту дозоформуючих радіонуклідів у молоді окуня (*Perca fluviatilis*) Запорізького водосховища. *Біол. системи*. 2019. Т. 2, № 11. С. 161—166.
24. Ackova D.G. Heavy metals and their general toxicity on plant. *Plant Sci. Today*. 2018. Vol. 5, N 1. P. 14—18.
25. Albarico F.P.J.B., Chen C.-W., Lim Y.C. et al. Driving factors of phytoplankton trace metal concentrations and distribution along anthropogenically-impacted estuaries of southern Taiwan. *Regional Studies in Marine Science*. 2022. Vol. 56. 102610.
26. Dembowska E.A., Mieszcankin T., Napiyrkowski P. Changes of the phytoplankton community as symptoms of deterioration of water quality in a shallow lake. *Environ Monit Assess*. 2018. Vol. 190, N 2. P. 95.
27. Fadel A., Atoui A., Lemaire B.J. et al. Environmental factors associated with phytoplankton succession in a Mediterranean reservoir with a highly fluctuating water level. *Environmental Monitoring and Assessment*. 2015. Vol. 187. P. 1—22.
28. Gogoi P., Das S.K., Das Sarkar S. et al. Environmental factors driving phytoplankton assemblage pattern and diversity: insights from Sundarban eco-region, India. *Ecohydrology & Hydrobiology*. 2021. Vol. 21, N 2. P. 354—367.
29. Guiry M.D., Guiry G.M. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway, 2023. <http://www.algaebase.org>
30. Guo J.A., Strzepek R., Willis A. et al. Investigating the effect of nickel concentration on phytoplankton growth to assess potential side-effects of ocean alkalinity enhancement. *Biogeosciences*. 2022. Vol. 19, N 15. P. 3683—3697.
31. Hajong P., Ramanujam P. Effect of anthropogenic activities on algal community in Ganol River, West Garo Hills, Meghalaya. *Bull. Environ., Pharmac. Life Sci*. 2017. Vol. 6. P. 109—120.

32. Hena J.S., Magaji J.I., Kulawe D. Distribution of heavy metal and phytoplankton in Calabar River Port Terminals, Calabar, Cross River State, Nigeria. *Sci. World J.* 2022. Vol. 17, N 4. P. 521—525.
33. Jia Y., Chen W., Zuo Y. et al. Heavy metal migration and risk transference associated with cyanobacterial blooms in eutrophic freshwater. *Sci. Total Environ.* 2018. Vol. 613—614. P. 1324—1330.
34. Jiang X., Wang J., Pan B. et al. Assessment of heavy metal accumulation in freshwater fish of Dongting Lake, China: Effects of feeding habits, habitat preferences and body size. *J. Environ. Sci.* 2022. Vol. 112. P. 355—365.
35. Kozak A. Seasonal changes occurring over four years in a reservoir's phytoplankton composition. *Pol. J. Environ. Stud.* 2005. Vol. 14, N 4. P. 451—465.
36. Li Y., Meng J., Zhang C. et al. Bottom-up and top-down effects on phytoplankton communities in two freshwater lakes. *PLoS ONE*. 2020. Vol. 15, N 4. 0231357.
37. Luo Y., Rao J. & Jia Q. Heavy metal pollution and environmental risks in the water of Rongna River caused by natural AMD around Tiegelongnan copper deposit, Northern Tibet, China. *PLoS ONE*. 2022. Vol. 17, N 4. 0266700.
38. Lv J., Wu H., Chen M. Effects of nitrogen and phosphorus on phytoplankton composition and biomass in 15 subtropical, urban shallow lakes in Wuhan, China. *Limnologia*. 2011. Vol. 41. P. 48—56.
39. Martınez-Ruiz E.B., Martınez-Jerynimo F. How do toxic metals affect harmful cyanobacteria? An integrative study with a toxigenic strain of *Microcystis aeruginosa* exposed to nickel stress. *Ecotox. Environ. Saf.* 2016. Vol. 133. P. 36—46.
40. Mishra P., Garg V., Dutt K. Seasonal dynamics of phytoplankton population and water quality in Bidoli Reservoir. *Environmental Monitoring and Assessment*. 2019. Vol. 191. P. 130.
41. Molot L.A.A., Watson S.B., Creed I.F. et al. Novel model for cyanobacteria bloom formation: the critical role of anoxia and ferrous iron. *Freshwater Biol.* 2014. Vol. 59. P. 1323—1340.
42. Murata K., Sakamoto M. Minamata. Disease, In *Encyclopedia of Environmental Health*, edited by J. O. Nriagu, Elsevier. Burlington, 2011. P. 774—780.
43. Piranti A.S., Wibowo D.N., Rahayu D.R.U.S. Nutrient determinant factor of causing algal bloom in tropical lake (case study in Telaga Menjer Wonosobo Indonesia). *Journal of Ecological Engineering*. 2021. Vol. 22, N 5. P. 156—165.
44. Pratiwi H., Damar A., Sulistiono S. Phytoplankton community structure in the Estuary of Donan River, Cilacap, Central Java, Indonesia. *Biodiversitas*. 2018. Vol. 19, N 6. P. 2104—2110.
45. Rahmana M.M., Hamidah H. Water quality influence the phytoplankton and bacteria abundance: a comparison between shallow freshwater and saltwater ponds. *Desalination and Water Treatment*. 2020. Vol. 188. P. 436—443.
46. Shen D., Wang Y., Jia J. et al. Trace metal spatial patterns and associated ecological toxic effects on phytoplankton in Qinghai—Tibet Plateau lake systems along with environmental gradients. *Journal of Hydrology*. 2022. Vol. 610. 127892.
47. Tsarenko P.M., Wasser S., Nevo E. *Algae of Ukraine: Diversity, Nomenclature, Taxonomy, Ecology and Geography*. Vol. 1. Cyanoprokaryota, Euglenophyta, Chrysophyta, Xanthophyta, Raphidophyta. Phaephyta, Dinophyta, Cryptophyta, Glaucocystophora and Rhodophyta. Rugell: A.R.G. Gantner Verlag, 2006. 713 p.; Vol. 2. Bacillariophyta. 2009. 413 p.; Vol. 3. Chlorophyta. 2011. 511 p.; Vol. 4. Charophyta. 2014. 703 p.
48. Xue J., Yao X., Zhao Z. et al. Internal loop sustains cyanobacterial blooms in eutrophic lakes: Evidence from organic nitrogen and ammonium regeneration. *Water Research*. 2021. Vol. 206. P. 117724.
49. Yakovenko V., Melnik S., Fedonenko E. Species composition, seasonal dynamics and distribution of phytoplankton of the Zaporizke Reservoir. *International Letters of Natural Sciences*. 2017. Vol. 62. P. 1—10.

50. Yaryshkina L.O., Zaika M.O. Pollution research by heavy metals of water of the Zaporozhye water basin. *Ekolohichna bezpeka*. 2010. Vol. 2, N 10. P. 26—30.

51. Yuan Y., Bi Y., Hu Z. Phytoplankton communities determine the spatio-temporal heterogeneity of alkaline phosphatase activity: evidence from a tributary of the Three Gorges Reservoir. *Biogeosciences Discussions*. 2016. P. 1—17. <https://doi.org/10.5194/bg-2016-455>, 2016.

52. Zhang H., Zong R., He H. et al. Biogeographic distribution patterns of algal community in different urban lakes in China: Insights into the dynamics and co-existence. *Journal of Environmental Sciences*. 2021. Vol. 100. P. 216—227.

Надійшла 8.07.2024

Yu. V. Nikolenko, PhD (Biol.), junior researcher,
Oles Honchar Dnipro National University,
Nauky Avenue, 72, Dnipro, 49045, Ukraine,
jul.nikolenko@gmail.com
ORCID 0000-0001-6719-4282

O.M. Marenkov, PhD (Biol.), Vice-Rector for Research,
Oles Honchar Dnipro National University,
Nauky Avenue, 72, Dnipro, 49045, Ukraine,
e-mail: gidrobions@gmail.com
ORCID 0000-0002-3456-2496

PECULIARITIES OF PHYTOPLANKTON DEVELOPMENT IN THE
ZAPORIZHZHYA RESERVOIR UNDER CONDITIONS OF
ANTHROPOGENIC LOAD

The taxonomic structure of phytoplankton and regularities of inter-annual and seasonal dynamics of its cell numbers and biomass were studied in different sections of the Zaporizhzhya Reservoir during vegetation seasons in 2019—2021. The highest phytoplankton numbers at all stations were registered during vegetation season in 2020, whereas the highest biomass — in 2019. During almost the whole period of investigations, Cyanobacteria dominated forming water bloom. It has been found that the content of heavy metals (lead, zinc, copper, iron, manganese, and nickel) significantly influences the hydroecosystem of the Zaporizhzhya Reservoir. It has been shown that the content of artificial radionuclides ^{137}Cs and ^{90}Sr in phytoplankton of the Zaporizhzhya Reservoir was rather low. The specific activity of natural radionuclides (^{226}Ra , ^{232}Th and ^{40}K) was 80—320 times higher than that of artificial ones, which is accounted for by their higher concentration in the ecosystem of the Zaporizhzhya Reservoir. The correlation analysis of the relations between hydrochemical, toxicological, radioecological parameters and species richness and quantitative indices of phytoplankton development was performed. The main factors influencing phytoplankton development in the Zaporizhzhya Reservoir at the present time were revealed.

Keywords: phytoplankton, water bloom, anthropogenic contamination, heavy metals, radionuclides, the Zaporizhzhya Reservoir.

ВОДНА ФЛОРА І ФАУНА

УДК 582.26:593.6 (540)

К. САДУХАН,

Національний центр прибережних досліджень, Міністерство наук про Землю,
Центр польових досліджень, Мандапам, Індія
e-mail: sadhukhan.1985@gmail.com

С. ЛАККАКУЛА,

Відділ прикладної фікології та біотехнології,
Станція досліджень морських водоростей,
Центральний науково-дослідний інститут солі та морських хімікатів,
Мандапам 623519, Таміл Наду, Індія

Т. ШУНМУГАРАЙ,

Національний центр прибережних досліджень, Міністерство наук про Землю,
Ченнаї 600100, Індія

М.В. РАМАНА МУРТІ,

Національний центр прибережних досліджень, Міністерство наук про Землю,
Ченнаї 600100, Індія

ПЕРШЕ ПОВІДОМЛЕННЯ ПРО ОБРОСТАННЯ ЧЕРВОНОЮ ВОДОРІСТЮ *HALYMENIA* SP. КАМ'ЯНИСТИХ КОРАЛІВ НА МІЛКОВОДНИХ КОРАЛОВИХ РИФАХ УЗБЕРЕЖЖЯ ЗАТОКИ ПАЛК, ІНДІЯ¹

Масовий розвиток червоної водорості роду *Halymenia* C. Agardh на кам'янистих коралах на мілководних коралових рифах узбережжя затоки Палк (Індія) спостерігали у березні 2024 р. Це створювало загрозу для виживання коралів, які утворюють рифи, а також для асоційованої з ними біоти. Ця знахідка вважається першим повідомленням про масовий розвиток *Halymenia* sp. на коралових рифах затоки Палк в районі Таміл Наду. Дослідження проводили на рифі Ведхалай у затоці Палк, який добре відомий наявністю живих коралів. Під час дослідження площа покриття, що формується живими коралами, в середньому становила $34,5 \pm 15,6$ %. При цьому частота трапляння обростання *Halymenia* sp. на живих і мертвих формах бентосних угруповань становила 80,19 % ($n = 313$). Ця макроводорість заселяла живі колонії чотирьох видів коралів, а також мертві корали. Після ретельного дослідження 313

¹The project is funded by the Ministry of Earth Sciences (MoES), Government of India under "Coastal Research scheme" implemented by the National Centre for Coastal Research (NCCR), Chennai. The authors thank the secretary, MoES for constant encouragement and support to carry out the work. The authors also express sincere thanks to the field assistants for their field support.

Ц и т у в а н н я: Садухан К., Лаккакула С., Шунмугарай Т., Рамана Мурті М.В. Перше повідомлення про обростання червоною водорістю *Halymenia* sp. кам'янистих коралів на мілководних коралових рифах узбережжя затоки Палк, Індія. *Гідробіол. журн.* 2025. Т. 61, № 1. С. 49—59.

колоній було виявлено, що *Halymenia* sp. вразила 38,65 % живих і 61,35 % мертвих колоній коралів. Встановлено, що такі види коралів як *Porites* (60,94 %), *Favites* (66,67 %), і *Dipsastraea* (71,43 %) значно постраждали від цієї червоної водорості. Домінування макроводоростей на живих рифах завдає серйозної шкоди кам'янистим коралам. Це зменшує здатність коралів до відновлення через надмірне заростання субстрату та сприяє розвитку мікробної інфекції на рифах, про що свідчать попередні дослідження.

Ключові слова: *Halymenia* sp., макроводорості, обростання, коралові рифи, затока Палк.

Introduction

Coral reefs are the most complex and diverse ecosystems on earth, which provides several benefits to the coastal population in terms of shoreline protection, livelihood (fisheries and tourism), and cultural services. However, over the few decades coral reefs have been threatened by climate change impacts (coral bleaching and ocean acidification) and several anthropogenic disturbances (overexploitation of reef resources, marine pollution, and destructive fishing practices) [5, 6, 9, 14, 20]. Macroalgal overgrowth can have a direct or indirect impact on important coral reef ecosystems through microbial promotion, allelopathy, abrasion and shading [3]. Phase shifts from coral-dominated to coral depleted or algal-dominated reefs have occurred on many reefs due to the development of fleshy macroalgae [16, 22, 27, 32]. The red macroalgae, which overgrow coral species are *Kappaphycus* sp. [1, 10], *Chondria* sp. [33], and *Ramicrosta* sp. [7, 8]. However, so far, there is no report of *Halymenia* sp. to overgrow or form blooms in Indian coastal waters. This can be considered as the first observation of *Halymenia* sp. overgrowth of corals in the natural ecosystem. Earlier [23] it was reported the use of *Halymenia* sp. on corals under the experimental trails within an aqua tank to determine the effect of nutrient enrichments on competitive interactions between a hard coral, macroalgae and a sea anemone at Nanwan Bay, Southern Taiwan. *Halymenia* C. Agardh, a marine red algal genus of the family Halymeniaceae, is one of several species-rich red algal genera with 80 known species [12]. This red alga has long been a subject of attention due to its many applications, including food additive, skincare ingredient, nutritional supplement, and cosmetic agent [13, 31]. But excessive growth of the seaweed *Halymenia* sp. in a coral reef substrate has not been reported earlier from the reef system.

In this regard, the purpose of this study was to assess the extent of *Halymenia* sp. development on the colonies of live and dead corals in Palk Bay coastal waters, as well as to assess possible potential risks, which could have long-term implications for the entire marine ecosystem.

Material and Methods

Palk Bay coast has a diversified habitat and productive ecosystem that is comprised of estuaries, salt marshes, mudflats, mangroves, sea grass, seaweeds, and coral reefs. Palk Bay water is rich in marine resources, which include 16 species of mangroves, 302 species of seaweeds, 580 species of fishes (55 economically important fish species), 186 species of birds, and more than 344 species

of other marine faunal taxa [4, 21]. Palk Bay reef is a shallow water patch reef within the depth range of 2—7 meters and has an average live coral cover of only 30.8 %, which is quite lower than other reefs of India [28]. Palk Bay has five coral reef sites: the Vedhalai Reef, Munaikadu Reef, Mandapam Reef, Vadakkad Reef, and Olaukuda Reef, of which the Vedhalai has the maximum live coral coverage compared to other reef sites of Palk Bay [24, 28]. It cannot be overstated how vital the region's marine resources are in providing sustainable livelihoods. From fisheries production to seaweed cultivation, these resources are valuable assets that must be protected and nurtured for future generations. The coastal communities in Palk Bay also depend on coral-associated fisheries resources for their daily livelihoods, which encourage them to exploit reef resources unsustainably by inshore fishing practices [26].

During the routine health monitoring studies of coral reefs on the 16th March of 2024 and 4th April of 2024, plenty of fleshy and floppy red seaweeds were found to have overgrown the benthic community structure of the Vedhalai reef of Palk Bay (Site coordinates: N09°17.687'; E79°06.946' and N09°17.680'; E79°07.016') (Figure 1). Specimens were collected and preserved in wet (70 % alcohol) and dry conditions and kept in NCCR Mandapam Field office for future reference (Registration N NCCR/MFRC/058). The identification was confirmed from the earlier literature of [18] and algal database [12]. A 20 meter long line intercept transect (LIT) was employed at five numbers in affected sites of the Vedhalai reef to estimate the benthic cover, which was categorized into live cover, dead cover with algae, and other dead forms (sand, rubbles, and silt). A total of 30 numbers of Quadrat (1 m²) was employed randomly on the reef to estimate the percentage of occurrence of *Halymenia* sp. on live and dead corals, and also to measure the rate of *Halymenia* sp. overgrowth based on coral species. The present study mainly documents the first report of *Halymenia* sp. overgrowth in Indian reefs. Therefore, rapid observational data have been provided here and continuous monitoring is underway to provide comprehensive data on the impact of *Halymenia* sp. overgrowth on the shallow water coral reefs of Palk Bay. The photographs of LIT, Quadrat studies and videos were also documented by using GoPro HERO11 handheld action camera (Figure 2). The coral species photographed during the study were identified up to the genus level from the earlier literature [36, 37].

Results and Discussion

The study revealed that the red seaweed, *Halymenia* sp., proliferated on the benthic substrate of Palk Bay reef at an alarming rate, and also grow on live corals, dead corals, and rocks (Figure 3). This rapid growth has led to a significant reduction in the live coral cover, which indicates a severe negative impact on the coral reef ecosystem. The findings of this study suggest that *Halymenia* seaweed species has the potential to cause considerable damage to the coral reef, which could have long-term implications for the entire marine ecosystem. An estimation of benthic community structure revealed average live benthic cover in the Vedhalai reef as 34.5±15.6 %, dead coral with algae 52.1±15.4 %, and other dead cover as 13.4±7.0 % (Table 1). A total of 313 live and dead colonies

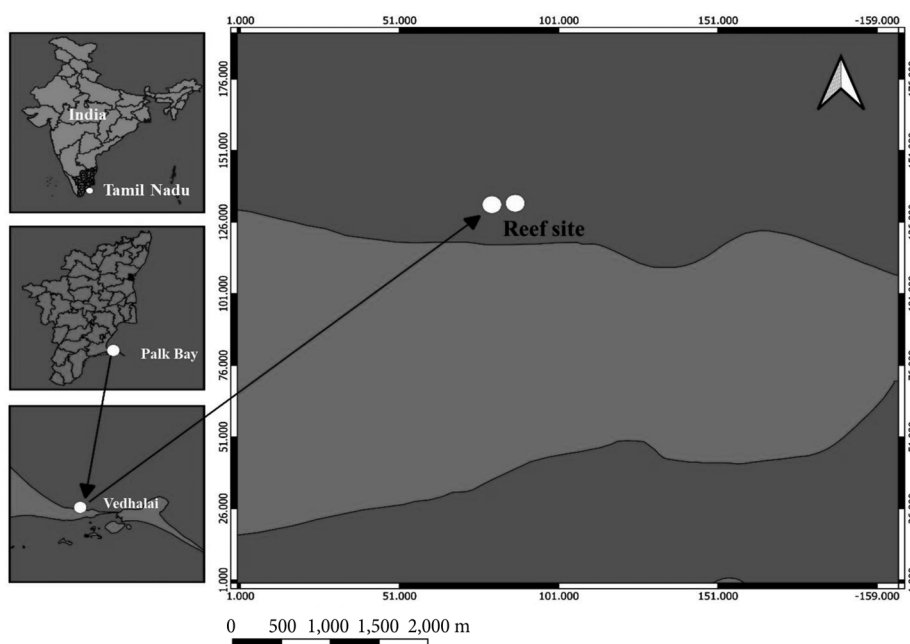


Fig. 1. Study area map with two GPS locations showing the transect and Quadrat area covered in between these two sites

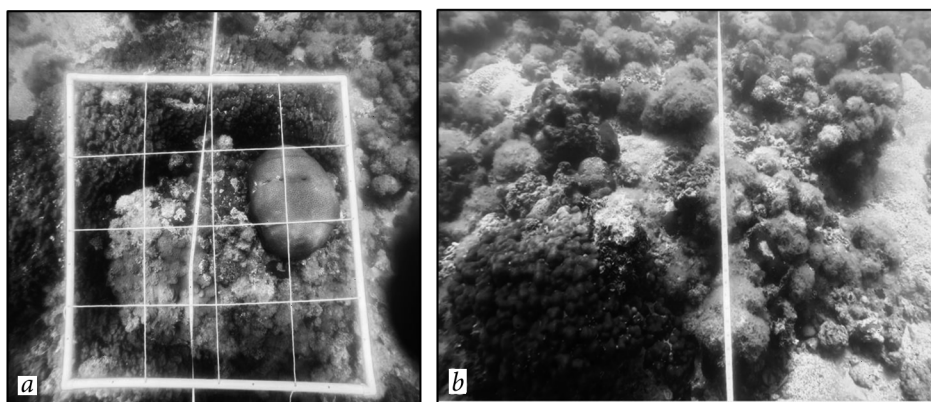


Fig. 2. Methods used for sampling: *a* — Quadrat method; *b* — LIT method

were assessed, of which 251 colonies were affected by the *Halymenia* seaweeds that estimated percentage of overgrowth by this alga as 80.19 %. Among the 251 colonies, 97 live colonies were overgrown by the seaweeds, which constitutes 38.65 % of prevalence of overgrowth on the live corals, whereas 61.35 % of dead corals were overgrown by *Halymenia* sp. (Figure 4). Among the coral genera, *Porites* (60.94 %), *Favites* (66.67 %) and *Dipsastraea* (71.43 %) were highly affected in the study sites (Table 2). Macroalgae severely threaten coral tissue, directly impacting it through overgrowth, chemical effects, abrasion, and shado-

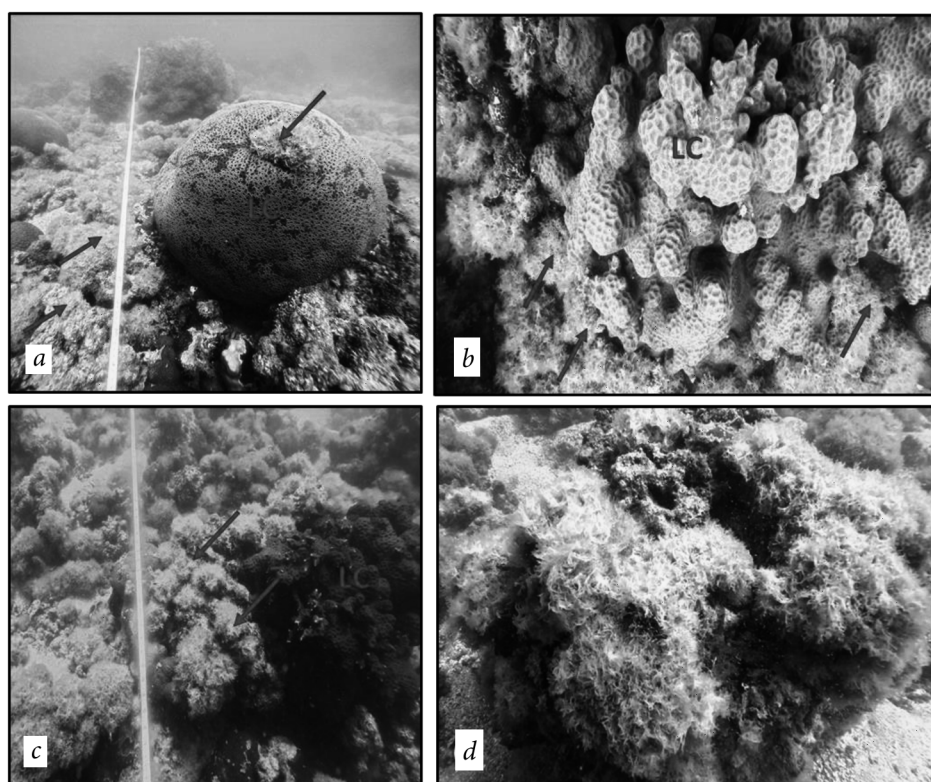


Fig. 3. Proliferation of *Halymenia* sp. on live (LC) and dead corals: *a* — *Dipsastraea* sp.; *b* — *Porites* sp.; *c* — *Favites* sp.; *d* — dead corals

wing [34]. It is essential to take action and address this issue to protect the health and longevity of coral reefs. They also increase coral microbial activity, serve as a vector for possible infections, and hinder the regeneration of coral tissue [2]. Coral community dynamics monitored continuously and several seasonal

Table 1

Details of benthic cover (mean $\pm$ SD) using LIT method at study sites

T	LC	DCA	Other dead
T1	26.4	65.6	8.0
T2	47.8	34.7	17.5
T3	52.7	42.4	4.9
T4	14.9	70.6	14.5
T5	30.7	47.1	22.2
Mean	34.5	52.1	13.4
SD ($\pm$)	15.6	15.4	7.0

Note. T — transect; LC — live coral cover, DCA — dead corals with algae; Other dead — rubbles, sand, rock; SD — standard deviation

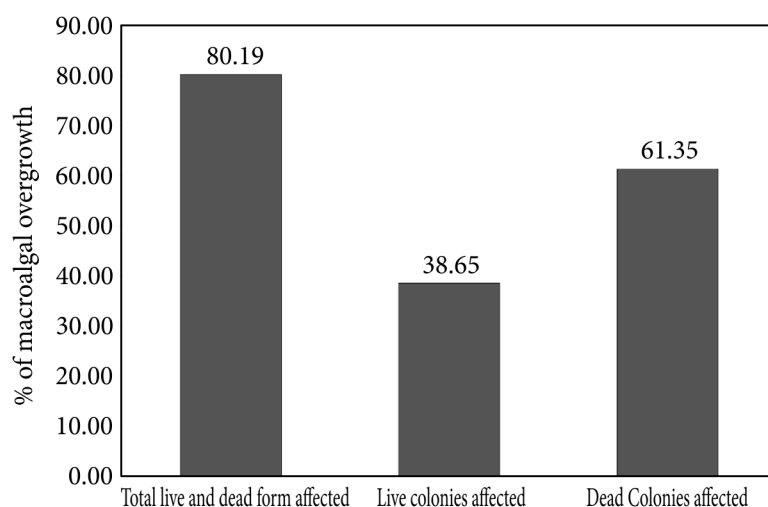


Fig. 4. Frequency of occurrence of *Halymenia* sp. overgrowth on benthic substrate

macroalgal blooms by *Caulerpa* sp., *Turbinaria* sp., *Lyngbya* sp. and *Kappaphycus alvarezii* were earlier documented from the Gulf of Mannar and Palk Bay reefs [1, 25, 29, 30]. The present investigation has provided evidence that the red alga *Halymenia* sp. is overgrowing coral colonies in Indian coral reefs, marking the first recorded instance of this phenomenon. Since the Palk Bay reef is connected to the Gulf of Mannar Marine National Park, this algal overgrowth could be extended to the Gulf of Mannar reefs. This finding has significant implications for the region's coral reef health and conservation efforts. The potential expansion of this algal overgrowth threatens the already stressed coral colonies in the area. Although *Halymenia* sp. is reported from Indian coastal waters, there are neither reports of bloom generation from these waters, nor from any other reefs worldwide. *Halymenia* sp., a marine red alga genus of the family Halymeniaceae, is popularly known for its traditional food and medicinal values from countries across Asia and Europe. Further research is necessary to understand the underlying causes of this incidence and develop effective manage-

Table 2

Species-specific estimate of overgrowth by *Halymenia* sp.

Coral species	Total colonies surveyed	Affected colonies	Percentage of colonies being affected
<i>Acropora</i> sp.	16	9	56.3
<i>Dipsastraea</i> sp.	49	35	71.4
<i>Porites</i> sp.	64	39	60.9
<i>Favites</i> sp.	21	14	66.7
Dead corals	163	151	94.5

ment strategies to mitigate the spread of *Halymenia* sp. and its impact on coral reef ecosystems.

Few species of this red alga genus have different biological activities such as anti-coagulant, antitumor, antibacterial, hypocholesterolemic, and antiaging properties. In a recent research [17], it has been found that *Halymenia dilatata* collected from Palk Bay region of the Rameswaram Island has the larvicidal activity of its crude methanolic extracts, which were actively screened for their biocontrol potential against major insect pests *Aedes aegypti*. The red seaweed genus *Halymenia* is a species rich taxon, which comprised of 80 known species [12]. The morphological characteristics of the *Halymenia* sp. investigated are as follows: the thallus is solitary, fleshy, foliose, gelatinous brownish to dark red in appearance (Figure 5 *a, b*). Young blades of the thallus are irregular in outline and a bright brown stripe is present on the surface of the blade. The outer cortex of the thallus is thick and polygonal cortical cells with reticulated plastids were observed under the microscope (Figure 5 *c, d*). Cell layers in between outer and inner cortical cells are arranged in anticlinal rows. Macroalgal overg-

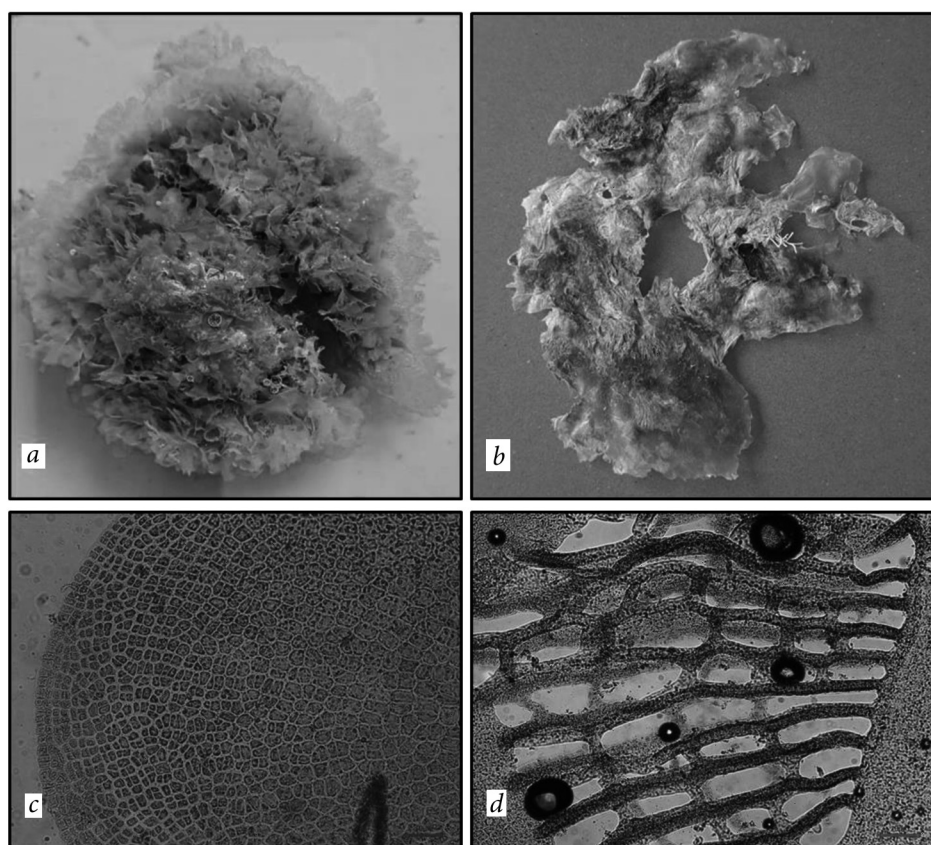


Fig. 5. *Halymenia* sp.: *a* — field photograph of the seaweed *Halymenia* sp.; *b* — specimen preserved in dry conditions at the NCCR Mandapam office; *c* — outer cortical cells of the thallus with reticulated plastids; *d* — cross sectional view of young blade showing the cell layers arranged in anticlinal rows

rowth depends on several factors such as nutrient enrichment in the water, competition of algae with live corals in degraded reefs and overfishing of herbivore fishes from the reef ecosystem [11, 15, 16]. The Palk Bay region is unprotected by law, which encourages fishermen to practice inshore fishing and exploit the reef resources, which could be a reason for the herbivore density depletion in Palk Bay reefs. The annual occurrence of coral bleaching in the Gulf of Mannar and Palk Bay [19, 20] limits the possibility for coral species to recover and provides a favorable substrate for macroalgae to overgrow stony corals. Present study also revealed that dead coral substrate is highly overspaced by algae followed by the live colonies of *Favites* sp., *Dipsastraea* sp., and *Porites* sp. (Figure 3). The macroalgal bloom by *Caulerpa taxifolia* in the Gulf of Mannar and Palk Bay reefs causes an annual reduction of live coral cover at a rate of 4 % during 2013 and 2014 [25]. Bioinvasive red algal species *Kappaphycus alvarezii* also invades the Gulf of Mannar reef and causes the reduction of live coral cover at a rate of 9.1 % in Valai Island and 3.9 % in Thalairi Island [1]. Present study also revealed a high rate of *Halymenia* sp. overspace on live and dead reefs; however the death of coral species was not recorded during this time. Therefore, continuous coral reef health monitoring is underway to understand the cause of the *Halymenia* sp. overgrowth and the rate of progression and damage to the reef sites of Palk Bay.

Despite of having pristine reef ecosystem and rich marine biodiversity, Palk Bay reef is not protected by law and therefore, Palk Bay reef is highly vulnerable to degradation due to local anthropogenic threats as well as natural threats over the few decades which results in reduction of stony coral species diversity from 63 to 26 [10, 28, 35]. The reef also faces a serious issue regarding the depletion of herbivores due to the overexploitation of marine resources from Palk Bay reefs [26]. In addition, *Halymenia* sp. proliferation in Palk Bay reef has the potential chance of overspacing the benthic substrate, altering coral species composition, and reducing the reef resilience in the future. As reefs undergo shifts from coral to algae alternate states, knowledge of algal-coral competitive interactions is necessary to understand current reef dynamics and predict future trends.

Conclusion

The present study provides an overview of the *Halymenia* sp. overgrowth on reef substrate from Palk Bay reefs, which could lead to change macroalgal dominated reef if the ecological process favor the macroalgae to grow rapidly. However, till date direct macroalgae management options are very limited. Furthermore, macroalgal removal through manual or mechanical 'weeding' on small local scales and/or the targeted release of large herbivorous invertebrates is now increasingly being discussed or trialed. In Palk Bay, wild harvesting of *Sargassum* sp. is encouraged for industrial applications by local people. As *Halymenia* sp. also has biological and chemical potential in pharmaceutical and food industries, we suggest this species may also be harvested and utilized for further industrial applications. This approach would help to reduce the risks prone to coral settlement and to substantially control the proliferation of this

species. Along with physical removal of macroalgal species, reef restoration of resistant coral species in shallow water reefs could be feasible choice to restore the degraded reefs. The present study also concludes that as the *Halymenia* sp. bloom is first time observed in the coastal waters of Gulf of Mannar and Palk Bay, detail monitoring on the cause of algal overgrowth and coral health is required in future.

Literature Cited

1. Arasamuthu, A., R.L. Laju, Raj K. Divya et al. 2023. Invasive red alga *Kappaphycus alvarezii* on the reefs of the Gulf of Mannar, India — a persistent threat to the corals. *Bioinvasion Records* **12**(1):151—166.
2. Bender, D., G. Diaz-Pulido & S. Dove. 2012. Effects of macroalgae on corals recovering from disturbance. *Journal of Experimental Marine Biology & Ecology* **429**:15—19.
3. Brown, K.T., D. Bender-Champ, O. Hoegh-Guldberg & S. Dove. 2020. Seasonal shifts in the competitive ability of macroalgae influence the outcomes of coral-algal competition. *Royal Society Open Science* **7**: 201797. <https://doi.org/10.1098/rsos.201797>.
4. *Coral reefs in India — status, threats and conservation measures*. 2012. / Ed. by J.R. Bhatt, J.K. Patterson Edward, D.J. Macintosh & B.P. Nilaratna. IUCN India publication. 305 pp.
5. Diaz-Pulido, G. & McCook. 2002. The fate of bleached corals: patterns and dynamics of algal recruitment. *Marine Ecology Progress Series* **232**: 115—128.
6. Diaz-Pulido, G., L.J. McCook, A.W.D. Larkum et al. 2007. Vulnerability of macroalgae of the Great Barrier Reef to climate change. Pp.153—192 in: *Climate change and the Great Barrier Reef*. / Ed. by J.E. Johnson & P.A. Marshall. Townsville: Great Barrier Reef Marine Park Authority & Australian Greenhouse Office.
7. Eckrich, C.E. & Engel. 2013. Coral overgrowth by an encrusting algae (*Ramicrosta* sp.): A threat to the Caribbean Reefs. *Coral Reefs* **32**: 81—84.
8. Eckrich, C.E., M.S. Engel & R.B.J. Peachey. 2011. Crustose, calcareous algal bloom (*Ramicrosta* sp.) overgrowing scleractinian corals, gorgonians, a hydrocoral, sponges, and other algae in Lac Bay, Bonaire, Dutch Caribbean. *Coral Reefs* **30**: 131.
9. Eddy, T.D., V.W. Lam, G. Reygondeau et al. 2021. Global decline in the capacity of coral reefs to provide ecosystem services. *One Earth* **4**: 1278—1285.
10. Edward, J.K.P., G. Mathews, D.K. Raj et al. 2015. Invasion of the exotic seaweed, *Kappaphycus alvarezii*, on coral areas in two islands (Krusadai & Mulli) in the Gulf of Mannar, Southeastern India — status and control measures. *The News Journal of the International Society for Reef Studies* **30**: 50—53.
11. Gardner, T.A., I.M. Cote, J.A. Gill et al. 2003. Long-term region-wide declines in Caribbean corals. *Science* **301**: 958—960.
12. Guiry, M.D. & G.M. Guiry. 2022. *Algae Base. World-Wide Electronic Publication*. National University of Ireland, Galway. <https://www.algaebase.org> (Accessed 26 December 2022).
13. Gupta, P. 2022. An overview of the red algae *Halymenia*. *International Journal of Creative Research Thought* **10**(1): 681-684.
14. Hoegh-Guldberg, O., E.S. Poloczanska, W. Skirving & S. Dove. 2017. Coral reef ecosystems under climate change and ocean acidification. *Frontiers in Marine Science* **4**: 158. <https://doi.org/10.3389/fmars.2017.00158>.
15. Hughes, T.P., A.H. Baird, D.R. Bellwood et al. 2003. Climate change, human impacts, and the resilience of coral reefs. *Science* **301**: 929—933.
16. Hughes, T.P., M.J. Rodrigues, D.R. Bellwood et al. 2007. Phase shifts, herbivory, and the resilience of coral reefs to climate change. *Current Biology* **17**: 1—6.
17. Hussni Hasan, N.R., P. Yogarajalakshmi, P. Vasantha-Srinivasan et al. 2023. From the sea to mosquito control: The potential of *Halymenia dilatata* marine alga as an eco-friendly mosquitocidal agent. *Sustainability* **15**: 11900.

18. Jha, B., C.R.K. Reddy, M.C. Thakur & M.U. Rao. 2009. *Seaweeds of India the diversity and distribution of seaweeds of Gujarat coast*. CSMCRI Bhavnagar. 215 pp.
19. Krishnan, P., R. Purvaja, C.R. Sreeraj et al. 2018. Differential bleaching pattern in corals of PB and the GoM. *Current Science* **114**(3): 679—685.
20. Kumaraguru, A.K., K. Jayakumar & C.M. Ramakritinan. 2003. Coral bleaching 2002 in the Palk Bay, Southeast coast of India. *Current Science* **85**(12): 1787—1793.
21. Kumaraguru, A.K., V.E. Joseph, M. Rajee & T. Blasubramanian. 2008. *Palk Bay — information and bibliography*. (CAS in Marine Biology, Annamalai University, Parangipettai and Centre for Marine and Coastal Studies, Madurai Kamaraj University, Madurai). 227 pp.
22. Ledlie, M.H., N.A.J. Graham, J.C. Bythell et al. 2007. Phase shifts and the role of herbivory in the resilience of coral reefs. *Coral Reefs* **26**: 641—653.
23. Liu, P.J., S.M. Lin, T.Y. Fan et al. 2009. Rates of overgrowth by macroalgae and attack by sea anemones are greater for live coral than dead coral under conditions of nutrient enrichment. *Limnology & Oceanography* **54**(4): 1167—1175. <http://www.jstor.org/stable/40271766>
24. Manikandan, B. 2015. Assessment of the resilience potential of the Palk Bay Reef through key indicators. PhD Thesis. Cochin, India. 163 pp.
25. Manikandan, B. & J. Ravindran. 2016. Differential response of coral communities to *Caulerpa* spp. bloom in the reefs of Indian Ocean. *Environmental Science and Pollution Research* **24**(4): 3912—3922. doi.10.1007/s11356-016-8136-5.
26. Manikandan, B., J. Ravindran, S. Shrinivaasu et al. 2014. Community structure and coral status across reef fishing intensity gradients in Palk Bay, southeast coast of India. *Environmental Monitoring and Assessment* **186**: 5989—6002.
27. McCook, L.J. 1999. Macroalgae, nutrients and phase shifts on coral reefs: scientific issues and management consequences for the Great Barrier Reef. *Coral Reefs* **18**: 357—367.
28. NCCR. Coral reef resilience studies in Palk Bay of south east coast of India, National Centre for Coastal Research, Ministry of Earth Sciences (MoES), July 2023. 52 pp.
29. Ramesh, C.H., S. Koushik, T. Shunmugaraj & M.V. Ramana Murthy. 2019. Impact of toxic cyanobacterium *Lyngbya majuscula* and green algae *Ulva reticulata* blooms on corals reefs of Gulf of Mannar, India. *International Journal of Recent Scientific Research* **10**(9): 34581—34583.
30. Ramesh, C.H., S. Koushik, T. Shunmugaraj & M.V. Ramana Murthy. 2019. Bioinvasive seaweed genus, *Turbinaria*, in Coral Reefs of Gulf of Mannar. *Journal of Life Science Research* **6**(1): 1—4.
31. Saini, K.C., A. Rani, S.K. Gupta & P. Sharma. 2024. Algae a potential source in cosmetics: current status, challenges, and economic implications. *Indian Journal of Microbiology*. DOI: 10.1007/s12088-024-01263-0
32. Scheffer, M., S.R. Carpenter, J.A. Foley et al. 2001. Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature* **413**: 591—596.
33. Sherwood, A.R., J.M. Huisman, M.O. Paiano et al. 2020. Taxonomic determination of the cryptogenic red alga, *Chondria tumulosa* sp. nov., (Rhodomelaceae, Rhodophyta) from Papahānaumokuākea Marine National Monument, Hawai'i, USA: A new species displaying invasive characteristics. *PLOS ONE* **15**(7): e0234358. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0234358>
34. Smith, J.E., M. Shaw, R.A. Edwards et al. Indirect effects of algae on coral: algae-mediated, microbe-induced coral mortality. *Ecology Letters* **9**: 835—845.
35. Venkataraman, K. & R. Rajkumar. 2013. Status of coral reefs in Palk Bay. *Records of Zoological Survey of India* **113**: 1—11.
36. Venkataraman, K., C.H. Satyanarayana, J.R.B. Alfred & J. Wolstenholme. 2003. *Handbook on hard corals of India*. Zoological Survey of India, Kolkata.
37. Veron, J.E.N. & M. Stafford-Smith. 2000. *Corals of the world*. Australian Institute of Marine Science. Townsville, Australia.

Надійшла 20.06.2024

K. Sadhukhan,

National Centre for Coastal Research (NCCR), Ministry of Earth Sciences (MoES),
Mandapam Field Research Centre,
Mandapam Camp, Ramnathapuram District, India
e-mail: sadhukhan.1985@gmail.com

S. Lakkakula,

Applied Phycology and Biotechnology Division, Marine Algal Research Station,
Central Salt and Marine Chemicals Research Institute,
Mandapam 623519, Tamil Nadu, India

T. Shunmugaraj,

National Centre for Coastal Research (NCCR), Ministry of Earth Sciences (MoES),
Velachery Tambaram Road, Chennai 600100, India

M.V. Ramana Murthy,

National Centre for Coastal Research (NCCR), Ministry of Earth Sciences (MoES),
Velachery Tambaram Road, Chennai 600100, India

FIRST REPORT OF RED ALGA *HALYMENIA* SP. OVERGROWTH OF STONY
CORALS AT SHALLOW WATER CORAL REEFS OF PALK BAY COAST, INDIA

A fleshy red alga of the genus *Halymenia* C. Agardh rapidly attained alarming levels of benthic coverage, including stony corals, in shallow water reefs of Palk Bay, during March 2024 and posed a serious threat to the survival of reef-building corals and their associated marine biota. This finding is considered as the first report of *Halymenia* sp. blooms in the coral reefs of Palk Bay regions of Tamil Nadu. The study was conducted at the Vedhalai reef of Palk Bay, which is well known for its live coral cover. During the study, average live coral cover was recorded as 34.5 ± 15.6 %. In this case, the frequency of occurrence of *Halymenia* sp. cover on live and dead forms of benthic communities accounted for 80.19 % ($n = 313$). This macroalga invaded live colonies of four coral genera and dead corals. After a thorough investigation of 313 colonies, it was found that *Halymenia* sp. affected 38.65 % of live colonies and 61.35 % of dead corals. Among the coral species, *Porites* (60.94 %), *Favites* (66.67 %), and *Dipsastraea* (71.43 %) were highly affected by this foliose gelatinous red alga. Macroalgal dominance in live reefs causes severe harm to stony corals. It reduces the coral species' recovery capability due to overgrowing benthic substratum, prevents fresh recruitment to the reefs, and promotes their microbial infection, as evidenced by previous studies.

Keywords: *Halymenia* sp., macroalgae, overgrowth, coral reefs, Palk Bay.

РИБОГОСПОДАРСЬКА ГІДРОБІОЛОГІЯ І ІХТІОЛОГІЯ

УДК 597.551.2(477)

КОКОДІЙ С.В., к. б. н., наук. співроб.,
Інститут зоології ім. І.І. Шмальгаузена НАН України,
вул. Б. Хмельницького, 15, 010030 Україна,
e-mail: kokodiy.sergey@gmail.com
orcid 0000-0002-0651-6935

ЦИБА А.О., к. б. н., наук. співроб.,
Інститут зоології ім. І.І. Шмальгаузена НАН України,
вул. Б. Хмельницького, 15, 010030 Україна,
e-mail: tsyba1974@ukr.net
orcid 0000-0001-5838-0948

ПРИЧИНИ ЗНИКНЕННЯ ОДНОСТАТЕВИХ ПОПУЛЯЦІЙ КАРАСЯ СРІБЛЯСТОГО *CARASSIUS* *GIBELIO* У ВОДОЙМАХ УКРАЇНИ

Моніторинг генетичної структури контрольних водойм у часовому зрізі, а також експериментальні «схрещування» видів та біотипів карасів дали змогу визначити основні причини зникнення одностатевих популяцій карася сріблястого *Carassius gibelio* у водоймах України. Було детально досліджено механізми гіногенезу, проведено експерименти з дослідження процесів інкорпорації генома під час гіногенезу. Значну увагу приділяли вивченню процесів відхилення від класичного клонового розмноження та утворення нащадків гібридної природи. Проведено гістологічні дослідження гонад плідників щодо гермафродитизму та низку експериментів на підтвердження або спростування наявності гермафродитних особин в популяціях. Зроблено висновки стосовно ймовірного автономного існування одностатевих поліплоїдних популяцій карася сріблястого.

Ключові слова: *Carassius*, карась сріблястий, карась китайський, гіногенез, гермафродитизм, одностатеві популяції, клонове розмноження.

Дослідження складного диплоїдно-поліплоїдного комплексу у представників роду *Carassius* не втрачають своєї актуальності протягом тривалого періоду. Причиною тому є: таксономічна плутанина та неоднозначна кількість видів і гібридних форм, невизначений таксономічний статус алополіплоїдних біотипів, розпливчастість у теорії походження поліплоїдних форм.

В результаті проведення детальних генетичних досліджень встановлено, що у водоймах України мешкає кілька видів карасів з різною плоїдністю: аборигенний диплоїдний амфіміктичний карась золотий *Carassius*

Ц и т у в а н н я: Кокодій С.В., Циба А.О. Причини зникнення одностатевих популяцій карася сріблястого *Carassius gibelio* у водоймах України. *Гідробіол. журн.* 2025. Т. 61, № 1. С. 60—76.

carassius (Linnaeus, 1758), адвентивний диплоїдний амфіміктичний карась китайський *C. auratus* та адвентивний триплоїдний апоміктичний вид карась сріблястий *Carassius gibelio* (Bloch, 1782) [6]. Ситуація з останнім видом є неоднозначною. Дослідження показали, що під загальною видовою назвою *Carassius gibelio* насправді ховається декілька клонових форм, які відрізняються одна від одної рядом специфічних генетичних алелів [3, 6]. Вивчення окремих видів та форм ускладнюється ще й тим, що деякі з них тісно пов'язані між собою репродуктивними взаємовідносинами та легко гібридизуються з утворенням гібридів різної плоідності, таксономічний статус яких не визначено Кодексом зоологічної номенклатури [10].

У зв'язку з тим, що більшість сучасних наукових праць сконцентовано на вивченні генетичної структури поселень карасів [12, 13], а також на походженні окремих видів та біотипів, з поля зору наукової спільноти вислизнули проблеми міжвидових взаємовідносин інвазійних видів у нових для них умовах. Достовірно відомо, що своєрідна «боротьба за існування» відбувається не тільки між видами, що вселилися (адвентивними) та аборигенними видами, а й між адвентивними. З'ясувалося, що у спільних поселеннях простежується чітка тенденція до витіснення карасем китайським *C. auratus* не тільки аборигенного виду карася золотого *C. carassius*, а й особин адвентивного виду карася сріблястого *C. gibelio* всіх форм без винятку [8, 9]. Повсюдно відбувається формування однорідних поселень виключно з особин амфіміктичного виду *C. auratus*. Така ситуація є унікальною та недослідженою, адже подібні випадки в природі дуже рідкісні.

Що спричинило такі взаємовідносини між двома адвентивними видами, достовірно невідомо. Парадокс цієї ситуації полягає у тому, що популяції апоміктичного карася сріблястого *C. gibelio* представлені особинами жіночої статі, які розмножуються за допомогою гіногенезу, і використовують при цьому сперматозоїди самців інших видів корошових риб, зокрема і самців карася китайського *C. auratus* [8, 9]. Теоретично змішана популяція двох адвентивних видів повинна існувати в рівноважному стані, адже жіночі особини карася сріблястого лише до певної міри «паразитують» на самцях карася китайського.

А втім, згідно з попереднім аналізом [4] *C. auratus* та *C. gibelio* не схильні до співіснування один з одним. Простежується чітка тенденція до утворення однорідних поселень, які складаються виключно з особин першого виду. Однією з вірогідних причин такого заміщення є більш потужний репродуктивний потенціал у карася китайського *C. auratus* [11], завдяки якому поступово відбувається поглинання одного виду іншим за рахунок більшої чисельності.

Водночас ймовірною причиною руйнування однорідних популяцій гіногенетичних особин може бути процес продукування гіногенетичними поліплоїдними самицями карася сріблястого *C. gibelio* яйцеклітин різної плоідності, у тому числі й гаплоїдних. Ймовірно ці ікринки можуть запліднюватись сперматозоїдами карася китайського, що в подальшому

вже призводить до утворення диплоїдних особин. Тобто цілком припустимо, що саме так може відбуватися поступове саморуйнування поліплоїдної структури поселень карася сріблястого.

В останньому випадку зміни щодо заміщення одного виду іншим очевидно мають відбуватися протягом тривалого періоду, проте попередні дослідження показують, що цей процес відбувається за декілька сезонів.

Отже, метою даної роботи є вивчення причин таких кардинальних змін у природних популяціях карасів, а також надання підтверджень чи спростувань різних існуючих теорій «руйнування» поліплоїдних поселень карасів сріблястих.

Матеріал і методика досліджень

Основою дослідження послужила серія вибірок карасів, що складається з 477 особин зібраних у 2007—2023 рр. у весняно-осінній період з кількох контрольних водойм у Чернігівській області, які відносяться до водозбірного басейну Дніпра. Вивчено та оброблено 338 мальків, отриманих при «схрещуванні» різних видів в експериментальних ставках. Деякі дані щодо зібраного матеріалу, за результатами генного маркування вже представлено в більш ранніх наукових публікаціях [2, 3].

Видову приналежність визначали за допомогою алозимних маркерів [6, 17]. Генне маркування дозволяє ідентифікувати карасів групи *C. (super)perspecies auratus*) у вибірках до виду, а особин *C. gibelio* по біотипах. Крім того, цей метод дає змогу чітко ідентифікувати особин у вибірках гібридної природи (*C. carassius* × *C. auratus*, *C. carassius* × *C. gibelio* та ін.).

Відбір проб для електрофоретичного аналізу проводили в лабораторних умовах. Матеріалом для аналізу слугували зразки м'язів та крові карасів. Проби м'язів брали із спинної частини особини біля спинного плавця, проби крові — за допомогою капіляра прямим уколом в серце. Попередньо досліджувані зразки тканин розміщували в пробірках Епендорф та витримували у розчині сахарози (10 %) та бромфенолового синього.

Електрофоретичний аналіз проводили в 7,5 % поліакриламідному гелі в тріс-ЕДТА Na₂-боратній рН 8,5 системі. Порівняльний мультилокусний аналіз базується на особливостях мінливості ферментів, досліджуваних у тканинах м'язів, а також низки білків м'язів та крові, що забарвлюються в гелях на загальний білок і кодуються локусами [15]. У м'язах проаналізовано: аспартатамінотрансферазу, різні форми якої кодуються відповідно локусами *Aat-1*, *Aat-2* (час розгону 2,5 год); неспецифічні естерази (*Es-1*, *Es-2A*, *Es-2B*) (час розгону 2,5 год); структурні білки м'язів (вивчено мінливість *Pt-2*) (час розгону 2,5 год). У крові досліджено трансферини (*Tf*) (час розгону 2,5 год).

Плоїдність особин визначали за допомогою цитометричного аналізу, шляхом визначення площі еритроцитів під мікроскопом МБС при збільшенні об'єктиву (×100), окуляра (×16) [16]. Відбирали близько 30 клітин, робили проміри, після чого вираховували середнє значення площі.

Статеву приналежність визначали за наявністю жіночих чи чоловічих статевих продуктів, статевої зрілості — за розвитком гонад.

Експерименти зі «схрещування» різних видів та біотипів карасів проводили протягом 2009-2019 рр. у семи штучно створених ставках 2 × 3 м. Для плідників були створені умови максимально наближені до природних. Експерименти поділили на дві групи. Перша з них — стимуляція плідників *C. gibelio*-1 Нерестином-1 для мимовільного викиду ікри та спостереження за нею щодо виявлення самостійного розвитку. Також сюди віднесли спостереження за самицями карася сріблястого *C. gibelio*-1, які проводили без стимуляції. У другому випадку для самостійного «нересту» самиць без самців була проведена підготовка до цього процесу: витриманий температурний режим, створені умови для нересту (вища водна рослинність), підібрана кормова база з розрахунку природного корму близько 70 % до 30 % штучного. Експеримент проводили протягом двох сезонів, для того щоб карасі, вилучені з природних водойм, змогли пройти адаптацію та успішно віднереститися (табл. 1).

У 2016 р. самицям з водойми № 1 для стимуляції було введено ін'єкцію препарату Нерестин-1, доза якого становила 0,1 мл, при масі тіла піддослідних особин 150—200 г. Карасі водойм № 2 та № 3 залишилися без стимуляції.

Друга частина експериментів пов'язана з безпосереднім «схрещуванням» різних видів та біотипів. Мальків після отримання підрощували до стану однорічок, після чого проводили генетичні та цитометричні дослідження. Експерименти зі «схрещувань» карася золотого з карасем сріблястим здійснено у 2009 р., до занесення аборигенного виду до ЧК України, після чого особини даного виду були повернуті до водойми, де були зловлені.

Обробку даних проведено за допомогою програми Excel, Past.

Результати досліджень

Роботу з дослідження причин зникнення популяцій різних форм одностатевих карасів сріблястого (*C. gibelio*-1, *C. gibelio*-2, *C. gibelio*-3) у спільних поселеннях з карасем китайським *C. auratus* було розділено на два основні блоки.

Перший — експериментальний. Мета даного блоку — детальне вивчення механізмів процесу гіногенезу в результаті проведення «схрещувань» одностатевих форм карася сріблястого з двостатевими видами даного роду. Результати експериментів повинні висвітлити такі питання: чи здатні поліплоїдні самиці *C. gibelio* продукувати ікру різної плоїдності, у тому числі гаплоїдну; чи спостерігається в популяціях одностатевих карасів гермафродитизм, який був описаний у літературі у степових водоймах Казахстану [1], і чи можливе в даному випадку автономне існування одностатевих популяцій у водоймах України; у разі отримання потомства дізнатись чи відбуваються мутаційні зміни у білках і чи утворюються гібридні форми в експериментальних парах піддослідних особин. Остан-

ня теза, у свою чергу, дасть можливість оцінити ймовірність інкорпорації геному самця під час ініціації яйцеклітини при гіногенезі [14, 18, 19, 20].

Результати цих експериментів дозволять дізнатися причини генетичного характеру, які є своєрідним механізмом перетворення одностатевих популяцій на двостатеві.

Другий блок — дослідження генетичної структури одностатевих поселень у часовому зрізі на прикладі семи контрольних водойм. Результати цих досліджень нададуть дані про швидкість змін генетичної структури одностатевих поселень карасів у різних водоймах та допоможуть визначити причини таких змін. Друга частина досліджень доповнить перший блок і дозволить оцінити вплив на популяції карасів, окрім генетичних причин, ще й різних екологічних факторів.

Таблиця 1

Експериментальні дані по «схрещуванню» різних видів та біотипів карасів

Роки	Батьківські види	Нащадки	N (шт)	n
2016	<i>C. gibelio</i> -1♀ (водойма 1 «Старий став», стимуляція Нерестин-1)	—	—	—
2016	<i>C. gibelio</i> -1♀ (водойма 2 «Центральний», без стимуляції препаратом)	—	—	—
2016	<i>C. gibelio</i> -1♀ (водойма 3 «Спарений-4», без стимуляції препаратом)	—	—	—
2017	<i>C. gibelio</i> -1♀ (водойма 1, 2, 3 без стимуляції препаратом)	—	—	—
2009	<i>C. gibelio</i> -1♀ × <i>C. carassius</i> ♂♀ (водойма 1 «Старий став»)	<i>C. gibelio</i> -1 <i>C. gibelio</i> – <i>carassius</i>	85 1	3n 2n
2018— 2019	<i>C. gibelio</i> -1♀ × <i>C. auratus</i> ♂ (водойма «Теремки-1»)	<i>C. gibelio</i> -1	57	3n
	<i>C. gibelio</i> -1♀ × <i>C. auratus</i> ♂ (водойма «Спарений-3»)	<i>C. gibelio</i> -1	69	3n
2019	<i>C. gibelio</i> -2♀ × <i>C. auratus</i> ♂ (водойма «Пальчики»)	<i>C. gibelio</i> -2	32	3n
2019	<i>C. gibelio</i> -2♀ × <i>C. auratus</i> ♂ (водойма «Спарений-4»)	<i>C. gibelio</i> -2	37	3n
2019	<i>C. gibelio</i> -2♀ × <i>C. auratus</i> ♂ («Старий став»)	<i>C. gibelio</i> -2	71	3n
2019	<i>C. gibelio</i> -3♀ × <i>C. auratus</i> ♂ (водойма «Теремки-2»)	<i>C. gibelio</i> -3	57	3n
			Σ = 409	

П р и м і т к а. «—» — не знайдено; N — кількість особин; n — кількість хромосом у гаплоїдному наборі.

Експеримент з автономного відтворення та гермафродитизму. Самиці *C. gibelio*-1 були виловлені з контрольної природної водойми у Чернігівській обл. у с. Лісовий, де неодноразово брали вибірки карасів, а також проводили генне маркування з визначенням плоідності за даними цитометрії [4]. На початку червня у 2016 р. в експериментальних ставках № 2 і 3, де самиць карася сріблястого не стимулювали Нерестином-1, спостерігався нерестовий процес. Самиці *C. gibelio*-1 інтенсивно вистрибували з води, терлися об водну рослинність та випорскували ікру. У ставку №1, мабуть через передозування, карасі не змогли віднереститися. Після препарування однієї із самок з'ясувалося, що статеві продукти «застигли» та атрофувалися. Ймовірність такого результату була очікуваною, оскільки Нерестин-1 та подібні препарати використовуються для стимуляції особин коропових риб масою понад 1 кг.

Візуальне спостереження за ікрою у ставках № 2 і 3 протягом 10 днів показало, що ікринки не змогли самостійно розвиватися, протягом кількох днів загинули та надалі зазнали процесу лізису.

Повторно цей експеримент проводили у 2017 р. без додаткової стимуляції плідників. У червні відбувся нерест у всіх трьох водоймах без винятку, під час якого самиці інтенсивно вистрибували з води, терлися об водну рослинність та випорскували ікру. Так само, як і в 2016 р., ікра не змогла самостійно розвиватися та вся загинула (див. табл. 1).

В іноземних публікаціях є згадки про гермафродитизм серед особин карася сріблястого, який проявляється у вигляді перетворення ястиків або їхньої частини на сім'яники. Автор стверджує, що «самозапліднення», а по суті самоініціація яйцеклітин гермафродитної особини не відбувається. У таких досліджуваних популяціях спостерігається перехресне запліднення (ініціація), внаслідок чого утворюється матроклинне гіногенетичне потомство [1]. Для підтвердження чи спростування наявності процесу гермафродитизму у досліджуваних особин карася сріблястого *C. gibelio*-1 у водоймах України було проведено гістологічні дослідження. Під час препарування особин карася сріблястого в жовтні-листопаді ми ретельно візуально дослідили ястики, але вкраплень сім'яників не було виявлено. Заразом звернули увагу на печінку, яка була сильно збільшена в розмірі, займала майже всю порожнину тіла особин та в цей період мала майже білий колір. Через це ми вирішили дослідити не лише ястики карасів, а й тканину печінки на наявність сім'яників. Проби печінки, а також статевих продуктів були зафіксовані та відправлені для проведення гістологічних досліджень до Чорноморського національного університету імені П. Могили доктору біологічних наук, професору Козію М.С. Детальне вивчення препаратів показало, що крім яйцеклітин, інших статевих продуктів у особин *C. gibelio*-1 не було.

Результати даних експериментальних досліджень дозволяють зробити висновок, що гермафродитизм та автономна репродукція популяцій карася сріблястого *C. gibelio*-1 у водоймах України є малоімовірною. Розмноження клонової форми *C. gibelio*-1 у водоймах України однозначно здійснюється за допомогою самців інших видів, таких як карась китайсь-

кий та карась золотий. Наявність невеликої кількості цих видів у водоймі дозволяє популяції *C. gibelio*-1 підтримувати нормальну чисельність.

Експериментальне «схрещування» *C. gibelio*-1 з особинами *C. carassius*. В експериментальний ставок № 1 у березні 2009 р. були поселені особини $3n$ *C. gibelio*-1 ♀ × $2n$ *C. carassius* ♂ (див. табл. 1). Перша партія нащадків з'явилася на початку червня. Вік мальків становив близько 10—15 днів. Другу партію нащадків було виявлено вже в середині липня. Вона візуально виявилася більш численною. Через те, що розмір мальків був занадто малий для проведення електрофорезу білків та цитометрії, їх залишили на зимівлю та подальше підрощування наступного сезону в кількості 86 шт. Восени наступного року мальків було препаровано, взято проби м'язів та крові для проведення електрофорезу, а також зроблено мазки крові для цитометрії. Результати дослідження показали, що за винятком однієї гібридної особини, потомство було представлено поліплоїдними гіногенетичними мальками (див. табл. 1, рис. 1—3). Площа еритроцитів цих особин була представлена в умовних одиницях і коливалася в межах 154—194 ум. од, при середньому значенні $171 \pm 0,6$ ум. од., що відповідає значенням триплоїдних особин [6]. Диплоїдна особина, що утворилася в результаті відхилення від процесу гіногенезу, а отже, гібридизації, мала площу еритроцитів в межах 132 ум. од.

Тобто, при спільному існуванні особин $3n$ *C. gibelio*-1 ♀ з $2n$ *C. carassius* ♂ процес гіногенезу проходить вільно з утворенням потомства з матроклініним успадкуванням.

Однак на особливу увагу заслуговує поява у вибірці диплоїдної особини гібридної природи. Поява гібридів у змішаних природних поселеннях *C. gibelio*-1 та *C. carassius* не нова та описана раніше [5]. Слід зазначити, що всі виявлені гібриди раніше в природних умовах були представлені тетраплоїдами, які, ймовірно, утворилися шляхом приєднання гаплоїдного набору самця карася золотого до триплоїдного набору самиці карася сріблястого. А втім, в експериментальному випадку утворилася гібридна диплоїдна особина, в білкових спектрах якої відсутні унікальні алелі *Aat*-2, характерні для *C. gibelio*-1. Можливо, в цьому випадку відбувається елімінація двох наборів самиці *C. gibelio*-1, внаслідок чого утворюється диплоїдна особина. Проте навіть за цих умов, гаплоїдний набір *C. gibelio*-1 у гібридної диплоїдної особини, ймовірно був би ідентифікований по алелю *Aat*-2, але його у гібрида виявлено не було. Цілком можливо, що в цьому разі може відбуватися домінування гаплоїдного набору карася золотого над карасем сріблястим, тому за електрофоретичними спектрами дана особина ідентифікувалася як класичний гібрид карася китайського з карасем золотим.

В цьому випадку можливий варіант, коли поліплоїдні самиці карася сріблястого під впливом різноманітних зовнішніх факторів можуть продукувати не тільки триплоїдну ікру, але також в невеликій кількості диплоїдну та гаплоїдну. Адже під час досліджень репродуктивних властивостей особин карася сріблястого та карася китайського було помічено, що розміри яйцеклітин однієї триплоїдної особини в IV та V стадії зрілості

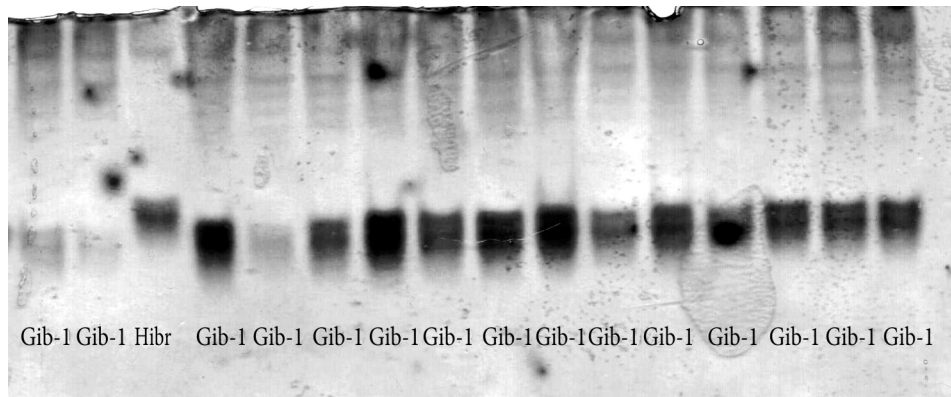


Рис. 1. Електрофоретична мінливість спектрів аспартатамінотрансферази (Aat): Gib-1 — триплоїдний карась сріблястий *Carassius gibelio*-1, Hibr — диплоїдна гібридна особина

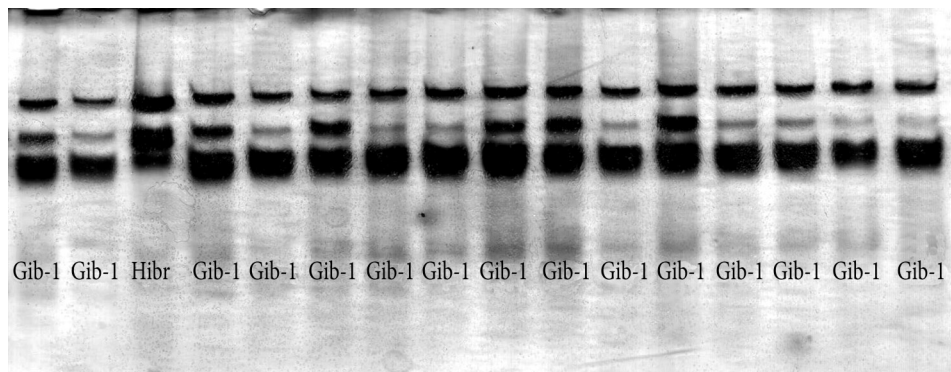


Рис. 2. Електрофоретична мінливість спектрів неспецифічних естераз (Es): Gib-1 — триплоїдний карась сріблястий *Carassius gibelio*-1, Hibr — диплоїдна гібридна особина

різко відрізняються за розмірами приблизно на 1/3, що відповідає уявленню про те, що кожен гаплоїдний набір у триплоїдній яйцеклітині займає третю частину об'єму. Частка малих за розміром яйцеклітин в ястику невелика і становить близько 10 % [11]. Наявність диплоїдних (гібридів) нащадків експериментальної пари 3 n *C. gibelio*-1 ♀ × 2 n *C. carassius* ♂ на рівні одиничних особин може бути пов'язана з тим, що на ранніх етапах розвитку багато саме таких диплоїдних личинок гине. Цілком можливо, що варіанти на рівні ікринок та спермійів: 2 n *C. gibelio* ♀ × n *C. carassius* ♂ або *C. auratus* ♂ та n *C. gibelio* ♀ × n *C. carassius* ♂ або *C. auratus* ♂, у більшості випадків є летальними.

З великою долею вірогідності можна припустити, що утворення гібридної особини в експерименті відбулося саме внаслідок запліднення гаплоїдної ікринки самиці карася сріблястого спермієм карася золотого.

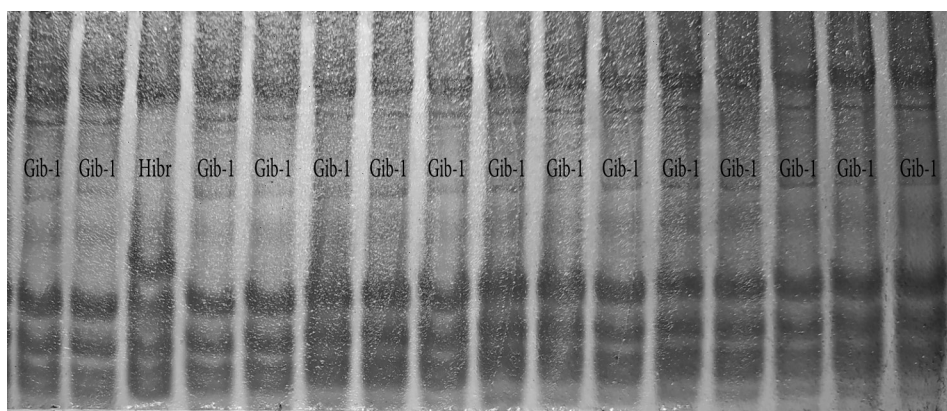


Рис. 3. Електрофоретична мінливість локусів структурних білків м'язів (Pt-2): Gib-1 — триплоїдний карась сріблястий *Carassius gibelio*-1, Hibr — диплоїдна гібридна особина

Результати проведеного експерименту дозволяють зробити висновок, що процес гіногенезу у вищезгаданій парі плідників також проходить вільно, але зрідка відбуваються збої у вигляді утворення гібридів, походження та механізм яких ще варто детально дослідити та вивчити.

Експериментальне «схрещування» *C. gibelio*-1 ♀ з особинами *C. auratus* ♂. У природних популяціях таке співіснування дуже нестабільне і неминуче призводить до повного зникнення особин карася сріблястого. Буквально протягом кількох сезонів популяція з одностатевої повністю «перетворюється» на двостатеву [4]. Тобто в досить короткі терміни водоймище повністю колонізується карасем китайським *C. auratus*. Мета цього експерименту — на прикладі цих пар батьківських видів детально вивчити механізм гіногенезу, а також дослідити нащадків на наявність особин з ознаками інкорпорації геному.

Експеримент проводили протягом двох сезонів 2018—2019 рр. (див. табл. 1). В першому та в другому випадку було отримано життєздатне клонове потомство з матрокліним успадкуванням. У цих схрещуваннях гіногенез проходив без збоїв та відхилень. Особин, які б містили елементи чужорідного геному не було виявлено.

Експериментальне «схрещування» *C. gibelio*-2 ♀ та *C. gibelio*-3 ♀ з особинами *C. auratus* ♂. Плідників для цих експериментів відбирали випадковим чином. Справа в тому, що однорідних поселень клонових форм *C. gibelio*-2 та *C. gibelio*-3 на момент проведення дослідів у досліджуваному регіоні не залишилося. У нашому розпорядженні була природна водойма в Житомирській обл., де поселення карасів було представлено сумішшю різних видів та біотипів: 2n *C. auratus*, 3n *C. gibelio*-1, 3n *C. gibelio*-2 та 3n *C. gibelio*-3. Заздалегідь ідентифікувати вид чи біотип було неможливо, адже єдиний надійний спосіб ідентифікації представників комплексу *Carassius auratus* super species — генне маркування, що передбачає умерт-

віння досліджуваних особин з вилученням спинних м'язів, а також відбір крові шляхом прямого уколу в серце. Тому для проведення експериментів з різними формами одностатевих видів проводили кілька постановок з гіногенезу, а після отримання нащадків плідників вилучали з водойм для подальшого проведення електрофорезу та ідентифікації видів. У такий спосіб відбирали види і нащадки, що цікавлять, всі інші — відбраковувалися. Види в експериментальних ставках розміщували парами, тобто одна самиця *C. gibelio* з одним самцем *C. auratus*. Отже, з семи експериментальних ставків очікувані біотики *C. gibelio*-2 (три експерименти) і *C. gibelio*-3 (один експеримент) виявилися лише у чотирьох (див. табл. 1).

В результаті експериментальних «схрещувань» наступних плідників $3n$ *C. gibelio*-2 ♀ × $2n$ *C. auratus* ♂, а також *C. gibelio*-3 ♀ × $2n$ *C. auratus* ♂ в усіх випадках без винятку отримано життєздатне потомство. Після препарування мальків і проведення електрофорезу білків м'язів та крові, цитометрії, з'ясувалося, що в усіх експериментальних ставках гіногенез пройшов без збоїв та відхилень, внаслідок чого отримали однорідне потомство клонової природи.

В результаті проведених експериментів було встановлено, що в спільних поселеннях карася китайського та карася сріблястого процес гіногенезу проходить без відхилень. Також не було виявлено в потомстві особин, що відхиляються від клонової структури, тобто процесу гібридизації або незначної інкорпорації геному у вибірках не відмічено.

Проведені експерименти та дослідження на наявність гермафродитних особин і процесу гермафродитизму підтвердили припущення про те, що повністю автономними популяції карасів сріблястих (*C. gibelio*-1, *C. gibelio*-2 та *C. gibelio*-3) у природі існувати не можуть. Для процесу розмноження гіногенетичних карасів обов'язково потрібні самці інших видів корошових риб. Тобто змішані поселення гіногенетичних видів та двостатевих карасів у природі — це результат вселення, а не процес мимовільного утворення диплоїдних особин.

Дослідження контрольних водойм. Результати спостережень за контрольними водоймами, що знаходяться у Чернігівській обл., дозволили дослідити проблему витіснення двостатевим видом одностатевого карася дещо з іншого ракурсу у часовому зрізі. Генетична структура популяцій карасів у водоймах (ур. Ветхе-1, оз. Графське-1, оз. Графське-2, с. Кунашівка, с. Перебудова та с. Лісове) критично змінювалася протягом не тривалого часу досліджень (рис. 4—9) (табл. 2). Буквально за кілька років більшість популяцій карасів з одностатевих перетворилися на двостатеві. Тобто у зв'язку з різними чинниками різні біотики карася сріблястого (*C. gibelio*-1, *C. gibelio*-2) безповоротно витіснялися особинами карася китайського *C. auratus*.

В результаті дослідження генетичної структури карасів кожної водойми протягом кількох років було встановлено, що основними причинами зниження чисельності, а в подальшому зникнення особин гіногенетичних форм є кардинальна зміна умов існування. Обміління, пересихання

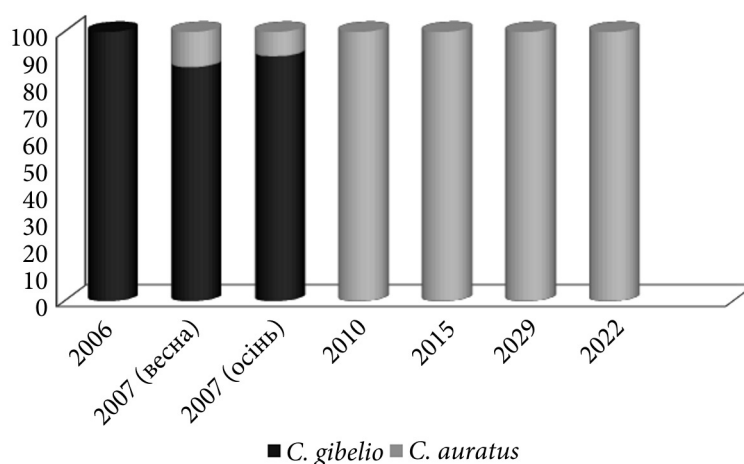


Рис. 4. Співвідношення двох видів карасів в озері урочища Ветхе-1 (Ніжинський р-н, Чернігівська область)

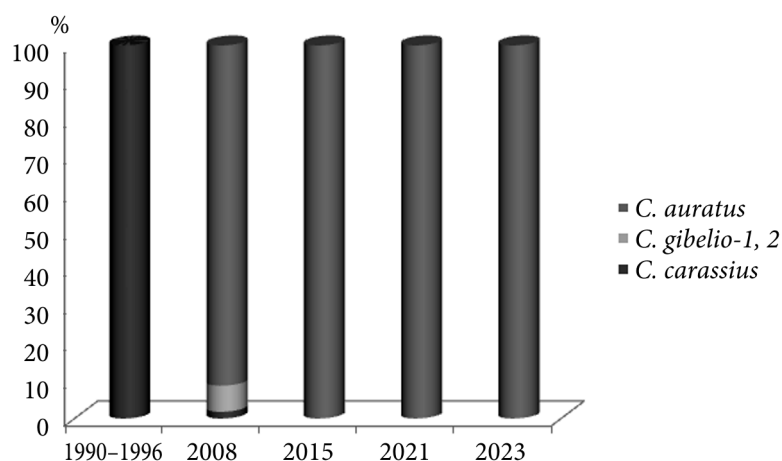


Рис. 5. Співвідношення видів та біотипів карасів в озері «Графське-1» (м. Ніжин, Чернігівська область)

водойм, літньо-зимові задухи, меліорація та поглиблення, очищення призводять до зникнення гіногенетичних форм карася сріблястого. В подальшому, після відновлення ставків та озер (процесів поглиблення або очищення), вони заселяються найбільш масовим та найпоширенішим карасем китайським, який буквально за кілька поколінь, дає спалах чисельності та повністю колонізує нове місце існування. Якщо припустити, що деяка кількість гіногенетичної форми карася сріблястого зберігалась після кардинальних змін структури водойми, то більш репродуктивно потужний диплоїдний карась китайський просто розчиняв у своїй кількості нечисленні гіногенетичні форми, які поступаються за репродуктивним потенціалом у багатьох аспектах [11].

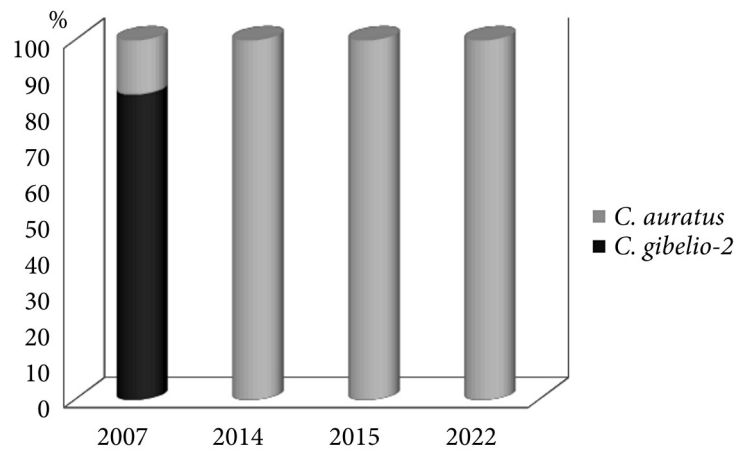


Рис. 6. Співвідношення видів та біотипів карасів в озері «Графське-2» (м. Ніжин, Чернігівська область)

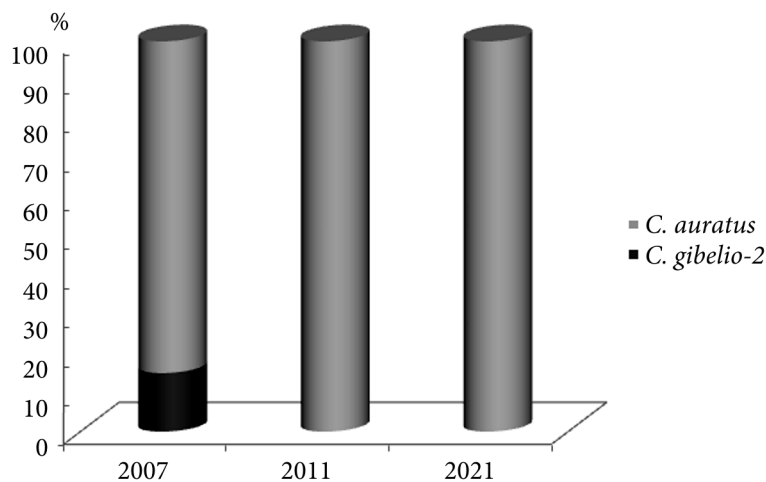


Рис. 7. Співвідношення видів та біотипів карасів у ставку «Кунашівка-1» (с. Кунашівка, Чернігівська область)

Обговорення результатів досліджень

Проведені дослідження показали, що причиною зникнення одностатевих популяцій клонової форми карася сріблястого (*C. gibelio*-1) є деградація або зникнення місць існування виду. У відновлених або деградованих озерах, у тому випадку, якщо в них залишається невелика кількість особин одностатевого виду, він поступається у швидкості відновлення популяції репродуктивно потужному двостатевому виду карасю китайському. Надалі співіснування двох видів призводить до повного зникнення особин карася сріблястого.

Слід зазначити, що у випадку з клоновою формою карася сріблястого *C. gibelio*-1, як і з карасем золотим, на даний час в екосистемах відбуваю-

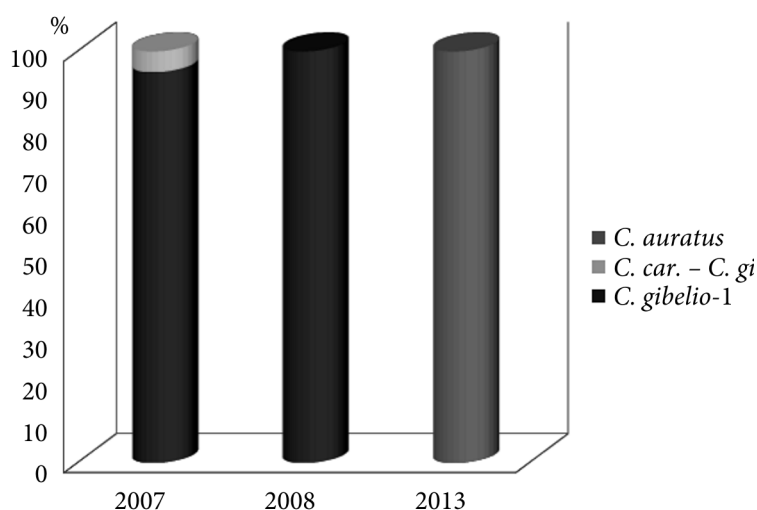


Рис. 8. Співвідношення видів та біотипів карасів в водоймі с. Перебудова (Чернігівська обл.)

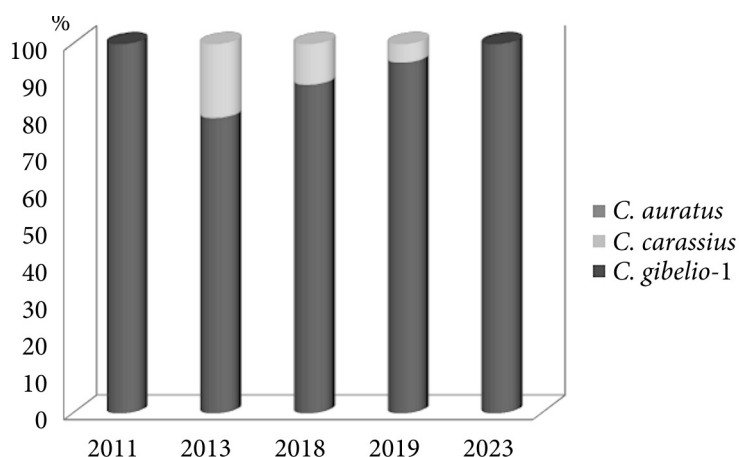


Рис. 9. Співвідношення видів та біотипів карасів у водоймі с. Лісове (Чернігівська обл.)

ться, на жаль, незворотні процеси, що спричиняють зникнення типових природних стацій до яких тісно «прив'язані» ці види. Зникають специфічні водойми та екосистеми, зникають і види в яких вони мешкають. Процеси відтворення в даних умовах неможливі. Будь-які маніпуляції з природними водними системами не призводять до відтворення видів. У випадку з карасем сріблястим слід до ситуації відноситись досить стримано, бо даний вид являється адвентивним і нетиповим для наших екосистем, але з карасем золотим ситуація критична. За нашими даними кількість водойм, де мешкає аборигенний вид, з кожним роком катастрофічно зменшується.

Таблиця 2

Місця збору матеріалу та об'єми вибірок у водоймах заплави р. Десни

№	Населені пункти, локації	Координати	Кількість екземплярів
1	Урочище Ветхе, Чернігівська обл., Ніжинський р-н, озеро 30 × 20 м	51°03'46"N 31°49'27"E	115
2	м. Ніжин, Чернігівська обл., озеро «Графське-1» 400×50 м	51°03'14"N 31°52'33"E	100
3	м. Ніжин, Чернігівська обл., озеро «Графське-2» 150×30 м	51°03'06"N 31°52'39"E	80
4	с. Кунашівка, Чернігівська обл., Ніжинський р-н, ставок 100×30 м	51°02'35"N 32°01'23"E	60
5	с. Перебудова, Чернігівська обл., Ніжинський р-н, болото з водним дзеркалом 50×30 м	51°00'55"N 32°03'26"E	60
6	с. Лісове, Чернігівська обл., Ніжинський р-н, болото з водним дзеркалом 200×35 м	51°09'46"N 32°01'13"E	120

Групу клонових форм *C. gibelio*-2, *C. gibelio*-3 слід розглядати окремо від клонового виду *C. gibelio*-1. За біологією і характером місць проживання *C. gibelio*-1 багато в чому схожий на карася золотого, а *C. gibelio*-2, *C. gibelio*-3 більше тяжіють до карася китайського. Ці клонові форми карася сріблястого за набором генетичних алелів однотипні з карасем китайським. Вони не мають специфічних алелів, за якими чітко відрізнялися б від особин *C. auratus*. Це пов'язано з тим, що ці види мають близьку природу походження [3, 7]. Ідентифікація цих видів відбувається на підставі цитометрії та клонової структури у вибірці. Як і особини карася китайського, клонові форми *C. gibelio*-2, *C. gibelio*-3 масово не зустрічаються в природних водоймах, болотах і озерах типових для карася золотого. Найчастіше популяції вищезгаданих форм мешкають у штучних ставках, деградованих екосистемах разом з карасем китайським *C. auratus*. Ці спільноти, за нашими спостереженнями, є нестабільними. Таке співіснування обов'язково призводить до неминучого зникнення клонової форми протягом кількох років. Експериментальні дослідження та спостереження за контрольними ставками показали, що причини, як і в попередньому випадку, необхідно шукати у негативному впливі зовнішніх факторів. Під час літніх та зимових заморів, які масово спостерігаються у штучних, замулених ставках, і поліплоїди, і диплоїди однаково масово гинуть, однак у період відновлення карась китайський швидко нарощує чисельність і буквально за кілька поколінь миттєво колонізує водойму. Найімовірніше, саме нестабільні умови навколишнього середовища, які спостерігаються останнім десятиліттям, і спричиняють своєрідні випробування для змішаних поселень апоміктичних та амфіміктичних видів. І наші дослідження та спостереження доводять, що найбільш згубно вони

відображаються саме на клонових біотипах. Вони менш адаптовані та пластичні до таких різких змін.

Дослідження популяцій карасів з різних регіонів України виявили у змішаних поселеннях карася китайського *C. auratus* з *C. gibelio*-2 поліплоїдні особини неклонової природи, частка яких у вибірках коливається в межах кількох відсотків [4]. Досі достеменно невідома природа походження даних особин. Можна припустити, що загальна різноманітність клонових форм набагато більше, ніж знайдена в Україні. Цілком можливо, що широкий видовий спектр поліплоїдних видів утворився на своїй історичній батьківщині в басейні р. Амур, а зариблення водойм України вже відбувалося сумішшю різних видів і форм [14].

Проте результати досліджень не підтверджують цю теорію. Поліплоїдні особини неклонової природи відсутні в чистих поселеннях одностатевої форми і завжди рееструються в змішаних поселеннях з карасем китайським. Особливістю даного біотипу можна вважати відсутність у константних гетерозиготних спектрах унікальних по відношенню до *C. auratus* алелів. З цієї причини, а також через наявність рекомбінації діагностика цих особин у змішаних з *C. auratus* поселеннях здійснюється за даними цитометрії (за площею еритроцитів). Така генетична спорідненість підтверджує думку, що поліплоїдні особини неклонової природи виникли внаслідок інкорпорації геному самця карася китайського в генотип *C. gibelio*-2. Тобто, збої в процесі гіногенезу в спільних поселеннях китайського карася з клоновою формою *C. gibelio*-2 трапляються досить часто, і частка таких карасів у поселенні становить 3–5 % від їхньої загальної кількості. Цілком можливо, що цей факт не вдалося підтвердити експериментально через малу кількість піддослідного матеріалу. Не варто виключати й те, що збої в процесі гіногенезу можуть відбуватися не у всіх без винятку особин, а лише у деяких, які схильні до цього явища. Не було враховано й те, що аномалії при гіногенезі можуть спостерігатися під впливом короточасних зовнішніх факторів, таких як різке зниження або підвищення температури навколишнього середовища під час ініціації, вплив радіації, хімічних речовин, які не були враховані у наших експериментальних роботах. Однак, найімовірніше, утворення даних особин у змішаних поселеннях карася китайського та карася сріблястого все ж є результатом інкорпорації геному самця в яйцеклітину самиці через окремі порушення механізму процесу гіногенезу. Подібне підтвердження нам вдалося отримати в експериментальній парі карася золотого *C. carassius* та карася сріблястого *C. gibelio*-1.

Висновки

На завершення всього вищесказаного варто зазначити, що основною причиною зникнення поліплоїдних біотипів з водойм України є критична зміна місць існування, дуже розтягнутий у часі період репродуктивного відновлення клонових видів та форм, а також залежність процесу розмноження від самців інших видів риб. Порушення процесу гіногенезу не призвели б до таких кардинальних змін у короткий термін в змішаних по-

селеннях карасів. Мабуть, поліплоїдні клонові форми *C. gibelio* приурочені до існування в стабільних умовах, а карась китайський — більш пластичний вид у всіх відношеннях. Саме тому за останні 60—70 років він колонізував практично всі водойми України, починаючи з невеликих боліт, озер та закінчуючи великими річками та водосховищами.

Список використаної літератури

1. Горюнова А.И. О размножении серебряного карася. *Вопр. ихтиологии*. 1960. Т. 7, № 15. С. 106—110.
2. Межжерин С.В., Кокодий С.В. О полифилитичности европейского карася *Carassius gibelio*. *Доп. НАН України*. 2006. № 7. С. 169—174.
3. Межжерин С.В., Кокодий С.В. Генетическая структура поселений серебряных карасей *Carassius* (superspecies *auratus*) (Linnaeus, 1758) Среднеднепровского бассейна. *Генетика*. 2010. Т. 46. Вып. 6. С. 817—824.
4. Межжерин С.В., Кокодий С.В., Кулиш А.В., Пухтаевич П.П. Биполярность генетической структуры сообществ карасей (*Carassius* Linnaeus, 1758) как отражение парадоксальных репродуктивных отношений. *Цитология и генетика*. 2015. Т. 49, № 42. С. 66—71.
5. Межжерин С.В., Кокодий С.В., Кулиш А.В., Федоренко Л.В. Структура гибридов *Carassius auratus* s. lato × *C. carassius* (Cyprinidae) в поселениях карасей бассейна Днепра и Северского Донца. *Доп. НАН України*. 2009. № 6. С. 191—197.
6. Межжерин С.В., Лисецкий И.Л. Генетическая структура популяций карасей (Cypriniformes, Cyprinidae, *Carassius* L., 1758), населяющих водоемы Среднеднепровского бассейна. *Цитология и генетика*. 2004. Т. 38, № 5. С. 45—54.
7. Межжерин С.В., Пухтаевич П.П., Кокодий С.В. Поликлоновая структура однополого европейского карася (*Carassius gibelio* (Bloch 1782)) в Северной Украине: сравнительный анализ аллозимных маркеров и числа хромосом. *Там же*. 2020. Т. 54, № 1. С. 71—79.
8. Черфас Н.Б. Анализ мейоза у однополых и двуполых форм серебряного карася. *Тр. Всесоюз. НИИ пруд. рыб. хозяйства*. 1987. Т. 14. С. 63—82.
9. Черфас Н.Б. Естественная триплоидия у самок однополых формы серебряного карася (*Carassius auratus gibelio* Bloch.). *Генетика*. 1966. Т. 2, № 5. С. 16—24.
10. ICZN. 1999. International Code of Zoological Nomenclature. Fourth ed. The International Trust for Zoological Nomenclature, London, UK. Посилання: . [Електронний ресурс].
11. Kokodiy S.V. Breeding potential of adventitious species of *Carassius auratus* and *Carassius gibelio* (Cypriniformes, Cyprinidae) in water bodies of Ukraine. *Zoodiversity*. 2016. Vol. 50, N 5. P. 423—428.
12. Kottelat M. European freshwater fishes. An heuristic checklist of the freshwater fishes of Europe (exclusive of former USSR), with an introduction for non-systematics and comments on nomenclature and conservation. *Biologia* (Bratislava). 1997. Vol. 52, suppl. 5. P. 271.
13. Marakami M., Matsuba C., Fujitani H. The maternal origins of the triploid ginbuna (*Carassius auratus langsdorffi*): phylogenetic relationships within the *C. auratus* taxa by partial mitochondrial D-loop sequencing. *Genes Genet. Syst.* 2001. Vol. 76, N 1. P. 25—32.
14. Ohara K., Ariyoshi T., Sumida E. et al. Natural hybridization between diploid crucian carp species and genetic independence of triploid crucian carp elucidated by DNA markers. *Zool. Sci.* 2000. Vol. 17. P. 357—364.
15. Peacock F.C., Bunting S.L., Queen K.G. Serum protein electrophoresis in acrilamide gel patterns from normal human subjects. *Science*. 1965. Vol. 147. P. 1451—1455.
16. Sezaki K., Kobayashi H., Nakamura M. Size of erythrocytes in the diploid and triploid specimens of *Carassius auratus langsdorffii*. *Jap. J. Ichthyol.* 1977. Vol. 24, N 2. P. 135—140.

17. Shimizu Y., Oshiro T., Sakaizumi M. Electrophoretic studies of diploid, triploid and tetraploid forms of the Japanese Silver Crucian Carp, *Carassius auratus langsdorfii*. *Ibid.* 1993. Vol. 40, N 1. P. 65—75.
18. Toth B., Varakoni E., Hidas A. et al. Genetic analysis of offspring from intra- and interspecific crosses of *Carassius auratus gibelio* by chromosome and RAPD analysis. *J. fish Biol.* 2005. Vol. 66, N 3. P. 784—797.
19. Yi M.S., Li Y.Q., Liu J.D. et al. Molecular cytogenetic detection of paternal chromosome fragments in allogynogenetic gibel carp, *Carassius auratus gibelio* Bloch. *Chromosome Res.* 2003. Vol. 11, N 7. P. 665—671.
20. Zhou L., Wang Y., Gui J. Analysis of genetic heterogeneity among five gynogenetic clones of silver carp, *Carassius auratus gibelio* Bloch, based on detection of RAPD molecular markers. *Cytogenet. Cell Genet.* 2000. Vol. 88. P. 133—139.

Надійшла 10.04.2024

S.V. Kokodiy, PhD. (Biol.), Researcher,
I.I. Schmalhausen Institute of Zoology of the National Academy of Sciences of Ukraine,
B. Khmelnytsky St., 15, 010030 Ukraine,
e-mail: kokodiy.sergey@gmail.com
ORCID 0000-0002-0651-6935
A.O. Tsyba, PhD. (Biol.), Researcher,
I.I. Schmalhausen Institute of Zoology of the National Academy of Sciences of Ukraine,
B. Khmelnytsky St., 15, 010030 Ukraine,
e-mail: tsyba1974@ukr.net
ORCID 0000-0001-5838-0948

REASONS FOR THE EXTINCTION OF UNISEXUAL POPULATIONS OF PRUSSIAN CARP *CARASSIUS GIBELIO* IN WATER BODIES OF UKRAINE

Monitoring of the genetic structure of control water bodies over time, as well as experimental «crossbreeding» of species and biotypes of carps, made it possible to determine the main reasons for the extinction of unisexual populations of prussian carp *Carassius gibelio* in water bodies of Ukraine. Mechanisms of gynogenesis were thoroughly investigated, and experiments on the study of genome incorporation processes during gynogenesis were conducted. Significant attention was paid to the study of deviations from classical clonal reproduction and the formation of hybrid offspring. Histological studies of the gonads of spawners for hermaphroditism and a series of experiments to confirm or refute the presence of hermaphroditic individuals in populations were conducted. Conclusions were drawn regarding the possible autonomous existence of unisexual polyploid populations of prussian carp.

Keywords: *Carassius*, *prussian carp*, *goldfish*, *gynogenesis*, *hermaphroditism*, *unisexual populations*, *reproductive cloning*.

ЕКОЛОГІЧНА ФІЗІОЛОГІЯ І БІОХІМІЯ ВОДНИХ РОСЛИН

УДК 556.314:582.263

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

Т.О. ЛЕОНТЬЄВА, доктор філософії, мол. наук. співроб.,
Інститут гідробіології НАН України,
просп. Володимира Івасюка, 12, Київ, 04210, Україна
e-mail: leontieva3394@gmail.com
ORCID 0000-0003-4482-328X

О.М. УСЕНКО, к. б. н., ст. наук. співроб., ст. наук. співроб.,
Інститут гідробіології НАН України,
просп. Володимира Івасюка, 12, Київ, 04210, Україна
e-mail: oleg.mikh.usenko@gmail.com
ORCID 0000-0002-0782-7292

Ю.М. КРАСЮК, к. б. н., наук. співроб.,
Інститут гідробіології НАН України,
просп. Володимира Івасюка, 12, Київ, 04210, Україна
e-mail: j-kasyuk@ukr.net
ORCID 0000-0002-8148-3168

І.М. КОНОВЕЦЬ, к. б. н., ст. наук. співроб., зав. лаб.,
Інститут гідробіології НАН України,
просп. Володимира Івасюка, 12, Київ, 04210, Україна
e-mail: i.m.konovets@gmail.com
ORCID 0000-0003-4234-5026

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: kipnisludmila@gmail.com
ORCID 0000-0002-4008-5120

ОСОБЛИВОСТІ ЗМІН ХІМІЧНОГО СКЛАДУ КУЛЬТУРАЛЬНОГО СЕРЕДОВИЩА В ПРОЦЕСІ РОСТУ ЗЕЛЕНИХ МІКРОВОДОРОСТЕЙ В ШТУЧНИХ УМОВАХ¹

*Досліджено особливості змін хімічного складу поживного середовища в процесі
росту і відмирання культур зелених мікроводоростей *Tetrademus dimorphus* (Tur-*

¹ Стаття є другою в циклі публікацій, присвячених вивченню впливу продуктів метаболізму і поживних речовин на стан зелених мікроводоростей та якість культурального середовища при їх штучному вирощуванні.

Ц и т у в а н н я: Крот Ю.Г., Леонтьєва Т.О., Усенко О.М., Красюк Ю.М., Коновець І.М., Кіпніс Л.С. Особливості змін хімічного складу культурального середовища в процесі росту зелених мікроводоростей в штучних умовах. *Гідробіол. журн.* 2025. Т. 61. № 1. С. 77—89.

pin) M.J. Wynne (= *Acutodesmus dimorphus* (Turpin) P. Tsarenko) HPDP-108 і *Desmodesmus brasiliensis* (Bohlin) E. Hegew. HPDP-102). Показано, що упродовж експоненційної фази росту за умов високої чисельності клітин водоростей і приросту їхньої біомаси, у культуральному середовищі зменшувалась концентрація нітратного азоту та фосфору фосфатів на фоні накопичення амонійного і нітритного азоту. На стадії відмирання культури, у середовищі з низькими вихідними концентраціями сполук неорганічного азоту та фосфору відмічено повне їх поглинання та скорочення тривалості даного періоду, в той час як при вищому біогенному навантаженні, зафіксовано менш стрімке зменшення вмісту амонійного азоту і фосфору фосфатів, накопичення нітритів та незначне коливання кількості нітратів.

Ключові слова: зелені мікроводорості, хімічний склад середовища, сполуки неорганічного азоту та фосфору, штучні умови вирощування.

При масовому вирощуванні мікроводоростей в штучних умовах хімічний склад і властивості культурального середовища трансформуються під впливом процесів їхньої життєдіяльності. Ці зміни залежать насамперед від початкової кількості, форми та співвідношення внесених речовин, зокрема біогенних елементів, і впливу абіотичних чинників. За принципом зворотного зв'язку, середовище впливає на функціональний стан мікроводоростей, регулюючи процеси їхнього росту.

Основними біогенними елементами у культуральному середовищі при вирощуванні мікроводоростей є мінеральні форми азоту та фосфору, кількісний склад і співвідношення яких змінюється в залежності від виду та знаходиться під впливом абіотичних чинників [13, 16, 25].

У процесі життєдіяльності водорості, залежно від виду та на різних фазах росту культур, споживають мінеральні сполуки неорганічного азоту (нітрати, нітрити, амоній) або органічний азот (наприклад, сечовина) [11, 17, 24], а в процесі загибелі та лізису клітин виділяють низку речовин, серед яких є і вищенаведені сполуки, що змінюють хімічний склад культурального середовища.

Масове культивування зелених мікроводоростей в штучних умовах характеризується високими показниками їхнього росту та розмноження. З огляду на значну пластичність до змін абіотичних чинників, пов'язану з унікальним набором адаптивних механізмів і реакцій, можливість зміни морфології та анатомії ультраструктур, метаболізму і енергетики фотосинтезуючих систем [22], зелені мікроводорості можна віднести до найбільш перспективних об'єктів вирощування.

Метою даної роботи було дослідження особливостей змін вмісту неорганічних сполук азоту та фосфору у культуральному середовищі в процесі життєдіяльності та відмирання клітин зелених мікроводоростей при вирощуванні в штучних умовах.

Матеріал і методика досліджень

Об'єктами досліджень були найбільш продуктивні [18], альгологічно чисті культури зелених мікроводоростей (Chlorophyta) з колекції культур (HPDP) Інституту гідробіології НАН України [2], а саме: *Desmodesmus*

brasiliensis (Bohlin) E. Hegew HPDP—102 і *Tetrademus dimorphus* (Turpin) M.J. Wynne (= *Acutodesmus dimorphus* (Turpin) P. Tsarenko) HPDP—108.

Дослідження проводили в аквакамерах з регульованим температурним режимом ($27,5 \pm 0,5$ °C) та інтенсивністю освітлення $47,5$ мкмоль/м² за співвідношення світла і темряви — 16 : 8 год. Перемішування культур здійснювали шляхом подачі у культиваційні ємності атмосферного повітря (38 дм³/хв).

Посів водоростей здійснювали шляхом додавання інокуляту культур, що знаходилися на експоненційній фазі росту, до поживного середовища, з доведенням чисельності клітин до $0,5$ млн/см³.

Склад культуральних середовищ для вирощування мікроводоростей наведено у першій роботі даного циклу [3].

До складу поживного середовища входили водопровідна вода, біогенні елементи у співвідношенні азот і фосфор 11:1 та інші неорганічні речовини [3]. Біогенні елементи представлені азотом нітратів та фосфором фосфатів у середовищі № 1 відповідно у концентрації $81,7$ мг N/дм³ і $7,1$ мг P/дм³, а у середовищі № 2 — $692,7$ мг N/дм³ і $60,0$ мг P/дм³.

Функціональний стан клітин водоростей визначали за допомогою люмінесцентного аналізу з використанням мікроскопу Axio Imager-2 та світлофільтрів № 15 (excitation BP 546/12, beamsplitter FT 580, emission LP 590) і № 49 (excitation G 365, beamsplitter FT 395, emission BP 445/50). Кількість живих і мертвих клітин розраховували у відсотках [6].

Тривалість експозиції протягом усіх фаз росту *T. dimorphus* та *D. brasiliensis* дорівнювала 70 діб.

Аналіз хімічного складу культурального середовища проводили стандартними гідрохімічними методами [4]. Рівень аміаку обчислювали за допомогою програми, що враховує рівень pH та вміст амонійного азоту [7].

Експериментальні дані опрацьовували загальноприйнятими методами варіаційної статистики у програмі Microsoft Excel 2010. Вірогідність різниці середніх величин визначали із застосуванням *t*-критерію Стьюдента на рівні значущості $p \leq 0,05$.

Результати досліджень та їх обговорення

Дослідження хімічного складу культурального середовища в процесі вирощування зелених мікроводоростей *T. dimorphus* та *D. brasiliensis* проводили на різних фазах їх росту.

Встановлено, що лаг-фаза культур зазначених видів водоростей характеризувалася короткотривалістю ($0,6$ — $1,2$ доби), а також наступним швидким переходом на експоненційну фазу росту включно до 39-ї доби (рис. 1).

Показники чисельності та приросту біомаси, що були розраховані наприкінці експоненційної фази росту, виявили високу продуктивність цих видів і залежність від вихідної концентрації біогенних елементів у поживному середовищі [3]. За цих умов, *T. dimorphus* віддавав перевагу ку-

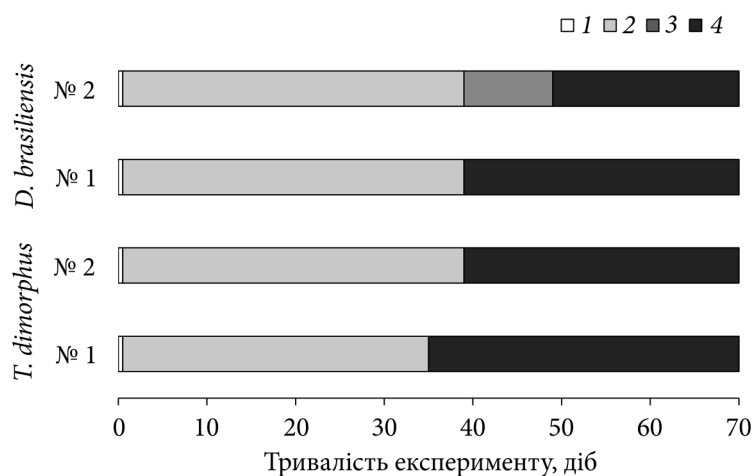


Рис. 1. Фази росту культур зелених мікроводоростей *T. dimorphus* та *D. brasiliensis* при вирощуванні на середовищах № 1 і № 2: 1 — лаг-фаза; 2 — експоненційна фаза; 3 — стаціонарна фаза; 4 — фаза відмирання

льтуральному середовищу з більш високими вихідними концентраціями азоту нітратів та фосфору, в той час як *D. brasiliensis* — з більш низькими.

Одним із важливих показників стану мікроводоростей при їх штучному вирощуванні є співвідношення клітин з активною і пригніченою функціональною активністю. Останнє очевидно свідчить про низьку інтенсивність фотосинтезу, що є наслідком переходу клітин у стадію спокою або їх загибелі. Незначна частка таких клітин спостерігається на різних фазах росту водоростей, однак при переході культури на стаціонарну фазу росту їхня кількість зазвичай підвищується [6].

Так, в процесі вирощування *T. dimorphus* та *D. brasiliensis* на культуральних середовищах з оптимальним для даного виду складом біогенних елементів [3], упродовж експоненційної фази росту кількість клітин з пригніченою функціональною активністю складала 2,0—8,0 %. При цьому для культури *T. dimorphus*, порівняно *D. brasiliensis*, зазначений показник був у 2 рази вищим ($p \leq 0,05$) (рис. 2).

З виходом на стаціонарну фазу росту (39-та доба) зафіксовано підвищення кількості клітин із пригніченою функціональною активністю, найімовірніше, пов'язано з переходом більшості з них у стадію спокою. Так, для *T. dimorphus* ця різниця становила 3 рази ($p \leq 0,05$), а для *D. brasiliensis* — 3,2 рази ($p \leq 0,05$) (див. рис. 2). Можна припустити, що дана закономірність пов'язана з лімітуванням у культуральному середовищі поживних речовин, зокрема біогенних елементів.

Фаза відмирання характеризувалася переважанням швидкості загибелі клітин мікроводоростей над їх поділом. Значно вища швидкість відмирання культури спостерігалася при вирощуванні на середовищі менш збагаченому азотом нітратів та фосфором фосфатів. Можна припу-

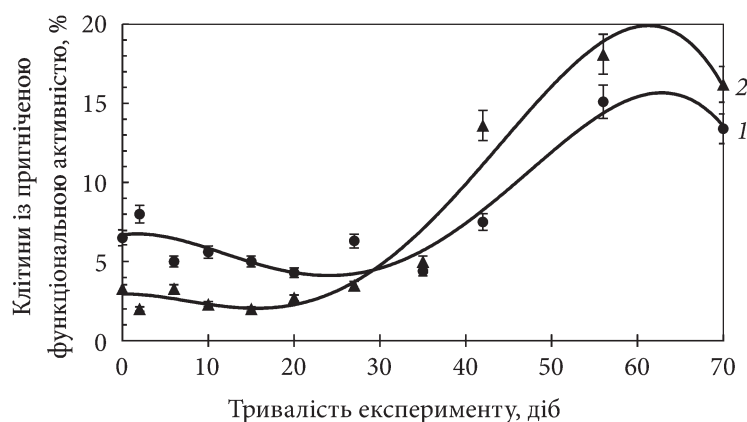


Рис. 2. Кількість клітин (%) зелених мікроводоростей *T. dimorphus* (1) та *D. brasiliensis* (2) із пригніченою функціональною активністю

стити, що концентрація поживних речовин є лімітуючим чинником упродовж стаціонарної фази росту мікроводоростей. Протягом усього зазначеного періоду культури характеризувалися поступовим підвищенням кількості клітин з пригніченою функціональною активністю. При цьому різниця в кінці експозиції (70-та доба), порівняно з експоненційною фазою (39-та доба) становила 3 та 3,2 рази ($p \leq 0,05$) відповідно для *T. dimorphus* та *D. brasiliensis*.

Вивчення особливостей хімічного складу поживного середовища в процесі життєдіяльності та відмирання культур *T. dimorphus* і *D. brasiliensis* проводили на різних фазах їх росту за вмістом йонів NH_4^+ , NO_2^- , NO_3^- і PO_4^{3-} , а також за показниками рН і O_2 .

Встановлено, що на початку лаг-фази досліджувані середовища (№ 1 і № 2) характеризувалися низькою концентрацією йонів амонію та нітритів. При цьому вміст нітратного азоту і фосфору фосфатів у середовищі № 2 був у 8,5 раза вищим, ніж у середовищі № 1.

На початку експоненційної фази росту спостерігалось поступове накопичення йонів NH_4^+ . Так, при вирощуванні *T. dimorphus* вміст амонійного азоту у середовищах № 1 і № 2 в її першу половину (14-та доба), порівняно з лаг-фазою підвищився відповідно у 32,4 та 28,0 разів із подальшим збільшенням (39-та доба) ще у 1,5 і 2,2 рази (порівняно з 14-ою добою) ($p \leq 0,05$). При культивуванні *D. brasiliensis* вміст NH_4^+ у середовищах № 1 і № 2 мав подібну динаміку: у першу половину зазначеної фази (14-та доба) він збільшувався відповідно у 23,0 та 26,8 рази, а наприкінці (32-та доба) — у 2,2 і 2,2 рази (порівняно з 14-ою добою) ($p \leq 0,05$) (рис. 3).

Також необхідно відмітити, що перша половина експоненційної фази росту характеризується значним підвищенням величини рН (рис. 4), супроводжуючись переходом частини йонів NH_4^+ у неіонізовану форму

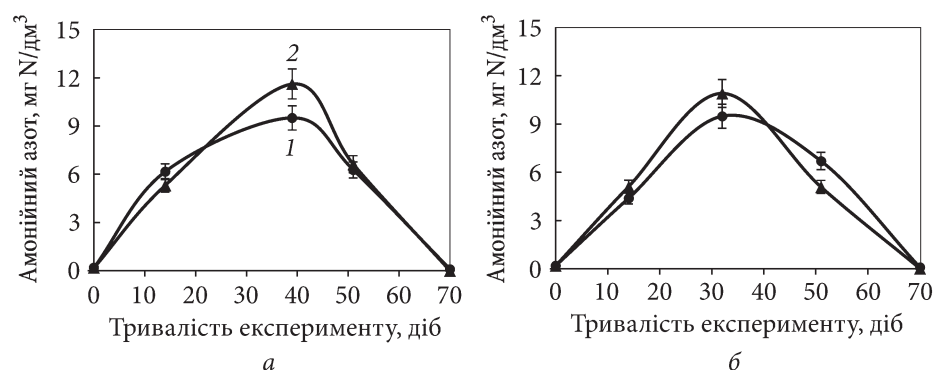


Рис. 3. Вміст амонійного азоту у культуральних середовищах № 1 і № 2 при вирощуванні зелених мікроводоростей *T. dimorphus* (а) та *D. brasiliensis* (б)

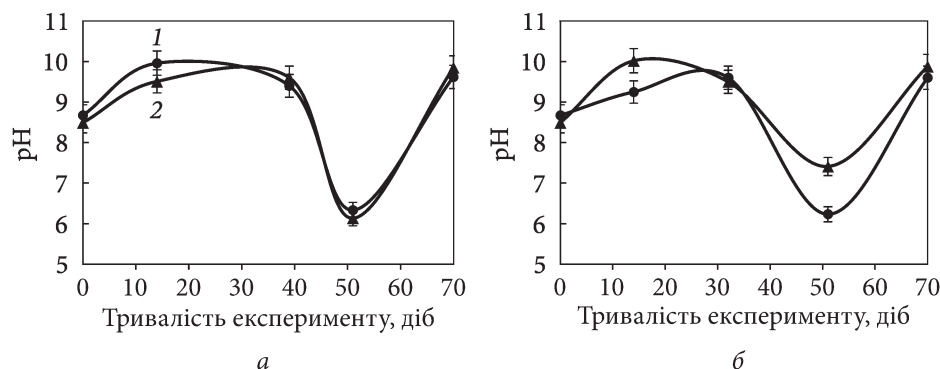


Рис. 4. Водневий показник (pH) культурального середовища № 1 і № 2 при вирощуванні зелених мікроводоростей *T. dimorphus* (а) та *D. brasiliensis* (б)

NH_3 , яка може інгібувати фотосинтетичний процес і значно знижувати інтенсивність перебігу метаболічних процесів [12, 23, 27].

Зокрема, при вирощуванні *T. dimorphus* і *D. brasiliensis* на середовищі № 1 відбувалося збільшення величини pH з 8,7 до 10,0 та 9,3 відповідно, що свідчить про перехід більшої частини амонійного азоту у NH_3 (з 23 % до 86 і 54 %). Водночас при їх культивуванні на середовищі № 2 зафіксовано підвищення водневого показника з 8,5 до 9,5 та 10,0 відповідно для *T. dimorphus* і *D. brasiliensis*, з переходом частини NH_4^+ у NH_3 (з 17 % до 68 і 87 %).

У другій половині експоненційної фази росту при вирощуванні *T. dimorphus* на середовищі № 2 та *D. brasiliensis* на середовищі № 1 зафіксовано підвищення водневого показника до 9,6. Слід зазначити, що на даних середовищах досліджувані види мали найвищу чисельність клітин [3]. При цьому для культури *T. dimorphus* на середовищі № 1 та *D. brasiliensis* — на середовищі № 2 спостерігалася зворотна тенденція — зниження величини pH відповідно до 9,4 і 9,5.

У роботі [15] показано, що зниження величини рН культурального середовища відбувається внаслідок більш значного рівня відмирання клітин мікрободоростей, що супроводжується підвищенням концентрації органічних сполук та росту чисельності бактерій. З іншого боку, підвищена активність клітин водоростей до споживання CO_2 і поглинання амонійного азоту теж може викликати коливання величини рН [15]. Величина рН також пов'язана з карбонатною рівновагою культурального середовища, де основними її компонентами є іони H^+ , HCO_3^- , CO_3^{2-} [8].

Дослідження вмісту нітритного азоту у культуральних середовищах виявило подібну тенденцію їх накопичення при порівнянні з іонами амонію. Зокрема, при вирощуванні культур *T. dimorphus* та *D. brasiliensis* на середовищі № 1 його вміст у першу половину експоненційної фази росту (14-та доба) підвищувався відповідно у 1,7 ($p \leq 0,05$) та 3,8 рази ($p \leq 0,05$) з наступним збільшенням наприкінці (35-та доба) у 34,3 ($p \leq 0,05$) і 35,6 разів ($p \leq 0,05$), порівняно з початковими значеннями.

Водночас у середовищі № 2 вміст нітритів у першій половині даного періоду експоненційної фази був у 5,1 ($p \leq 0,05$) та 23,5 ($p \leq 0,05$) рази вищим порівняно з початковими величинами відповідно для *T. dimorphus* та *D. brasiliensis*, з подальшим його збільшенням наприкінці зазначеної фази у 60,8 ($p \leq 0,05$) та 68,7 разів ($p \leq 0,05$) (рис. 5).

При цьому збільшення вмісту нітритного азоту було помітнішим при вирощуванні *T. dimorphus* та *D. brasiliensis* на середовищі № 2 відповідно у 1,8 ($p \leq 0,05$) та 1,9 рази ($p \leq 0,05$) порівняно із середовищем № 1 (див. рис. 5).

Варто зазначити, що характерною рисою росту культур зелених водоростей за наявності у поживному середовищі нітратного азоту є його трансформація у нітритний азот з подальшим накопиченням у культуральному середовищі [1].

Вміст нітратів при проходженні експоненційної фази росту культур *T. dimorphus* та *D. brasiliensis* мав тенденцію до зменшення. Зокрема, у середовищі №1 їхня концентрація на середину даного періоду (14-та доба) була нижчою порівняно з лаг-фазою у 3,5 ($p \leq 0,05$) та 1,2 рази ($p \leq 0,05$), а наприкінці — у 4,5 ($p \leq 0,05$) і 16,3 ($p \leq 0,05$) рази відповідно для *T. dimorphus* та *D. brasiliensis* (рис. 6).

Водночас у середовищі № 2 концентрація нітратного азоту на середину експоненційної фази росту порівняно з лаг-фазою знижувалась у 1,3 ($p \leq 0,05$) і 1,2 ($p \leq 0,05$) рази, а наприкінці — у 1,4 ($p \leq 0,05$) та 1,3 ($p \leq 0,05$) рази відповідно для *T. dimorphus* і *D. brasiliensis* (див. рис. 6).

Через те, що представники родини Scenedesmaceae, до якої відносяться *T. dimorphus* і *D. brasiliensis*, характеризуються активним приростом біомаси та високою антибактеріальною активністю [9, 21], редукція нітратного азоту у нітритний здійснюється у клітинах водоростей, а його надлишки надходять у культуральне середовище.

Отже, зменшення концентрації нітратного азоту у поживному середовищі відбувається за рахунок його асиміляції клітинами мікрободоро-

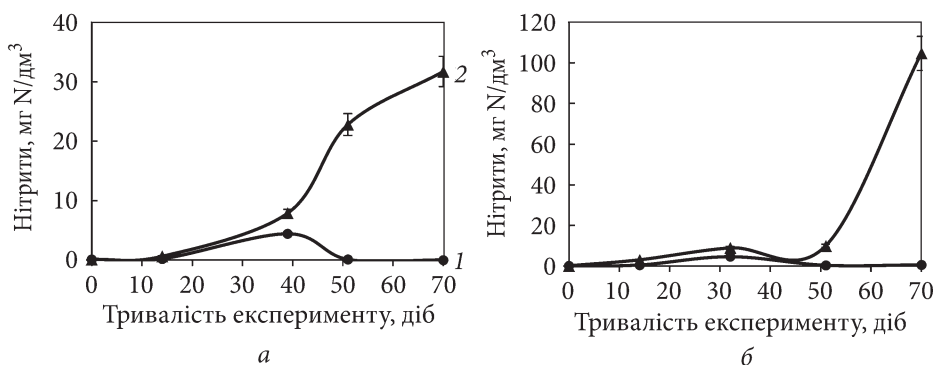


Рис. 5. Вміст нітратного азоту у культуральних середовищах № 1 і № 2 при вирощуванні зелених мікроводоростей *T. dimorphus* (а) та *D. brasiliensis* (б)

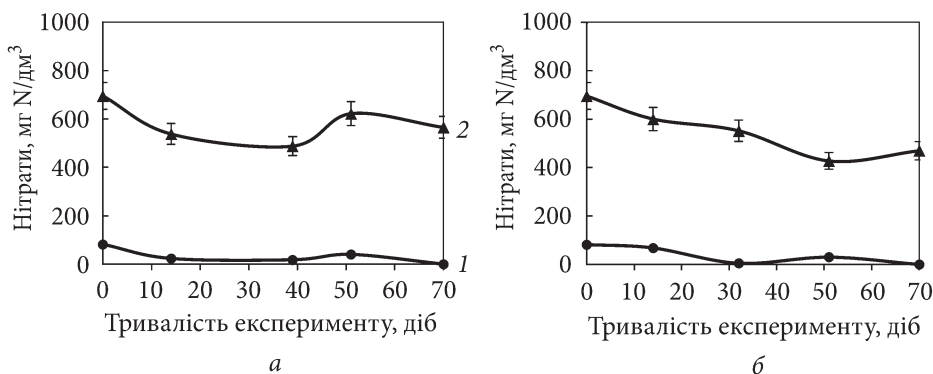


Рис. 6. Вміст нітратів у культуральних середовищах № 1 і № 2 при вирощуванні зелених мікроводоростей *T. dimorphus* (а) та *D. brasiliensis* (б)

стей шляхом відновлення йонів NO_3^- за участі нітрат- та нітритредуктази до амонію, з подальшим включенням останнього у глутамат та білок [19, 20].

Вміст фосфору фосфатів при проходженні експоненційної фази росту культур *T. dimorphus* та *D. brasiliensis* мав тенденцію до стрімкого зниження. Зокрема, при вирощуванні на середовищі № 1 його кількість на середину даного періоду порівняно з лаг-фазою була на 99 % нижчою для *T. dimorphus* та *D. brasiliensis*, з подальшим його підвищенням наприкінці (35-та доба) у 4,6 ($p \leq 0,05$) та 2,0 ($p \leq 0,05$) рази. Водночас у середовищі № 2, що характеризувалося підвищеною початковою концентрацією, відбувалося зниження вмісту фосфору фосфатів на середину експоненційної фази росту (14-та доба) у 6,7 ($p \leq 0,05$) і 15,7 ($p \leq 0,05$) разів, а наприкінці (35-та доба) — у 23,7 ($p \leq 0,05$) і 31,0 ($p \leq 0,05$) рази відповідно для *T. dimorphus* та *D. brasiliensis* (рис. 7).

Стрімке видалення з середовища фосфору фосфатів відбувається внаслідок його адсорбції та асиміляції клітинами мікроводоростей [10,

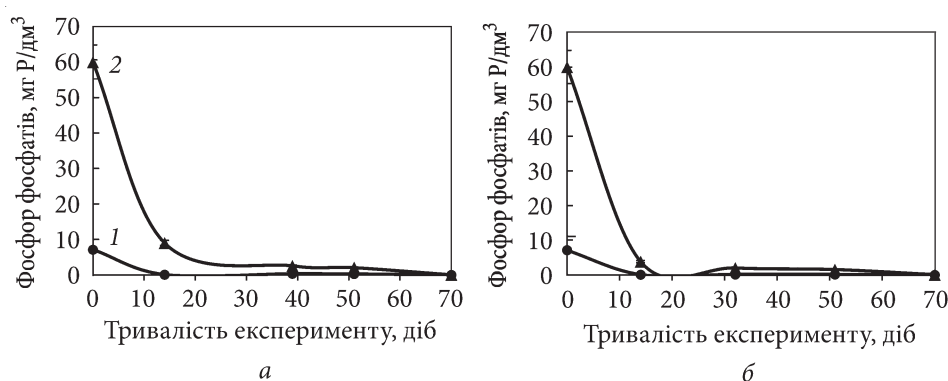


Рис. 7. Вміст фосфору фосфатів у культуральних середовищах № 1 і № 2 при вирощуванні зелених мікроводоростей *T. dimorphus* (а) та *D. brasiliensis* (б)

14]. Крім того, цей елемент може накопичуватись у поліфосфатних гранулах, які часто з'являються у нормальних клітинах під час росту за достатньої кількості фосфату, але зникають, коли він стає дефіцитним [13].

Дослідження хімічного складу культурального середовища у фазі відмирання зелених мікроводоростей, яка супроводжувалась підвищенням кількості клітин, що зазнають лізису, та збагаченням середовища «клітинним екстрактом», проведено на середовищах № 1 і № 2 при вирощуванні *T. dimorphus* та *D. brasiliensis*.

Так, середовище з низькою концентрацією біогенних елементів (№ 1) характеризувалося зменшенням вмісту всіх форм неорганічного азоту до мінімальних значень ($<0,6$ мг/дм³) (див. рис. 3, 5, 6). Водночас більш збагачене поживне середовище (№ 2) характеризувалося тенденцією до підвищення концентрації нітритів, незначного коливання нітратів та повного видалення амонійного азоту.

Зокрема, вміст азоту нітритів у середовищах культивування *T. dimorphus* та *D. brasiliensis* збільшився відповідно у 4,0 ($p \leq 0,05$) та 11,7 разів ($p \leq 0,05$).

Динаміка фосфору фосфатів у культуральному середовищі упродовж фази відмирання мікроводоростей характеризувалася його вилученням в повному обсязі наприкінці експозиції (70-та доба).

За цих обставин зменшення його вмісту у більш збагаченому середовищі відбувалося повільніше. Зокрема, упродовж першої частини фази відмирання (51-та доба) його концентрація у середовищі №1 порівняно із середовищем №2 була у 8,5 та 11,0 разів ($p \leq 0,05$) меншою відповідно у *T. dimorphus* та *D. brasiliensis*.

Зниження функціональної активності мікроводоростей у цей період певною мірою може залежати від кисневого режиму культурального середовища.

Встановлено, що упродовж експоненційної фази росту концентрація кисню у культуральних середовищах *T. dimorphus* та *D. brasiliensis* по-

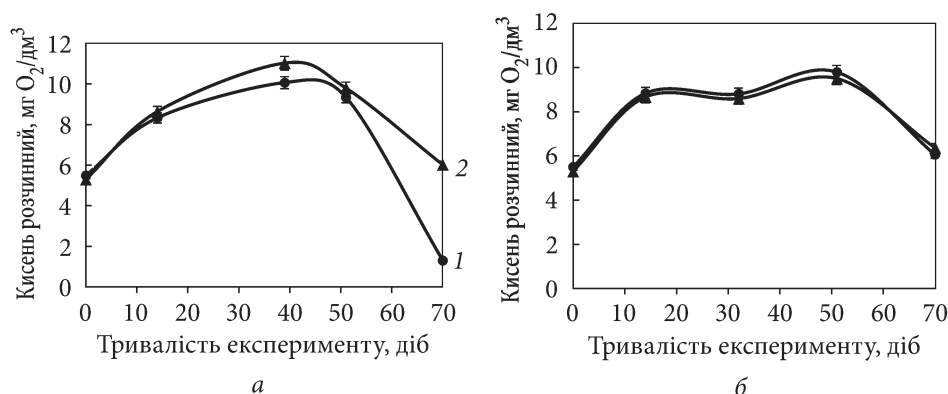


Рис. 8. Вміст розчиненого кисню у культуральних середовищах № 1 і № 2 при вирощуванні зелених мікроводоростей *T. dimorphus* (а) та *D. brasiliensis* (б)

рівняно з лаг-фазою мала тенденцію до поступового підвищення відповідно у 1,6—2,0 ($p \leq 0,05$) рази (рис. 8). При цьому для *T. dimorphus* даний показник був дещо вищим у середовищі № 2, а для *D. brasiliensis* — у середовищі № 1, що позитивно корелює з показниками їхніх чисельності та біомаси [3].

На фазі відмирання мікроводоростей в обох культуральних середовищах спостерігалось падіння концентрації розчиненого кисню. Найбільш вагоме його зменшення (70-та доба) зафіксовано при вирощуванні *T. dimorphus* на середовищі № 1 — у 7,7 рази ($p \leq 0,05$), разом з тим на середовищі № 2 — у 1,8 рази ($p \leq 0,05$). Водночас для *D. brasiliensis* зниження величини цього показника становило 1,4 рази ($p \leq 0,05$) (див. рис. 7). Слід зазначити, що даний період до того ж має тенденцію до зниження величини водневого показника — з 9,5—9,6 до 9,1.

Висновки

Інтенсивне вирощування зелених мікроводоростей *T. dimorphus* та *D. brasiliensis* в штучних умовах характеризується короткотривалим періодом проходження лаг-фази, високою функціональною активністю на експоненційній фазі росту, підвищеною кількістю відмираючих клітин на стаціонарній фазі та їх переважанням на фазі відмирання.

Упродовж експоненційної фази росту зелених мікроводоростей *T. dimorphus* та *D. brasiliensis* характерною особливістю хімічного складу культурального середовища є зменшення вмісту азоту нітратів та фосфору фосфатів з одночасним підвищенням вмісту амонійного і нітритного азоту.

Вирощування *T. dimorphus* та *D. brasiliensis* на середовищі з низькими концентраціями біогенних елементів призводить до скорочення тривалості фази відмирання і повного видалення амонійного азоту та фосфору фосфатів. Натомість за високих концентрацій спостерігається їх поступове поглинання на фоні незначного накопичення нітритів.

Підвищення концентрації розчиненого кисню у культуральному середовищі та величини рН на експоненційній фазі росту *T. dimorphus* і *D. brasiliensis* може свідчити про їхню високу функціональну активність, в той час як зниження величин даних показників на фазі відмирання — про лізис клітин та створення сприятливих умов для розвитку бактерій.

Список використаної літератури

1. Клоченко П.Д., Медведь В.А., Борисова Е.В., Царенко П.М. Особенности накопления нитритного азота в культурах хлорококковых (Chlorococcales, Chlorophyta) водорослей. *Альгология*. 2000. Т. 10, № 3. С. 257—264.
2. Колекція культур мікроводоростей HPDP / Білоус О. П., Незбрицька І. М., Клоченко П.Д., Кірпенко Н.І. Київ : Альтерпрес, 2018. 36 с.
3. Леонтьева Т.О., Крот Ю.Г., Усенко О.М. Фізіолого-біохімічний стан зелених мікроводоростей (Chlorophyta) за різного навантаження культурального середовища біогенними елементами. *Гідробіол. журн.* 2024. Т. 60, № 3. С. 50—61.
4. Методи гідроекологічних досліджень поверхневих вод / за ред. В.Д. Романенка. Київ : Логос, 2006. 408 с.
5. Методы физиолого-биохимического исследования водорослей в гидробиологической практике / Отв. ред. А.В. Топачевский. Киев : Наук. думка, 1975. 248 с.
6. Общая и экспериментальная альгология / Т.В. Догадина, В.П. Комаристая, О.С. Горбулин, А.Н. Рудась. Харьков : ХНУ имени В. Н. Каразина, 2013. 148 с.
7. Програма обчислення концентрації аміаку (для прісної води). URL: <https://uzv.su/programma-vychisleniya-konzentratsii-ammiaka-dlya-presnoj-vody/>
8. Сніжко С.І. Теорія і методи аналізу регіональних гідрохімічних систем. Київ : Ніка-Центр, 2004. 394 с.
9. Тиберкевич Н.Я., Сакевич А.И. Бактерии-спутники в культурах цианопрокариот и зелёных водорослей. *Гідробіол. журн.* 2001. Т. 37, № 1. С. 54—63.
10. Abdelaziz A.E. M., Leite G.B., Hallenbeck P.C. Addressing the challenges for sustainable production of algal biofuels: I. Algal strains and nutrient supply. *Environ. Technol.* 2013. Vol. 34. P. 1783—1805.
11. Arumugam M., Agarwal A., Arya M.C., Ahmed Z. Influence of nitrogen sources on biomass productivity of microalgae *Scenedesmus bijugatus*. *Bioresour. Technol.* 2013. Vol. 131. P. 246—249.
12. Collos Y., Harrison P. J. Acclimation and toxicity of high ammonium concentrations to unicellular algae. *Mar. Pollut. Bull.* 2014. Vol. 80. P. 8—23.
13. Dyhrman S.T. Nutrients and their acquisition: phosphorus physiology in microalgae. *The Physiology of Microalgae*. Cham: Springer, 2016. P. 155—183.
14. Eladel H., Esakkimuthu S., Abomohra A. et al. Dual role of microalgae in wastewater treatment and biodiesel production. *Application of Microalgae in Wastewater Treatment*. Cham : Springer, 2019. P. 85—121.
15. Jia H., Yuan Q. Removal of nitrogen from wastewater using microalgae and microalgae-bacteria consortia. *Cogent Environ. Sci.* 2016. Vol. 2, N. 1.
16. Klochenko P.D., Grubinko V.V., Gumenyuk G.B., Arsan O.M. Peculiarities of ammonium nitrogen assimilation in green and blue-green algae. *Hydrobiol. J.* 2003. Vol. 39, N 6. P. 102—108.
17. Kumar A., Bera S. Revisiting nitrogen utilization in algae: A review on the process of regulation and assimilation. *Bioresour. Technol. Rep.* 2020. Vol. 12. 100584.
18. Leontieva T., Krot Yu., Usenko O.M. et. al. Criteria for evaluation the production potential of green microalgae (Chlorophyta) for mass cultivation *Hydrobiol. J.* 2024. N 2. P. 57—65.
19. Monier A., Edgar R. E., Lovejoy C. Diversity of nitrogen assimilation pathways among microbial photosynthetic eukaryotes. *J. Phycol.* 2015. Vol. 51. P. 490—506.
20. Nezbyrtska I.M., Shamanskyi S.Y., Boichenko S.V., Kharchenko G.V. Some problems of the use of microalgae for nitrogen and phosphorus removal from wastewater (a review). *Hydrobiol. J.* 2021. Vol. 57, N 2. P. 62—78.

21. Pina-Pérez M.C., Rivas A., Martínez A., Rodrigo D. Antimicrobial potential of macro and microalgae against pathogenic and spoilage microorganisms in food. *Food Chem.* 2017. Vol. 235. P. 34—44.
22. Richmond A., Hu Q. Handbook of Microalgal Culture: Applied Phycology and Biotechnology. Oxford : Wiley-Incorporated, 2013. 736 p.
23. Rossi S., Dñez-Montero R., Rueda E. et al. Free ammonia inhibition in microalgae and cyanobacteria grown in wastewaters: Photo-respirometric evaluation and modelling. *Bioresour. Technol.* 2020. Vol. 305. 123046.
24. Ruangsomboon S. Effects of different media and nitrogen sources and levels on growth and lipid of green microalga *Botryococcus braunii* KMITL and its biodiesel properties based on fatty acid composition. *Bioresour. Technol.* 2015. Vol. 191. P. 377—384.
25. Sinyuk O.V., Grubinko V.V., Klochenko P.D., Vasilchuk T.A. Peculiarities of energetic, nitrogen, and phosphorus metabolism in green and blue-green algae under the influence of humic acids. *Hydrobiol. J.* 2008. Vol. 44, N 6. P. 74—82.
26. Unnithan V. V., Unc A., Smith G. B. Mini-review: A priori considerations for bacteria-algae interactions in algal biofuel systems receiving municipal wastewaters. *Algal Res.* 2014. Vol. 4. P. 35—40.
27. Wang J., Zhou W., Chen H. et al. Ammonium nitrogen tolerant *Chlorella* strain screening and its damaging effects on photosynthesis. *Front. Microbiol.* 2019. Vol. 9. 3250.

Надійшла 12.03.2024

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

T.O. Leontieva, PhD (Biol.), Junior researcher,
Institute of Hydrobiology of the NAS of Ukraine,
Volodymyr Ivasyuk Avenue, 12, Kyiv, 04210, Ukraine
e-mail: leontieva3394@gmail.com
ORCID 0000-0003-4482-328X

O.M. Usenko, PhD (Biol.), Senior researcher, Senior researcher,
Institute of Hydrobiology of the NAS of Ukraine,
Volodymyr Ivasyuk Avenue, 12, Kyiv, 04210, Ukraine
e-mail: oleg.mikh.usenko@gmail.com
ORCID 0000-0002-0782-7292

Yu.M. Krasnyuk, PhD (Biol.), Researcher,
Institute of Hydrobiology of the NAS of Ukraine,
Volodymyr Ivasyuk Avenue, 12, Kyiv, 04210, Ukraine
e-mail: j-krasnyuk@ukr.net
ORCID 0000-0002-8148-3168

I.M. Konovets, PhD (Biol.), Senior researcher, Head of Laboratory,
Institute of Hydrobiology of the NAS of Ukraine,
Volodymyr Ivasyuk Avenue, 12, Kyiv, 04210, Ukraine
e-mail: i.m.konovets@gmail.com
ORCID 0000-0003-4234-5026

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: kipnisludmila@gmail.com
ORCID 0000-0002-4008-5120

PECULIARITIES OF THE CHEMICAL COMPOSITION OF THE CULTURAL MEDIUM IN THE PROCESS OF GROWTH OF GREEN MICROALGAE IN ARTIFICIAL CONDITIONS

The peculiarities of the formation of the quality of the cultural medium in the process of vital activity and death of the green microalgae *Tetradismus dimorphus* and *Desmodesmus brasiliensis* were investigated. It was shown that during the exponential phase of growth, under the conditions of their high number and increase in biomass, the concentration of nitrates and phosphorus phosphates in the culture medium decreased against the background of the accumulation of ammonium nitrogen and nitrites. In the dying phase of the culture, in medium with low initial concentrations of inorganic nitrogen and phosphorus phosphate compounds, their complete removal and reduction of the duration of this period was noted, while at a higher biogenic load, a less rapid decrease of ammonium nitrogen and phosphorus phosphates, accumulation of nitrites, and a slight fluctuation of nitrates were recorded.

Key words: green microalgae, chemical composition of the medium, compounds of inorganic nitrogen and phosphorus, artificial cultivation

ЕКОЛОГІЧНА ФІЗІОЛОГІЯ І БІОХІМІЯ ВОДНИХ ТВАРИН

УДК 546.732:(597.551.2+597.552.1):612.11

Н.О. ВОВЧЕК, аспірант,

Тернопільський національний педагогічний університет ім. В. Гнатюка,
вул. М. Кривоноса, 2, Тернопіль, 46027, Україна
e-mail: natvovchek@ukr.net
ORCID 0000-0002-2292-3477

В.С. МАРКІВ, аспірант,

Тернопільський національний педагогічний університет ім. В. Гнатюка,
вул. М. Кривоноса, 2, Тернопіль, 46027, Україна
e-mail: vitya.marktwen@gmail.com
ORCID 0000-0003-1294-7827

В.О. ХОМЕНЧУК, к. б. н, доц.,

Тернопільський національний педагогічний університет ім. В. Гнатюка,
вул. М. Кривоноса, 2, Тернопіль, 46027, Україна
e-mail: khomenchuk@tnpu.edu.ua
ORCID 0000-0003-0500-6754

В.З. КУРАНТ, д. б. н, проф.,

Тернопільський національний педагогічний університет ім. В. Гнатюка,
вул. М. Кривоноса, 2, Тернопіль, 46027, Україна
e-mail: kurant@tnpu.edu.ua
ORCID 0000-0002-3349-046X

ФРАКЦІЙНИЙ СКЛАД БІЛКІВ СИРОВАТКИ КРОВІ ПРІСНОВОДНИХ РИБ ЗА ДІЇ ІОНІВ КОБАЛЬТУ

Досліджено фракційний склад сироватки крові карася сріблястого (*Carassius gibelio* Bloch.) та щуки звичайної (*Esox lucius* L.) за дії 2 та 5 гранично допустимих концентрацій (ГДК) кобальту, що в перерахунку на іони становить 0,1 та 0,25 мг/дм³. Підвищені концентрації іонів кобальту призводять до зміни як сумарної концентрації білків сироватки крові, так і їх фракційного складу. За дії 0,1 та 0,25 мг/дм³ іонів кобальту загальний вміст білків у сироватці крові карася зростає відповідно на 18,9 та 24,8 %, тоді як у щуки цей показник достовірно знижувався на 15,8 % лише за впливу 0,25 мг/дм³ іонів металу.

У сироватці крові карася підвищені концентрації кобальту не призводили до достовірних змін кількості альбуміну та γ -глобулінів, тоді як дія 0,1 мг/дм³ іонів кобальту викликала зменшення кількості α_1 - і α_2 -глобулінів та збільшення кількості β -глобулінів. У сироватці крові щуки було відмічено достовірне зростання кількості альбуміну і α_2 -глобулінів та зменшення вмісту β - і γ -глобулінів за дії 0,1 мг/дм³ іонів металу. Вплив 0,25 мг/дм³ іонів кобальту викликав зростання вмісту β -глобулінів та зниження вмісту γ -глобулінів у сироватці крові щуки. Достовірне зростання альбумін-глобулінового коефіцієнту було відмічено лише у сироватці крові щуки за дії

Ц и т у в а н н я: Вовчек Н.О., Марків В.С., Хоменчук В.О., Курант В.З. Фракційний склад білків сироватки крові прісноводних риб за дії іонів кобальту. *Гідробіол. журн.* 2025. Т. 61, № 1. С. 90—100.

0,1 мг/дм³ іонів Co²⁺. Подальші дослідження адаптивних реакцій системи крові прісноводних риб є перспективними як для оцінки здоров'я їхнього організму, так і для біомоніторингу гідроекосистем за інтоксикації кобальтом.

Ключові слова: карась сріблястий, щука звичайна, білки сироватки крові, кобальт.

Широке використання металів та їх сполук у промисловості та сільському господарстві сприяє їхньому надмірному надходженню у природні води. Важкі метали, як есенціальні (незамінні), так і неесенціальні (токсичні), становлять значну небезпеку для навколишнього середовища та водної біоти через їх високу токсичність, здатність до акумуляування та біомагніфікації [15, 21, 35].

Специфіка поведінки важких металів у гідроекосистемах обумовлена тим, що вони не піддаються деструкції, як органічні речовини, а постійно знаходяться у воді та донних відкладах у тій чи іншій формі [30, 33, 39]. Функціонально сполуки металів відіграють важливу роль у життєдіяльності всіх організмів, включно з гідробіонтами. Входячи до складу багатьох органічних речовин, або вступаючи з ними у взаємодію, вони впливають на перебіг багатьох біохімічних процесів у живому організмі. Такий вплив може бути стимулюючим, пригнічуючим або нейтральним, залежно від природи металу, його концентрації та форми існування у воді. Біологічна функція металів здійснюється при досить низьких їх концентраціях. Присутність металів у кількостях, що перевищують необхідний рівень в організмі, стає причиною порушення нормального перебігу процесів життєдіяльності [3, 14].

Біодоступність і поглинання важких металів залежать від багатьох чинників, таких як концентрація важких металів, період їхнього впливу, взаємодія з іншими металами, вік і розмір риби, механізми детоксикації, метаболічні процеси в організмі риб, харчова поведінка, фізико-хімічні параметри навколишнього середовища тощо [16].

Особливий інтерес становлять важкі метали, які застосовуються у різних галузях виробничої діяльності людини і є важливими для життєдіяльності гідробіонтів. Саме до таких металів відноситься кобальт. Він є незамінним компонентом вітаміну B₁₂, бере активну участь у процесах кровотворення та перенесення кисню гемоглобіном, а також іншими пігментами крові [11]. Кобальт активує також процес синтезу білків, сприяє їх накопиченню в органах і тканинах риб. Введення в кормові суміші риб солей кобальту сприяло збільшенню біомаси дволіток коропів [1]. Цей метал також впливає на обмін та біологічну дію кальцію і фосфору. Так, недостатнє надходження в організм риб солей кобальту веде до неповного засвоєння цих хімічних елементів [6]. Однак підвищений рівень кобальту у водному середовищі може викликати низку токсичних ефектів у риб [19, 31].

Риби дуже чутливі до будь-яких змін навколишнього середовища, що робить їх придатними біоіндикаторами для моніторингу водних екосистем, оскільки вони легко метаболізують, детоксикують і накопичують

важкі метали в організмі [8]. Молекулярні, біохімічні та фізіологічні показники риб можуть бути використані як біологічні маркери токсичності металів та слугувати для оцінки забруднення водного середовища важкими металами [35].

Кров є лабільною поліфункціональною системою, яка швидко реагує на зміну чинників навколишнього середовища. Показники крові риб є важливими інструментами біомоніторингу для оцінки токсичності важких металів [17, 36]. Саме тому метою нашого дослідження було вивчення впливу підвищених концентрацій іонів кобальту на фракційний склад білків сироватки крові прісноводних риб — карася та щуки.

Матеріал і методика досліджень

Об'єктом дослідження був карась сріблястий (*Carassius gibelio* Bloch.) і щука звичайна (*Esox lucius* L.) середньою масою відповідно 200—220 г та 150—170 г. Вивчали вплив кобальту у 2 та 5 рибогосподарських гранично допустимих концентраціях, що в перерахунку на іони становить 0,1 та 0,25 мг/дм³. Ці концентрації є такими, що переважно використовуються під час досліджень водних інтоксикацій і зумовлюють формування в організмі риб адаптивної реакції на стрес-чинник [9, 32].

Метал вносили у воду 200-літрових акваріумів, де знаходилися дослідні групи риб (по п'ять особин у кожному), у вигляді $\text{CoCl}_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$. З метою зниження впливу на риб їхніх власних екзометаболітів воду в акваріумах змінювали щодобово. Для досягнення стану розвитку і максимального прояву функціонування компенсаторно-адаптивних реакцій до металу аклімацію риб здійснювали протягом 14 діб. Цей період є достатнім для формування адаптивних реакцій в організмі екзотермних тварин [20, 32].

Після зазначеного терміну із серця риб відбирали кров для аналізу. Для цього голкою робили прокол тіла на рівні передніх плавців. Про пряме попадання голки в серце риб свідчило інтенсивне витікання крові, яке супроводжувалося поштовхами. Для одержання сироватки кров, після її зсідання, центрифугували 20 хв при 3000 об/хв. Досліди виконували відповідно до правил європейської конвенції про гуманне ставлення до лабораторних тварин та «Загальних принципів експериментів на тваринах», ухвалених Першим національним конгресом з біоетики [5].

Для дослідження білкових фракцій сироватки крові риб використовували прилад для електрофорезу FORESCAN 001 (Китай). Після завершення електрофорезу пластинки витримували 15 хв у фіксажі (розчин етанолу та оцтової кислоти), висушували і занурювали на 10 хв у розчин барвника на основі амід-чорного. Після знебарвлення у трьох послідовних ваннах пластинки промивали дистильованою водою та висушували у потоці повітря при температурі 80 °С. Розшифрування фореграм проводили на денситометрі цієї ж фірми. Загальний вміст білків у тканинах досліджуваних видів риб визначали за методом Лоурі та співавт. [29]. Всі одержанні результати піддавали статистичному аналізу з використанням пакету Microsoft Office Excel.

Результати досліджень та їх обговорення

Білки сироватки крові є досить лабільною хімічною системою, яка відображає стан організму, а також ті зміни, які в ньому відбуваються під впливом внутрішніх та зовнішніх чинників [23]. Незважаючи на високий ступінь рухливості білків сироватки крові, їх вміст знаходиться на певному рівні, характерному для даного виду риб [27]. Фореграми, отримані при електрофорезі білків сироватки крові різних видів, відрізняються кількістю білка у фракціях, а також кількістю самих фракцій та їх розташуванням [13, 34]. Показано залежність вмісту загального білка та фракційного складу білків сироватки крові риб від сезону, фізіологічного стану організму [2] та віку [12].

Аналіз отриманих результатів показав, що за дії іонів кобальту показник сумарного вмісту білків у сироватці крові карася зростає. За дії металу в кількості 0,1 мг/дм³ він збільшується на 18,9 %, а при 0,25 мг/дм³ — на 24,8 %. На думку автора [3], за дії металу відбувається порушення іонного балансу та концентрації білків сироватки крові риб, що у сукупності викликає зміни осмотичного тиску. Згущення внаслідок цього крові, ймовірно, є однією з основних причин відхилення досліджуваного показника від контрольних величин. У щуки, навпаки, внаслідок дії іонів кобальту спостерігали незначне зниження досліджуваного показника (при 0,1 мг/дм³ на 6,1 %, а при 0,25 мг/дм³ металу — на 15,8 %). Можливо, відмінності в реакції організму карася і щуки пов'язані з особливостями їхнього метаболізму та способу життя, тому що карась є бентофагом, а щука — хижаком.

У низці досліджень показано, що підвищені концентрації іонів металів можуть суттєво впливати як на загальний вміст білків у сироватці крові риб, так і на їх фракційний склад [17, 22, 24]. Отримані дані свідчать про зміну фракційного складу білків сироватки крові досліджуваних видів риб за дії іонів кобальту. Фореграми білків сироватки крові як карася, так і щуки, містять п'ять чітких основних фракцій, що узгоджується з даними інших авторів [3]. Для аналізу отриманих результатів використано номенклатуру Тізеліуса, згідно якої виділено альбумін, α_1 -, α_2 -, β - та γ -глобуліни (табл. 2).

Таблиця 1

Вміст загального білка в сироватці крові досліджуваних видів риб за дії іонів кобальту

Контроль	0,1 мг/дм ³	0,25 мг/дм ³
Карась		
28,53±1,77	33,93±1,35*	35,60±1,30*
Щука		
29,30±1,15	27,50±2,10	24,67±1,55*

Примітка. Тут і в табл. 2, 3: $M \pm m$, $n = 5$. * Різниця вірогідна порівняно з контролем ($p < 0,05$).

На альбумін в організмі досліджуваних видів риб припадає від 10% у карася до 11,5% у щуки. Альбумін відіграє суттєву роль у підтриманні колоїдно-осмотичного тиску крові, а також служить для організму важливим джерелом амінокислот. Крім того, з альбуміном пов'язують транспорт цілої низки як низько-, так і високомолекулярних речовин, амінокислот, жирних кислот, вітамінів, гормонів, а також катіонів і токсинів [7, 10].

За дії на організм карася підвищених концентрацій кобальту вміст альбуміну в сироватці його крові майже не змінюється у присутності 0,1 мг/дм³ металу і дещо знижується (на 6,7 %) за наявності 0,25 мг/дм³ іонів кобальту у воді. Зменшення кількості альбумінів пов'язують не стільки з посиленням їх катаболізмом, як зі зниженням їх синтезу. Це відбувається тоді, коли блокуються шляхи синтезу цих білків, або коли необхідні субстрати використовуються на інші потреби організму — пластичні чи енергетичні [25]. У дослідженні авторів [17] було відмічено зменшення кількості альбуміну в сироватці крові коропа на початкових етапах інтоксикації свинцем.

У сироватці крові щуки, навпаки, вміст альбуміну зростає за дії кобальту у концентрації 0,1 мг/дм³ на 31,7%, а за дії 0,25 мг/дм³ металу — на 10,4%. Те, що за дії обох досліджених концентрацій зростає вміст альбуміну в сироватці крові щуки, слід розглядати як наслідок посилення його синтезу — більший вміст цього білка сприяє інтенсифікації виведення металу з організму шляхом перерозподілу його з тканин током крові [7].

У сироватці крові кобальт зв'язується з альбуміном, а концентрація вільного, іонізованого Co^{2+} оцінюється від 5 до 12 % загальної кількості кобальту [37], тому зростання вмісту альбуміну може бути пов'язано з процесами транспортування металу.

Таблиця 2

Фракційний склад білків сироватки крові прісноводних риб за дії іонів кобальту (% від загального вмісту білків)

Групи риб	Альбумін	Глобуліни			
		α_1	α_2	β	γ
Карась					
Контроль	11,62±0,44	20,44±1,05	31,17±2,08	25,78±3,24	10,99±0,61
0,1 мг/дм³	11,46±0,50	16,73±1,06*	25,38±1,31*	35,00±2,05*	11,43±0,79
0,25 мг/дм³	10,84±0,63	21,87±2,10	24,77±1,70*	29,49±4,54	13,04±1,19
Щука					
Контроль	10,29±0,65	22,88±0,88	9,02±0,42	38,01±1,41	19,81±0,49
0,1 мг/дм³	13,55±0,93*	26,37±1,08*	9,47±0,65	33,52±1,26*	17,09±0,86*
0,25 мг/дм³	11,36±0,73	25,47±0,30*	8,40±0,60	36,93±1,36	17,84±0,59*

При цьому виведення з організму деяких металів тісно пов'язано з перерозподілом цих іонів у жовчний міхур, звідки вони з жовчю виводяться у кишечник, а потім з організму. Зростання вмісту альбуміну за дії підвищених концентрацій іонів кобальту у воді може бути пов'язано саме з цими процесами. [8].

Глобуліни сироватки крові беруть участь у транспортуванні ліпідів, гормонів, вітамінів та іонів металів, вони утворюють важливі компоненти системи згортання крові, а фракція γ -глобулінів містить антитіла імунної системи [26]. В нашому дослідженні глобуліни сироватки крові карася та щуки були розділені на α_1 -, α_2 -, β - та γ -глобуліни. Найбільше білка як у карася, так і у щуки виявлено у фракції β -глобулінів, а найменше — у фракції α_2 -глобулінів у щуки та γ -глобулінів у карася.

При вивченні впливу іонів кобальту на вміст білків α_1 -фракції було виявлено той факт, що підвищені концентрації металу приводять у карася до зниження їх вмісту на 18,1 % за дії 0,1 мг/дм³ та до незначного зростання (на 7,0 %) – за дії 0,25 мг/дм³ кобальту у воді. Що стосується щуки, то обидві досліджені концентрації металу вели до зростання кількості білків α_1 -фракції в сироватці її крові (0,1 мг/дм³ — на 15,2 %, а 0,25 мг/дм³ – на 11,3 %).

До фракції α_1 -глобулінів належать такі білки, як антитрипсин, відповідальний за інгібування трипсину та інших протеїназ, антихімотрипсин, що бере участь в інгібуванні хімотрипсину, ліпопротеїн, що транспортує ліпіди, протромбін та інші. Як було показано у дослідженнях авторів [28], метали інгібують деякі протеїнази. Очевидно, зниження вмісту таких регуляторів активності цих ферментів є відповіддю гормональної та інших систем організму на підвищення рівня металу у тканинах. Особливо це стосується м'язів, де значно зростає кількість кобальту за його підвищеного вмісту у воді [4].

Зміни у відносному вмісті α_2 -глобулінів виявилися більш значними у карася та меншими у щуки. В результаті дії на організм риб обох досліджених концентрацій кобальту ми спостерігали зниження кількості цієї фракції білків як у карася, так і у щуки, за винятком останньої концентрації 0,1 мг/дм³, яка майже не впливала на цей показник. Найбільше відхилення від контролю відмічено у карася і щуки за дії металу в кількості 0,25 мг/дм³ (відповідно 20,5 та 6,9 %).

Зниження відносної частки α_2 -фракції за дії підвищених концентрацій іонів кобальту логічно пов'язуються з її якісним складом. До складу білкового спектру цієї фракції входить макроглобулін, функцією якого є перенесення іонів металів. Той факт, що вміст білків цієї фракції знижується, може бути пов'язаний з трьома чинниками. По-перше, токсична дія іону металу може інгібувати синтез білків цієї фракції у печінці. По-друге, значна активація процесів перенесення іонів металу до органів, за допомогою яких відбувається виведення їх з організму, може посилювати розщеплення метал-зв'язуючих білків, а переважання інтенсивності цього процесу над синтезом нових молекул цих білків спричиняє зниження загального їх вмісту в сироватці крові риб. По-третє, часткове зниження

кількості білків цієї фракції може бути наслідком зростання вмісту білків інших фракцій, зокрема альбуміну, що ми спостерігаємо у щуки.

Нами також виявлені зміни відносного вмісту білків і у фракції β -глобулінів. Так, показники вмісту білків цієї фракції у карася за дії іонів кобальту зростають на 35,7 % при 0,1 мг/дм³ та на 14,4% при 0,25 мг/дм³ металу у воді. Із літератури відомо [26], що у складі β -глобулінів міститься трансферин, білок, який зв'язує і транспортує іони заліза. Імовірно, збільшення вмісту цього білка в сироватці крові карася пов'язано з посиленням кровотворної функції його організму, тому що кобальт активно впливає саме на ці процеси.

У сироватці крові щуки, навпаки, підвищені концентрації іонів кобальту у воді призводять до незначного зниження вмісту білків у фракції β -глобулінів, що можна пояснити, з одного боку, інгібуванням синтезу білків даної фракції, а з іншого — посиленням їх використання у метаболічних та структурних перебудовах для забезпечення стійкості організму до змін гідрохімічного режиму.

Щодо γ -глобулінів, білків, з якими здебільшого пов'язують захисні властивості організму, то їхня кількість у карася та щуки змінюється по-різному. Так, у карася їхня кількість зростає на 4,0 % за дії 0,1 мг/дм³ та на 18,6 % за дії 0,25 мг/дм³ кобальту у воді. У щуки ж, навпаки, вміст білків цієї фракції знижується на 13,7 % при 0,1 мг/дм³ та на 9,9 % при 0,25 мг/дм³ металу у воді.

Згідно результатів, отриманих авторами [23], середні значення вмісту імуноглобулінів були вищими у коропів, які піддавалися впливу підвищених концентрацій кадмію та свинцю. У *Tilapia nilotica*, навпаки, вплив сульфату кадмію (0,5 мг/л) призвів до значного зниження їх рівня [38], що автори пояснюють високою секрецією кортизолу, гіперглікемією, а також пригніченням імунної системи експонованих риб.

Зростання вмісту γ -глобулінів вказує на посилення імуногенезу, хоча імунні тіла складають лише певну частину загальної кількості γ -глобулінів сироватки крові. Відомо, що при гострих запальних процесах спостерігається зростання кількості білків у α -фракціях [3]. До того ж у фракціях β - і γ -глобулінів при електрофорезі під час запальних процесів виявлено С-реактивний білок [26]. Він пов'язаний з ліпідами сироватки крові і відповідає за активацію комплементу. Можливо, зростання частки γ -глобулінів за інтоксикації іонами важких металів пов'язано також і з цим білком.

Певне діагностичне значення має визначення кількісних співвідношень між фракціями альбумінів та глобулінів — білкового коефіцієнту. Альбумін-глобуліновий коефіцієнт є інформативним індексом для відстеження відносної зміни складу білка в сироватці крові риб [22].

Альбумін і глобулін утворюють більшу частину білків і будь-які модифікації в їхній кількості призводять до порушення співвідношення А/Г. Зниження цього співвідношення може свідчити про ураження печінки риб [24].

Таблиця 3

Значення білкового коефіцієнту в сироватці крові досліджуваних видів риб за дії іонів кобальту (А/Г)

Контроль	0,1 мг/дм ³	0,25 мг/дм ³
Карась		
0,13±0,02	0,13±0,03	0,12±0,01
Щука		
0,11±0,01	0,15±0,01*	0,13±0,02

У наших дослідженнях цей показник практично не змінювався у карася і дещо зростав за дії обох концентрацій кобальту у щуки (табл. 3). Отримані нами дані узгоджуються з даними автора [3], який спостерігав зростання білкового коефіцієнту за дії на організм коропа іонів мангану, цинку, міді та свинцю. Автор пов'язує зростання даного показника з підвищенням в сироватці крові риб процентного вмісту альбумінів та зі зниженням вмісту окремих фракцій глобулінів.

Висновки

Підсумовуючи сказане, можна зробити висновок про те, що кров риб є досить чутливою тканиною організму, яка швидко реагує на зміну лімітуючих екологічних чинників водного середовища. У зв'язку з цим перспективним є застосування гематологічного аналізу, який дозволяє за біохімічними показниками крові передбачати зміни в організмі риб за дії різних чинників оточуючого водного середовища, включно з важкими металами.

У наших дослідженнях підвищені концентрації іонів кобальту призводили як до зміни сумарної концентрації білків сироватки крові, так і до перерозподілу фракційного складу цих білків, що свідчить про певні компенсаторні або патологічні зміни в органах і тканинах організму риб. Подальше вивчення адаптивних реакцій системи крові риб та пошук тих інтегральних показників крові, які вказують на ключові зміни стану їхнього організму за екстремального впливу водного середовища, є перспективними для оцінки токсичного забруднення екосистем та їх біомоніторингу.

Список використаної літератури

1. Грициняк І.І., Фріштак О.М., Пірус Р.І. та ін. Вплив хлористого кобальту на ріст і фізіолого-біохімічні показники дволіток коропа. *Наук. Вісн. ЛНУВМБТ ім. С.З. Гжицького*. 2012. Т. 14, № 3 (53), Ч. 2. С. 59—62.
2. Кондратьева Т.П. Изменение содержания общего белка и фракционного состава белков сыворотки крови некоторых черноморских рыб в период нереста. *Гидробиол. журн.* 1977. Т. 13, № 4. С. 75—79.
3. Курант В.З. Роль білкового обміну в адаптації риб до дії іонів важких металів: автореф. дис. ... докт. біол. наук. Київ, 2003. 38 с.

4. Марків В.С., Хоменчук В.О., Курант В.З. Накопичення кобальту в організмі прісноводних риб за його підвищеного вмісту у воді. *Доп. Нац. акад. наук Укр.* 2023. № 6. С. 78–82.
5. Про деякі питання діяльності Комітету з питань етики (біоетики) : наказ від 19.11.2012 р. № 1287. URL: <https://zakon.rada.gov.ua/rada/show/v1287736-12#Text>.
6. Романенко В.Д. Основи гідроекології. Київ: Обереги, 2001. 728 с.
7. Черер С.И. Транспортная функция сывороточного альбумина. Бухарест, Изд-во Акад. соц. респ. Румынии. 1975. 183 с.
8. Abdel-Baki A.S., Dkhil M.A., Al-Quraishy S. Bioaccumulation of some heavy metals in tilapia fish relevant to their concentration in water and sediment of Wadi Hanifah, Saudi Arabia. *Af. J. Biotech.* 2011. Vol. 10 (13). P. 2541–2547.
9. Atamanalp M., Kocaman E.M., Ucar A., Alak G. The alterations in the hematological parameters of brown trout *Salmo trutta* fario, exposed to cobalt chloride. *J. Anim. Vet. Adv.* 2010. Vol. 9, N 16. P. 2167–2170.
10. Bentley P.J. A High affinity zinc binding plasma protein in channel catfish (*Ictalurus punctatus*). *Comp. Biochem. Physiol.* 1991. Vol. 100. C. P. 491–494. DOI: 10.1016/0742-8413(91)90028-r
11. Blust R. Cobalt. In homeostasis and toxicology of essential metals / Fish Physiology. Cambridge MA, USA: Acad. Press, 2012. Vol. 31, Part A. P. 291–326. doi.org/10.1016/S1546-5098(11)31006-0
12. Boon J.H., Smits J.M., Wensing Th.E. Low plasma proteins of young African catfish (*Clarias gariepinus*, Burchell 1822). *Netherlands J. Agricul. Sci.* 1987. Vol. 35. P. 521–524.
13. Borgia V.J.F., Thatheyus A.J., Murugesan A.G. Impact of electroplating industry effluent on the electrophoretic protein pattern of serum in the freshwater fish *Cyprinus carpio*. *Ind. J. Biochem. Bioph.* 2019. Vol. 56. P. 460–465.
14. Chen J.P. Decontamination of heavy metals: processes, mechanisms, and applications (1st ed.). 2012. CRC Press. 454 p. doi.org/10.1201/b12672
15. De Forest D.K., Brix K.V., Adams W.J. Assessing metal bioaccumulation in aquatic environments: The inverse relationship between bioaccumulation factors, trophic transfer factors and exposure concentration. *Aquat. Toxicol.* 2007. Vol. 84 (2). P. 236–246. doi.org/10.1016/j.aquatox.2007.02.022
16. Delahaut V., Raskovic 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 (4). e0220485. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0220485>
17. Gopal V., Parvathy S., Balasubramanian P.R. Effect of heavy metals on the blood protein biochemistry of the fish *Cyprinus carpio* and its use as a bioindicator of pollution stress. *Environ. Monit. Assess.* 1997. Vol. 48. P. 117–124.
18. Hauser-Davis R.A., Bastos F.F., de Oliveira T.F. et al. Fish bile as a biomarker for metal exposure. *Mar. Pollut. Bul.* 2012. Vol. 64(8). P. 1589–1595. doi:10.1016/j.marpolbul.2012.05.017.
19. Hazrat A., Ezzat K., Ikram I. Environmental chemistry and ecotoxicology of hazardous heavy metals: environmental persistence, toxicity, and bioaccumulation. *J. Chem.* 2019. Vol. 2019. Article ID 6730305. 14 p. doi.org/10.1155/2019/6730305
20. Heydarnejad M.S., Khosravian-Hemamai M., Nematollahi A. Effects of cadmium at sub-lethal concentration on growth and biochemical parameters in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Ir. Vet. J.* 2013. Vol. 66 (11). doi.org/10.1186/2046-0481-66-11
21. Jadaa W., Mohammed H.K. Heavy metals — definition, natural and anthropogenic sources of releasing into ecosystems, toxicity, and removal methods — an overview. *Study. J. Ecol. Eng.* 2023. Vol. 24(6). P. 249-271. doi:10.12911/22998993/162955.
22. Javed M., Usmani N. An overview of the adverse effects of heavy metal contamination on fish health. *Proc. Natl. Acad. Sci., India, Sect. B Biol.Sci.* 2019. Vol. 89. P. 389–403. doi 10.1007/s40011-017-0875-7

23. Khalesi M. K., Abedi Z., Behrouzi S., Eskandari S. K. Haematological, blood biochemical and histopathological effects of sublethal cadmium and lead concentrations in common carp. *Bulg. J. Vet. Med.* 2017. Vol. 20 (2). P. 141—150.
24. Khan M.S., Javed, M., Rehman, M.T. Heavy metal pollution and risk assessment by the battery of toxicity tests. *Sci. Rep.* 2020. Vol. 10. 16593. doi.org/10.1038/s41598-020-73468-4
25. Konovalov Yu.D. Response of the fish protein-synthesizing system on the impact of mercury, cadmium, copper and zinc cations. *Hydrobiol. J.* 2002. Vol. 38, N 1. 12 p. doi: 10.1615/HydrobJ.v38.i1.110
26. Koolman J., Rüdiger K.-H. Color atlas of biochemistry. Thieme, 1996. 435 p.
27. Kulkarni R.S. Blood serum concentration of protein, albumin and globulin in locally available four fresh water fishes. *Intern. J. Current Advanced Res.* 2021. Vol. 10. P. 23613—23615. doi.org/10.24327/ijcar.2021.23615.4681
28. Kuz'mina V.V., Ushakova N.V. Effects of temperature, pH, and heavy metals (copper, zinc) upon proteinase activities in digestive tract mucosa of typical and facultative piscivorous fish. *J. Ichthyol.* 2007. Vol. 47. P. 473—480. doi.org/10.1134/S0032945207060070
29. Lowry O.H., Rosebrough N.J., Farr A.I., Randall R.J. Protein measurement with the Folin phenol reagent. *J. Biol Chem.* 1951. Vol. 193, N 1. P. 265—275.
30. Moore J.W., Ramamoorthy S. Heavy metals in natural waters. Berlin, Heidelberg, New York: Springer. 1984. 270 p.
31. Mukherjee S., Kaviraj A. Evaluation of growth and bioaccumulation of cobalt in different tissues of common carp, *Cyprinus carpio*, fed cobalt-supplemented diets. *Acta Ichthyol. Pisc.* 2009. Vol. 39. P. 87—93.
32. Nasri F., Heydarnejad S., Nematollahi A. Sublethal cobalt toxicity effects on rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Croatian J. Fisheries.* 2019. Vol. 77 (4). P. 243—252.
33. Nazir R., Khan, Masab M. et al. Accumulation of heavy metals (Ni, Cu, Cd, Cr, Pb, Zn, Fe) in the soil, water and water collected from Tanda Dam Kohat. *J. Pharm. Sci. Res.* 2015. Vol. 7 (3). P. 89—97.
34. Nurfaidah N., Metusalach M., Sukarno S., Mahendradatta M. Protein and albumin contents in several freshwater fish species of Makassar, South Sulawesi. *Int. Food Res. J.* 2021. Vol. 28 (4). P. 745—751. doi.org/10.47836/ifrj.28.4.11
35. Sabullah M. K., Ahmad S. A., Shukor M. Y. et al. Heavy metal biomarker: fish behavior, cellular alteration, enzymatic reaction and proteomics approaches. *Ibid.* 2015. Vol. 22. P. 435—454.
36. Shahjahan M., Taslima K., Rahman M.S. et al. Effects of heavy metals on fish physiology. A review. *Chemosphere.* 2022. Vol. 300. doi.org/10.1016/j.chemosphere.2022.134519.
37. Simonsen L.O., Harbak H., Bennekou P. Cobalt metabolism and toxicology — A brief update. *Sci. Total Environ.* 2012. Vol. 432. P. 210—215.
38. Zaki M. S., Fawzi O.M., Mostafa S.O. et al. Biochemical studies on *Tilapia nilotica* exposed to climate change and cadmium sulphate (0.50 p.p.m). *New York Sci. J.* 2010. Vol. 3 (4). P. 90—95.
39. Zhang P., Yang M., Lan J. et al. Water quality degradation due to heavy metal contamination: health impacts and eco-friendly approaches for heavy metal remediation. *Toxics.* 2023. Vol. 11, 828. doi.org/10.3390/toxics11100828

Надійшла 7.05.2024

N.O. Vovchek, graduate student,
Ternopil Volodymyr Hnatiuk National Pedagogical University,
M. Kryvonosa St., 2, Ternopil, 46027, Ukraine
e-mail: natvovchek@ukr.net
ORCID 0000-0002-2292-3477

V.S. Markiv, graduate student,
Ternopil Volodymyr Hnatiuk National Pedagogical University
M. Kryvonosa St., 2, Ternopil, 46027, Ukraine
e-mail: vitya.marktwen@gmail.com
ORCID 0000-0003-1294-7827

V.O. Khomenchuk, PhD (Biol.), Assistant Prof.,
Ternopil Volodymyr Hnatiuk National Pedagogical University
M. Kryvonosa St., 2, Ternopil, 46027, Ukraine
e-mail: khomenchuk@tnpu.edu.ua
ORCID 0000-0003-0500-6754

V.Z. Kurant, Dr. Sci. (Biol.), Prof.,
Ternopil Volodymyr Hnatiuk National Pedagogical University
M. Kryvonosa St., 2, Ternopil, 46027, Ukraine
e-mail: kurant@tnpu.edu.ua
ORCID 0000-0002-3349-046X

FRACTIONAL COMPOSITION OF BLOOD SERUM PROTEINS OF FRESHWATER FISH UNDER THE ACTION OF COBALT IONS

The fractional composition of the blood serum of crucian carp (*Carassius gibelio* Bloch.) and pike (*Esox lucius* L.) under the influence of 2 and 5 maximum permissible concentrations (MPC) of cobalt, which in terms of ions was 0.1 and 0.25 mg/dm³ was studied. Increased concentrations of cobalt ions lead to changes in both the total concentration of serum proteins and their fractional composition. Under the influence of 0.1 and 0.25 mg/dm³ of cobalt ions, the total protein content in the blood serum of crucian carp increased by 18.9 and 24.8%, respectively, while in pike this indicator reliably decreased by 15.8% only under the influence of 0.25 mg/dm³ of metal ions.

In crucian carp blood serum, elevated concentrations of cobalt did not lead to significant changes in the amount of albumin and γ -globulins, while the effect of 0.1 mg/dm³ of cobalt ions caused a decrease in the amount of α_1 and α_2 -globulins and an increase in the amount of β -globulins. In pike blood serum, there was a marked and reliable increase in the amount of albumin and α_2 -globulins and a decrease in the content of β and γ -globulins under the action of 0.1 mg/dm³ of metal ions. Exposure to 0.25 mg/dm³ of cobalt ions caused an increase in β -globulins and a decrease in γ -globulins in pike serum. A significant increase in the albumin-globulin ratio was noted only in pike blood serum under the influence of 0.1 mg/dm³ of Co²⁺ ions. Further studies of the adaptive reactions of the blood system of freshwater fish are promising both for the assessment of the health of their organism and biomonitoring of hydroecosystems for cobalt intoxication.

Key words: crucian carp, pike, blood serum proteins, cobalt.

УДК (574.52+574.34) (574.583:584.587)

В.І. ЮРИШИНЕЦЬ, д. б. н., голов. наук. співроб., проф.,
Інститут гідробіології НАН України,
пр. Володимира Івасюка, 12, Київ, 04210, Україна
e-mail: ciliator@ukr.net
ORCID 0000-0001-6310-7874

Є.В. СТАРОСИЛА, к. б. н., ст. наук. співроб.,
Інститут гідробіології НАН України,
пр. Володимира Івасюка, 12, Київ, 04210, Україна
e-mail: jenya_star@ukr.net
ORCID 0000-0001-5366-7894

А.В. ЛЯШЕНКО, д. б. н., ст. наук. співроб., пров. наук. співроб.,
Інститут гідробіології НАН України,
пр. Володимира Івасюка, 12, Київ, 04210, Україна
ORCID 0000-0003-0028-4974

К.Є. ЗОРІНА-САХАРОВА, к. б. н., ст. наук. співроб.,
Інститут гідробіології НАН України,
пр. Володимира Івасюка, 12, Київ, 04210, Україна
ORCID 0000-0001-6159-2642

В.М. ЯКУШИН, д. б. н., ст. наук. співроб.,
Інститут гідробіології НАН України,
пр. Володимира Івасюка, 12, Київ, 04210, Україна

БАКТЕРІОПЛАНКТОН РІЧКОВИХ ДІЛЯНОК КІЛІЙСЬКОЇ ДЕЛЬТИ ДУНАЮ¹

Мікробіологічними дослідженнями (складова комплексних гідробіологічних досліджень різнотипних водних об'єктів пониззя Дунаю, 2018—2023 рр.) встановлено, що бактеріопланктон річкових ділянок Кілійської дельти Дунаю характеризується значними показниками загальної чисельності ($5,5\text{—}32,2$ млн. кл/см³, середнє значення: $13,3\pm 6,6$ млн. кл/см³), чисельності бактерій з неушкодженою цитоплазматичною мембраною ($5,9\pm 5,1$ млн. кл/см³), бактерій різних екологічних груп — евтрофних ($241,0\pm 222,5$ тис. кл/см³) та оліготрофних бактерій ($150,5\pm 184,7$ тис. кл/см³).

Особливістю бактеріопланктону досліджених ділянок є значна чисельність мертвих бактерій (клітин з порушеною цитоплазматичною мембраною) ($1,85\text{—}24,1$ млн. кл/см³, середнє значення: $7,4\pm 4,6$ млн. кл/см³), що становила в середньому 56,2 % від загальної чисельності бактеріопланктону. На деяких ділянках частка мертвих клітин перевищувала 80—90 %. Висловлено припущення, що це явище ілюструє екстремальні екологічні умови регіону досліджень, які характерні для екотон-

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

Ц и т у в а н н я: Юришинець В.І., Старосила Є.В., Ляшенко А.В., Зоріна-Сахарова К.Є., Якушин В.М. Бактеріопланктон річкових ділянок Кілійської дельти Дунаю. Гідробіол. журн. 2025. Т. 61, № 1. С. 101—123.

них дельтових екосистем типу «річка — море», та може бути пов'язане з різновекторним впливом моря та локальних забруднень з прилеглої території на бактеріальне угруповання.

Встановлено, що співвідношення кількості мертвих клітин, яка припадає на одну живу бактеріальну клітину, було найбільшим (>5) у районах, які зазнають потенційного антропогенного впливу побутовими та промисловими стоками (м. Вилкове). Запропоновано використання цього співвідношення для екологічної індикації.

Встановлено, що чисельність евтрофних та оліготрофних бактерій достовірно відрізнялась у різні сезони року. Однофакторний дисперсійний аналіз засвідчив достовірно найнижчу чисельність евтрофних бактерій (r-стратегі) взимку та переважання оліготрофних бактерій (K-стратегі) восени (Wilks Lambda = 0,00479, $F(32, 22) = 8,7032$, $p < 0,001$).

Умовно-патогенні бактерії різних груп були присутні у більшості зразків та ділянок досліджень. За чисельністю кишкової палички (*Escherichia coli*) та ентерококів (*Enterococcus faecalis*) (нормується Directive 2006/7/EC), яка перевищувала європейські нормативні вимоги до води у місцях для купання населення у десятки та, іноді, сотні разів, більшість з досліджених річкових ділянок пониззя Дунаю характеризувались незадовільною якістю водного середовища.

Загальна чисельність (в осінньо-зимовий період) бактеріопланктону річкових ділянок дельти Дунаю, які наближені до моря, була достовірно вищою (Wilks Lambda = 0,01288, $F(32, 12) = 2,9289$, $p = 0,02569$).

Факторний аналіз (метод екстракції — метод головних компонент) показав існування достовірного зв'язку між чисельністю деяких груп умовно-патогенних бактерій у воді (*Enterococcus*, *Escherichia*, *Pseudomonas*) та мертвих бактерій, що свідчить про значущий вплив локальних умов (море та забруднення) на санітарний стан водних екосистем регіону.

Ключові слова: бактеріопланктон, евтрофні бактерії, оліготрофні бактерії, умовно-патогенні бактерії, дельта Дунаю.

Надзвичайно висока метаболічна активність та швидкість розмноження визначають провідну роль бактерій у різноманітних хімічних перетвореннях у біосфері Землі. Основним чинником, який визначає кількість бактерій у воді, є наявність в ній необхідних поживних субстратів, що використовуються у метаболічних процесах прокаріот. Чим більше вода забруднена органічними речовинами, чим більше до неї потрапляє відходів та нечистот, тим більше, відповідно, в ній бактерій. Вода річок, які протікають через населені пункти і приймають чималі об'єми стоків і каналізаційних вод, містить значну кількість бактерій, що переробляють доступну органіку [5].

Басейн р. Дунай є найбільшим річковим басейном Західної та Центральної Європи із загальною площею 801 463 км². Понад 80 мільйонів людей з 19 країн мешкає у басейні Дунаю, що робить його найбільшим міжнародним річковим басейном у світі. Протікаючи через густонаселену територію країн з різним рівнем економічного розвитку та ступенем застосування екологічних технологій, води Дунаю комплексно використовуються як для питного, так і для господарського постачання та зазнають забруднення, різного за величиною та характером. Пониззя Дунаю, частина якого знаходиться на території України, приймає води українського водного господарства та теригенний стік з водозбірних басейнів, які

додаються до забруднювачів, що надійшли з інших країн, розташованих вище за течією річки [8, 11, 12, 19, 20, 34].

Відомо, що дунайській воді притаманна висока каламутність, яка може негативно впливати на розвиток різних груп гідробіонтів, проте не бактерій, які є провідними редуцентами органіки та індикаторами якості води, евтрофування та самоочищення екосистеми. Можна припустити, що часточки зависей, які в значній кількості сорбують органічні та неорганічні речовини, можуть слугувати додатковим просторовим осередком для розвитку бактерій у дунайській воді [2, 3, 14, 29, 30].

Бактеріальне угруповання бере участь у багатьох внутрішньоводойних процесах, тому на його долю припадає трансформація понад половини загального потоку речовини та енергії у планктонних та донних угрупованнях [1, 2, 7, 29, 31—33].

Попри виключне екосистемне значення бактерій, мікробіологічним дослідженням української ділянки дельти Дунаю (як і цілеспрямованим дослідженням інших ділянок вище за течією) приділяється мало уваги, можливо у зв'язку зі складністю методичних підходів до самого предмету дослідження та масштабністю об'єкту — другої за величиною дельти європейської річки [1, 2, 8, 10—12, 14, 18—20, 29, 30, 34].

Тому метою нашої роботи було встановлення сучасних кількісних та якісних характеристик угруповань бактеріопланктону (включно з опортуністичними умовно-патогенними бактеріями) деяких річкових ділянок української частини дельти Дунаю, виявлення особливостей індикаторних показників, які характеризують еколого-санітарний стан у взаємозв'язку з локальними умовами.

Матеріал і методика досліджень

Матеріал був відібраний як частина комплексних гідробіологічних досліджень, які проводили у різні сезони (осінь, зима, літо) 2018—2023 рр. на річкових ділянках Кілійської дельти Дунаю, що знаходяться на різній відстані від моря та населених пунктів (м. Вилкове) (рис. 1). Частина матеріалів, які містили більш детальні дані з фонових гідрофізичних та гідрохімічних параметрів, була використана для статистичного аналізу із застосуванням непараметричних методів (дисперсійний та факторний аналізи) задля встановлення можливих взаємозв'язків та закономірностей (табл. 1).

Проби води з поверхневого шару відбирали у стерильні ємності. Загалом досліджено 17 станцій спостережень (51 зразок), проведено 303 культивування на живильні середовища та проаналізовано 102 препарати зі зразками.

Одночасно з відбором гідробіологічних зразків (включно з мікробіологічними) здійснювали контроль фонових гідрофізичних та гідрохімічних характеристик водного середовища (температура, рН, Соп (провідність), вміст та насичення води киснем, мінералізація та ін.). Ці дані (див. табл. 1) були використані у подальшому аналізі.

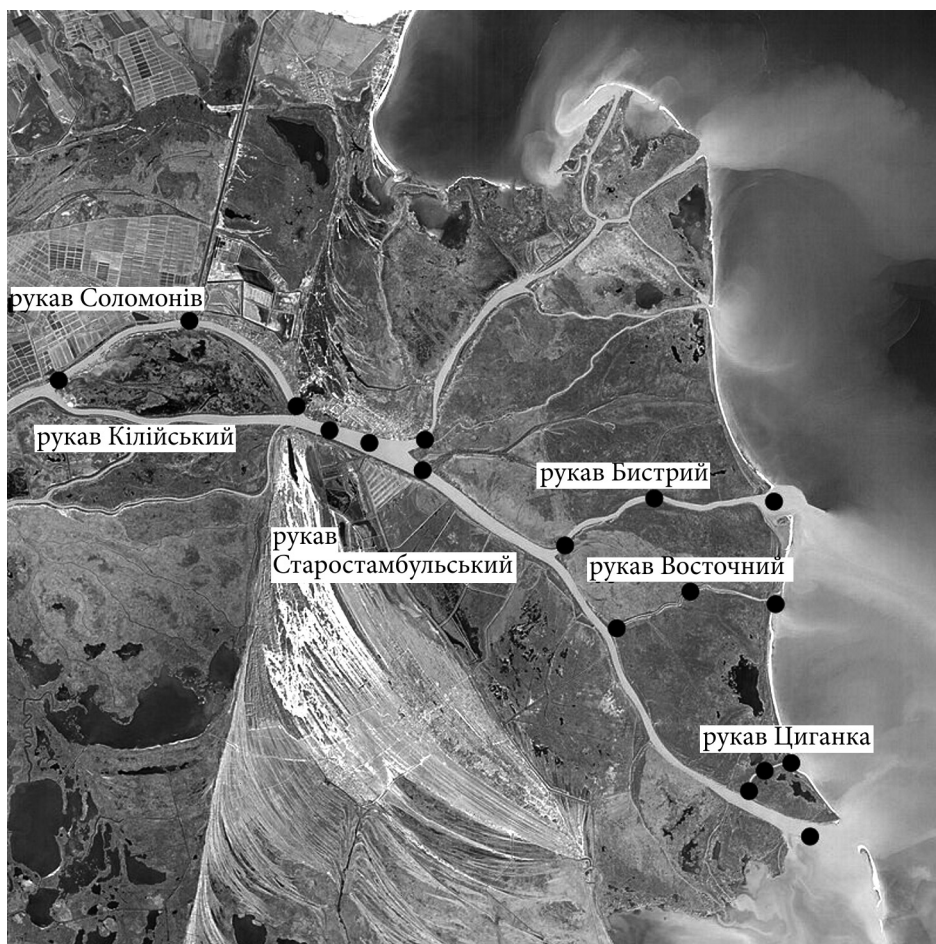


Рис. 1. Карта-схема регіону досліджень зі станціями відбору проб

Сучасний гідробіологічний та гідрохімічний режим української частини дельти Дунаю більш докладно був описаний нами раніше [18, 23, 25, 36].

Для встановлення чисельності бактерій та метаболічної активності їхніх клітин (цілісності чи порушення цитоплазматичної мембрани) готували препарати на чорних полікарбонатних мембранних фільтрах Millipore з діаметром пор 0,22 мкм. Чисельність бактеріопланктону (ЧБП) та клітин з ушкодженою цитоплазматичною мембраною визначали методом прямого підрахунку, фарбуючи препарати флуорохромами: 4,6-діамідіно-2-феніліндолом (DAPI) і 3,8-діаміно-5-[3-(діетилметиламонію) пропіл]-6-фенілфенантридиній дийодид (пропідію йодид, PI) відповідно [6, 28]. Дослідження проводили з використанням епіфлуоресцентного мікроскопа Axio Imager A1, Carl Zeiss (об'єктив x100, окуляр x10) на базі Центру колективного користування приладами Інституту гідробіології НАН України.

Таблиця 1
Координати, назви, позначення та деякі фонові гідрофізичні та гідрохімічні характеристики водного середовища на станціях досліджень

Назви станцій*	Широта (Y)	Довгота (X)	Умове скорочене позначення станції (код)	Приблизна відстань від моря проти течії річки (км)	Вплив моря**	t, C	pH	Соп, mS	Солюність, ‰	O ₂ , мг/дм ³	O ₂ , %
Рукав Соломонів, виток	45,445076	29,435009	KIL_SOL_V	35,511	I	24,7	7,7	0,31	0,16	6,5	78
Рукав Соломонів, біля каналу Дунай — Сасик (КДС)	45,452878	29,510526	KIL_SOL_CDS	29,686	I	25,2	8,0	0,31	0,16	6,0	72
Рукав Кілійський, вище м. Вилкове, Соломонів рукав	45,417804	29,550202	KIL_S_VYLK	24,596	I	4,8— 24,2	7,5— 8,3	0,31— 0,43	0,15— 0,22	7,2— 10,5	78— 81
Рукав Кілійський, вище морвокзалу (м. Вилкове)	45,399360	29,576670	KIL_M_VOKZ_UP	21,318	I	4,5— 26,0	7,9— 8,1	0,32— 0,73	0,16— 0,38	6,3— 11,3	74— 88
Рукав Кілійський, нижче морвокзалу (м. Вилкове)	45,394943	29,587263	KIL_M_VOKZ_DOWN	20,313	I	5,1	8,3	0,36	0,18	11,4	89,4
Рукав Старостамбульський, виток	45,384700	29,600239	STST_V	18,788	M	4,1— 25,2	8,2— 7,8	0,32— 0,42	0,16— 0,23	6,9— 11,4	79— 87
Рукав Очаківський, виток	45,392450	29,609909	OCH_V	16,376	M	5,4— 13,2	7,4— 8,3	0,32— 0,36	0,16— 0,18	8,4— 11,8	81— 93

Продовження табл. 1

Назви станцій*	Широта (Y)	Довгота (X)	Умовне скорочене по- значення станції (код)	Приблизна відстань від моря проти течі річки (км)	Вплив моря**	t, C	pH	Соп, mS	Соло- ність, ‰	O ₂ , мг/дм ³	O ₂ , %
Рукав Бистрий, виток	45,340095	29,657274	BYST_V	11,893	M	19,2— 23,6	7,6— 7,8	0,31— 0,43	0,16— 0,23	5,9— 8,9	67— 99
Рукав Восточний, виток	45,308330	29,672330	VOST_V	7,167	M	19,5	7,4	0,42	0,21	7,5	81
Рукав Циганка, виток	45,240038	29,716920	TS_V	2,608	H	21,1	7,2	0,45	0,22	7,0	81
Рукав Бистрий, гирло	45,336839	29,767623	BYST_G	2,544	H	13,9— 19,6	8,3— 7,6	0,29— 0,80	0,14— 0,40	8,5— 9,4	83— 101
Рукав Восточний, гирло	45,303348	29,753808	VOST_G	0,250	H	14,0— 18,9	7,5— 8,2	0,27— 0,41	0,14— 0,21	7,7— 8,5	80— 82
Рукав Циганка, гирло	45,245917	29,741876	TS_G	0,188	H	12,7— 19,7	7,4— 8,0	0,30— 0,83	0,15— 0,41	7,0— 8,4	78— 80
Рукав Старостам- бульський, гирло	45,220168	29,751753	STST_G	0,629	H	12,1— 20,9	7,4— 7,7	0,71— 1,15	0,36— 0,58	7,3— 8,7	81— 84

Примітки: * Умовні скорочені позначення станцій (коди) та їх послідовність відповідають позначенням на рис. 2—7, 10. ** Зони впливу моря умовні, запропоновані для подальшого статистичного аналізу (див. текст статті): I — insignificant, незначний; M — moderate, помірний; H — high, відчутний.

Кількість бактерій, які надають перевагу багатим на органічну речовину живильним середовищам (евтрофні бактерії, ЕБ), встановлювали після посіву, культивування та підрахунку колоній на рибо-пептонному і м'ясо-пептонному агарі; бактерій, які потребують низького вмісту легкодоступної органічної речовини (оліготрофні бактерії, ОБ), — на голодному агарі [6].

Для вивчення санітарно-бактеріологічного забруднення води посіви відібраного матеріалу здійснювали на набори сухого живильного середовища Dry Filter™ (фірми Himedia, <https://www.himedialabs.com/us/>). В їхню основу покладено використання хромогенних субстратів для швидкої ідентифікації характерних бактеріальних ензимів завдяки відповідному забарвленню колоній. Проби води фільтрували через стерильні білі мембранні фільтри Millipore з діаметром пор 0,45 мкм. Інкубували чашки Петрі зі зразками в умовах, вказаних у технічній документації до наборів. Інтерпретацію результатів здійснювали шляхом прямого підрахунку кількості колоній утворюючих одиниць у перерахунку на об'єм профільтрованої проби (КУО/100 см³). Для виявлення, виділення та підрахунку у досліджуваній воді санітарно-показових мікроорганізмів використовували агари ECD, М-Ендо, вісмут-сульфіт, жовчно-ескуліновий із азидом натрію; середовища з цетримідом, Чапмена — Стоуна, Сланець — Бартлі, з типолем, універсальне хромогенне середовище та хромогенне середовище для сальмонел.

Оцінку санітарного стану за перевищенням нормативів вмісту кишкової палички та ентерококів здійснювали відповідно до Директиви 2006/7/ЕС щодо якості води для купання від 15.02.2006 р. [17].

Первинну статистичну обробку та візуалізацію даних виконано із застосуванням табличного процесору MS Excel 2016, дисперсійний та факторний аналізи — пакету програм Statistica for Windows 10 (StatSoft).

Результати досліджень та їх обговорення

Річковий бактеріопланктон є динамічним та пластичним угрупованням, яке здатне швидко реагувати на зміни оточуючого середовища шляхом змін структурно-функціональних показників. Структура угруповання бактеріопланктону у конкретному місці (локації) дослідження визначається перебігом низки автохтонних та алохтонних процесів. Угрупування, яке спостерігає дослідник, є частиною пелагічного (планктонного) угруповання, яке формувалось вище за течією, має певні фізико-хімічні характеристики та містить різноманітні і характерні складові: віріопланктон, фітопланктон, зоопланктон, зоонектон. Усі складові товщі води певним чином взаємодіють одне з одним через мережу прямих та опосередкованих зв'язків, у першу чергу — трофічних.

До алохтонних процесів, які істотно впливають на бактеріопланктон, відносяться локальні забруднення, що формуються поверхневим стоком з водозбірної площі, з яким до водойми потрапляє комплекс неорганічних та органічних хімічних сполук (включно із штучно створеними людиною), зависі та сміття, які в подальшому в певній мірі піддаються

хімічній та біотичній трансформації. Локальний поверхневий стік також привносить у річку бактерій — мешканців ґрунтів водозбірної площі — живих (які належать до різних груп, включно з умовно-патогенними бактеріями та збудниками хвороб людини та тварин) та відмерлих.

Дослідження на різних ділянках гідрографічної мережі пониззя Дунаю дозволяють встановити певні середні значення кількісних показників (чисельність, чисельність мертвих клітин, чисельність певних трофічних груп, чисельність умовно-патогенних бактерій та ін.), що характерні для сучасного періоду регіону досліджень, та межі найбільш імовірних флуктуацій, за які ми приймаємо величини стандартного відхилення. За істотні (значні) відхилення ми приймаємо величини, які перевищують межі природних флуктуацій, визначених нами (стандартне відхилення — SD, або дві медіани — 2 Me).

Чисельність бактеріопланктону в лотичній системі пониззя Дунаю коливалась в межах 5,5—32,2 млн. кл/см³, в середньому — 13,3±6,6 млн. кл/см³, що загалом відповідає даним щодо багаторічної динаміки цього показника в пониззі Дунаю [1, 2, 4, 14, 29] та прилеглих ділянках Чорного моря [21] із загальною тенденцією до зростання середніх та максимальних показників чисельності бактеріопланктону порівняно з 50—60-ми роками ХХ ст. [2, 11, 12].

Розташувавши станції дослідження зі зменшенням відстані до моря (із заходу на схід) (рис. 2), можна побачити, що гирлові ділянки рукавів Кілійської дельти характеризувались дещо вищими показниками загальної чисельності, максимальні величини показника спостерігались у Старостамбульському гирлі восени 2020—2021 рр., у штормовий період на морі, що супроводжувався східним вітром.

Фарбування препаратів двома флуорохромами (DAPI та PI) дозволяє виявити клітини з порушеною цитоплазматичною мембраною (тобто мертві) (рис. 3) та встановити чисельність живих бактерій (рис. 4). Величини чисельності мертвих (7,4±4,6 млн. кл/см³) та живих клітин бактерій (5,9±5,1 млн. кл/см³) свідчать про те, що більше половини показника загальної чисельності бактеріопланктону досліджених річкових ділянок становлять мертві бактерії, іноді їхня частка перевищувала 90 %. Наші сучасні дослідження водосховищ Дніпра [38] показали, що частка мертвих клітин у планктоні рівнинних водосховищ Дніпра не перевищувала 20 %. Такі високі значення частки мертвих бактеріальних клітин у дунайській воді можуть свідчити про істотний внесок у показник загальної чисельності, який реєструється, теригенного стоку та кумулятивного накопичення мертвих клітин, які не встигли розкластися. Також це, імовірно, пов'язане з високим вмістом завислих часток у дунайській воді, які здатні сорбувати клітини планктонних бактерій.

Оскільки зростання частки мертвих клітин бактерій може свідчити як про поверхневий стік (локальне забруднення) з територій вище за течією, так і про існування процесів, що пригнічують бактеріальну деструкцію у точці спостережень, нами застосовано відношення кількості

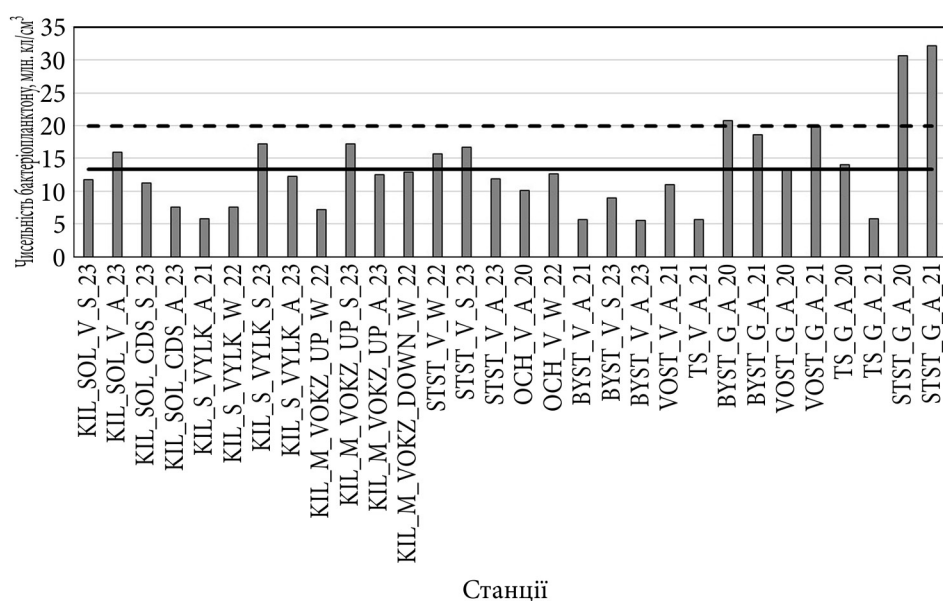


Рис. 2. Чисельність бактеріопланктону (млн. кл/см³) деяких річкових ділянок Кілійської дельти Дунаю. На рис. 2—7 суцільна чорна лінія відповідає середньому (m), пунктир — $m + SD$

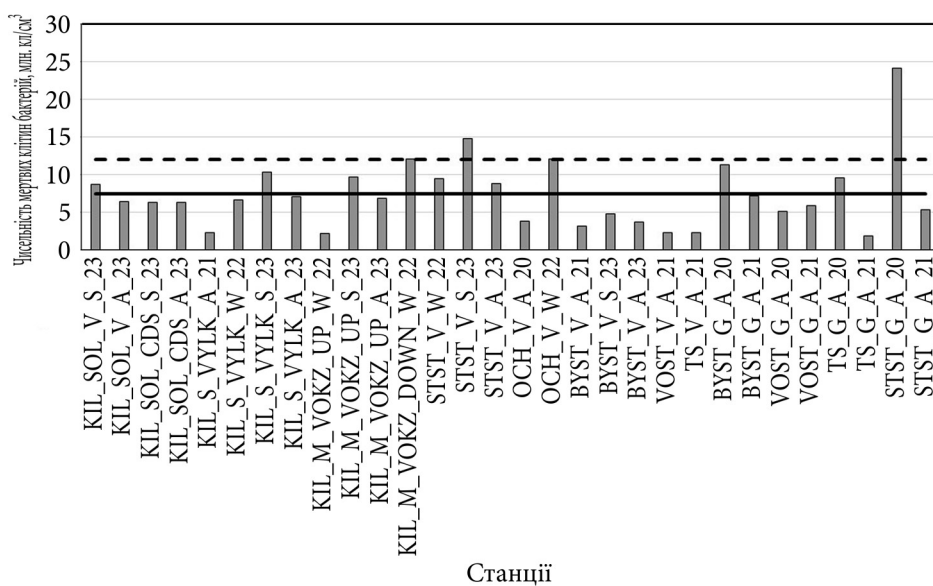


Рис. 3. Чисельність мертвих клітин бактерій у планктоні (млн. кл/см³) деяких річкових ділянок Кілійської дельти Дунаю

мертвих клітин, які припадають на одну живу клітину, як показник, що може оцінити якість водного середовища (рис. 5).

Найбільші значення цього показника відмічено для ділянок, які знаходяться в зоні можливого впливу м. Вилкове (зима 2022 р.).

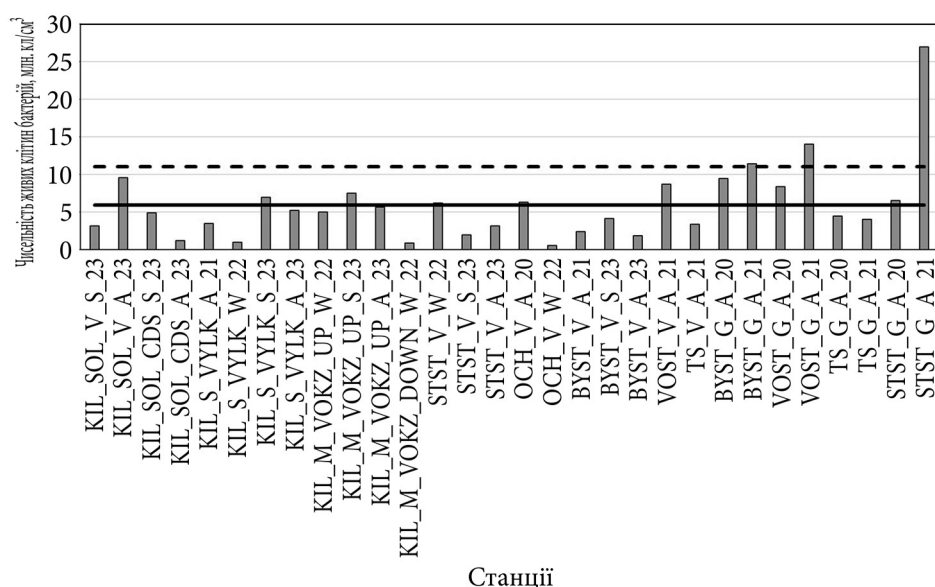


Рис. 4. Чисельність живих клітин бактерій у планктоні (млн. кл/см³) деяких річкових ділянок Кілійської дельти Дунаю

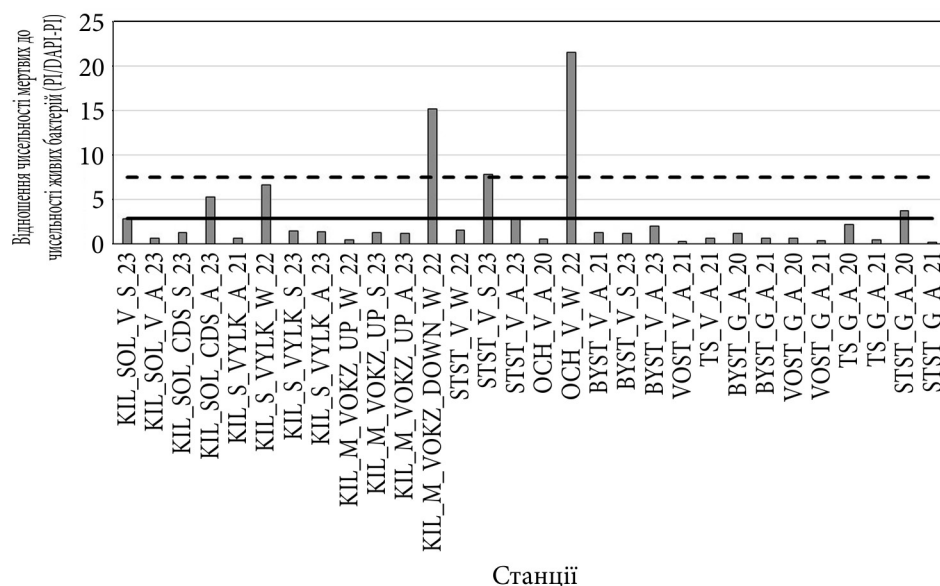


Рис. 5. Відношення чисельності мертвих до чисельності живих бактерій (PI/DAPI-PI) у планктоні деяких річкових ділянок Кілійської дельти Дунаю: PI — клітини, які зафарбувались пропідію йодидом (мертві); DAPI — клітини, які зафарбувались DAPI (загальна чисельність)

Коливання чисельності евтрофних (межі варіювання: 10,3—904 тис. кл/см³, середнє значення: 241,0±222,5 тис. кл/см³) (рис. 6) та оліготрофних (межі варіювання: 0,4—894,4 тис. кл/см³, середнє значення:

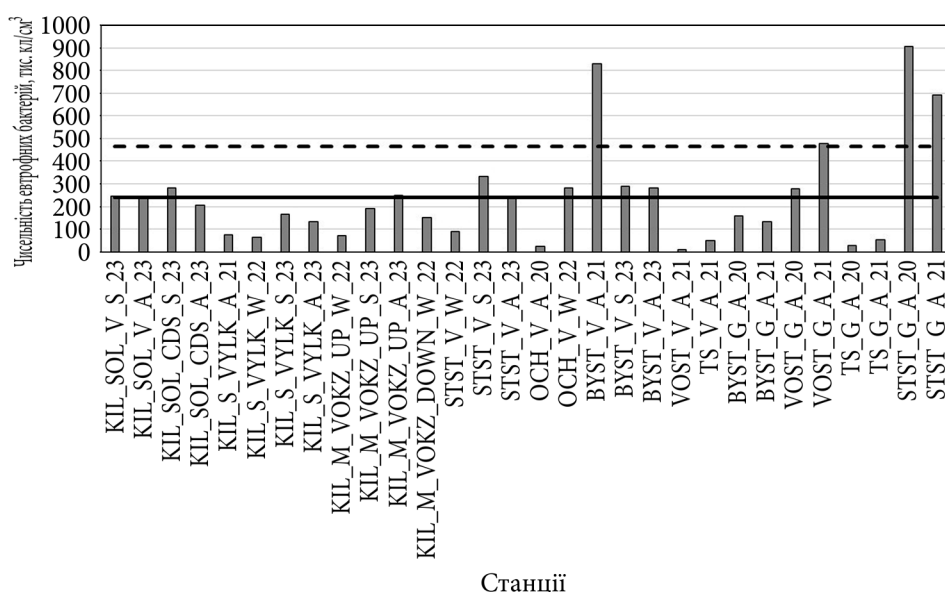


Рис. 6. Чисельність трофічної групи евтрофічних бактерій (тис. кл/см³) у планктоні деяких річкових ділянок Кілійської дельти Дунаю

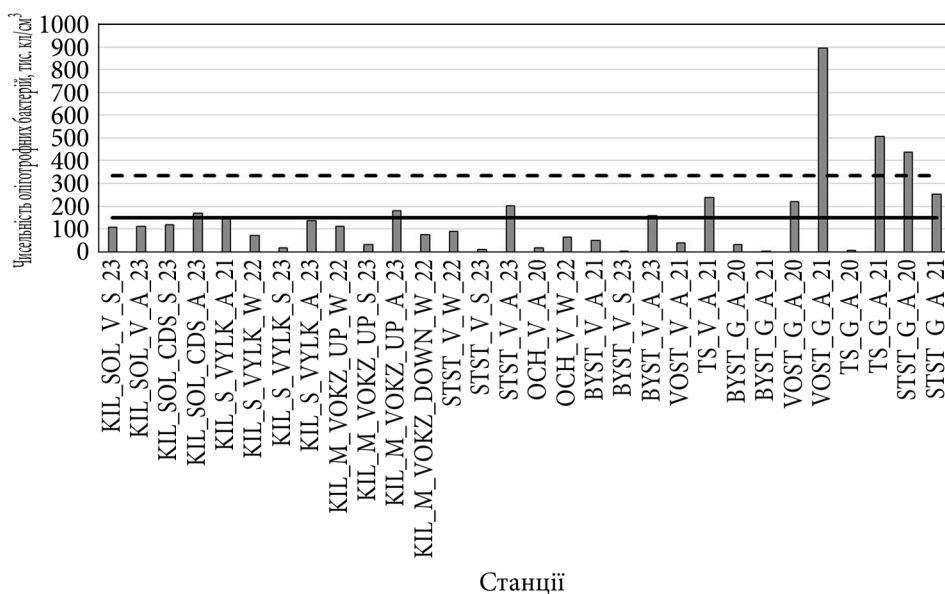


Рис. 7. Чисельність трофічної групи оліготрофічних бактерій (тис. кл/см³) у планктоні деяких річкових ділянок Кілійської дельти Дунаю

150,5±184,7 тис. кл/см³) (рис. 7) також переважно мало природний характер (у більшості випадків не виходило за визначені нами межі). Суттєві відхилення спостерігались у певні сезони у деяких рукавах Кілійської дельти, що може свідчити про локальні змиви з поверхні з високим вмістом

легкодоступної органіки (високі показники чисельності евтрофних бактерій) та привнесення важкодоступних органічних сполук внаслідок локального поверхневого стоку або впливу прибічної зони моря (високі показники чисельності оліготрофних бактерій).

Порівняно з даними досліджень другої половини ХХ ст. [2, 4, 8, 11, 12, 14, 18, 29] чисельність евтрофних та оліготрофних бактерій, яку ми спостерігали, була в десятки разів вищою і співмірною з даними, які наводились для ділянок моря за впливу стоку р. Дунай, а також сучасними даними щодо інших ділянок басейну Дунаю. Було відмічено високу (від 10^2 до 10^9 КУО/см³) чисельність евтрофних і оліготрофних бактерій у воді заплавних водойм Дунаю в межах Хорватії, що автори пов'язують з паводковим режимом та високим рівнем води. Зміни у співвідношенні чисельності цих двох екологічних груп бактерій пов'язані з динамікою вмісту у воді доступної органічної речовини та чинників водного середовища, що визначають ефективність її споживання [34].

Однофакторний дисперсійний аналіз виявив деякі прояви сезонних коливань чисельності цих трофічних груп бактеріопланктону. Найнижчі показники чисельності евтрофних бактерій спостерігались взимку (рис. 8), для літа ж була притаманна найнижча чисельність оліготрофних бактерій (рис. 9).

Деякі дослідники вважають, що попри те, що переважна більшість бактерій характеризуються значно вищою швидкістю відтворення та меншою тривалістю існування індивідуума порівняно з одноклітинними та багатоклітинними еукаріотами, у них також можна вирізнити відмінні екологічні стратегії збільшення чисельності популяцій. До r-стратегів відносять мікроорганізми, які характеризуються високим рівнем клітинного метаболізму, дуже швидко розмножуються в умовах високої концентрації поживних речовин [22, 39]. Застосовані нами методичні прийоми виявлення колонієутворюючих бактерій на поживних субстратах з високим вмістом вільної органіки дозволяють віднести до r-стратегів трофічну групу евтрофних бактерій.

До K-стратегів належать мікроорганізми, які характеризуються відносно низьким темпом метаболізму та здатністю до відтворення в умовах відсутності значної кількості доступної розчиненої органічної речовини. У наших дослідженнях — це оліготрофні бактерії, які утворюють колонії на «голодному» агарі. Вважається, що уповільнений метаболізм K-стратегів має визначальне значення для їхньої високої стійкості в умовах обмеженого ресурсами середовища [39].

Молекулярно-генетичні дослідження показали, що значна частка метаболічно активних бактерій r-стратегів належать до групи *Cytophaga-Flavobacterium*, а *α-Proteobacteria* мають відносно низький рівень метаболізму, характерний для K-стратегів [35].

Різна чисельність окремих груп та співвідношення чисельності евтрофних та оліготрофних бактерій вважаються проявом адаптивних механізмів бактеріальних угруповань до певних умов водного середовища [14, 29, 33, 34, 38] і використовуються в індикації еколого-санітарного ста-

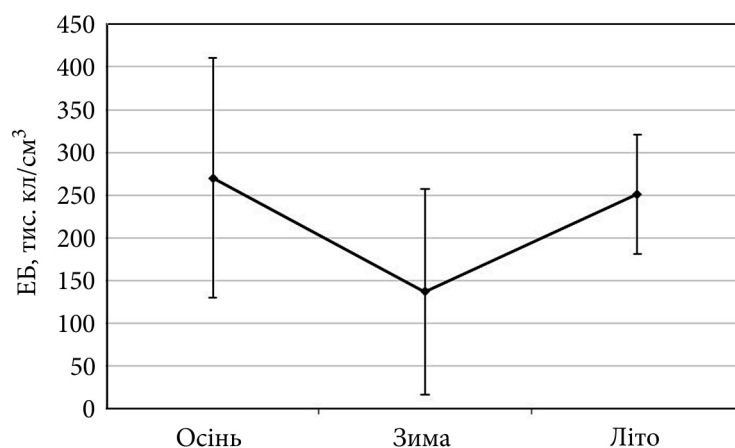


Рис. 8. Результати однофакторного дисперсійного аналізу чисельності евтрофних бактерій у різні сезони року у воді деяких річкових ділянок Кілійської дельти Дунаю (Wilks Lambda = 0,00479, F (34, 22) = 8,7032, $p < 0,05$; показано зважені середні значення та 0,95 довірчих інтервалів)

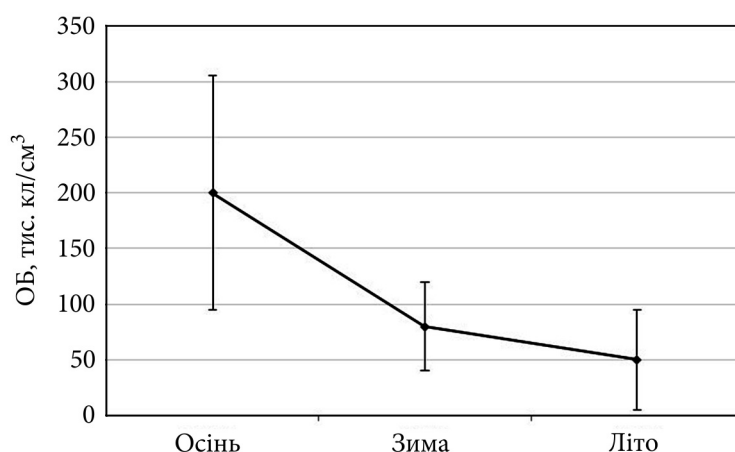


Рис. 9. Результати однофакторного дисперсійного аналізу чисельності оліготрофних бактерій у різні сезони року у воді деяких річкових ділянок Кілійської дельти Дунаю (Wilks Lambda = 0,00479, F (34, 22) = 8,7032, $p < 0,05$; показано зважені середні значення та 0,95 довірчих інтервалів)

ну [9]. Вода більшості досліджених ділянок за чисельністю евтрофних бактерій відносилась до IV класу, 6 категорії — «погані» (за ступенем чистоти (забрудненості) — «брудні») та V класу, 7 категорії — «дуже погані» («дуже брудні»).

Умовно-патогенні бактерії різних груп були присутні у більшості зразків та ділянок досліджень. Попри те, що вміст більшості з них не нормується ні вітчизняним, ні європейським законодавством, за чисель-

ністю кишкової палички (*Escherichia coli*, нормується СанПіН № 4630-88, МОЗ України № 173 від 19.06.1996, Directive 2006/7/EC) та, особливо, фекальних ентерококів (*Enterococcus faecalis*, нормується Directive 2006/7/EC), яка перевищувала європейські нормативні вимоги до води у місцях для купання населення у десятки та, іноді, сотні разів, багато з досліджених нами річкових ділянок пониззя Дунаю характеризувались незадовільною якістю.

Бактерії групи кишкової палички зустрічались у 97 % зразків, у межах норми (менше 900 КУО/100 см³) — у 67 % зразків, перевищення до 10 разів — 13 %, перевищення в 10—100 разів — 13 %, перевищення більш ніж у 100 разів — у 17 %.

Значні перевищення допустимих вимогами значень, які можуть свідчити про локальний поверхневий стік із забрудненої території та умови, сприятливі для персистування *Escherichia* spp. у воді, переважно спостерігались у рукавах дельти Дунаю під час шторму восени 2020 р. та у різні сезони на ділянках Кілійського рукава поблизу м. Вилкове.

Ентерококи, індикатори свіжого фекального забруднення, зустрічались в 90 % проб, лише у 23 % зразків їхня чисельність була в межах норми (менше 330 КУО/100 см³). Перевищення до 10 разів спостерігалось в 24 % випадків, перевищення в 10—100 разів — 37 %, перевищення більш ніж у 100 разів — у 17 %. Переважна більшість випадків значних перевищень (понад 10 тис. КУО/100 см³) спостерігалась на річкових ділянках поблизу м. Вилкове.

Потенційні збудники сальмонельозу *Salmonella* spp. (*S. enterica* серотип Typhі, серотип Typhimurium, серотип Enteritidis) реєструвалися в різні сезони на досліджених ділянках як поблизу населених пунктів (м. Вилкове), так і в рукавах дельти на території Дунайського біосферного заповідника. Сальмонели були виявлені в приблизно половині досліджених зразків (52 %), у переважній кількості зразків (30 %) вміст цих бактерій у воді становив від 10³ до 10⁴ КУО/100 см³.

Окрім зазначених представників опортуністичної мікрофлори нами також реєструвались бактерії родів *Klebsiella*, *Pseudomonas*, *Staphylococcus*. Попри те, що їхня допустима чисельність у зразках води не унормована діючими санітарно-епідеміологічними вимогами України та ЄС, ми використали дані щодо їхньої чисельності для розрахунку загального вмісту умовно-патогенних (опортуністичних) бактерій в досліджених річкових ділянках Дунаю (рис. 10). На рисунку не показано зразок з найвищим вмістом кишкової палички (323,9 тис. КУО/100 см³), ентерококів (485,3 тис. КУО/100 см³) та псевдомонад (491,2 тис. КУО/100 см³) восени 2020 р. в гирловій ділянці Старостамбульського рукава під час штормових явищ на морі (через проблеми з масштабуванням).

Найбільша кількість випадків істотних перевищень медіанних значень спостерігалась у воді ділянок поблизу м. Вилкове.

Про потенційні небезпеки використання дунайської води через значний вміст умовно-патогенних бактерій та збудників хвороб вказували й інші дослідники [2, 3, 14]. Виявлені таксони умовно-патогенних мікроор-

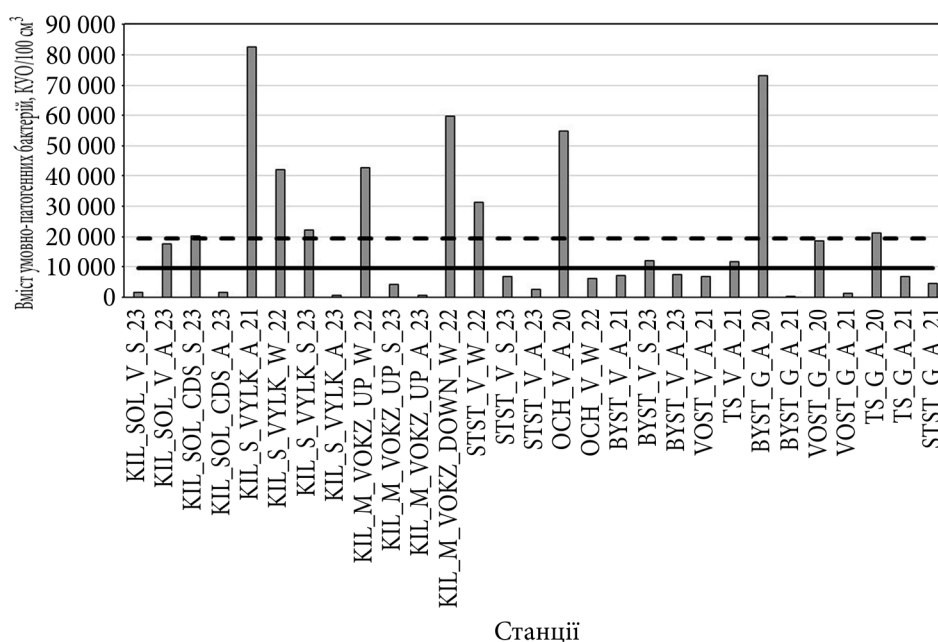


Рис. 10. Вміст умовно-патогенних бактерій (КУО/100 см³) у планктоні деяких річкових ділянок Кілійської дельти Дунаю. Чорна лінія відповідає значенню медіани (Me), пунктир — 2Me

ганізмів містять види та штами, які за певних умов здатні викликати харчові отруєння, інфекції шкіри і слизових оболонок, алергічні реакції та інші захворювання [5, 14, 15, 37].

З метою перевірки припущення існування відмінностей у кількісних показниках бактеріопланктону річкових ділянок, які зазнають різного ступеня впливу морського середовища (знаходяться за різної відстані від моря) всі точки досліджень було розділено на три умовних групи: вплив моря відчутний (H, high) — відстань до 5 км; вплив моря помірний (M, moderate) — 5—20 км; вплив моря незначний (I, insignificant) — відстань понад 20 км (див. табл. 1). Дисперсійний аналіз виявив достовірні відмінності при аналізі даних осінньо-зимових сезонів, групи відрізнялись за загальною чисельністю бактерій (рис. 11).

Річкові ділянки, для яких припускається істотний вплив моря, характеризувались найвищими показниками загальної чисельності бактеріопланктону та найвищим діапазоном варіювання показника.

Факторний аналіз (метод екстракції — метод головних компонент) показав існування певних зв'язків між кількісними та якісними показниками бактеріопланктону та деякими показниками водного середовища (табл. 2).

Навантаження фактора 1 свідчать про існування достовірного зв'язку між чисельністю деяких груп умовно-патогенних бактерій у воді (*Enterococcus*, *Escherichia*, *Pseudomonas*) та чисельністю бактерій з пошкодже-

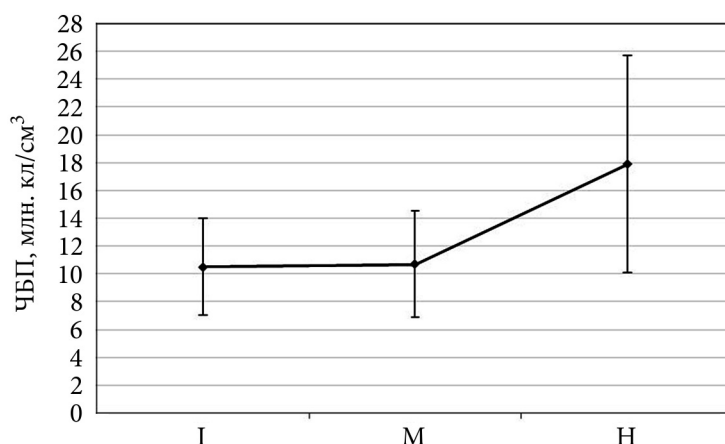


Рис. 11. Результати однофакторного дисперсійного аналізу загальної чисельності бактерій у воді річкових ділянок Кілійської дельти Дунаю, які розташовані на різній відстані від Чорного моря (осінь — зима) (Wilks Lambda = 0,01288, F (32, 12) = 2,9289, $p < 0,05$); показано зважені середні значення та 0,95 довірчих інтервалів)

ною цитоплазматичною мембраною (мертві бактерії). Тобто можна припустити, що чинники, які підвищують чисельність мертвих бактерій у воді (теригенний стік, побутові стоки, прибійні явища на межі дельта — море та ін.), можуть також сприяти зростанню вмісту у воді умовно-патогенних бактерій.

Фактор 2 пов'язаний з просторовим розміщенням досліджених локацій (значимі навантаження мають координати та відстань до моря). Цікаво, що кореляційний аналіз показав достовірний зв'язок з коефіцієнтом кореляції — 1 між довготою та відстанню від моря, що, з одного боку, можна було очікувати (Дунай тече із заходу на схід), а з іншого боку — це суттєво спрощує створення матриць даних: замість обчислення відстані до моря через різні рукави достатньо використовувати координати довготи.

Фактор 3 показав зв'язок між температурою води та вмістом розчиненого кисню. Вищі показники вмісту кисню спостерігались нами в осінньо-зимовий період.

Графічну інтерпретацію позицій досліджених показників в координатах факторів 1 і 3 наведено на рисунку 12.

Підсумовуючи отримані результати зазначимо, що загальна картина нам видається наступною: бактеріопланктонний ценоз з певними, сформованими вище за течією, характеристиками та структурою потрапляє в район дослідження, який має свої особливості. Головною з них (найбільш суттєвою), напевне, є проходження в межах населеного пункту м. Вилкове (тобто певне підвищення антропогенного впливу внаслідок потрапляння в річище різноманітних забруднень, органічних речовин, завислих часток тощо), що посилюється періодичними повеннями та підтопленням

територій. Другим потужним чинником природного характеру є близькість до моря, впливи його екосистеми відмічаються на багато кілометрів ввєрх за течією, в окремих випадках солоні води з морською біотою були зарєєстровані в межах м. Вилкове [13, 18]. Нижче міста Дунай розділяється на кілька рукавів, швидкість течії знижується, далі, при впадінні річки в море відбувається різка зміна умов середовища: переважно прісноводна лотична система стрімко, навіть для бактеріального ценозу, перетворюється у солоноводну лентичну. Ми вбачаємо існування тут, у перехідній зоні між річкою та морем, в межах класичного екотону річка — море, зони екологічної напруги та катастрофи, зумовленої різкою зміною

Таблиця 2

Результати факторного аналізу матриці кількісних та якісних показників бактеріопланктону, просторових та гідрохімічних показників деяких річкових ділянок Кілійської дельти Дунаю

Показники	Навантаження факторів		
	фактор 1	фактор 2	фактор 3
Довгота (X:Long)	-0,235300	-0,908027	-0,003560
Широта (Y:Lat)	0,108497	0,900483	0,168531
Відстань до моря (To Sea)	-0,099319	-0,923638	-0,138600
Загальна чисельність бактерій (NBP)	0,596890	0,218233	0,010282
Чисельність мертвих бактерій (PI)	0,768457	-0,210716	0,196171
Чисельність евтрофних бактерій (EB)	0,620586	0,240503	-0,142839
Чисельність оліготрофних бактерій (OB)	0,271393	0,466279	-0,197411
Чисельність <i>Enterococcus</i>	0,950015	0,107743	0,158387
Чисельність <i>Escherichia</i>	0,962476	0,131098	0,039623
Чисельність <i>Klebsiella</i>	0,135836	-0,125833	0,291495
Чисельність <i>Pseudomonas</i>	0,960145	0,151947	0,059305
Чисельність <i>Staphylococcus</i>	0,233843	0,314285	-0,184656
Температура води (t)	-0,083717	0,072987	-0,904349
Водневий показник (pH)	0,010963	-0,617150	0,436404
Провідність (Con)	0,609395	0,500694	0,102780
Солоність (Salinity)	0,610618	0,493145	0,123237
Вміст кисню (O ₂)	0,021773	0,077204	0,970636
Насичення киснем (O ₂ %)	-0,039316	0,442964	0,682511
Загальна дисперсія фактора (Expl. Var)	5,059854	4,104532	2,736831
Доля дисперсії фактора (Prp. Totl)	0,281103	0,228030	0,152046

Примітка. Навантаження Varimax нормалізовані, метод екстракції: головні компоненти (напівжирним шрифтом позначено величини навантажень >0,70).

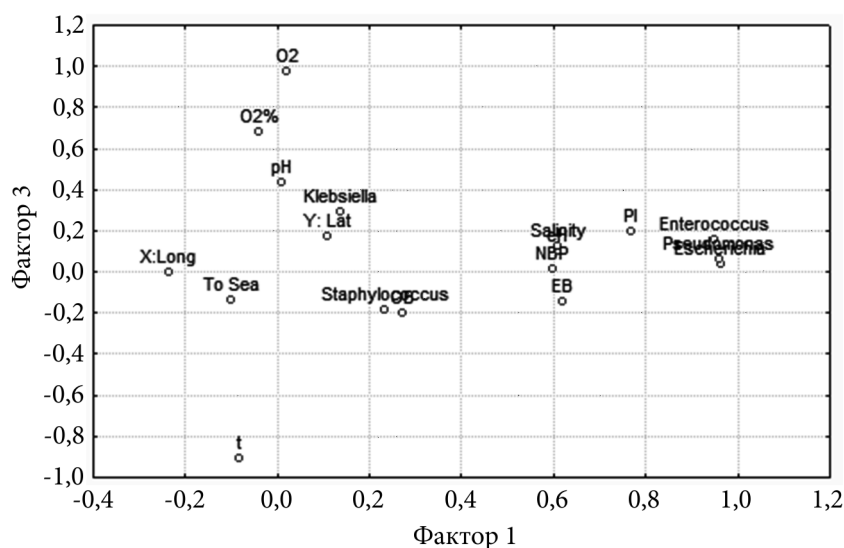


Рис. 12. Результати факторного аналізу кількісних та якісних показників бактеріопланктону, просторових та гідрохімічних показників деяких річкових ділянок Кілійської дельти Дунаю (навантаження факторів Varimax нормалізовані, метод екстракції: головні компоненти). Позначення відповідають позначенням табл. 2

градієнтів, гідрофронтом, прибіжно-хвильовими впливами, зоною критичної солоності тощо. Отримані результати особливостей структурних характеристик бактеріопланктону підтверджують наші попередні висновки, засновані на дослідженнях макрооб'єктів (бентосні та планктонні безхребетні), щодо складності та неоднозначності побудови і функціонування екотону, а також існування спільних закономірностей макро- та мікроценозів [24, 26, 27, 40].

Висновки

Бактеріопланктон річкових ділянок Кілійської дельти Дунаю характеризується значними показниками загальної чисельності (5,5—32,2 млн. кл/см³, в середньому — 13,3±6,6 млн. кл/см³), чисельності живих бактерій (5,9±5,1 млн. кл/см³), різних екологічних груп бактерій, які ефективно використовують легкодоступну органічну речовину за її високого вмісту — евтрофні бактерії (241,0±222,5 тис. кл/см³), низького вмісту (чи присутності важкоокиснюваних сполук) — оліготрофні бактерії (150,5±184,7 тис. кл/см³), що загалом відповідає відомим з літератури кількісним характеристикам бактеріопланктону водних об'єктів р. Дунай.

Особливістю бактеріопланктону досліджених ділянок є значна чисельність бактерій з порушеною цитоплазматичною мембраною (мертві клітини) (7,4±4,6 млн. кл/см³), що становила в середньому 56,2 % від загальної чисельності. На деяких ділянках частка мертвих клітин перевищувала 80—90 %. Це явище може бути пов'язаним з впливом моря (прибіжні

явища) і локального забруднюючого стоку, які привносять у річкову воду значну кількість алохтонної органічної речовини та мертвих бактерій.

Співвідношення кількості мертвих клітин, яка припадає на одну живу бактеріальну клітину, запропоновано використовувати для індикації якості водного середовища. Цей індикаторний показник був найбільшим (>5) у районах, які зазнають потенційного антропогенного впливу побутовими та промисловими стоками (м. Вилкове).

Чисельність евтрофних та оліготрофних бактерій достовірно відрізнялась у різні сезони року. Однофакторний дисперсійний аналіз засвідчив достовірно найнижчу чисельність евтрофних бактерій (r-стратегі) взимку та переважання оліготрофних бактерій (K-стратегі) восени (Wilks Lambda = 0,00479, F (32, 22) = 8,7032, $p < 0,05$).

Умовно-патогенні бактерії різних груп були присутні у більшості зразків та ділянок досліджень. За чисельністю кишкової палички (*Escherichia coli*) та фекальних ентерококів (*Enterococcus faecalis*), яка перевищувала європейські нормативні вимоги (нормується Directive 2006/7/EC) до води у місцях для купання населення у десятки та, іноді, сотні разів, багато з досліджених річкових ділянок пониззя Дунаю характеризувались незадовільною якістю водного середовища.

Відмінності у загальній чисельності бактеріопланктону річкових ділянок (в осінньо-зимовий період) дельти Дунаю, які близькі до моря, засвідчено однофакторним дисперсійним аналізом (Wilks Lambda = 0,01288, F (32, 12) = 2,9289, $p < 0,001$). Річкові ділянки, для яких припускається істотний вплив моря, характеризувались найвищими показниками загальної чисельності бактеріопланктону та найвищим діапазоном варіювання показника.

Факторний аналіз (метод екстракції — метод головних компонент) показав існування певних зв'язків між кількісними та якісними показниками бактеріопланктону та середовищними показниками. Результати свідчать про існування достовірного зв'язку між чисельністю деяких груп умовно-патогенних бактерій у воді (*Enterococcus*, *Escherichia*, *Pseudomonas*) та чисельністю бактерій з пошкодженою цитоплазматичною мембраною (мертві бактерії). Тобто можна припустити, що чинники, які підвищують чисельність мертвих бактерій у воді (локальні забруднення, екотонна зона екстремумів зон толерантності, прибіїні явища на межі дельта — море та ін.) можуть також сприяти зростанню вмісту у воді умовно-патогенних бактерій.

Виявлені особливості бактеріопланктону річкових ділянок дельти р. Дунай підтверджують унікальність структурно-функціональної організації дельтової екотонної екосистеми як зони екологічної напруженості та подібність організації угруповань макро- та мікроорганізмів за таких перехідних та екстремальних умов.

Список використаної літератури

1. Башмакова И.Х. Бактериопланктон и его роль в процессах самоочищения и биопродуктивности / Биопродуктивность и качество воды Сасыкского водохранилища в условиях его опреснения. Киев : Наук. думка, 1990. С. 96—110.

2. Башмакова И.Х. Микробиология и деструкция органического вещества в толще воды / Гидроэкология украинского участка Дуная и сопредельных водоемов. Киев : Наук. думка. 1993. С. 91—118.
3. Зінченко І.В., Васенко О.Г., Бабіч О.В., Ангін Л.С. Моніторинг самоочищення акваторії дельти Дунаю і річки Мерло за мікробіологічними показниками. *Людина та довкілля. Проблеми неоекології*. 2023. Вип. 39. С. 39—54.
4. Килийская часть дельты Дуная весной 2000 г.: состояние экосистем и последствия техногенных катастроф в бассейне / под ред. Б.Г. Александрова. Одесса, 2001. 128 с.
5. Медична мікробіологія, вірусологія та імунологія / за ред. В.П. Широбокова. Вінниця : Нова Книга, 2021. 920 с.
6. Методи гідроєкологічних досліджень поверхневих вод / за ред. В.Д. Романенка. Київ : ЛОГОС, 2006. 408 с.
7. Михайленко Л.Е. Бактериопланктон днепровских водохранилищ. Киев, 1999. 300 с.
8. Оксик О.П., Журавлева Л.А., Ляшенко А.В. и др. Характеристика качества воды украинского участка Дуная (по общим показателям). *Гидробиол. журн.* 1992. Т. 28, № 6. С. 3—11.
9. Романенко В.Д., Жукинський В.М., Оксик О.П., Яцик А.В. Методика екологічної оцінки якості поверхневих вод за відповідними категоріями. Київ : Символ-Т, 1998. 28 с.
10. Старосила Є.В. Чисельність бактеріопланктону пониззя річки Дунай. Тернопільські біологічні читання — Ternopil bioscience-2023 : Матеріали VII Міжнар. наук.-практ. конф. (11—13 трав. 2023 р.). Тернопіль : Вектор, 2023. С. 206—207.
11. Харченко Т. А., Ляшенко А.В., Башмакова И.Х. Биоразнообразие водных ценозов и качество воды низовьев Дуная в пределах Украины. *Гидробиол. журн.* 1998. Т. 34, № 6. С. 45—65.
12. Харченко Т. А., Ляшенко А.В., Башмакова И.Х. Ретроспективный анализ качества воды низовьев Дуная. *Там само*. 1999. Т. 35, № 6. С. 3—16.
13. Черой А.И., Колесник М.О. Гидроэкологические аспекты проникновения морских вод в судоходные каналы (на примере дельты Дуная). Актуальні проблеми сучасної гідроєкології : зб. матеріалів наук.-практ. конференції, присвяч. 95-річчю заснування Національної Академії Наук України (5—6 листоп. 2013 р.). Київ, 2013. С. 97.
14. Якушин В.М., Бей Т.В., Шмаргун Л.М. Оценка качества воды Дуная по санитарно-бактериологическим показателям. *Гидробиол. журн.* 1991. Т. 27, № 2. С. 41—48.
15. Arvanitidou M., Kanellou K., Vagiona D.G. Diversity of *Salmonella* spp. and fungi in northern Greek rivers and their correlation to fecal pollution indicators. *Environ. Res.* 2005. Vol. 99, N 2. P. 278—284.
16. Cabral J.P.S. Water Microbiology. Bacterial Pathogens and Water. *J. Environ. Res. Public. Health*. 2010. Vol. 7, N 10. P. 3657—3703.
17. Directive 2006/7/EC of the European Parliament and of the Council of 15 February 2006 concerning the management of bathing water quality and repealing Directive 76/160/EEC (<https://eur-lex.europa.eu/legal-content/en/TXT/?uri=CELEX:32006L0007>)
18. Hydrobiocenoses of the transboundary sections of the Ukrainian and Romanian parts of the Danube Delta / Ed. by A. Liashenko. Kyiv: Cathedra, 2018. 312 p.
19. Kalcheva H., Dinka M., Agoston-Szabo E. et al. Bacterioplankton from two Hungarian Danube River wetlands (Beda-Karapanca, Danube-Drava National Park) and its relations to environmental variables. *Transylv. Rev. Syst. Ecol. Res.* 2016. Vol. 18, N 1. P. 1—12.
20. Kalcheva H., Kalchev R., Beshkova M. Bacterioplankton of wetlands along the lower Danube River (Bulgaria) and its relation to environmental factors. *Acta zool. bulg.* 2014. Suppl. 7. P. 83—89.

21. Kovalova N.V., Medinets V.I., Konareva O.P. Long-term changes of bacterioplankton and chlorophyll *a* as indicators of changes of the north-western part of the Black Sea ecosystem during the last 30 years. *J. Environ. Protec. Ecol.* 2010. Vol. 11, N 1. P. 191—198.
22. Kristufek V., Elhottova D., Chronakova A. et al. Growth strategy of heterotrophic bacterial population along successional sequence on spoil of brown coal colliery substrate. *Folia Microbiol. (Praha)*. 2005. Vol. 50. P. 427—435.
23. Liashenko A.V., Shcherbak V.I., Semeniuk N.Ye., Zorina-Sakharova K.Ye. Continuity and discreteness of the communities of hydrobionts in the lotic—lentic ecosystem of the Danube River Delta: benthic invertebrates. *Hydrobiol. J.* 2024. Vol. 60, N. 3. P. 3—25.
24. Liashenko A., Zorina-Sakharova K. The influence of the invertebrate drift on the communities of the Danube Delta marine edge. *Acta zool. bulg.* 2014. Suppl. 7. P. 27—31.
25. Liashenko A.V., Zorina-Sakharova K.Ye. Communities of benthos invertebrates of the Kiliya delta of the Danube River. *Hydrobiol. J.* 2023. Vol. 59, N 6. P. 3—19.
26. Liashenko, A.V., Zorina-Sakharova, K.Y., Pohorielova, M.S. et al. Impact of hydrotechnical construction on aquatic ecosystems of the Kiliya branch of the Danube Delta. *Biosystems Diversity*. 2022. Vol. 30, N 4. P. 359—371.
27. Lyashenko A.V., Zorina-Sakharova K.Ye. Macroinvertebrates of the marine edge and fore-delta of the Kiliya branch of the Danube River Delta. *Hydrobiol. J.* 2015. Vol. 51, N 2. P. 3—20.
28. Methods in microbiology / Ed. by J.H. Paul. USA : Acad. Press, 2001. Vol. 30. 657 p.
29. Oleynik G.N. Bacterioplankton and bacteriobenthos in ecotone ecosystems. *Hydrobiol. J.* 1999. Vol. 35, N 1. P. 138—150.
30. Oleynik G.N., Kabakova T.N. Bacteriobenthos of Danube Lakes. *Ibid.* 1998. Vol. 34, N 1. P. 46—53.
31. Oleynik G.N., Starosila Ye.V. Microbiological characteristic of the water bodies with high anthropogenic impact. *Ibid.* 2005. Vol. 41, N 6. P. 66—77.
32. Oleynik G.N., Starosila Ye.V. Structure and functioning of bacterioplankton and bacteriobenthos in the water bodies with high content of inorganic nitrogen. *Ibid.* 2010. Vol. 46, N 6. P. 26—36.
33. Oleynik G.N., Yurishinets V.I., Starosila Ye.V. Bacterioplankton and bacteriobenthos as biological indicators of aquatic ecosystem state. *Ibid.* 2011. Vol. 47, N 2. P. 37—48.
34. Palijan G., Bogut I. Effects of high water levels on bacterioplankton abundance in the Danube River floodplain (Kopački Rit, Croatia). *Polish J. Environ. Stud.* 2007. Vol. 16, N 1. P. 113—121.
35. Pernthaler A., Amann R. Simultaneous fluorescence in situ hybridization of mRNA and rRNA in environmental bacteria. *Appl. Environ. Microbiol.* 2004. Vol. 70, N 9. P. 5426—5433.
36. Shcherbak V.I., Liashenko A.V., Semeniuk N.Ye. et al. Continuity and discreteness of the communities of hydrobionts in the lotic-lentic ecosystem of the Danube River Delta: Phytoplankton. *Hydrobiol. J.* 2023. Vol. 59, N 3. P. 3—27.
37. Starosyla Ye.V. Conditionally pathogenic and pathogenic microorganisms in hydroecosystems and their role in water quality assessment (a review). *Ibid.* 2021. Vol. 57, N 4. P. 27—35.
38. Starosyla Ye.V., Yuryshynets V.I. Bacterioplankton and bacteriobenthos as ecological indicators of the reservoirs' ecology-sanitary state and the safety of water use. *Ibid.* 2023. Vol. 59, N 6. P. 58—70.
39. Wikner J., Hagström A. Bacterioplankton intra-annual variability: importance of hydrography and competition. *Aquat. Microb. Ecol.* 1999. Vol. 20. P. 245—260.
40. Zorina-Sakharova K. Ye., Lyashenko A.V. Macroinvertebrates-invaders in the Kiliya Delta of the Danube River. *Hydrobiol. J.* 2020. Vol. 56, N 3. P. 46—61.

Надійшла 27.06.2024

V.I. Yuryshynets, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Leading Researcher,
Institute of Hydrobiology of the NAS of Ukraine,
Volodymyr Ivasyuk Avenue, 12, 04210, Ukraine
e-mail: ciliator@ukr.net
ORCID 0000-0001-6310-7874

Ye. V. Starosyla, Ph. D. (Biol.), Senior Researcher,
Institute of Hydrobiology of the NAS Ukraine,
Volodymyr Ivasyuk Avenue, 12, 04210, Ukraine
e-mail: jenya_star@ukr.net
ORCID 0000-0001-5366-7894

A.V. Liashenko, Dr. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Leading Researcher,
Institute of Hydrobiology of the NAS of Ukraine,
Volodymyr Ivasyuk Avenue, 12, 04210, Ukraine
ORCID 0000-0003-0028-4974

K.Ye. Zorina-Sakharova, Ph. D. (Biol.), Senior Researcher,
Institute of Hydrobiology of the NAS Ukraine,
Volodymyr Ivasyuk Avenue, 12, 04210, Ukraine
ORCID 0000-0001-6159-2642

V.M. Yakushyn, Dr. Sci. (Biol.), Senior Researcher,
Institute of Hydrobiology of the NAS Ukraine,
Volodymyr Ivasyuk Avenue, 12, 04210, Ukraine

BACTERIOPLANKTON OF RIVER SECTIONS OF THE KILIYA DANUBE DELTA

Microbiological research (part of complex hydrobiological investigations of different types of water bodies in the lower Danube, 2018—2023) allows us to suggest that the bacterioplankton community of the river sections of the Kiliya Danube Delta is characterized by high values of the total number ($5.5\text{—}32.2$ million cells/cm³, average value — 13.3 ± 6.6 million cells/cm³), the number of bacteria with an intact cytoplasmic membrane (5.9 ± 5.1 million cells/cm³), different ecological groups of bacteria — eutrophic bacteria (241.0 ± 222.5 thousand cells/cm³) and oligotrophic bacteria (150.5 ± 184.7 thousand cells/cm³).

A peculiar feature of the bacterioplankton community of the studied areas is a significant number of dead bacteria (cells with a disrupted cytoplasmic membrane) ($1.85\text{—}24.1$ million cells/cm³, average value: 7.4 ± 4.6 million cells/cm³), that made of 56.2 % of the total number of bacterioplankton. In some areas, the proportion of dead cells exceeded 80—90 %. It is suggested that this phenomenon illustrates the extreme ecological conditions of the research region, which are characteristic of ecotone deltaic ecosystems of the «river — sea» type and may be related to the multi-vector influence of the sea and local pollution from the adjacent territory on the bacterial community.

It was established that the ratio of the number of dead cells per one live bacterial cell was the highest (>5) in areas subject to potential anthropogenic influence by domestic and industrial effluents (the city of Vylkove). It is proposed to use this ratio for ecological indication.

The number of eutrophic and oligotrophic bacteria differed significantly in different seasons of the year. ANOVA proved the lowest abundance of eutrophic bacteria (*r*-strategists) in winter and the predominance of oligotrophic bacteria (*K*-strategists) in autumn (Wilks Lambda = 0.00479, $F(32, 22) = 8.7032$, $p < 0.001$).

Opportunistic bacteria of different groups were present in most samples and research areas. According to the number of *Escherichia coli* and *Enterococcus faecalis* (regulated by Directive 2006/7/EC), which exceeded the regulatory norms by tens and sometimes hundreds of times, most of the studied river sections of the lower Danube were characterized by the unsatisfactory quality of the water environment.

The total abundance (in the autumn-winter period) of bacterioplankton in the river sections of the Danube Delta, which are close to the sea, was significantly higher (Wilks Lambda = 0.01288, $F(32, 12) = 2.9289$, $p = 0.02569$).

Factor analysis (extraction method — method of principal components) showed the existence of a reliable relationship between the abundance of some groups of opportunistic bacteria in water (*Enterococcus*, *Escherichia*, *Pseudomonas*) and dead bacteria, which indicates a significant influence of local conditions (sea and pollution) on the sanitary condition of water ecosystems of the region.

Keywords: *bacterioplankton, eutrophic bacteria, oligotrophic bacteria, opportunistic bacteria, Danube Delta.*

ПАМ'ЯТІ ЛЯШЕНКА АРТЕМА ВОЛОДИМИРОВИЧА



Дирекція та співробітники Інституту гідробіології НАН України глибоко сумують з приводу смерті на 66-ому році життя доктора біологічних наук заступника директора з наукової роботи **ЛЯШЕНКА АРТЕМА ВОЛОДИМИРОВИЧА** (1959—2024).

Народився 4 лютого 1959 року в місті Києві. Після закінчення середньої школи № 153 ім. О.С. Пушкіна у 1976 році вступив до денного відділення біологічного факультету Київського державного університету ім. Т.Г. Шевченка, отримав спеціальність біолог-зоолог, викладач біології і хімії та у 1981 році прийшов на роботу до Інституту гідробіології АН УРСР, де і пропрацював до кінця свого земного шляху на посадах, які позначають формальну кар'єрну траєкторію людини науки: старший лаборант, інженер, старший інженер, молодший науковий співробітник, науковий співробітник, старший науковий співробітник, завідуючий лабораторією гідроекологічних проблем Дунаю, провідний науковий співробітник, заступник директора з наукової роботи.

Навчався в аспірантурі без відриву від виробництва (1985—1989 рр.) під керівництвом Т.А. Харченка та О.Ф. Алімова (м. Ленінград) підготував кандидатську дисертацію на тему «Макрозообентос канала межбасейновой переброски стока и роль в процессах формирования качества воды» (1990 р.). Докторську дисертацію «Бентосні безхребетні пониззя Дунаю» (науковий консультант — С.О. Афанасьєв) захистив у 2021 році. Вчене звання старшого наукового співробітника зі спеціальності «Гідробіологія» отримав у 2003 році.

Активно працював і став відомим фахівцем у галузі дослідження донних макробезхребетних, санітарної та продукційної гідробіології, вивчення механізмів формування біорізноманіття, функціонування та розвитку гідробіоценозів, оцінки якості природних вод та стану їхніх екосистем. Впродовж багатьох років виконував наукові дослідження на українській ділянці Дунаю, дунайській дельті, придунайських лиманах. Нездолго брав участь у науково-дослідних експедиціях, в тому числі міжнародних. В науковому доробку А.В. Ляшенка понад 200 наукових праць, серед яких статті у рейтингових міжнародних виданнях, монографії та винаходи.

У 2002—2016 рр. очолював лабораторію гідроекологічних проблем Дунаю, брав участь у державних програмах «Комплексного екологічного моніторингу довкілля при відновленні та експлуатації глибоководного суднового ходу Дунай-Чорне море» та «Моніторингу біорізноманіття гідробіонтів дельтових ділянок річок, естуаріїв та лиманів як основи системного використання біологічних ресурсів перехідних вод Азово-Чорноморського басейну». З 1998 р. брав участь у виконанні низки міжнародних проектів, зокрема INTAS-96-1745, українсько-румунсько-швейцарський SCOPES, українсько-американський з EPA USA. Під його керівництвом з 2004 р. було організовано міжакадемічне співробітництво між Інститутом гідробіології НАН України та Інститутом Біології Румунської АН.

Був Національним представником України в Міжнародній асоціації дунайських країн (IAD), членом міжвідомчої комісії з чужорідних інвазивних видів при Міністерстві захисту довкілля та природних ресурсів України, членом Гідроекологічного товариства України.

З 2016 року працював на посаді заступника директора Інституту гідробіології НАН України, поєднуючи складну науково-організаційну діяльність з творчими та непересічними науковими дослідженнями.

Ми всі глибоко поважали та любили Артема Ляшенка за його людські якості — доброту та порядність.

Жахлива, гірка та невинна втрата для рідних та усіх нас, для української та світової гідробіологічної науки.

Висловлюємо найщиріші співчуття рідним та близьким.

СВІТЛА ПАМ'ЯТЬ

Hydrobiological Journal

Number 1

2025

CONTENTS

General Hydrobiology

V.I. Shcherbak, N. Ye. Semenyuk, P.S. Kutishchev, D.A. Lutsenko & E.Sh. Koziychuk. Phytoplankton patterns in various ecosystems of the Dnieper River: quantitative development, dominant species complex, response of algae to some environmental factors and water quality 3

Yu.V. Nikolenko & O.M. Marenkov. Peculiarities of phytoplankton development in the Zaporizhzhya Reservoir under conditions of anthropogenic load 30

Aquatic Fauna and Flora

K. Sadhukhan, S. Lakkakula, T. Shunmugaraj & M.V. Ramana Murthy. First report of red alga *Halymenia* sp. overgrowth of stony corals at shallow water coral reefs of Palk bay coast, India 49

Fish-Husbandry Hydrobiology and Ichthyology

S.V. Kokodiy & A.O. Tsyba. Reasons for the extinction of unisexual populations of Prussian carp *Carassius gibelio* in water bodies of Ukraine 60

Ecological Physiology and Biochemistry of Aquatic Plants

Yu.G. Krot, T.O. Leontieva, O.M. Usenko, Yu.M. Krasnyuk, I.M. Konovets & L.S. Kipnis. Peculiarities of the chemical composition of the cultural medium in the process of growth of green microalgae in artificial conditions 77

Ecological Physiology and Biochemistry of Aquatic Animals

N.O. Vovchek, V.S. Markiv, V.O. Khomenchuk & V.Z. Kurant. Fractional composition of blood serum proteins of freshwater fish under the action of cobalt ions 90

Aquatic Microbiology

V.I. Yuryshynets, Ye. V. Starosyla, A.V. Liashenko, K.Ye. Zorina-Sakharova & V.M. Yakushyn. Bacterioplankton of river sections of the Kiliya Danube delta 101

Losses in Science

In memory of Liashenko Artem Volodymyrovych 124



Індекс 74115

ISSN 0375-8990. Гідробіол. журн. 2025. Т. 61, № 1. 1-125

Гідробіологічний журнал. Т. 61, № 1, 2025