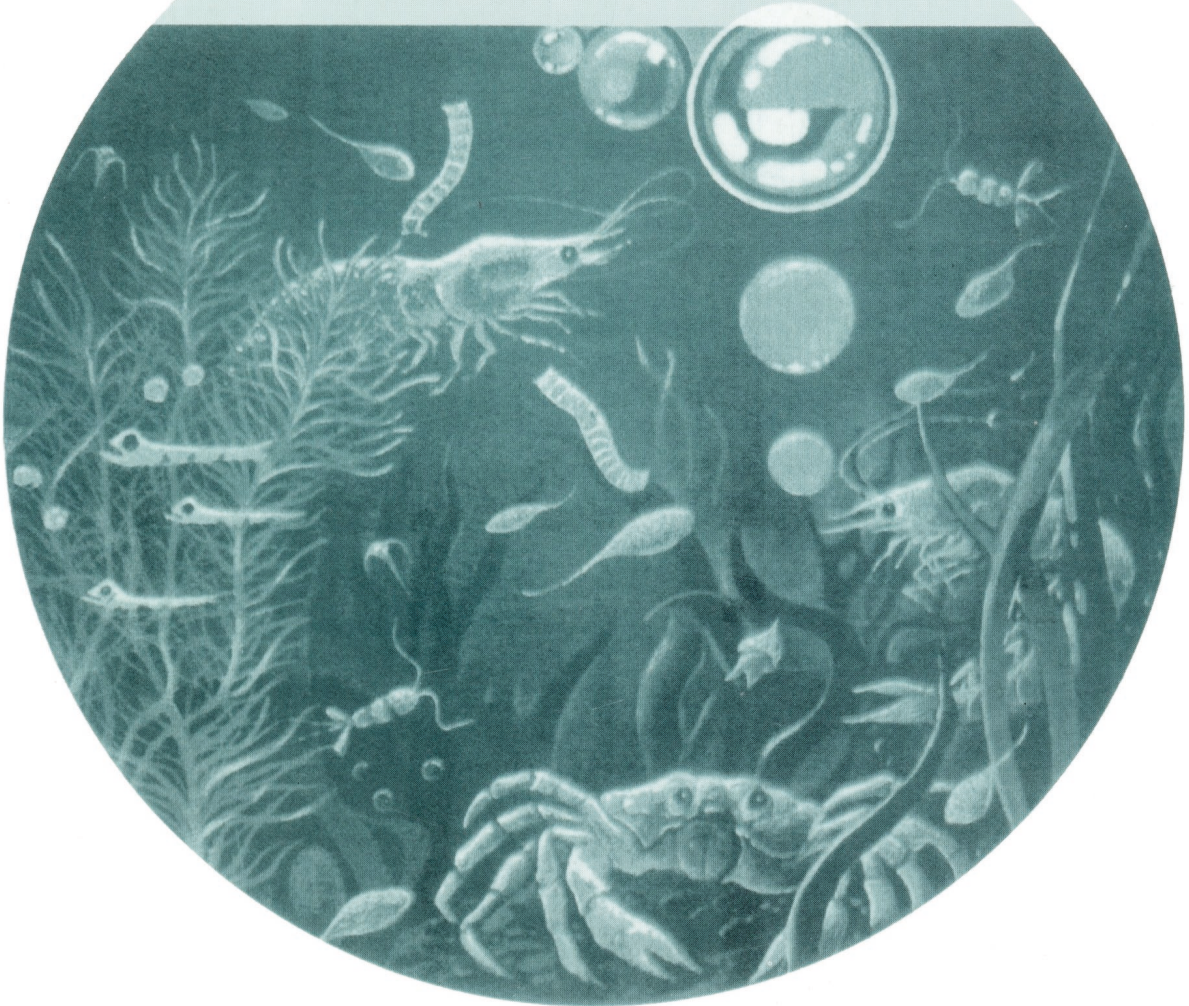


ISSN 0375-8990

ГІДРОБІОЛОГІЧНИЙ ЖУРНАЛ



5(365)

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

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

Ідентифікатор медіа у Реєстрі суб'єктів у сфері друкованих медіа R30-02509. Рішення Національної ради України з питань телебачення і радіомовлення № 224 від 01.02.2024

Журнал включений до Переліку наукових фахових видань України з присвоєнням 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

5 (365)
том 61 • 2025

ЗМІСТ

Загальна гідробіологія

Семенюк Н.Є., Давидов О.А., Григор'єва Г.Є., Жорова А.В., Козійчук Е.Ш. Процес колонізації <i>Typha angustifolia</i> L. водоростями різних екологічних груп на річковій ділянці Канівського водосховища (р. Дніпро, Україна)	3
Варігін О.Ю. Багаторічна динаміка стану макрозообентосу Тилігульського лиману (Північне Причорномор'я)	25
Герасимюк В.П., Рижко І.Л., Герасимюк Н.В. Сучасний стан мікрофітобентосу Червоного моря	36

Рибогосподарська гідробіологія і іхтіологія

Межжерін С.В., Циба А.О., Кокодій С.В., Афанасьєв С.О. Депресія іхтіоценозу р. Сейм внаслідок масштабного забруднення під час бойових дій у вересні 2024 року.	52
Шугуров О.О., Файзулін А.О. Індекс складності структури лабіринтів у дослідях оцінки здатності риб до навчання	65

Екологічна фізіологія і біохімія водних рослин

Веденичова Н.П. Участь фітогормонів у регуляції росту водної папороті <i>Salvinia natans</i> (L.) All.	82
--	----

Водна мікробіологія

Гудзенко О.В., Варбанець Л.Д., Іваниця В.О., Сейфулліна І.Й., Марцинко О.Е. Вплив біокоординаційних сполук германію (IV) та стануму (IV) на еластазну активність <i>Bacillus licheniformis</i> IMB B-8008	92
---	----

<i>Півень О.Т., Тарасенко Л.О., Панікар І.І., Богач М.В., Скрипка Г.А., Голубенко О.О. Сезонна динаміка мікробіологічних показників прісноводних риб Хаджибейського лиману.</i>	<i>105</i>
---	------------

Затверджено до друку Вченою радою інституту (протокол № 6 від 11.07.2025 р.)

Адреса редакції та видавця

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

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

Підп. до друку 19.09.2025. Формат 70 × 108/16. Гарн. Minion Pro.
Ум. друк. арк. 8,75. Обл.-вид. арк. 13,5. Тираж 95 прим.

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

ЗАГАЛЬНА ГІДРОБІОЛОГІЯ

УДК 581.526.323 (282.247.32+477—25)

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

О.А. ДАВИДОВ, к. б. н., ст. наук. співроб., ст. наук. співроб.,
Інститут гідробіології НАН України,
просп. Володимира Івасюка, 12, Київ, 04210, Україна
e-mail: davydovoleg01@gmail.com
ORCID 0009-0004-2381-723X

Г.Є. ГРИГОР'ЄВА, аспірантка,
Інститут гідробіології НАН України,
просп. Володимира Івасюка, 12, Київ, 04210, Україна
e-mail: annanika2930@gmail.com
ORCID 0000-0002-6406-1166

А.В. ЖОРОВА, аспірантка,
Інститут гідробіології НАН України,
просп. Володимира Івасюка, 12, Київ, 04210, Україна
e-mail: annazhorova3417@gmail.com
ORCID 0000-0001-5240-4443

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

ПРОЦЕС КОЛОНІЗАЦІЇ *ТУРНА ANGUSTIFOLIA* L. ВОДОРОСТЯМИ РІЗНИХ ЕКОЛОГІЧНИХ ГРУП НА РІЧКОВІЙ ДІЛЯНЦІ КАНІВСЬКОГО ВОДОСХОВИЩА (Р. ДНІПРО, УКРАЇНА)^{1, 2}

*Досліджено процеси колонізації *Turpha angustifolia* L. водоростями на річковій ділянці Канівського водосховища. Вже наприкінці I тижня експозиції на дослідних*

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

² Автори висловлюють подяку д. б. н., проф., чл.-кор. В.І. Юришинцю та д. б. н., проф. В.І. Щербаку за наукові консультації під час написання даної роботи.

Ц и т у в а н н я: Семенюк Н.Є., Давидов О.А., Григор'єва Г.Є., Жорова А.В., Козійчук Е.Ш. Процес колонізації *Turpha angustifolia* L. водоростями різних екологічних груп на річковій ділянці Канівського водосховища (р. Дніпро, Україна). *Гідробіол. журн.* 2025. Т. 61, № 5. С. 3—24.

рослинах відбулось заселення вільної поверхні (початкова колонізація), видове багатство новоутвореного угруповання нараховувало 79 видів і внутрішньовидових таксонів, а біомаса — 0,192 мг/10 см². На III тижні експозиції відбулось суттєве зниження біомаси фітоепіфітону на дослідних рослинах, проте вже на IV тижні відбулась «реколонізація» звільнених патчів. Показано, що внутрішньодобові коливання швидкості течії та рівня води безпосередньо впливають на процеси заселення рослинних субстратів водоростями. За підвищеного рівня води і незначної амплітуди його коливань у фітоепіфітоні переважає імміграція видів з фітопланктону та фітоепіфітону фонових рослин, тоді як за різкого зниження рівня води — надходження видів з мікрофітобентосу. Міграцію домінуючого в планктоні виду *Aulacoseira italica* на поверхню рослинних субстратів можна розглядати як прояв мас ефекту. Біомаса *A. italica* у фітоепіфітоні дослідних рослин тісно корелювала з біомасою цього виду у фітопланктоні ($r=0,97$; $p=0,007$). Для фітоепіфітону фонових рослин такої кореляції не встановлено, оскільки на фонових рослинах угруповання водоростей сформовані впродовж тривалого часу, і в них більш виражені процеси сортування видів.

Ключові слова: колонізація, метаугруповання, фітоепіфітон, фітопланктон, мікрофітобентос, сортування видів, мас ефект, Канівське водосховище.

Вивчення колонізації підводних субстратів водоростями — доволі складне питання, оскільки на субстратах паралельно протікають різноспрямовані процеси. Так, збільшення кількості видів та чисельності водоростей на субстраті відбувається внаслідок їхньої імміграції та відтворення, а зменшення — через еміграцію, загибель та виїдання безхребетними-альгофагами. Дослідження зазначених процесів ускладнюється тим, що при опрацюванні проби водоростей неможливо достеменно визначити скільки організмів потрапило на субстрат шляхом імміграції, а скільки з'явилося у результаті поділу клітин [12]. Крім того, залишаються недостатньо вивченими міжвидові взаємодії, що відбуваються в процесі колонізації [31].

Літературний пошук показав, що процеси заселення субстратів водоростями у водних екосистемах досліджувались, зокрема, для р. Дунай вище м. Будапешта [12, 13], р. Колорадо [26], Великих Американських озер [14], оз. Сакадас (заплава р. Дунай, Хорватія) [25], естуарію Східна Шельда (Нідерланди) [22] та інших водних екосистем. Як експериментальні субстрати використовували предметне скло [20, 25, 29], матове скло [12, 13], неглазуровані керамічні [21, 24] або порцелянові пластинки [26], невеликі бетонні блоки [31]. Також нідерландськими гідробіологами було сконструйовано складний штучний субстрат Elastocoast® з поліуретановою основою, на яку наносили пісок і вапняк для заселення водоростями та безхребетними [22].

У Франції дослідження заселення різнотипних субстратів водоростями обростань входять до складу державної програми з оцінки якості води річок [28].

В Україні експерименти з колонізації штучних субстратів гідробіонтами проводили на водоймах-охолоджувачах ТЕС та АЕС, а також на Канівському водосховищі [5, 27].

Відповідно до специфічних стратегій прикріплення до субстрату і здатності пристосовуватись до динаміки водних мас та біогенного режиму водорості обростань поділяють на такі функціональні групи [14, 25]:

- 1) R-стратегі (від англ. *ruderal* — рудеральні).
- 2) C-стратегі (від англ. *competitive* — конкурентоздатні).
- 3) S-стратегі (від англ. *stress-tolerant* — толерантні до стресових чинників).

R-стратегі зазвичай мають дрібні клітини, міцно прикріплюються до субстрату, здатні до швидкої колонізації та адаптовані до місцеснувань з високою частотою порушень (наприклад, частими паводками) і широкого діапазону концентрацій біогенних елементів. Це, як правило, ранні колонізатори, які розвиваються у піонерних угрупованнях. До цієї групи належать виключно діатомові водорості, зокрема з родів *Cocconeis*, *Achnanthes*, *Fragilaria* [14, 25].

C-стратегі зазвичай мають крупніші клітини, це, як правило, ниткуваті форми або форми на стебельцях, тому вони є більш ефективними конкурентами за світло та біогенні елементи. До цієї групи належать, зокрема, ниткуваті зелені водорості з родів *Cladophora* й *Rhizoclonium* та центрична діатомова водорість *Melosira varians*, яка утворює довгі ланцюжкові колонії [14, 25].

S-стратегі — це форми, найбільш пристосовані до оліготрофних умов у водних екосистемах з низькою частотою порушень. До них автори цитованої публікації відносять діатомові з родів *Epithemia*, *Rhopalodia*, *Meridion*, ціанобактерії — *Calothrix*, *Nostoc*, *Tolypothrix*, зелені — *Draparnaldia* тощо [14, 25].

Як правило, R-стратегі домінують на ранніх стадіях сукцесії угруповань обростань, а C- та S-стратегі — у більш зрілих угрупованнях [14, 25].

Водночас, польові експерименти із заселення штучних субстратів, проведені угорськими альгологами на р. Дунай [12], показали, що на ранніх стадіях колонізації значну частину угруповання перифітону складають планктонні форми. Крім того, ранніми колонізаторами були великі безшовні та двошовні діатомові, на другій фазі колонізації переважали дрібні двошовні та одношовні діатомові, а в сформованому угрупованні — одно- і двошовні діатомові середнього розміру. При цьому, *Cocconeis placentula* Ehrenberg, який згідно [14] вважається піонерним видом (R-стратегом), в дослідженні угорських вчених [12] переважав на другій фазі колонізації й віднесений авторами до колонізаторів-індиферентів. Процес колонізації субстратів розпочинався вже впродовж кількох перших годин після початку експозиції. Перші сліди обростань, видимі неозброєним оком, з'явились на 3—4-й день експозиції, а рання фаза колонізації, за даними авторів, завершується на 7—8-й день експозиції [12].

У більш довгостроковому аспекті процес колонізації субстратів водоростями можна умовно розділити на такі етапи: етап початкової колонізації (3—6 днів), етап формування угруповання (12—18 днів) та етап первинної сукцесії (24—27 днів) [31]. Важливу роль у процесі заселення субстратів відіграють міжвидові взаємодії водоростей [31].

Попри те, що процеси заселення субстратів водоростями активно вивчаються, як зазначалось вище, дана проблематика і досі актуальна та потребує подальших досліджень. Маловивченим питанням є з'ясування ролі інших водоростевих угруповань у поповненні обростань новими видами, зокрема взаємодія між фітопланктоном та фітоепіфітоном [17]. На наш погляд, зазначені процеси доцільно розглядати в контексті теорії метаугруповань, тобто з точки зору обміну потенційно взаємодіючих видів між водоростевими угрупованнями водної товщі, дна та твердих субстратів [11]. До того ж, більшість досліджень процесів колонізації проводилась на штучних інертних субстратах, тоді як значний інтерес становить заселення живих рослинних субстратів у природних умовах.

З огляду на це, метою роботи було простежити у часі послідовність колонізації поверхні вищих водних рослин водоростями з різних екологічних груп, які формують фітоепіфітон, та оцінити роль фітопланктону, мікрофітобентосу та фітоепіфітону на розташованих поряд рослинах у заселенні вільної від водоростей поверхні рослинного субстрату.

Матеріал і методика досліджень

Дослідження процесів заселення вищих водних рослин водоростями обростань проводили на річковій ділянці Канівського водосховища в районі парку «Наталка» в літній сезон 2024 р. Карту-схему району дослідження наведено в нашій попередній публікації [3].

Експеримент тривав 5 тижнів — з 25 червня по 30 липня 2024 р.

На початку дослідження (25 червня, «початок дослідження») за допомогою спеціальної щітки було відчищено від обростань підводні частини п'яти стебел рогозу вузьколистого (*Typha angustifolia* L.) (надалі — «дослідні рослини»). Відчищені стебла було промарковано. Паралельно відібрано проби фонових угруповань водоростей — фітопланктону, мікрофітобентосу та фітоепіфітону (з розташованих поряд рослин, надалі — «фонові рослини»).

Упродовж п'яти наступних тижнів послідовно відбирали проби фітоепіфітону з маркованих дослідних рослин, а також проби фонових угруповань водоростей. Результати I тижня експерименту знімали 02 липня; II тижня — 09 липня; III тижня — 16 липня; IV тижня — 23 липня; V тижня — 30 липня.

Проби фітопланктону відбирали об'ємом 0,5 дм³ та фіксували 40 %-вим розчином формальдегіду з розрахунку 1:100 та згущували методом седиментації [8]. Проби мікрофітобентосу відбирали мікробентометром МБ-ТЄ в трьох повтореннях та фіксували 40 % розчином формальдегіду з розрахунку 1:10 [8]. Для дослідження фітоепіфітону фрагменти вищих водних рослин (ВВР) довжиною 5—8 см зрізали під водою, поміщали у склянки об'ємом 100 см³ і заливали дистильованою водою. У лабораторії з рослин зчищали обростання і фіксували 40 %-вим розчином формальдегіду з розрахунку 1:10 [1, 9, 10].

Камеральну обробку проб водоростей проводили в камері Нажотта (об'ємом 0,02 см³) під світловими мікроскопами Carl Zeiss (Jena),

МББ-1А, Axio Imager A1 з окулярами 7×, 15× об'єктивами 20×, 40×, 90× (імерсійний) [1, 8]. Для визначення діатомових водоростей виготовляли постійні препарати [6], використовуючи синтетичну діатомову смолу Naphrax фірми Brunel Microscopes LTD (Великобританія) з індексом заломлення світла 1,74.

Таксономічну номенклатуру водоростей наведено відповідно до AlgaeBase станом на серпень 2023 р. [15].

Приуроченість водоростей до різних еколого-морфологічних груп (ЕМГ): планктонів, бентонів, перифітонів визначали відповідно до [23].

Варто зазначити, що в кожній ЕМГ є факультативні форми, які в умовах прибережних зон можуть зустрічатись як на дні, так і в товщі води, на вищих водних рослинах, неживих твердих субстратах. Їх умовно відносять до евритопних форм [23].

Кількісні показники водоростей (чисельність, біомасу) розраховували за допомогою загальноприйнятих методів [1, 8].

Важливим чинником, що впливав на процеси заселення поверхні вищих водних рослин водоростями, було коливання рівня води. Так, за даними Центральної геофізичної обсерваторії НАН України [7] у період проведення досліджень рівень води на гідрологічному посту Київ коливався від 434 см (30 липня) до 471 см (26 червня) (рис. 1). З рисунку видно, що впродовж періоду дослідження рівень води знизився приблизно на 30 см. Якщо на початку дослідження рівень води був на 10—20 см вище за нормальний підпірний рівень (НПР)³, то наприкінці V тижня дослідження — майже на 20 см нижче за НПР.

Також особливістю періоду дослідження була аномально висока температура води, максимальні показники якої (26,2—26,9 °C) спостерігались упродовж IV тижня експерименту (див. рис. 1).

Результати досліджень та їх обговорення

Загалом у ході експерименту на річковій ділянці Канівського водосховища було ідентифіковано 281 вид та внутрішньовидовий таксон водоростей, включно з номенклатурним типом виду (ввт), які відносяться до семи відділів: Cyanobacteria — 30 ввт, Bacillariophyta — 162 ввт, Cryptophyta — 4 ввт, Miozoa — 3 ввт, Ochrophyta — 7 ввт, Chlorophyta — 65 ввт, Euglenozoa — 10 ввт.

За період досліджень у фітоепіфітоні фонових рослин було ідентифіковано 147 ввт з шести відділів: Cyanobacteria — 13 ввт, Bacillariophyta — 104 ввт, Cryptophyta — 1 ввт, Ochrophyta — 1 ввт, Chlorophyta — 24 ввт, Euglenozoa — 4 ввт.

³ Відповідно до Правил експлуатації водосховищ Дніпровського каскаду від 27.05.2022 р. [4] нормальний підпірний рівень Канівського водосховища становить 91,5 м Балтійської системи висот. З огляду на те, що відмітка нуля гідрологічного посту Київ — 87,0 м, то за НПР рівень води на гідрологічному посту становитиме 450 см.

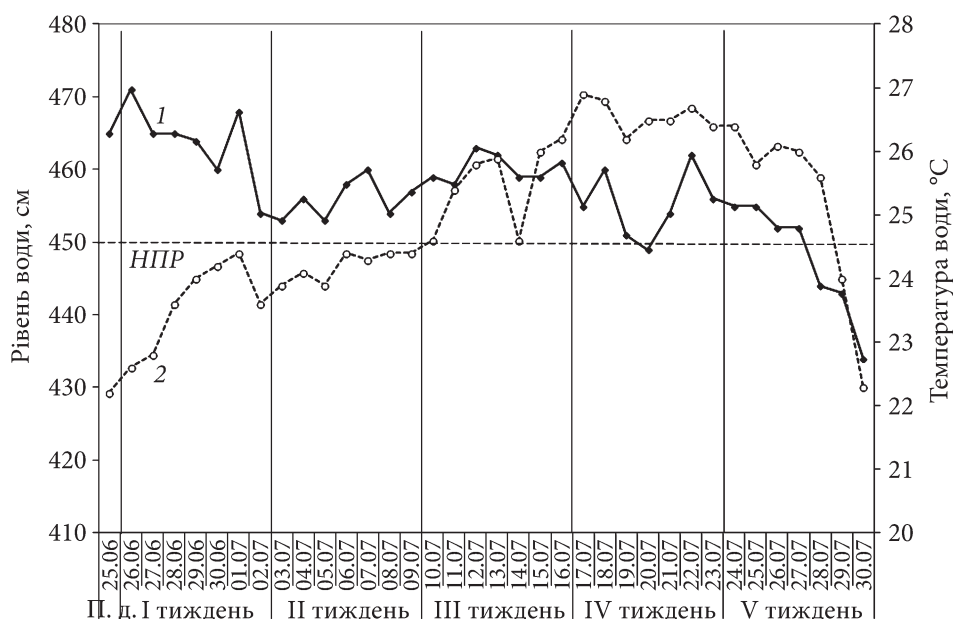


Рис. 1. Динаміка рівня води (1) і температури води (2) в Канівському водосховищі на гідрологічному посту Київ Центральної геофізичної обсерваторії на 08:00 годину ранку (відмітка нуля гідропосту 87,00 м у Балтійській системі висот) (за даними ЦГО [7]) у період проведення досліджень. Пунктирною лінією позначено рівень води за НІПР

Фітоепіфітон на дослідних рослинах налічував 157 ввт з шести відділів: Cyanobacteria — 16 ввт, Bacillariophyta — 112 ввт, Cryptophyta — 1 ввт, Ochrophyta — 2 ввт, Chlorophyta — 19 ввт, Euglenozoa — 7 ввт.

У фітопланктоні виявлено 194 ввт з семи відділів: Cyanobacteria — 18 ввт, Bacillariophyta — 106 ввт, Cryptophyta — 4 ввт, Miozoa — 3 ввт, Ochrophyta — 7 ввт, Chlorophyta — 53 ввт, Euglenozoa — 3 ввт.

Мікрофітобентос загалом представлений 110 ввт з чотирьох відділів: Cyanobacteria — 13 ввт, Bacillariophyta — 91 ввт, Chlorophyta — 5 ввт, Euglenozoa — 1 ввт.

Часову динаміку видового багатства, чисельності та біомаси водоростей у фонових та дослідних водоростевих угрупованнях наведено в таблиці 1.

Кількісні показники розвитку фітоепіфітону та співвідношення таксономічних відділів у їх формуванні в основному узгоджуються з даними, отриманими раніше іншими дослідниками для водоростевих угруповань на повітряно-водних рослинах річкової ділянки Канівського водосховища [16, 18, 19].

Вже наприкінці першого тижня дослідження у фітоепіфітоні на дослідних рослинах нараховувалось 79 ввт водоростей, а отже можна стверджувати, що відбулось успішне заселення новоутворених патчів. Це уз-

Таблиця 1
Часова динаміка видового багатства, чисельності та біомаси водоростей у фонових та дослідних водоростевих угрупованнях

Угрупо- вання	Тиждні	Видове багатство		Чисельність		Біомаса	
		кількість ввт	Суанобacteria : Bacillariophyta : Chlorophyta, %	тис. кл/дм ³ (тис. кл/10 см ²)	Суанобacteria : Bacillariophyta : Chlorophyta, %	мг/дм ³ (мг/10 см ²)	Суанобacteria : Bacillariophyta : Chlorophyta, %
ФПл	П. д.	64	8 : 67 : 17	89799	99 : <1 : <1	6,424	90 : 7 : 3
	I	72	4 : 67 : 19	3252	40 : 21 : 28	1,389	4 : 56 : 18
	II	97	8 : 63 : 23	17356	53 : 30 : 16	6,638	8 : 71 : 10
	III	89	4 : 73 : 16	20239	87 : 6 : 6	3,705	47 : 29 : 8
	IV	101	11 : 54 : 30	22118	77 : 8 : 14	3,957	7 : 42 : 43
МФБ	V	72	11 : 71 : 17	19484	93 : 4 : 4	2,453	68 : 22 : 9
	П. д.	38	8 : 89 : 3	514	59 : 40 : 1	0,362	3 : 97 : <1
	I	33	15 : 85 : < 1	1425	41 : 59 : <1	0,777	7 : 93 : <1
	II	53	8 : 89 : 2	1336	25 : 73 : 1	2,333	2 : 96 : <1
	III	59	8 : 85 : 7	2125	38 : 59 : 3	1,346	10 : 89 : 1
ФЕфрон.	IV	43	9 : 86 : 5	667	42 : 55 : 3	0,564	5 : 94 : 1
	V	46	7 : 91 : 2	423	8 : 91 : 2	0,464	<1 : 99 : 1
	П. д.	56	4 : 86 : 9	93	2 : 84 : 11	0,074	<1 : 80 : 19
	I	49	2 : 92 : 6	88	2 : 93 : 5	0,149	<1 : 87 : 13

Продовження табл. 1

Угрупування	Тижні	Видове багатство		Чисельність		Біомаса	
		кількість вет	Cyanobacteria : Bacillariophyta : Chlorophyta, %	тис. кл/дм ³ (тис. кл/10 см ²)	Cyanobacteria : Bacillariophyta : Chlorophyta, %	мг/дм ³ (мг/10 см ²)	Cyanobacteria : Bacillariophyta : Chlorophyta, %
ФЕ _{досл.}	II	91	8 : 78 : 11	312	51 : 42 : 5	0,170	2 : 91 : 3
	III	80	6 : 79 : 13	206	24 : 65 : 10	0,262	3 : 86 : 11
	IV	44	5 : 80 : 11	50	13 : 71 : 14	0,202	< 1 : 31 : 67
	V	40	13 : 78 : 10	285	61 : 34 : 5	0,141	10 : 88 : 2
	I	79	6 : 78 : 11	422	60 : 33 : 5	0,192	1 : 85 : 12
	II	82	11 : 79 : 7	1027	72 : 26 : 2	0,243	3 : 94 : 2
	III	69	7 : 84 : 3	166	61 : 32 : 5	0,074	2 : 85 : 6
	IV	71	11 : 79 : 4	1627	82 : 17 : 1	0,437	9 : 90 : < 1
	V	41	2 : 95 : 2	47	32 : 64 : 4	0,035	< 1 : 98 : 2
Примітка. П. д. — початок дослідження. Тут і далі: ФПл — фітопланктон, МФБ — мікрофітобентос, ФЕ _{фон.} — фітоепіфітон на фонових рослинах, ФЕ _{досл.} — фітоепіфітон на дослідних рослинах.							

годжується з даними інших дослідників [12, 31], які спостерігали завершення ранньої фази колонізації наприкінці першого тижня експозиції субстратів.

Аналіз розподілу видового багатства водоростевих угруповань, що досліджувались, за ЕМГ показав, що у фітопланктоні переважають планктонти (36—50 %) і перифітонти (16—28 %), у мікрофітобентосі — бентонти (30—43 %) та перифітонти (17—33 %), а у фітоепіфітоні — перифітонти (24—37 %), бентонти (16—29 %) та планктонти (12—28 %).

Примітно, що розподіл біомаси водоростей за ЕМГ має дещо інший характер. У фітопланктоні спостерігається домінування планктонтів (77—97 %), у бентосі — бентонтів (14—48 %). На дні евритопні форми формували 29—58 %. Біомасу фітоепіфітону на фонових рослинах формують в основному перифітонти (8—87 %) та евритопні форми (10—60 %), тоді як на дослідних рослинах крім евритопних форм (37—61 %) та перифітонтів (18—44 %) спостерігається значна частка планктонтів (8—23 %). Це узгоджується з літературними даними [12] щодо того, що планктонні форми відіграють важливу роль на ранніх стадіях колонізації субстратів, осідаючи з товщі води на ще незаселену епіфітними формами поверхню рослин. Як приклад, на рисунку 2 представлено розподіл видового багатства та біомаси фітоепіфітону за ЕМГ на фонових та дослідних рослинах.

Наприкінці першого тижня експерименту видове багатство та біомаса фітоепіфітону на дослідних рослинах перевищує аналогічні показники для фітоепіфітону фонових рослин. Проте вже наприкінці третього тижня експерименту біомаса фітоепіфітону на дослідних рослинах суттєво знижується (майже втричі порівняно з другим тижнем) (див. рис. 2, б). Цьому міг посприяти підйом рівня води, який спостерігався на третьому тижні (приблизно на 10 см порівняно з другим тижнем). Ймовірно, підвищення рівня води могло посилити процеси еміграції видів з новосформованого угруповання на дослідних рослинах. Необхідно зважати також на високу температуру води, яка наприкінці третього тижня досягла 26,0—26,2 °C та могла негативно вплинути на розвиток діатомових водоростей — основного компонента фітоепіфітону. Крім того, внаслідок підвищення температури води у фітопланктоні зросла біомаса ціанобактерій — збудників «цвітіння»: *Microcystis aeruginosa* (Kützinger) Kützinger, *M. wesenbergii* (Komárek) Komárek ex Komárek, які екранують товщу води від сонячної радіації, що також могло пригнічувати розвиток фітоепіфітону.

Для фітоепіфітону на фонових рослинах зниження біомаси на третьому тижні не зареєстровано (див. рис. 2, б). Вочевидь це пов'язано з тим, що угруповання на фонових рослинах формувалось упродовж тривалішого часу і, відповідно, є більш стійким до впливу несприятливих чинників, ніж новосформоване угруповання на дослідних рослинах. Адже, як зазначено у роботі [31], третій тиждень заселення нових субстратів відповідає етапу, коли угруповання ще формується.

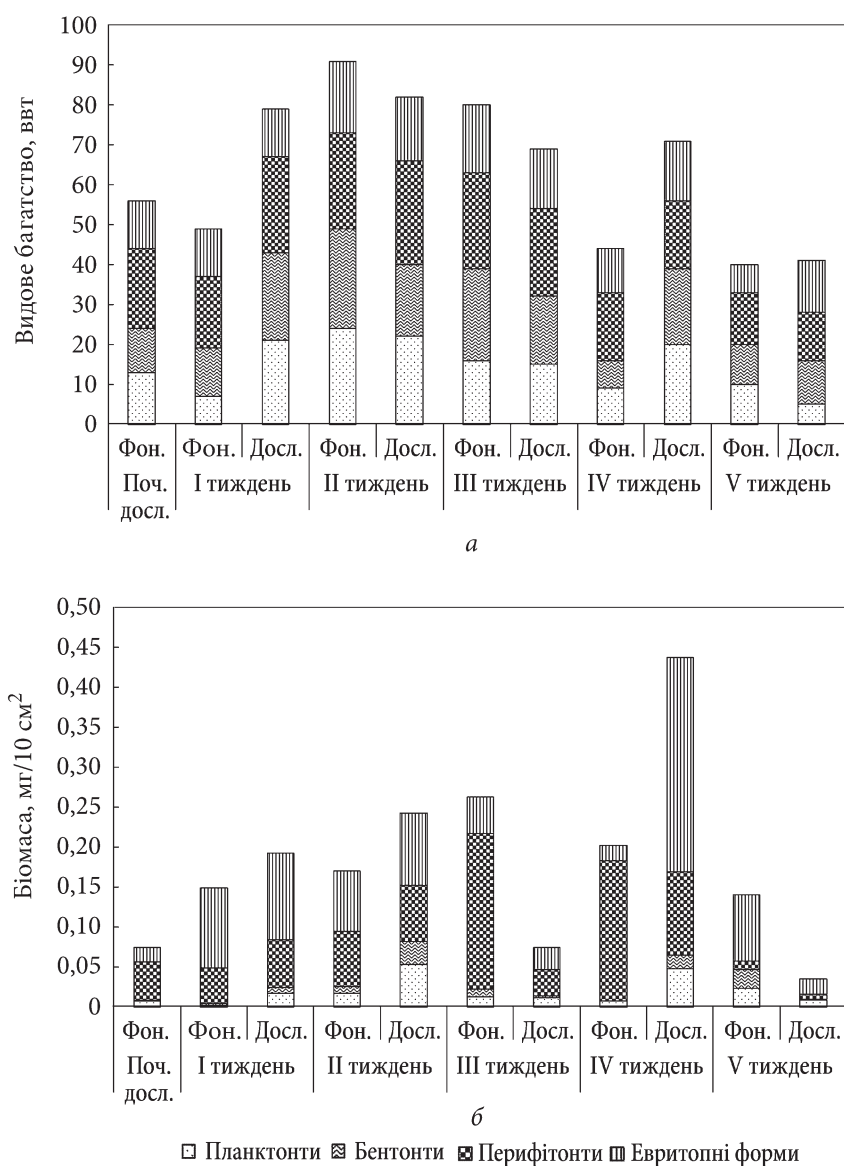


Рис. 2. Розподіл видового багатства (а) та біомаси (б) фітоепіфітону на фонових (фон.) та дослідних рослинах (досл.) за ЕМГ

На четвертому тижні експерименту, який відповідає етапу первинної сукцесії угруповання відповідно до [31], відмічено зростання як видового багатства, так і біомаси фітоепіфітону на дослідних рослинах. Це може бути зумовлено заселенням нових патчів, які звільнились наприкінці третього тижня. У роботі [12] такий процес має назву «реколонізація».

Для дослідження процесів міграції водоростей з планктону, бентосу та епіфітону фонових рослин на вільну від водоростей поверхню дослідних рослин було розраховано яка саме кількість видів складала так

званий «обмінний фонд», тобто була спільною для досліджуваних водоростевих угруповань.

Загалом між фітопланктоном (ФПл) та фітоепіфітоном на фонових рослинах (ФЕ_{фон.}) налічувалось 108 спільних видів, а між ФПл та фітоепіфітоном на дослідних рослинах (ФЕ_{досл.}) — 114 спільних видів. Між мікрофітобентосом (МФБ) та ФЕ_{фон.} було виявлено 75 спільних видів, а між МФБ та ФЕ_{досл.} — 74 спільні види. Між фітоепіфітоном на фонових та дослідних рослинах налічувалось 103 спільні види. Отже, фітоепіфітон на дослідних рослинах мав більшу кількість спільних видів з фітопланктоном та фітоепіфітоном на фонових рослинах і меншу кількість спільних видів — з мікрофітобентосом.

Серед видів, спільних для угруповань, що досліджувались, практично рівною мірою були присутні представники всіх ЕМГ: планктонти, бентонти, перифітонти та евритопні форми (рис. 3).

Це може бути наслідком інтенсивних гідродинамічних процесів на літоралі на тлі внутрішньодобових коливань рівня води (див. рис. 1), що призводить до прискорення обміну видів між водоростевими угрупованнями різних екологічних груп.

Розрахунок індексу подібності Серенсена (*Sor*) для кожного тижня дослідження показав наступне. Найнижчі величини індексу відмічено між мікрофітобентосом та фітоепіфітоном: для пари МФБ/ФЕ_{фон.} — 0,37—0,50; для пари МФБ/ФЕ_{досл.} — 0,38—0,50. Більш високі величини індексу спостерігаються між фітопланктоном та фітоепіфітоном: для пари ФПл/ФЕ_{фон.} — 0,36—0,58; для пари ФПл/ФЕ_{досл.} — 0,37—0,56. Найвищі величини індексу зареєстровано між фітоепіфітоном фонових і дослідних рослин: 0,52—0,66 (див. рис. 3).

Досить показовим є те, що найвищі величини індексу Серенсена між фітопланктоном і фітоепіфітоном спостерігались на II і III тижнях експерименту, тоді як на IV і V тижнях видова подібність знижувалась. Водночас у парах угруповань мікрофітобентос — фітоепіфітон, фітопланктон — мікрофітобентос підвищення індексу подібності відмічено на II, III та IV тижнях експерименту.

Відповідно до отриманих результатів було зроблено припущення, що підвищення та зниження індексу подібності між водоростевими угрупованнями можуть бути пов'язані з гідрологічним чинником, а саме з коливаннями рівня води (див. рис. 1). Проведений кореляційний аналіз частково підтвердив це припущення (табл. 2).

У результаті встановлено обернену кореляцію між C_v рівня води та індексом Серенсена між фітопланктоном та фітоепіфітоном (як на фонових, так і на дослідних рослинах). Цілком імовірно, що при збільшенні амплітуди коливань рівня води порушується природний процес осідання водоростей з планктону на поверхню вищих водних рослин. Так, під час II і III тижнів дослідження, коли рівень води був відносно стабільним, коефіцієнт варіації C_v рівня води був низьким і становив 0,4—0,6 %. Відповідно, індекс Серенсена, наприклад, між ФПл і ФЕ_{досл.} дорівнював 0,55—0,56. Для порівняння — упродовж V тижня коефіцієнт варіації

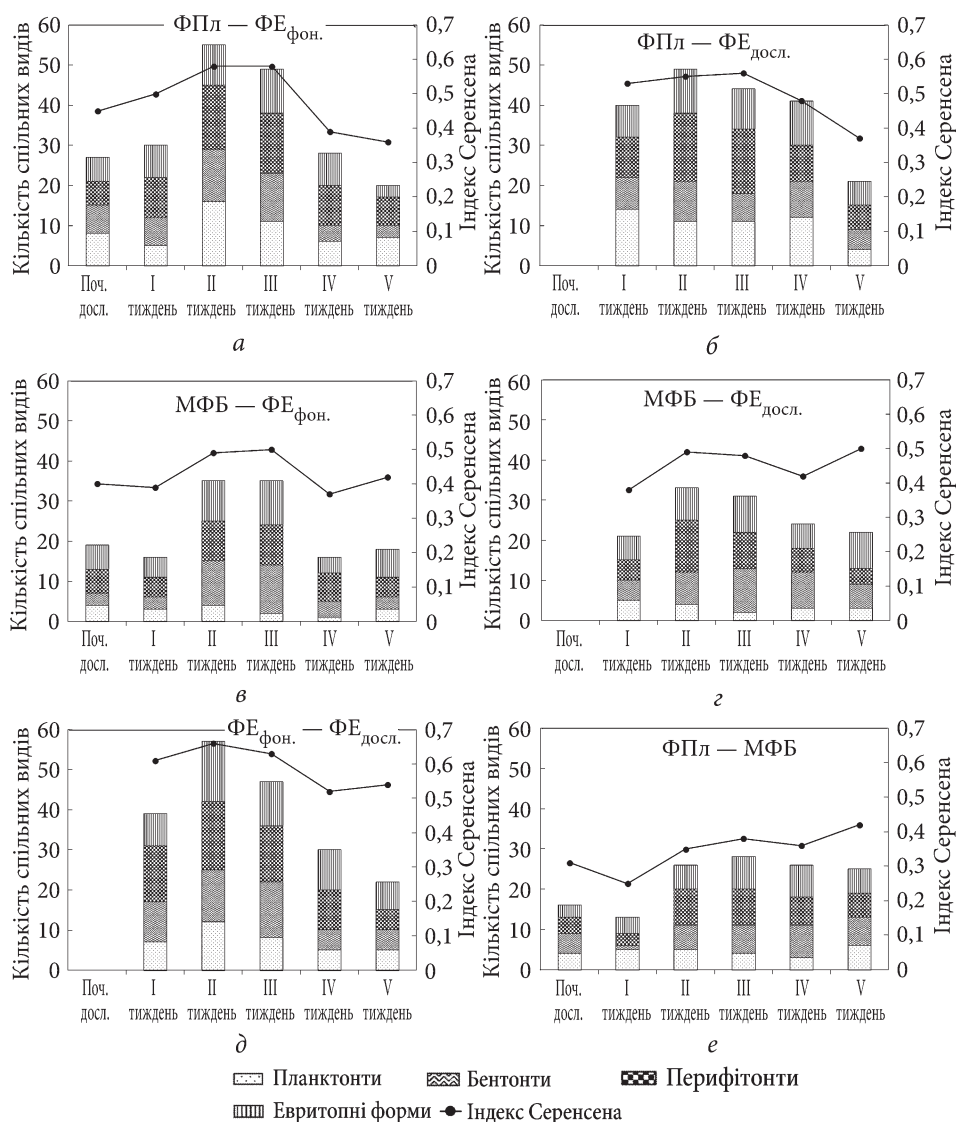


Рис. 3. Кількість спільних видів з різних ЕМГ та індекс подібності Серенсена між досліджуваними угрупованнями упродовж експерименту: а — ФПл — ФЕ_{фон.}; б — ФПл — ФЕ_{досл.}; в — МФБ — ФЕ_{фон.}; г — МФБ — ФЕ_{досл.}; д — ФЕ_{фон.} — ФЕ_{досл.}; е — ФПл — МФБ

рівня води досягав 2 %, а індекс Серенсена між ФПл і ФЕ_{досл.} знижувався до 0,37 (рис. 4).

До того ж встановлено і тенденцію до оберненої кореляції між рівнем води та індексом Серенсена між фітопланктоном і мікрофітобентосом, а також між мікрофітобентосом та фітоепіфітоном (див. табл. 2, рис. 5).

При зниженні рівня води, яке відмічено на V тижні дослідження до 448±3 см, спостерігалось зростання подібності видового складу між мік-

Таблиця 2

Коефіцієнти кореляції між індексом Серенсена для водоростевих угруповань і гідрологічними показниками: середнім рівнем води за тиждень та коефіцієнтом варіації рівня води за тиждень (C_v , %)

Індекс Серенсена	Середній рівень води, см	C_v рівня води, %
ФПл/ФЕ _{фон.}	$r = 0,64; p = 0,23$	$r = -0,86; p = 0,06$
ФПл/ФЕ _{досл.}	$r = 0,82; p = 0,08$	$r = -0,96; p = 0,007$
МФБ/ФЕ _{фон.}	$r = 0,06; p = 0,92$	$r = -0,52; p = 0,36$
МФБ/ФЕ _{досл.}	$r = -0,66; p = 0,22$	$r = 0,12; p = 0,84$
ФЕ _{фон.} /ФЕ _{досл.}	$r = 0,54; p = 0,33$	$r = -0,69; p = 0,20$
ФПл/МФБ	$r = -0,84; p = 0,07$	$r = 0,33; p = 0,58$

Примітка. Коефіцієнт кореляції з рівнем значущості $\leq 0,05$ позначено напівжирним шрифтом.

рофітобентосом і фітопланктоном, а також між мікрофітобентосом і фітоепіфітоном. Водночас подібність між фітопланктоном та фітоепіфітоном, навпаки, знижується. Тобто, при зниженні рівня води відбувається міграція донних водоростей до водної товщі і, відповідно, заселення ними поверхні водних рослин.

Розраховані коефіцієнти кореляції є вищими для фітоепіфітону на дослідних рослинах, ніж на фонових (див. табл. 2). Це може свідчити про те, що на дослідних рослинах процеси імміграції більш виражені, оскільки угруповання ще знаходиться на стадії формування.

Графічну інтерпретацію індексу Серенсена між досліджуваними водоростевими угрупованнями у вигляді дендрограми наведено на рисунку 6.

Угруповання фітоепіфітону з початку дослідження до IV тижня включно об'єднуються в кластер з фітопланктоном (великий кластер у лівій частині дендрограми), оскільки впродовж цього періоду переважали процеси імміграції видів з фітопланктону. У той же час, проби фітоепіфітону на V тижні дослідження досить показово об'єднуються в кластер з мікрофітобентосом (кластер у правій частині дендрограми), оскільки при значному зниженні рівня води переважали процеси імміграції видів з мікрофітобентосу (див. рис. 6).

Отже, в умовах верхньої частини Канівського водосховища вільна від водоростей поверхня вищих водних рослин заселяється переважно внаслідок надходження водоростей з товщі води (фітопланктону) та з епіфітону з фонових рослин, меншою мірою — через надходження водоростей з дна (мікрофітобентосу).

Фітопланктону також належить важлива роль як посередника при міграції водоростей з фонових рослин (зайняті патчі) на дослідні (незайняті патчі), тому що водорості спочатку потрапляють з фонових рослин до товщі води, а вже згодом осідають на дослідних рослинах. Відповідно,

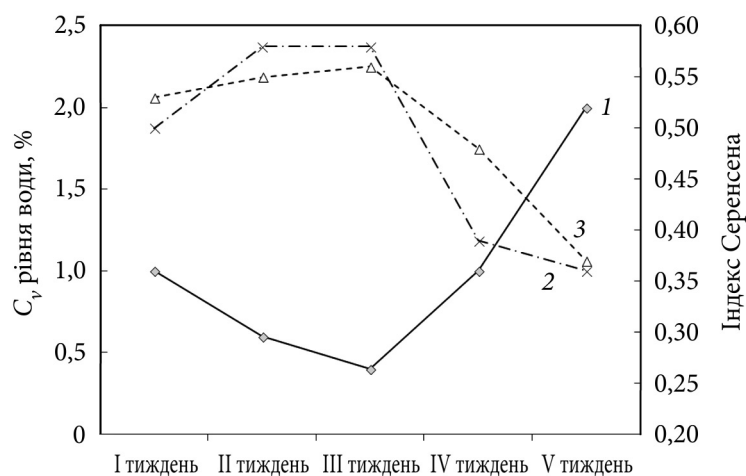


Рис. 4. Динаміка коефіцієнту варіації (C_v) рівня води (1) та індексу подібності Серенсена між ФПл та ФЕ_{фон.} (2) і ФПл та ФЕ_{досл.} (3)

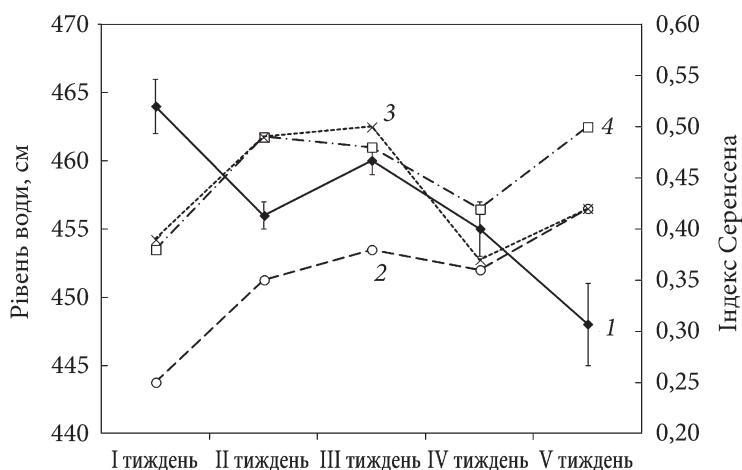


Рис. 5. Динаміка рівня води (1) та індексу подібності Серенсена між ФПл та МФБ (2), між МФБ і ФЕ_{фон.} (3) і між МФБ і ФЕ_{досл.} (4)

частка перифітонтів серед спільних видів між фітопланктоном, фіто-епіфітоном та мікрофітобентосом є значною.

Відомо [12], що збільшення кількості водоростей на субстраті зумовлено процесами імміграції та ділення клітин, а зменшення — процесами еміграції, виїдання безхребетними та локального вимирання. Диференціювати зазначені процеси досить складно. Проте деяке уявлення про ці процеси можна отримати, проаналізувавши відмінності у видовому складі фітоепіфітону дослідних рослин упродовж періоду дослідження, а також відмінності між ФЕ_{фон.} і ФЕ_{досл.}

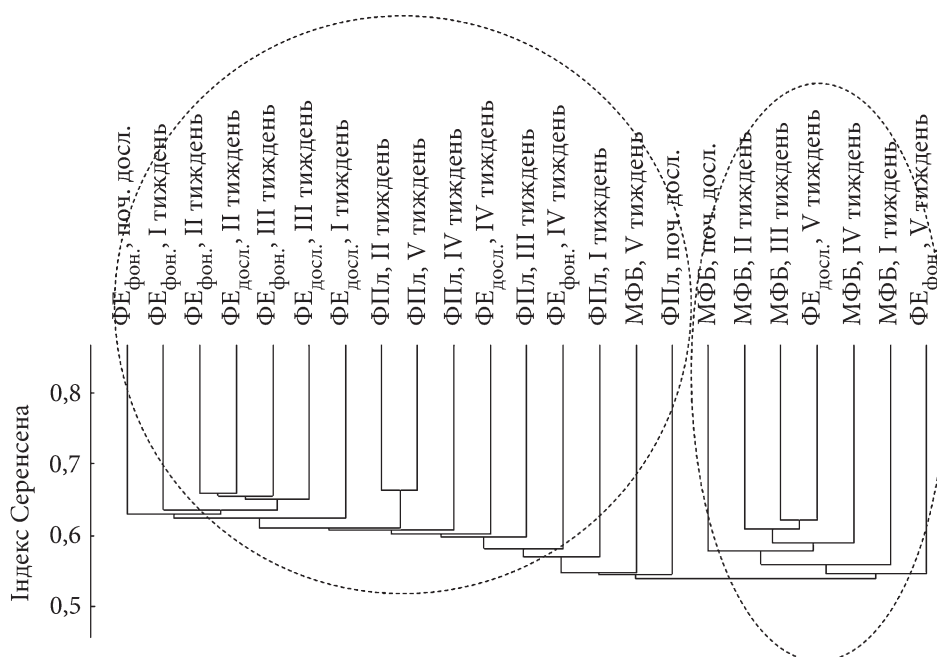


Рис. 6. Дендрограма подібності за індексом Серенсена водоростевих угруповань планктону, бентосу та епіфітону на фонових і дослідних рослинах під час експерименту. ФПл — фітопланктон, ФЕ_{фон.} — фітоепіфітон на фонових рослинах, ФЕ_{досл.} — фітоепіфітон на дослідних рослинах, МФБ — мікрофітобентос

Як було зазначено вище, найбільші відмінності у видовому складі фітоепіфітону фонових і дослідних рослин спостерігались на I тижні (первинна колонізація) та IV тижні (реколонізація).

На I тижні дослідження у фітоепіфітоні на дослідних рослинах було ідентифіковано 79 ввт водоростей, тоді як у фітоепіфітоні на фонових рослинах — 49 ввт. Встановлено, що 40 ввт були зареєстровані лише на дослідних рослинах і не зустрічались на фонових. Їхній розподіл за ЕМГ був наступним: планктонти — 14 ввт (35 %), бентонти — 12 ввт (30 %), перифітонти — 10 ввт (25 %). До евритопних форм належало 4 ввт (10 %).

Надалі, упродовж II і III тижня експерименту з 14 ввт планктонтів залишилось лише 3 ввт (*Aulacoseira italica* (Ehrenberg) Simonsen та види з родів *Cryptomonas*, *Oscillatoria*). Інші 11 ввт планктонтів за ці два тижні емігрували в звичне для себе середовище — у товщу води, оскільки вони не мають спеціальних пристосувань до стійкого утримання на поверхні стебел вищих водних рослин. Це, зокрема, представники таких відділів, як Cyanobacteria (*Coelosphaerium kuetzingianum* Nägeli, *Coelomoron pusillum* (Van Goor) Komárek), Euglenozoa (*Astasia* sp., *Trachelomonas volvocina* (Ehrenberg) Ehrenberg) та Chlorophyta (*Coelastrum microporum* Nägeli, *Monoraphidium contortum* (Thuret) Komarkova-Legnerova, *Monoraphidium minutum* (Nägeli) Komarkova-Legnerova). З перифітонтів залишилось

4 ввт (25 %): *Achnanthidium minutissimum* (Kützing) Czarnecki, *Cocconeis pediculus* Ehrenberg, *Encyonema ventricosum* (C.Agardh) Grunow, *Gomphonema angustum* C.Agardh, з бентонтів — 6 ввт (38 %): *Halamphora veneta* (Kützing) Levkov, *Amphora ovalis* (Kützing) Kützing, *Luticola mutica* (Kützing) D.G.Mann, *Hippodonta capitata* (Ehrenberg) Lange-Bertalot, Metzeltin & Witkowski, *Navicula radiosa* Kützing. З евритопних форм залишилось 3 ввт (19 %): *Encyonema leibleinii* (C.Agardh) W.J.Silva, R.Jahn, T.A.V.Ludwig & M.Menezes, *Tabularia tabulata* (C.Agardh) Snoeijis, *Navicula cryptocephala* Kützing.

Загалом, з 40 ввт, які на I тижні були виявлені на дослідних, але не виявлені на фонових рослинах, на II тижні на дослідних рослинах залишилось 13 ввт, на III тижні — 11 ввт, на IV тижні — 9 ввт і на V тижні — 7 ввт. Отже, можна припустити, що під час колонізації субстратів відбувається процес сортування видів, тобто види займають найбільш сприятливі для них біотопи.

Також значні відмінності між фітоепіфітоном на фонових і дослідних рослинах було зареєстровано на IV тижні дослідження (етап реколонізації, зумовлений зниженням біомаси та звільненням нових патчів). Так, у ФЕ_{досл.} було виявлено 41 ввт, які не зустрічались у ФЕ_{фон.} Серед них були присутні планктони (15 ввт), бентони (14 ввт), перифітони (7 ввт) та евритопні форми (5 ввт). На V тижні дослідження із зазначеної кількості таксонів залишилось 8 ввт, з яких планктонів — 3 ввт, бентонів — 3 ввт, евритопних форм — 2 ввт. Наведені дані показують, що найбільш виражені процеси міграції характерні для планктонів і бентонів. Тобто, специфічні гідрологічні умови у верхній частині Канівського водосховища, що формуються в першу чергу внаслідок внутрішньодобових коливань швидкості течії та рівня води, зумовлених піковим режимом роботи Київської ГЕС [2, 30], безпосередньо впливають на процеси колонізації субстратів водоростями.

При вивченні процесів колонізації важливу інформацію дає аналіз динаміки кількісних показників домінуючих видів. Як приклад було розглянуто часову динаміку біомаси трьох видів-домінантів, які формували значну частку біомаси фітоепіфітону на дослідних рослинах: *Cocconeis placentula*, *Melosira varians* C.Agardh, *Aulacoseira italica*.

Cocconeis placentula (частка в біомасі ФЕ_{досл.} від 12 до 38 %) — відноситься до R-стратегів, міцно прикріплюється до субстрату та характеризується високою швидкістю колонізації [14, 25]. Коливання біомаси *C. placentula* під час експерименту виявляли ознаки синхронності у різних водоростевих угрупованнях (рис. 7).

Так, на III тижні дослідження пік біомаси цього виду спостерігався у фітоепіфітоні на фонових рослинах, мікрофітобентосі й фітопланктоні, на IV тижні — у фітопланктоні та фітоепіфітоні дослідних рослин. На V тижні дослідження біомаса *C. placentula* знижувалась в усіх угрупованнях. Причиною такої синхронності може бути як вплив зовнішніх чинників (температура води, коливання рівня води, гідрохімічний режим тощо), так і процеси обміну видами між фітопланктоном, мікрофітобен-

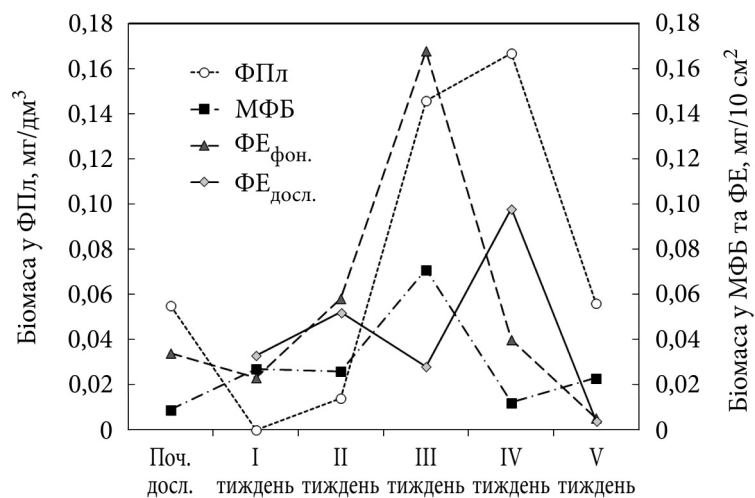


Рис. 7. Часова динаміка біомаси *Cocconeis placentula* у фітопланктоні (1), мікрофітобентосі (2) та фітоепіфітоні на фонових (3) та дослідних рослинах (4) під час експерименту

тосом і фітоепіфітоном. Фітоепіфітон фонових рослин може відігравати роль основного джерела надходження *C. placentula* до товщі води, на дно та на поверхню дослідних рослин. Примітним є те, що на IV тижні біомаса *C. placentula* знижувалась у фітоепіфітоні фонових рослин і в мікрофітобентосі, проте зростала у фітоепіфітоні дослідних рослин і фітопланктоні. Імовірно це пов'язано з різкими зниженнями та підйомами рівня води, що спостерігались упродовж IV тижня (див. рис. 1) і могли сприяти процесам еміграції виду з дна та поверхні рослин до товщі води, звідки цей вид міг переходити на поверхню дослідних рослин.

Melosira varians (частка в біомасі ФЕ_{досл.} 24—52 %) — центрична діатомова водорість, відноситься до С-стратегів, характеризується невисокою швидкістю колонізації, проте є ефективним конкурентом за світло та біогенні елементи, зазвичай формує ланцюжки, які можуть «заплутуватись» у матриксі фітоепіфітону [14, 25]. Іміграція *M. varians* у фітоепіфітон дослідних рослин відбувається ймовірно з бентосу, оскільки в донних угрупованнях її біомаса є досить високою (рис. 8).

З рисунку 8 видно, що коливання біомаси *M. varians* у фітоепіфітоні дослідних рослин характеризувались двома піками: на I та IV тижнях. При цьому у ФЕ_{досл.} біомаса цього виду була більшою, ніж у ФЕ_{фон.} Як було показано вище, впродовж I тижня дослідження відбувалась первинна колонізація вільної від водоростей поверхні рослин, а впродовж IV тижня — «реколонізація» після різкого зниження біомаси на III тижні. Отже, піки *M. varians* у ФЕ_{досл.} можуть бути пов'язані із заселенням вільних патчів.

Aulacoseira italica (частка в біомасі ФЕ_{досл.} від <1 до 14 %) — так само, як і *M. varians*, центрична діатомова водорість, яка утворює ланцюжкові

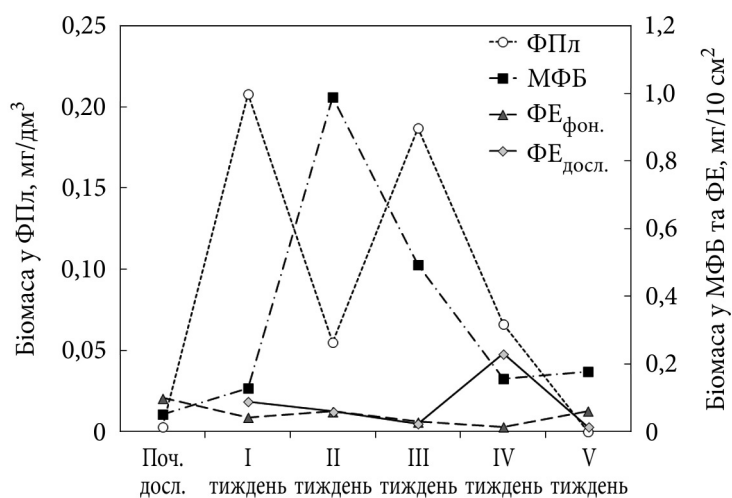


Рис. 8. Часова динаміка біомаси *Melosira varians* у фітопланктоні (1), мікрофітобентосі (2) та фітоепіфітоні на фонових (3) та дослідних рослинах (4) під час експерименту

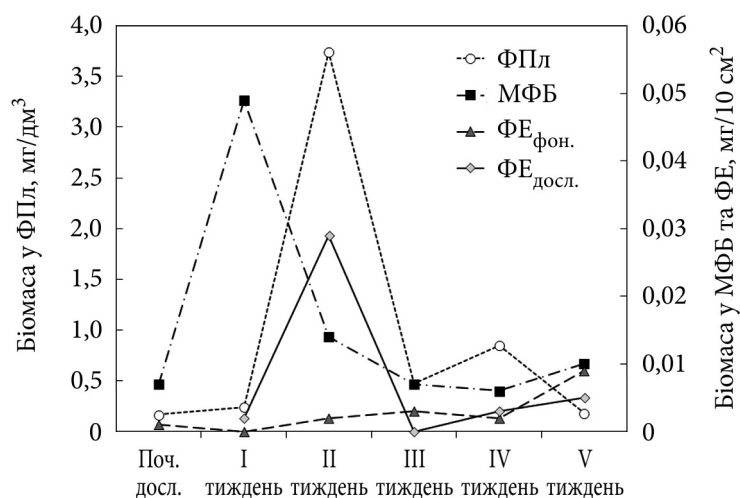


Рис. 9. Часова динаміка біомаси *Aulacoseira italica* у фітопланктоні (1), мікрофітобентосі (2) та фітоепіфітоні на фонових (3) та дослідних рослинах (4) під час експерименту

колонії, проте, на відміну від *M. varians*, є типовим планктонтом. Оскільки під час проведення досліджень *A. italica* інтенсивно вегетувала в товщі води (рис. 9), її осідання на поверхню рослин було цілком прогнозованим, що може розглядатися як прояв мас-ефекту. Біомаса *A. italica* у фітоепіфітоні дослідних рослин тісно корелювала з біомасою цього виду у фітопланктоні ($r = 0,97$; $p = 0,007$). Зокрема, на II тижні дослідження відмічено максимальні показники біомаси *A. italica* у фітопланктоні

(3,743 мг/дм³, 56 % біомаси) та у фітоепіфітоні дослідних рослин (0,029 мг/10 см², 12 %). Водночас, для фітоепіфітону фонових рослин такої кореляції не встановлено, оскільки на фонових рослинах угруповання водоростей є більш стабільними, сформованими впродовж тривалого часу, та в них менш виражений мас-ефект і більш виражені процеси сортування видів.

Висновки

Дослідження колонізації *Typha angustifolia* L. водоростями різних екологічних груп у верхній частині Канівського водосховища показало, що процес заселення рослинного субстрату відбувається в основному завдяки імміграції водоростей з фітопланктону та епіфітону з фонових рослин, меншою мірою — з мікрофітобентосу.

Встановлено, що специфічні гідрологічні умови на річковій ділянці Канівського водосховища, зокрема внутрішньодобові коливання швидкості течії та рівня води, безпосередньо впливають на процеси колонізації субстратів водоростями. За підвищеного рівня води і незначної амплітуди його коливань у фітоепіфітоні переважає імміграція видів з фітопланктону, а за різкого зниження рівня води — надходження видів з мікрофітобентосу.

Уже наприкінці I тижня експозиції на дослідних рослинах відбулось заселення вільної поверхні (початкова колонізація). Новоутворене угруповання було представлено 79 ввт водоростей, а у його домінуючому комплексі були присутні як R-стратеги (такі як *Cocconeis placentula*), так і C-стратеги (*Melosira varians*). На III тижні експозиції відбулось суттєве зниження біомаси новоутвореного угруповання, що може бути пов'язано з впливом зовнішніх чинників (підйомом рівня води, аномально високою температурою, «цвітінням» води). Проте вже на IV тижні відбулась «реколонізація» звільнених патчів.

Показано, що імміграція R-стратега *Cocconeis placentula* на дослідні рослини відбувається з фонових рослин, C-стратега *Melosira varians* — з бентосу, а типового планктонта *Aulacoseira italica* — з товщі води. Біомаса *A. italica* у фітоепіфітоні дослідних рослин тісно корелювала з біомасою цього виду у фітопланктоні ($r = 0,97$; $p = 0,007$), що можна розглядати як прояв мас-ефекту. Для фітоепіфітону фонових рослин такої кореляції не встановлено, оскільки на фонових рослинах угруповання водоростей є більш стабільними, сформованими впродовж тривалого часу, і, як наслідок, в них менш виражений мас-ефект, а більш виражені процеси сортування видів.

Список використаної літератури

1. Давидов О.А. Епіфітні угруповання водоростей / Методи гідроекологічних досліджень поверхневих вод. Київ: ЛОГОС, 2006. С. 33—37.
2. Дубняк С.С. Гідродинаміка мілководь дніпровських водосховищ, її екологічна роль : автореф. дис. ... канд. геогр. наук. Київ, 1997. 17 с.

3. Жорова А.В., Григор'єва Г.Є., Семенюк Н.Є. та ін. Просторова динаміка та взаємозв'язки контурних водоростевих угруповань верхньої частини Канівського водосховища (р. Дніпро, Україна). *Гідробіол. журн.* 2025. Т. 61, № 2. С. 3—27.
4. Правила експлуатації водосховищ Дніпровського каскаду від 27.05.2022 р. <https://zakon.rada.gov.ua/laws/show/z0704-22#Text>.
5. Протасов А.А. Пресноводный перифитон. Киев: Наук. думка, 1994. 307 с.
6. Топачевський О.В., Оксіук О.П. Діатомові водорості — Bacillariophyta (Diatomeae). Визначник прісноводних водоростей Української РСР. Київ: Вид-во АН УРСР, 1960. Вип. 11. 411 с.
7. Центральна геофізична обсерваторія імені Бориса Срезневського. Інформація щодо рівня води та температури р. Дніпро (Канівське вдсх.), опадів на гідрологічному посту Київ Центральної геофізичної обсерваторії, розташованому на Венеціанському острові нижче мосту метро на 8 годину ранку. URL: <http://cgo-sreznevskiy.kyiv.ua/uk/diialnist/hidrolohichna/posluhy> (дата звернення: 01.08.2024).
8. Щербак В.І. Фітопланктон. Фітомікробентос / Методи гідроекологічних досліджень поверхневих вод. Київ: ЛОГОС, 2006. С. 8—32.
9. Щербак В.І., Семенюк Н.Є., Давидов О.А., Ларіонова Д.П. Сучасна характеристика фітопланктону, мікрофітобентосу та фітоепіфітону Канівського водосховища. Повідомлення 1: Таксономічне, екологічне різноманіття та просторовий розподіл. *Альгологія*. 2023. Т. 33, № 3. С. 147—184.
10. Щербак В.І., Семенюк Н.Є., Давидов О.А., Ларіонова Д.П. Сучасна характеристика фітопланктону, мікрофітобентосу та фітоепіфітону Канівського водосховища. Повідомлення 2: Абіотичні чинники, кількісне різноманіття, домінуючий комплекс, трофічність та оцінка якості водного середовища. *Альгологія*. 2023. Т. 33, № 4. С. 1—32.
11. Юришинець В.І., Семенюк Н.Є., Щербак В.І. та ін. Деякі актуальні проблеми застосування теорії метаугруповань при комплексному вивченні фітопланктону, мікрофітобентосу, фітоперіфітону континентальних водних екосистем. *Укр. журн. природ. наук*. 2024. № 9. С. 56—73. <https://doi.org/10.32782/naturaljournal.9.2024.6>.
12. Ács É., Kiss K. Colonization process of diatoms on artificial substrates in the River Danube near Budapest (Hungary). *Hydrobiologia*. 1993. Vol. 269/270. P. 307—315. <https://doi.org/10.1007/BF00028029>.
13. Ács É., Kiss K.T., Szabó K., Makk J. Short-term colonization sequence of periphyton on glass slides in a large river. *Algological Studies*. 2000. Vol. 100. P. 135—156. https://doi.org/10.1127/algol_stud/100/2000/135.
14. Biggs B.J.F., Stevenson R.J., Lowe R.L. A habitat matrix conceptual model for stream periphyton. *Arch. Hydrobiol.* 1998. Vol. 143, N 1. P. 21—56. <https://doi.org/10.1127/archiv-hydrobiol/143/1998/21>.
15. Guiry M.D., Guiry G.M. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. 2023. URL: <http://www.algaebase.org>.
16. Klochenko P., Shevchenko T. Distribution of epiphytic algae on macrophytes of various ecological groups (the case study of water bodies in the Dnieper River basin). *Oceanol. Hydrobiol. St.* 2017. Vol. 46, Iss. 3. P. 283—293. <https://doi.org/10.1515/ohs-2017-0030>.
17. Klochenko P.D., Shevchenko T.F., Kharchenko G.V. Structural organization of phytoplankton and phytoepiphyton of the lakes of Kiev. *Hydrobiol. J.* 2013. Vol. 49, N 4. P. 47—63. <https://doi.org/10.1615/HydrobJ.v49.i4.50>.
18. Klochenko P.D., Shevchenko T.F., Tarashchuk O.S. Phytoepiphyton of the additional net of the Kanev Reservoir. *Ibid.* 2016. Vol. 52, N 3. P. 22—37. <https://doi.org/10.1615/HydrobJ.v52.i3.30>.
19. Klochenko P.D., Shevchenko T.F., Tarashchuk O.S. Phytoepiphyton of the main riverbed of the river section of the Kanev Reservoir. *Ibid.* 2017. Vol. 53, N 6. P. 26—36. <https://doi.org/10.1615/HydrobJ.v53.i6.30>.

20. Kwan-sing Lam P., Lei A. Colonization of periphytic algae on artificial substrates in a tropical stream. *Diatom Res.* 1999. Vol. 14, N 2. P. 307—322. <http://doi.org/10.1080/0269249X.1999.9705472>.
21. Lee K., Yoon S.-K., Ki J.-S., Han M.-S. Ecological studies on Togyo Reservoir in Chulwon, Korea. VII. The colonization of epilithic algae on artificial substrata (tiles) at mesocosm. *Algae*. 2004. Vol. 19, N 2. P. 107—114. <https://doi.org/10.4490/ALGAE.2004.19.2.107>.
22. Lock M.C., Van der Geest H.G., Lazonder K. Early colonization of algal communities on polyurethane bonded aggregate: a field and laboratory study. *J. Coast. Res.* 2009. Vol. 56. P. 438—442.
23. Oksiyuk O.P., Davydov O.A., Karpezo Yu.I. Ecological and morphological structure of microphytobenthos. *Hydrobiol. J.* 2009. Vol. 45, N 2. P. 13—23. <https://doi.org/10.1615/HydrobJ.v45.i2.20>.
24. Peterson Ch.G. Mechanisms of lotic microalgal colonization following space-clearing disturbances acting at different spatial scales. *Oikos*. 1996. Vol. 77. P. 417—435. <https://doi.org/10.2307/3545932>.
25. Pfeiffer T.Ž., Mihaljević M., Stević F., Špoljarić D. Periphytic algae colonization driven by variable environmental components in a temperate floodplain lake. *Ann. Limnol.* — *Int. J. Lim.* 2013. Vol. 49. P. 179—190. <https://doi.org/10.1051/limn/2013050>.
26. Poff N.L., Voelz N.J., Ward J.V., Lee R.E. Algal colonization under four experimentally-controlled current regimes in high mountain stream. *J. North Amer. Benthol. Soc.* 1990. Vol. 9, N 4. P. 303—318. <https://doi.org/10.2307/1467898>.
27. Protasov O.O., Morozovska I.O., Rogalskiy S.P. Dynamics of zooperiphyton communities' development on inert substrate and antifouling coating in the reservoir. *Hydrobiol. J.* 2021. Vol. 57, N 2. P. 36—53. <https://doi.org/10.1615/HydrobJ.v57.i2.40>.
28. Prygiel J., Coste M. Guide méthodologique pour la mise en œuvre de l'Indice Biologique Diatomées. NF T 90-354. Étude Agences de l'Eau. Cemagref Bordeaux, 2000.
29. Rodrigues dos Santos T., Ferragut C. The successional phases of a periphytic algal community in a shallow tropical reservoir during the dry and rainy seasons. *Limnetica*. 2013. Vol. 32, N 2. P. 337—352. <https://doi.org/10.23818/limn.32.26>.
30. Timchenko V.M., Dubniak S.S. Ecological aspects of the hydrological regime of the Kiev section of the Kanev Reservoir. *Hydrobiol. J.* 2001. Vol. 37, N 5. P. 67—78. <https://doi.org/10.1615/HydrobJ.v37.i5.60>.
31. Zhu Y., Tu X., Bi Y. et al. Competition in the periphytic algal community during the colonization process: evidence from the world's largest water diversion project. *Plants*. 2024. Vol. 13. 2067. <https://doi.org/10.3390/plants13152067>.

Надійшла 27.03.2025

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

O.A. Davydov, PhD (Biol.), Senior Researcher, Senior Researcher,
Institute of Hydrobiology of the NAS of Ukraine,
Volodymyr Ivasyuk Avenue, 12, Kyiv, 04210, Ukraine
e-mail: davydovoleg01@gmail.com
ORCID 0009-0004-2381-723X

H.Ye. Hryhoriyeva, Post-Graduate Student,
Institute of Hydrobiology of the NAS of Ukraine,
Volodymyr Ivasyuk Avenue, 12, Kyiv, 04210, Ukraine
e-mail: annanika2930@gmail.com
ORCID 0000-0002-6406-1166

A.V. Zhorova, Post-Graduate Student,
Institute of Hydrobiology of the NAS of Ukraine,
Volodymyr Ivasyuk Avenue, 12, Kyiv, 04210, Ukraine
e-mail: annazhorova3417@gmail.com
ORCID 0000-0001-5240-4443

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

PROCESS OF *TYPHA ANGUSTIFOLIA* L. COLONIZATION BY ALGAE OF
VARIOUS ECOLOGICAL GROUPS IN THE RIVER SECTION OF KANIV
RESERVOIR (THE DNIPRO RIVER, UKRAINE)

The paper considers the processes of *Typha angustifolia* L. colonization by algae in the river section of Kaniv Reservoir. At the end of the 1st week of exposure the experimental plants' free surface was colonized by algae (primary colonization), the species richness of the newly formed community comprised 79 species and infraspecific taxa, and the biomass reached 0.192 mg/10 cm². At the 3rd week of exposure the phytoepiphyton biomass on the experimental plants declined significantly, however at the 4th week "recolonization" of the free patches took place. The diurnal flow velocity and water level fluctuations directly affect the colonization processes. When the water level is high and its fluctuations are insignificant, phytoplankton and phytoepiphyton on neighbor plants are the main sources of species immigration to phytoepiphyton on the experimental plants, and when the water level drops down abruptly, species mainly immigrate from microphytobenthos. Migration of typically planktonic *Aulacoseira italica* to the surface of the plant substrata can be considered as mass effect. There was a strong direct correlation between *A. italica* biomass in the phytoepiphyton on experimental plants and its biomass in phytoplankton ($r=0.97$; $p=0.007$). No such correlation has been found for phytoepiphyton on "reference plants", because their phytoepiphyton communities had been forming for a longer time, with species sorting processes prevailing.

Keywords: colonization, metacommunities, phytoepiphyton, phytoplankton, microphytobenthos, species sorting, mass effect, Kaniv Reservoir.

УДК 951.524.11 (262.5)

О.Ю. ВАРІГІН, д. б. н., ст. наук. співроб.,
Інститут морської біології НАН України,
вул. Пушкінська, 37, 65048, Одеса, Україна
e-mail: sealife_1@email.ua

БАГАТОРІЧНА ДИНАМІКА СТАНУ МАКРОЗООБЕНТОСУ ТИЛІГУЛЬСЬКОГО ЛИМАНУ (ПІВНІЧНЕ ПРИЧОРНОМОР'Я)

Проведено аналіз довготривалих змін якісного складу та кількісних параметрів макрозообентосу Тилігульського лиману, які відбулися за останні більш ніж 40 років. Показано, що з 56 видів донних безхребетних, які мешкали раніше в лимані, в теперішній час залишилося тільки 20. Зазначено, що з 12 надвидових таксонів безхребетних, представлених раніше в лимані, нині залишилося тільки 7. За минулий період зникли цілі великі таксони: *Turbellaria*, *Oligochaeta*, *Mysidacea*, *Decapoda* та *Cirripedia*. Показано, що двостулкові молюски *Mytilaster lineatus* (Gmelin, 1791), *Cerastoderma glaucum* (Bruguere, 1789) та *Abra segmentum* (Recluz, 1843) як раніше, так і зараз є ключовими видами макрозообентосу лиману. Нині на частку цих молюсків припадає 70,4 % чисельності всього макрозообентосу і 93,5 % його біомаси. Зауважено потенційну загрозу існуванню одного з ключових видів макрозообентосу лиману *M. lineatus*, що надходить від інвазійного двостулкового молюска *Arcuatula senhousia* (Benson, 1842), який вселився в цю водойму в 2021 р.

Ключові слова: Тилігульський лиман, макрозообентос, видовий склад, кількісні параметри, багаторічна динаміка.

Лимани є внутрішніми зазвичай мілководними водоймами, які розташовані на узбережжі і з'єднані з морем каналами, що залишаються відкритими, принаймні, періодично [23]. Ці водойми відіграють важливу роль у житті людини, оскільки надають їй такі екосистемні послуги, як виробництво продовольства, включно з рибальством і аквакультурою, водний транспорт та рекреація [16, 26, 32]. Деякі лимани є своєрідними резерватами для видів, які зникли з прибережних ділянок моря. Так, у 1960-х роках домінуючим видом у прибережній зоні Одеської затоки була багаторічна бура водорість *Cystoseira barbata* (Stackhouse) C. Agardh, 1820. Однак нині вона збереглася лише у Тилігульському лимані [5].

Відомо, що лимани, які зазвичай розташовані на межі між сушею і морем, є високоевтрофними водоймами, які зазнають постійного антропогенного впливу, зокрема забруднення побутовими, промисловими та

Ц и т у в а н н я: Варігін О.Ю. Багаторічна динаміка стану макрозообентосу Тилігульського лиману (Північне Причорномор'я). *Гідробіол. журн.* 2025. Т. 61, № 5. С. 25—35.

ISSN 0375-8990. Гідробіологічний журнал. 2025. 61(5)

25

сільськогосподарськими стоками [18, 19—21, 25]. При цьому деякі представники зообентосу цих водойм виявилися одними з найбільш ефективних індикаторів, здатних реагувати на різні рівні антропогенного стресу та забруднення [22, 27, 28]. Крім того, донні безхребетні відіграють важливу роль у процесах кругообігу речовини і енергії у водоймі завдяки своїй фільтраційній активності, участі у харчових ланцюгах, а також біотурбації донних осадів [17, 24, 33].

У Північному Причорномор'ї на ділянці узбережжя між річками Дунай та Дніпро знаходиться 21 лиман [5]. Одним із найбільших з них є Тилігульський лиман, який розташований на кордоні Миколаївської та Одеської областей за 60 км на північний схід від Одеси. Лиман являє собою витягнуту з півночі на південь водойму завдовжки більше 60 км, яка з'єднана з Чорним морем штучно проритим у пересипу каналом завдовжки близько 3,5 км. Максимальна ширина лиману становить близько 4,5 км. Площа його водної поверхні приблизно дорівнює 129 млн. м², а загальний об'єм вод — близько 693 млн. м³ [13].

Основними факторами формування водного режиму лиману є водообмін з морем через канал, опади, випаровування з поверхні та стік р. Тилігул. У зв'язку з періодичними коливаннями показників водного балансу солоність води у лимані може змінюватись в досить широких межах з 8,6 до 21,0 ‰ [1, 5]. На прибережних ділянках лиману ґрунти представлені пісками і замуленими пісками з домішками частинок черепашок молюсків, в середній частині водойми переважають чорні мули [5].

Систематичні дослідження стану зообентосу Тилігульського лиману було розпочато у 40—50-х роках ХХ ст. С.Б. Грінбартом. В цей період у бентосі лиману було виявлено 32 види безхребетних [3, 4]. У 1970—1980 рр. у зообентосі лиману було виявлено 60 видів безхребетних. З них до Annelida належали 17 видів, до Arthropoda — 30 та до Mollusca — 13 [8]. У 1990-х роках у лимані було виявлено 43 види макрзообентосу [5]. На початку нинішнього століття у бентосі було зареєстровано 35 видів безхребетних, а саме: Annelida — 10, Arthropoda — 14, Mollusca — 6, інших — 5 [14].

Мета даної роботи полягала у визначенні характеру багаторічної динаміки видового складу та кількісних характеристик макрзообентосу Тилігульського лиману за допомогою порівняння даних, отриманих попередніми дослідниками із сучасними показниками.

Матеріал і методика досліджень

Матеріалом для роботи послужили проби макрзообентосу, які були відібрані у Тилігульському лимані у 2024 р. Проби збирали двічі на рік навесні (травень) та восени (вересень) на 16 станціях, які були рівномірно розташовані по акваторії лиману. Відбір проб здійснювали водолази за допомогою металевої рамки розміром 10×10 см, обтягнутої млиновим га-зом. На кожній станції було взято три рамки.

Зібрані проби фіксували 4 %-вим розчином формальдегіду та доставляли до лабораторії. Надалі отриманий матеріал промивали через систе-

му ґрунтових сит з мінімальним розміром вічка 0,5 мм. Відібраних безхребетних визначали до виду, підраховували та зважували. Для аналізу видової структури макрозообентосу використовували показник зустрічальності видів (P , %), що визначається як відношення кількості проб, де зареєстрований вид до їх загальної кількості у відсотках. При цьому види частота зустрічальності яких була від 75 до 100% вважалися характерними, від 50 до 75 % — постійними, від 25 до 50 % — рідкісними і менше 25 % — випадковими. Порівняння видового складу макрозообентосу лиману у різні періоди досліджень проводили з допомогою коефіцієнта спільності видів Чекановського — Серенсена [9]. Для опису кількісних параметрів виявлених видів макрозообентосу використовували загальноприйняті показники чисельності (N , екз/м²) і біомаси (B , г/м²).

Результати досліджень та їх обговорення

У 2024 р. температура води в Тилігульському лимані коливалася в межах від 15,2 до 22,4 °С, а солоність — від 26,1 до 36,7 ‰. У складі макрозообентосу цього лиману було виявлено 20 видів безхребетних, які відносяться до наступних надвидових таксонів: Polychaeta, Cumacea, Isopoda, Amphipoda, Gastropoda, Bivalvia, Chironomidae. За кількістю зареєстрованих видів перевага була у багатощетинкових червів, двостулкових молюсків та різноногих ракоподібних. При цьому на частку Polychaeta та Bivalvia припадало по п'ять видів, а на частку Amphipoda — чотири. Інші таксони були представлені одним або двома видами (рисунок).

Порівняння видового складу макрозообентосу Тилігульського лиману у 2024 р. з даними, які були отримані раніше (1980—1983 рр.) іншими дослідниками, свідчить про значне зменшення видового багатства макрозообентосу, що відбулося протягом більш ніж 40 років. Кількість видів, що входять до складу макрозообентосу лиману, скоротилася з 56 у 1980—1983 рр. [7] до 20 — у 2024 р. Коефіцієнт спільності видів Чекановського — Серенсена при порівнянні цих періодів досліджень становить 0,37.

Систематичний склад макрозообентосу Тилігульського лиману змінився за цей період в основному внаслідок зникнення видів, що раніше мешкали тут. Крім того, останнім часом склад макрозообентосу поповнився деякими раніше відсутніми видами. За минулі роки зміни складу макрозообентосу лиману відбулися не лише на видовому рівні, а й на рівні вищих таксонів. Так, у 1980—1983 рр. у складі макрозообентосу лиману налічувалось 12 надвидових таксонів безхребетних [7], а до 2024 р. їх залишилось лише 7. За минулий період зникли Turbellaria, Oligochaeta, Mysidacea, Decapoda і Cirripedia.

У 2024 р. кількісні показники спільних надвидових таксонів безхребетних порівняно з 1980—1983 рр. змінилися незначно (табл. 1). Нині, як і раніше, в складі макрозообентосу Тилігульського лиману молюски займають домінуюче положення. Їхня чисельність змінилася незначно, а біомаса зросла більш ніж утричі. Однак відносна біомаса залишилася на колишньому рівні. Щодо поліхет, то їхня відносна біомаса зменшилася більш ніж удвічі. У амфіпод та хірономід зросли як абсолютні, так і

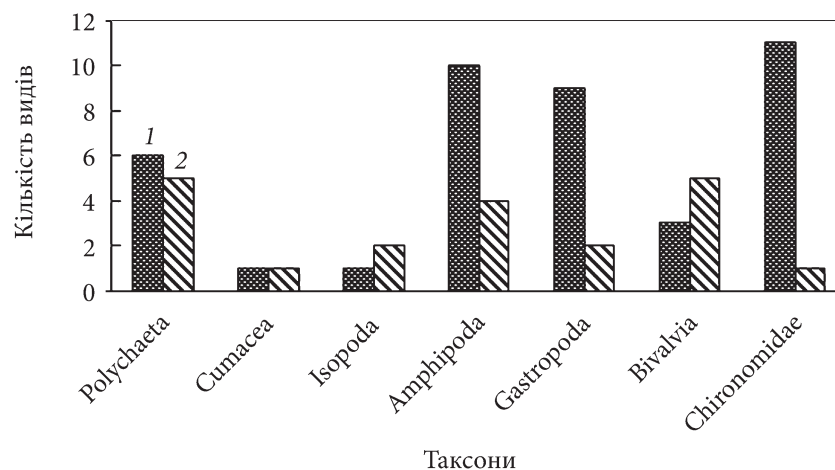


Рисунок. Кількість видів кожного таксону в складі макрозообентосу Тилігульського лиману у 1980—1983 рр. (1 — за даними [7]) та у 2024 р. — (2)

відносні кількісні показники. Параметри кумових ракоподібних залишилися приблизно на колишньому рівні (див. табл. 1).

Загальна кількість видів поліхет у лимані мало змінилася упродовж значного часового проміжку, проте якісний склад цієї групи зазнав певної трансформації (див. рисунок). До 2024 р. з шести видів поліхет збереглися лише три: *Alitta succinea* (Leuckart, 1847), *Polydora cornuta* Bosc, 1802 та *Spio filicornis* (Müller, 1776). Такі види як *Salvatoria clavata* (Claparede, 1863), *Hediste diversicolor* (O.F. Müller, 1776) та *Fabricia stellaris* (Müller, 1774) зникли, а замість них з'явилися *Harmothoe imbricata* (Linnaeus, 1767) та *Lagis neopolitana* (Claparede, 1869).

Кумові ракоподібні як раніше, так і зараз представлені одним видом — *Iphinoe maeotica* Sowinskyi, 1893. До представників рівноногих ракоподібних *Idotea balthica* (Pallas, 1772), що раніше мешкали у лимані, в теперішній час додався ще один вид — *Lekanesphaera monodi* (Arcangeli, 1934). З десяти видів різноногих ракоподібних до 2024 р. залишилося лише чотири, а саме: *Gammarus aequicauda* (Martynov, 1931), *Dexamine spinosa* (Montagu, 1813), *Microdeutopus gryllotalpa* Costa, 1853 та *Corophium volutator* (Pallas, 1766). З десяти видів черевоногих молюсків нині залишилися лише два — *Pusillina lineolata* (Michaud, 1830) та *Hydrobia acuta* (Draparnaud, 1805). До двостулкових молюсків *Cerastoderma glaucum* (Bruguiere, 1789), *Abra segmentum* (Recluz, 1843) і *Mytilaster lineatus* (Gmelin, 1791), що раніше мешкали в лимані, до 2024 р. додалися *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819 і *Arcuatula senhousia* (Benson, 1842). З одинадцяти видів хірономід залишився лише один — *Chironomus salinarius* Kieffer, 1915.

Середня чисельність, біомаса та частота зустрічальності цих видів макрозообентосу у Тилігульському лимані за минулий період змінилися

по-різному. Так, чисельність домінуючого виду двостулкового молюска *M. lineatus* зросла на порядок ($12\,567 \pm 3561$ екз/м²), біомаса — більш ніж удвічі ($1322,01 \pm 456,32$ г/м²), а частота трапляння, як і раніше, залишилась на рівні 100 %. Інший двостулковий молюск — *C. glaucus*, навпаки, знизив свої кількісні параметри та частоту трапляння більш ніж удвічі (543 ± 168 екз/м², $374,18 \pm 92,3$ г/м², $P = 36,8$ %). Кількісні показники різноногого ракоподібного *D. spinosa* та хірономіди *Ch. salinarius* підвищилися на порядок. Чисельність дрібного червоногого молюска *H. acuta* зросла в 5 разів, а біомаса збільшилася на порядок. Кількісні показники інших видів за минулий час змінилися незначно.

За минулий період відбулися деякі зміни серед основних трофічних груп макрозообентосу Тилігульського лиману (табл. 2). Так, кількість сестонофагів збільшилася за рахунок вселення в лиман інвазійного виду двостулкових молюсків *A. senhousia*. При цьому відносна кількість видів цієї трофічної групи збільшилася більш ніж утричі. Трофічні групи детритофагів і фітофагів, які раніше були домінуючими за кількістю видів [7], до 2024 р. знизили ці показники більш ніж у 3 рази. При цьому відносна кількість видів цих трофічних груп змінилася незначно. З хижих безхребетних

Таблиця 1
Чисельність та біомаса спільних надвидових таксонів макрозообентосу Тилігульського лиману у 1980—1983 рр. (за даними [7]) та у 2024 р.

Надвидові таксони	Чисельність			Біомаса		
	екз/м ²		%*	г/м ²		%*
	1981—1983 рр.	2024 р.		1981—1983 рр.	2024 р.	
Polychaeta	814	599	5,49	6,49	8,83	1,20
Amphipoda	771	1383	5,19	1,31	6,59	0,24
Cumacea	42	49	0,29	0,01	0,15	0,002
Mollusca	13058	15752	87,8	531,4	1747,1	98,5
Chironomidae	181	774	1,23	0,51	1,83	0,09

* Частка у загальних показниках.

у 2024 р. у лимані залишився лише один вид поліхет *H. imbricata*. Що стосується трофічної групи поліфагів, то за минулий період як абсолютна, так і відносна кількість видів, що входять до неї, зменшилася в півтора рази.

Аналіз отриманого матеріалу показав, що два види двостулкових молюсків — *C. glaucum* і *M. lineatus* — як раніше, так і зараз найбільш поширені в Тилігульському лимані. У 1981 р. вони формували в лимані два основні донні біоценози. В цей період біоценоз *C. glaucum* займав значну площу дна в північній частині лиману, частка домінантного виду тут становила 10,3 % за чисельністю та близько 85 % за біомасою. Біоценоз *M. lineatus* був розташований у південній частині водойми, частка його домінантного виду становила 16,6 % за чисельністю та 91,4 % за біомасою [7]. Як показали проведені у 2024 р. дослідження, в теперішній час більшу частину дна Тилігульського лиману займає біоценоз *M. lineatus*, в якому домінантний вид становить 63 % за чисельністю і 72,6% за біомасою. Двостулковий молюск *C. glaucum* у цьому біоценозі присутній в якості субдомінанта.

Ці два представники *Bivalvia*, а також широко поширений у лимані як раніше, так і зараз, двостулковий молюск *A. segmentum* є ключовими видами макробоентосу цієї водойми. Вони відрізняються не тільки високою частотою трапляння, а й значно перевищують за кількісними показниками інші види макробоентосу лиману. Нині на частку цих молюсків припадає 70,4 % чисельності всього макробоентосу Тилігульського лиману і 93,5 % його біомаси. Інший двостулковий молюск *M. galloprovincialis*, який наприкінці XX ст. був поширений у лимані [15], зараз відноситься до випадкових видів.

Останнім часом, як вже було зазначено, кількість двостулкових молюсків Тилігульського лиману збільшилася за рахунок вселення інвазійного виду *A. senhousia*. Цей вид, так само як і *M. lineatus*, є представником ряду *Mytilida*, род. *Mytilidae*. Вперше у Чорному морі він був знайдений біля берегів Румунії на початку XXI ст. [29]. За минулий час цей молюск значно поширився не тільки в північно-західній частині Чорного

Таблиця 2

Кількість видів різних трофічних груп макробоентосу Тилігульського лиману в 1980—1983 рр. (за даними [7]) та у 2024 р.

Трофічні групи	Кількість видів		Відносна кількість видів, %	
	1980—1983 рр.	2024 р.	1980—1983 рр.	2024 р.
Сестонофаги	3	4	6,3	21,1
Детритофаги	22	7	45,8	36,8
Фітофаги	11	3	22,9	15,8
Хижаки	6	1	12,5	5,2
Поліфаги	6	4	12,5	21,1

моря, а й у деяких лиманах. У Тилігульському лимані він вперше був відмічений у 2021 р. [34]. Основною особливістю цього молюска є те, що він відноситься до видів-опортуністів, які характеризуються високою плодючістю, швидкими темпами росту і здатністю захоплювати нові місця мешкання за допомогою розселення своїх личинок, які спроможні тривалий час перебувати в товщі води [30]. Осілі особини *A. senhousia* здатні утворювати щільні скупчення, які повністю покривають субстрат у вигляді своєрідних матів. Всі малорухливі безхребетні, і серед них *M. lineatus*, які опинилися під цими щільними матами, приречені на загибель через припинення водообміну з навколишнім середовищем [31]. Усі екземпляри *A. senhousia* Тилігульського лиману були знайдені серед щіток, сформованих *M. lineatus*. Отже, якщо цей інвазійний вид в найближчому майбутньому активно розвиватиметься в Тилігульському лимані, то він становитиме певну загрозу одному з ключових видів двостулкових молюсків цієї водойми — *M. lineatus*.

Як показав аналіз зібраного матеріалу, за час, що минув з першого виявлення, інвазійний вид *A. senhousia* значно поширився в акваторії лиману. Так, якщо у 2021 р. він був виявлений лише в районі лиману, що примикає до виходу з'єднувального каналу з морем, то у 2024 р. він зустрічався серед щіток *M. lineatus* майже у всій південній частині цієї водойми. Однак, незважаючи на таке значне поширення, цей інвазійний вид досі не сформував повноцінну популяцію в лимані. Справа в тому, що серед знайдених екземплярів не було статевозрілих особин. Мінімальна довжина черепашки цього молюска становила 3,2 мм, а максимальна — 19,0 мм, яка була виявлена лише в одного екземпляра. Близько 78 % від загальної кількості становили особини, які мали довжину черепашки від 3,7 до 11,2 мм. Тобто, всі знайдені в лимані екземпляри *A. senhousia* виявилися молоддю, яка ще не досягла статевої зрілості. Поширення цього виду в Тилігульському лимані, вірогідно, здійснювалось завдяки личинкам, які потрапляють до його акваторії з моря через з'єднувальний канал.

У 1981 р. субдомінантом біоценозу *M. lineatus* в Тилігульському лимані був голландський краб *Rhithropanopeus harrisii* (Gould, 1841), чисельність якого становила 990 екз/м², а частота трапляння досягала 100 %. Крім того, в цей період в лимані мешкали такі представники десятиногих ракоподібних, як креветки *Palaemon elegans* Rathke, 1837 та *P. adspersus* Rathke, 1837. Розташовані на дні різні тверді субстрати, зокрема й черепашки двостулкових молюсків, були покриті будиночками вусоногих ракоподібних *Amphibalanus improvisus* (Darwin, 1854) [7]. Нині ці види відсутні в Тилігульському лимані. Справа в тому, що личинки цих ракоподібних на ранніх стадіях розвитку дуже чутливі до впливу різних забруднюючих речовин [6]. Очевидно, погіршення якості води в лимані за минулі роки призвело до зникнення цих видів ракоподібних.

Зміни, зазначені в 2024 р. у видовому складі макрозообентосу Тилігульського лиману порівняно з 1981—1983 рр., вірогідно, пов'язані з деякими негативними явищами, які відбуваються в лимані. Так, в акваторії Тилігульського лиману регулярно спостерігаються процеси «цвітіння»

води, зумовлені бурхливим розвитком одноклітинних планктонних мікроводоростей [11]. Влітку в лимані часто формується вертикальна стратифікація вод, до того ж високий рівень евтрофікації цієї водойми також є фактором виникнення дефіциту кисню в придонному шарі води [12]. Формування гіпоксії (насичення води киснем менше 20 %) та значна концентрація амонійного азоту (до 0,323 мг/дм³) свідчать про нестабільність гідрохімічного режиму Тилігульського лиману [5]. З цим також пов'язані локальні явища замору, які влітку часто відбуваються в чорноморських лиманах [10]. Так, протягом аномально спекотного, з великою кількістю атмосферних опадів, літа 2010 р. в лимані внаслідок замору було зафіксовано неодноразові випадки масової загибелі риб. У різних районах лиману локальні явища замору спостерігалися також влітку 1999, 2000, 2001, 2006 та 2007 рр. [12]. Наслідки регулярних заморів негативно відбиваються на якості вод лиману, що також впливає на розвиток донних безхребетних.

В таких умовах зазвичай виживають еврибійонтні види безхребетних, які можуть витримувати несприятливі умови існування. В результаті аналізу отриманих даних було відмічено характерну особливість видової структури макрозообентосу Тилігульського лиману, що сформувалася до 2024 р., яка полягає в тому, що кожен виявлений рід був представлений лише одним видом. Очевидно, внаслідок міжвидової конкуренції у складі макрозообентосу лиману залишилися лише найбільш пристосовані до конкретних умов мешкання види.

Виявлена нині, порівняно з минулими періодами досліджень, тенденція до зменшення видового багатства макрозообентосу є характерною не тільки для Тилігульського лиману, а й для інших лиманів північного Причорномор'я. Особливо яскраво ця тенденція проявилася у закритих водоймах, позбавлених водообміну з морем. Так, за минулі більш ніж 40 років видове багатство макрозообентосу Хаджибейського лиману скоротилося майже в 7 разів. У таксономічному багатстві макрозообентосу групи Тузлівських лиманів, серед яких найбільшими є Бурнас, Алібей і Шагани, також відбулися аналогічні, хоч і не такі значні зміни. В теперішній час порівняно з початком ХХІ ст. видове багатство макрозообентосу цих водойм зменшилося у півтора рази [2].

Висновки

Проведені дослідження показали, що за останніх понад 40 років стан макрозообентосу Тилігульського лиману суттєво змінився. Зі складу макрозообентосу зникли 36 видів безхребетних. Причому це скорочення відбулося не лише на видовому рівні, а й на рівні вищих таксонів. З 12 надвидових таксонів безхребетних, представлених у лимані раніше, на сьогодні залишилися тільки 7. За минулий період зникли Turbellaria, Oligochaeta, Mysidacea, Decapoda і Cirripedia.

В теперішній час, як і раніше, в макрозообентосі лиману ключовими видами є двостулкові молюски *M. lineatus*, *C. glaucum* та *A. segmentum*. Нині на частку цих молюсків припадає 70,4 % чисельності всього макро-

зообентосу лиману і 93,5 % його біомаси. Раніше перші два види формували відповідні біоценози у південній та північній частинах лиману. Тепер більшу частину дна Тилигульського лиману займає біоценоз *M. lineatus*, в якому двостулковий молюск *C. glaucus* присутній як субдомінант. Ці молюски відносяться до трофічної групи сестонофагів, відносна кількість видів в якій за досліджуваний період збільшилася більш ніж утричі.

Інвазійний двостулковий молюск *A. senhousia*, який вселився в Тилигульський лиман у 2021 р., через свої опортуністичні здібності може становити певну загрозу існуванню одного з ключових видів макрозообентосу лиману — *M. lineatus*.

Список використаної літератури

1. Адобовский В.В. Современные процессы высыхания и осолонения лиманов с ограниченным водообменом: матеріали Міжнар. наук.-практ. конф. «Екологічні проблеми Чорного моря» (Одеса, 31 жовт. — 1 лист., 2002). Одеса: ОЦНТЕІ, 2002. С. 3—8.
2. Варігін О.Ю. Тенденція зменшення видового багатства зообентосу лиманів північного Причорномор'я. Перспективи гідроекологічних досліджень в контексті локальних та глобальних наслідків ведення воєнних дій: зб. матеріалів ІХ з'їзду Гідроекол. тов-ва України (Дніпро, 18—20 вер. 2024 р.). Дніпро, 2024. С. 39—41.
3. Гринбарт С.Б. К изучению зообентоса Тилигульского лимана и его кормовых ресурсов. *Одес. гос. ун-т. Сборник биол. ф-та*. 1953. № 4. С. 85—105.
4. Гринбарт С.Б. Зообентос лиманов северо-западного Причерноморья и смежных с ними участков моря: автореф. дис... докт. биол. наук. Одесса, 1967. 52 с.
5. Зайцев Ю.П., Александров Б.Г., Миничева Г.Г. и др. Северо-западная часть Черного моря: биология и экология. Киев: Наук. думка, 2006. 700 с.
6. Макаров Ю.Н. Десятиногие ракообразные. Фауна Украины. Киев: Наук. думка, 2004. Т. 26, вып. 1—2. 429 с.
7. Мороз Т.Г. Макрозообентос лиманов и низовьев рек северо-западного Причерноморья. Киев: Наук. думка, 1993. 188 с.
8. Мороз Т.Г., Алексенко Т.Л., Борткевич Л.В., Соболенко А.З. Бентос Тилигульского лимана. *Гидробиол. журн.* 1986. Т. 22, № 4. С. 31—35.
9. Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. Москва: Наука, 1982. 287 с.
10. Старушенко Л.И., Бушуев С.Г. Причерноморские лиманы Одесщины и их рыбохозяйственное использование. Одесса: Астропринт, 2001. 152 с.
11. Теренько Л.М. Планктонные микроводоросли Тилигульского лимана. Екологічна безпека прибережної та шельфової зон та комплексне використання ресурсів шельфу. 2005. № 12. С. 622—631.
12. Тучковенко Ю.С., Адобовский В.В., Тучковенко О.А., Гриб О.Н. Современный гидрологический режим и динамика вод Тилигульского лимана. *Укр. гідрометеорол. журн.* 2011. № 9. С. 192—209.
13. Тучковенко Ю.С., Кушнір Д.В. Моделювання вітрової циркуляції вод у Тилигульському лимані. *Вісн. Одес. держ. екол. ун-ту*. 2013. № 16. С. 149—158.
14. Тучковенко О.А., Синегуб І.А. Характеристика макрозообентоса Тилигульского лимана: матеріали Всеукр. наук.-практ. конф. «Лимани північно-західного Причорномор'я: сучасний гідроекологічний стан, проблеми водного та екологічного менеджменту та шляхи їх вирішення». (Одеса, 1—3 жовт. 2014 р.) Одеса: ОДЕКУ, 2014. С. 46—48.
15. Улізко І.В. Молюски зообентосу пониззя Тилигульського лиману. *Вісн. ОНУ*. 2003. № 8 (6). С. 82—88.
16. Basset A., Elliott M., West R.J., Wilson J.G. Estuarine and lagoon biodiversity and their natural goods and services. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 2013. N 132. P. 1—4.

17. Bertics V.J., Ziebis W. Bioturbation and the role of microniches for sulfate reduction in coastal marine sediments. *Environ. Microbiol.* 2010. Vol. 12, N 11. P. 3022—3034.
18. Carvalho S., Pereira P., Pereira F. et al. Factors structuring temporal and spatial dynamics of macrobenthic communities in a eutrophic coastal lagoon (Obidos lagoon, Portugal). *Mar. Environ. Res.* 2011. Vol. 71, N 2. P. 97—110.
19. Daby D. Current patterns and the distribution of benthic habitats in a coastal lagoon of Mauritius. *Hydrobiologia.* 2006. Vol. 556, N 1. P. 47—60.
20. Derolez V., Bec B., Munaron D. et al. Recovery trajectories following the reduction of urban nutrient inputs along the eutrophication gradient in French Mediterranean lagoons. *Ocean and Coastal Management.* 2019. N 171. P. 1—10.
21. Giampaolletti J., Galli S., Gravina M.F. et al. To change or not to change: macrozoobenthic community variation versus persistence in Tortoli lagoon (Sardinia, Italy). *Estuarine, Coastal and Shelf Science.* 2025. 313. 109067.
22. Giangrande A., Gravina M.F. Brackish-water polychaetes, good descriptors of environmental changes in space and time. *Transitional Waters Bulletin.* 2015. Vol. 9, N 1. P. 42—55.
23. Jones A.G., Schaal G., Boye A. et al. Disentangling the effects of eutrophication and natural variability on macrobenthic communities across French coastal lagoons. *Peer Community Journal.* 2024. 4: e112.
24. Kristensen E., Penha-Lopes G., Delefosse M. et al. What is bioturbation? The need for a precise definition for fauna in aquatic sciences. *Marine Ecology Progress Series.* 2012. N 446. P. 285—302.
25. Lacoste E., Jones A., Callier M. et al. A review of knowledge on the impacts of multiple anthropogenic pressures on the soft-bottom benthic ecosystem in Mediterranean coastal lagoons. *Estuaries and Coasts.* 2023. Vol. 46, N 8. P. 2190—2207.
26. Levin L.A., Boesch D.F., Covich A. et al. The function of marine critical transition zones and the importance of sediment biodiversity. *Ecosystems.* 2001. Vol. 4, N 5. P. 430—451.
27. Magni P. Biological benthic tools as indicators of coastal marine ecosystems health. *Chemistry and Ecology.* 2003. Vol. 19, N 5. P. 363—372.
28. Marzano C.N., Liaci L.S., Fianchini A. et al. Distribution, persistence and change in the macrobenthos of the lagoon of Lesina (Apulia, southern Adriatic Sea). *Oceanologica Acta.* 2003. Vol. 26, N 1. P. 57—66.
29. Micu D. First record of *Musculista senhousia* (Benson in Cantor 1842) from the Black Sea : abst. Intern. symp. of Malacology. (19—22 August 2004. Sibiu, Romania). Sibiu, 2004. P. 47.
30. Mistri M. Ecological characteristics of the invasive Asian date mussel *Musculista senhousia* in the Sacca di Goro (Adriatic Sea, Italy). *Estuaries.* 2002. Vol. 25, N 3. P. 431—440.
31. Mistri M. Effect of *Musculista senhousia* mats on clam mortality and growth: much ado about nothing? *Aquaculture.* 2004. Vol. 241. P. 207—218.
32. Perez-Ruzafa A., Marcos C., Perez-Ruzafa I.M. Recent advances in coastal lagoons ecology: evolving old ideas and assumptions. *Transitional Waters Bulletin.* 2011. N 5. P. 50—74.
33. Snelgrove P.V.R., Thrush S.F., Wall D.H., Norkko A. Real world biodiversity—ecosystem functioning: a seafloor perspective. *Trends in Ecology & Evolution.* 2014. Vol. 29, N 7. P. 398—405.
34. Varigin A. Asian date mussel *Arcuatula senhousia* captures estuarine habitats in Ukrainian Black Sea waters: book of abstr. Joint ESENIAS and DIAS Sci. Conf. and 12th ESENIAS Workshop «Globalisation and invasive alien species in the Black Sea and Mediterranean regions — management challenges and regional cooperation» (Varna, 11—14 October, 2023). Varna, 2023. P. 54.

Надійшла 2.03.2025

A. Yu. Varigin, Dr. Sci. (Biol.), Senior Researcher,
Institute of Marine Biology of the NAS of Ukraine,
Pushkinska St., 37, Odesa, Ukraine,
e-mail: sealife_1@email.ua

MULTI-ANNUAL DYNAMICS OF THE MACROZOOBENTOS CONDITION IN
THE TYLIGUL ESTUARY (NORTHERN BLACK SEA)

The analysis of long-term changes in the qualitative composition and quantitative parameters of the macrozoobenthos of the Tyligul estuary, which have occurred over the past more than 40 years, has been conducted. It has been shown that of the 56 species of benthic invertebrates that previously inhabited the estuary, only 20 remain now. It has been noted that of the 12 higher taxa of invertebrates previously represented in the estuary, only 7 remain now. Over the past period, such taxa as Turbellaria, Oligochaeta, Mysidacea, Decapoda and Cirripedia have disappeared. It has been shown that the bivalve mollusks *Mytilaster lineatus* (Gmelin, 1791), *Cerastoderma glaucum* (Bruguere, 1789) and *Abra segmentum* (Recluz, 1843) are both previously and currently key species of the estuary macrozoobenthos. Currently, these mollusks account for 70.4 % of the total macrozoobenthos abundance and 93.5 % of its biomass. A potential threat to the existence of the key macrozoobenthos species *M. lineatus*, was noted, coming from the invasive bivalve mollusk *Arcuatula senhousia* (Benson, 1842), which settled in this estuary in 2021.

Key words: Tyligul estuary, macrozoobenthos, species composition, quantitative parameters, long-term dynamics.

УДК 582.26(262.5)

В.П. ГЕРАСИМЮК, к. б. н., доцент,
Одеський національний університет імені І.І. Мечникова,
вул. Всеволода Змієнка, 2, Одеса, 65082, Україна,
Інститут рибного господарства, екології моря та океанографії,
вул. Олександра Кониського, 82 а, Київ, Україна,
e-mail: gerasimyuk2007@ukr.net
ORCID 0000-0002-9199-9854

І.Л. РИЖКО, к. б. н., доцент,
Одеський національний університет імені І.І. Мечникова,
вул. Всеволода Змієнка, 2, Одеса, 65082, Україна,
e-mail: i.l.ryzhko@onu.edu.ua
ORCID 0000-0002-3049-1483

Н.В. ГЕРАСИМЮК, асистент,
Одеський національний медичний університет,
пров. Валіховський, 2, Одеса, 65000, Україна,
e-mail: nataliya1.gv@gmail.com
ORCID 0000-0002-9687-8605

СУЧАСНИЙ СТАН МІКРОФІТОБЕНТОСУ ЧЕРВОНОГО МОРЯ

Досліджено мікрофітобентос прибережних вод Червоного моря за матеріалами зборів проб водоростей протягом багаторічного періоду (2006—2024 рр.). В результаті проведеної роботи ідентифіковано 331 вид мікроскопічних водоростей, представлених 337 внутрішньовидовими таксонами, які відносяться до 116 родів, 55 родин, 33 порядків, 6 класів, 3 відділів, 2 царств та 2 доменів (імперій). Характерною особливістю мікрофітобентосу Червоного моря є домінування гетероконтофітових водоростей (304 види). Серед визначених водоростей виявлено 11 нових видів для акваторії Червоного моря, а саме: *Lyngbya aestuarii* Liebman ex Gomont, *Achnanthes fimbriata* (Grunow) Ross, *Cocconeis californica* Grunow, *Fallacia balnearis* (Grunow) A. Witkowski, Lange-Bert., Metzeltin, *Licmophora ovulum* Mereschk., *Rhopalodia gibberula* (Ehrenb.) O. Müll., *Rhoicosphenia marina* (Kütz.) M. Schmidt, *Mastogloia ovata* Grunow, *Navicula pontica* (Mereschk.) A. Witkowski, M. Kulikovskiy, E. Nevrova et Lange-Bert., *N. menisculus* Schumann та *N. witkowskii* Lange-Bert., Iserentant et Metzeltin. За приуроченістю до місцезростання у мікрофітобентосі виявлено 37 планктонних, 85 перифітонних та 219 бентосних видів. Серед індикаторів солоності були знайдені мешканці морських (257 видів), солонуватих (47) та прісних (27) вод. За приуроченістю до типу субстрату розподіл водоростей був наступним: на макрофітах (219 видів), мулах (211), пісках (205), коралах (16), камінні (11) та металевих рейках (5 видів). Встановлено, що мікрофітобентос Червоного (331 вид) і Чорного (525 ви-

Ц и т у в а н н я: Герасимюк В.П., Рижко І.Л., Герасимюк Н.В. Сучасний стан мікрофітобентосу Червоного моря. *Гідробіол. журн.* 2025. Т. 61, № 5. С. 36—51.

дів) морів відрізняється за своїм видовим складом (коефіцієнт флористичної подібності Серенсена-Чекановського становить 0,42, а коефіцієнт Жаккара — 0,27).

Ключові слова: мікрофітобентос, таксономічна та екологічна структура, Червоне море.

Вдале розташування, унікальні природні умови, тропічний клімат, кришталево чисті прозорі морські води, мальовничі коралові рифи, велике біологічне різноманіття підводного рослинного (416 видів макрофітів) та тваринного (1000 видів безхребетних, 150 видів коралів, 1248 видів риб) світу [17] перетворили Червоне море на улюблене місце відпочинку та дайвінгу туристів з усього світу.

Червоне море або Аравійська затока — це міжконтинентальне внутрішнє море Індійського океану, яке знаходиться між Африканським континентом та Аравійським півостровом Євразії. За геологічним часом воно є відносно молодого водоймою, вік якої не перевищує 25 млн років. На півночі за допомогою Суецького каналу Червоне море з'єднується з Середземним морем, а на півдні Баб-ель-Мандебською протокою сполучається з Аденською затокою. Воно простягається з північного заходу на південний схід на 1932 км. Його максимальна ширина досягає 352 км, глибина — 2600 м, площа — 450 тис. км², об'єм вод — 251 тис. км³ [1]. Річковий стік у Червоне море відсутній. Солоність акваторії Червоного моря коливається в межах 37—41 ‰, температура води — 20-33 °C. Рівень припливів і відпливів досягає 0,6—0,9 м. Для Червоного моря характерний тропічний клімат. Донні відклади моря представлені піщаними та муловими ґрунтами.

Мікрофітобентос відіграє важливу роль в екосистемі Червоного моря. Мікроскопічні водорості створюють органічну речовину, виділяють кисень, утилізують вуглекислий газ, забруднюючі речовини (мінеральні добрива, детергенти, солі важких металів, нафтопродукти), є кормом для багатьох гідробіонтів (інфузорій, ракоподібних, молюсків, риб та ін.) [4, 6, 11, 14].

Дослідженню водоростей Червоного моря присвячено цілу низку робіт [2, 5, 8, 12, 16, 17, 19, 21, 22, 24, 26, 27]. За даними [2] фітопланктон Червоного моря був представлений 372 видами, серед яких нараховувалося 161 вид динофлагелат, 129 — діатомових водоростей, 63 — коколітофорид та ін. Чек-лист червономорських макрофітів містить 84 види, серед яких відмічено 25 зелених, 23 бурих, 36 червоних водоростей і три види квіткових рослин [8]. У роботі, присвяченій ендосимбіонтам форамініфер із затоки Ейлат [22], описано два нових види діатомей *Fragilaria shiloi* та *Navicula reissii*. У роботах, присвячених мікрофітобентосу Червоного моря [5, 16, 17, 26, 27], наводиться від 25 до 289 видів мікроскопічних водоростей.

Мікрофітобентос є важливим екологічним угрупованням водоростей морських екосистем, проте у літературі відсутні комплексні наукові праці, які присвячено його вивченню, зокрема в акваторії Червоного моря.

Метою роботи було вивчення сучасного стану мікрофітобентосу Червоного моря. Для її досягнення потрібно було встановити видовий склад мікрофітобентосу та проаналізувати його екологічний спектр.

Матеріал і методика досліджень

Матеріалом для цієї роботи слугували проби, які було відібрано у квітні 2006 р. і листопаді 2007 та 2008 рр. у прибережній смузі в обростанні макрофітів, молюсків, на мулистих і піщаних ґрунтах біля м. Хургада 27°15'26" N 33°48'46" E (Єгипет), серпні 2007 р. в обростанні макрофітів поблизу м. Ходейда 14°47'52" N 42°57'16" E (Ємен), грудні 2013 р., січні 2014 р. і квітні 2024 р. в обростанні макрофітів (*Corallina mediterranea* Aresch., *Polycladia myrica* (S.G. Gmelin) Draisma, Ballesteros, F. Rousseau et T. Thibaut, *Gelidium crinale* (Hare ex Turner) Gaillon, *Neomeris annulata* Dickie, *Padina pavonica* (L.) Thivy, *Rhizoclonium riparium* (Roth) Harvey, *Sargassum* sp.), каменів, коралів, металевих рейок, на мулистих і піщаних ґрунтах біля м. Шарм-ель-Шейх 27°58'43" N 34°23'37" E (Єгипет). Загалом було зібрано, опрацьовано та проаналізовано 55 проб (24 — біля м. Хургада, 26 — поблизу м. Шарм-ель-Шейх, 5 — біля м. Ходейда)¹. Альгологічні проби відібрано загальноприйнятими методами [4].

Вивчення морфології клітин водоростей, стулок і панцирів здійснювали за допомогою світлового мікроскопа марки XSP-104 та сканувально-го електронного мікроскопа марки ISM-6060LA.

Визначення видового складу водоростей Червоного моря проводили за допомогою атласів, визначників та монографій [3, 6, 7, 9, 13—15, 18, 20, 23, 25, 27].

Таксономічний список водоростей складено згідно системи Algaebase, що базується на сучасних уявленнях щодо класифікації водоростей [18].

Результати досліджень та їх обговорення

У результаті досліджень мікрофітобентосу Червоного моря було знайдено і визначено 331 вид мікроскопічних водоростей, що були представлені 337 внутрішньовидовими таксонами, які відносяться до 116 родів, 55 родин, 33 порядків, 6 класів, 4 відділів, 2 царств та 2 доменів (табл. 1). Нижче наведено таксономічний список видів мікрофітобентосу Червоного моря (місця збору проб: 1 — Хургада; 2 — Шарм-ель-Шейх; 3 — Ходейда).

ДОМЕН (ІМПЕРІЯ) PROKARYOTA Allsopp 1969
ЦАРСТВО BACTERIA Cavalier-Smith 2002

¹Автори статті висловлюють подяку кандидату біологічних наук, завідувачу біологічної станції Одеського національного університету імені І.І. Мечникова О.О. Ковтуну за відбір та доставку альгологічних проб з акваторії Червоного моря біля м. Хургада.

ВІДДІЛ CYANOBACTERIA (CYANOBACTERIOTA, CYANOPROKARYOTA, CYANOPHYCOTA, CYANOPHYTA) Stanier et Cavalier-Smith 2002

КЛАС CYANOPHYCEAE Schaffner 1909

Anagnostidinium amphibium (C. Agardh ex Gomont) Strunecky, Bohunicka, J. R. Johansen et Komárek (2); *Aphanothece curvata* Lagerh. (1); *Calothrix confervicola* C. Agardh ex Bornet et Flahault (2); *C. nidulans* Setchell et N. L. Gardner (2); *Chroococcus turgidus* (Kütz.) Nägeli (1, 2); *Hyella caespitosa* Bornet et Flahault (1); *Leptolyngbya foveolarum* (Gomont) Anagn. et Komárek (2); *L. tenuis* (Gomont) Anagn. et Komárek (2); *Lyngbya aestuarii* (Mert.) Liebm. (2); *L. confervoides* C. Agardh (1); *L. lutea* Gomont (2); *Microcystis feldmannii* (Fremy) Kossinsk. (1, 2); *Nodularia litorea* Thuret ex Komárek, M. Nübel, H. Nübel et Smarda (1); *Oscillatoria bonnemaissonii* (Crouan) Gomont (1, 2); *O. corallinae* (Kütz.) Gomont (1, 2); *O. margaritifera* Kütz. (1); *O. thiebautii* (Gomont) Geitler (1); *Phormidium laminosum* (C. Agardh) Gomont (1); *Ph. nigroviride* (Thw. ex Gomont) Anagn. et Komárek (1, 2); *Ph. tenue* (Menegh.) Gomont (1); *Schizothrix helva* Fremy (1); *Spirulina tenuissima* Kütz. (1).

ДОМЕН (ІМПЕРІЯ) EUKARYOTA Chatton 1925

ЦАРСТВО CHROMISTA Cavalier-Smith 1981 emend Cavalier-Smith 1998

ВІДДІЛ HETEROKONTOPHYTA Moestrup, R.A. Andersen et Guiry 2023

КЛАС DICTIOCHOPHYCEAE Silva 1980

Dictyocha fibula Ehrenb. (1).

КЛАС COSCINODISCOPHYCEAE Round et R.M. Crawford emend. Medlin et Kaczmarek 2004

Actinocyclus subtilis (W. Greg.) Ralfs (1), *Actinocyclus senarius* (Ehrenb.) Ehrenb. (1), *Asteromphalus ralfsianus* (Norman) Grunow (1), *Aulacoseira granulata* (Ehrenb.) Simonsen (1), *Coscinodiscus griseus* Grev. (1), *C. radiatus* Ehrenb. (1), *Hyalodiscus scoticus* (Kütz.) Grunow (1), *Melosira moniliformis* C. Agardh (1), *Paralia sulcata* (Ehrenb.) Cleve (1, 3), *Triceratium reticulum* Ehrenb. (1), *T. versicolor* A. W. F. Schmidt (1).

КЛАС MEDIOPHYCEAE (Joese et Proschk.-Lavr.) Medlin et Kaczmarek 2004

Anaulus minutus Grunow (1), *Ardissonaea formosa* (Hantzsch) Grunow (1, 3), *Auliscus sculptus* (W. Sm.) Brightw. var. *sculptus* (1), *Auliscus sculptus* var. *egypticus* V. Gerasimiuk (1), *Bacteriastrum hyalinum* Lauder (1), *Biddulphia tuomeyana* (Bailey) Roper (1), *Chaetoceros* sp. (1), *Climacosphenia moniligera* Ehrenb. (1, 2), *Cyclotella meneghiniana* Kütz. (1, 2), *C. striata* (Kütz.) Grunow (1), *C. stylorum* Brightw. (1), *Cymatosira belgica* Grunow (1, 2), *Odontella aurita* (Lyngb.) C. Agardh (1), *Skeletonema costatum* (Grev.) Cleve (1), *Stoermeria americana* (Bailey) M.P. Ashworth et P. A. Sims (1), *Synedrosphenia crystallina* (C. Agardh) Lobban et Ashworth (1), *S. fulgens* (Grev.) Lobban et Ashworth

(1), *Thalassiosira decipiens* (Grunow) Jorgen. (1, 3), *Toxarium hennedyanum* (W. Greg.) Pelletan (1), *T. undulatum* Bailey (1, 2).

КЛИАС BACILLARIOPHYCEAE Haeckel emend. Medlin et Kaczmarska 2004.

Achnanthes adnata Bory (1, 2), *A. armillaris* (O.F. Müller) Guiry (1), *A. brevipes* var. *intermedia* (Kütz.) Cleve (1), *A. curvirostrum* Brun (1), *A. fimbriata* (Grunow) R. Ross (2), *A. lyrata* Proschk. - Lavr. (1), *A. manifera* Brun (1), *A. stroemii* Hust. (1), *Amphora acuta* W. Greg. (1, 2), *A. arcus* W. Greg. (1, 2), *A. arenaria* Donkin (1, 2), *A. bigibba* Grunow (1), *A. crassa* W. Greg. (1), *A. graeffeana* Hendey (1), *A. gruendleri* Grunow (1), *A. kujalnitzkensis* (Gusl. et V. Gerasimiuk) V. Gerasimiuk (1, 2), *A. laevis* W. Greg. (2), *A. obtusa* W. Greg. (1), *A. praelata* Hendey (1), *A. proteus* W. Greg. (1, 2), *Amphora* sp. (1), *Auricula intermedia* (F. W. Lewis) Cleve (1), *Austariella* sp. (1), *Bacillaria socialis* (W. Greg.) Ralfs (2), *Berkeleya rutilans* (Trentep. ex Roth) Grunow (1), *Berkeleya scopulorum* (Bréb. ex Kütz.) E.J. Cox (1, 2), *Biremis ambigua* (Cleve) D. G. Mann (1), *B. ridicula* (Giffen) D. G. Mann (1), *Brachysira estonarium* A. Witkowski (1), *Brebissonia lanceolata* (C. Agardh) R. K. Mahoney et Reimer (1), *Caloneis excentrica* (Grunow) Boyer (1), *C. hustedtii* Aleem (1), *C. liber* (W. Sm.) Cleve (1), *Caloneis* sp. (1), *Campylodiscus clypeus* (Ehrenb.) Ehrenb. ex Kütz. (2), *C. intermedius* Grunow (1), *C. neofastuosus* Ruck et Nakov (1), *C. ralfsii* W. Sm. (1), *C. scalaris* (Giffen) Lobban et J. S. Park (1), *C. thuretii* Bréb. (1), *Carinasigma rectum* (Donkin) G. Reid (1, 2), *Catenula adhaerens* (Mereschk.) Mereschk. (1), *Climaconeis lorenzii* Grunow (1), *Cocconeis britannica* Naegeli ex Kütz. (1, 2), *C. californica* Grunow (2), *C. costata* W. Greg. (1, 3), *C. dirupta* W. Greg. (1), *C. distans* W. Greg. (1), *C. euglypta* Ehrenb. (1, 2), *C. guttata* Hust. et Aleem (1, 2), *C. krammeri* Lange-Bert. et Metzeltin (1, 2, 3), *C. pseudomarginata* W. Greg. (1), *C. schmidtii* Heiden (2), *C. scutellum* Ehrenb. var. *scutellum* (1, 2, 3), *C. scutellum* var. *parva* Grunow (1), *C. stauroneiformis* H. Okuno (1, 2), *Coronia decora* (Bréb.) Ruck et Guiry (1), *Craspedostauros indubitabilis* (Lange-Bert. et S. I. Genkal) E. J. Cox (1), *Cylindrotheca closterium* (Ehrenb.) Reimann et J. C. Lewin (1, 2), *Cymbella angusta* (W. Greg.) Gusl. (1, 2), *C. cistula* (Ehrenb.) Kirchn. (2), *Diatoma vulgaris* Bory (1), *Dimeregrammopsis furcigenum* (Grunow) Ricard (1), *Diploneis aestuarii* Hust. (1), *D. bombus* (Ehrenb.) Ehrenb. (1), *D. chersonensis* (Grunow) Cleve (1, 2), *D. coffeiformis* (A. W. F. Schmidt) Cleve (1), *D. didymus* (Ehrenb.) Ehrenb. (1), *D. fusca* (W. Greg.) Cleve (1), *D. littoralis* (Donkin) Cleve (1), *D. nitescens* (W. Greg.) Cleve (1), *D. notabilis* (Grev.) Cleve (1), *D. papula* (A. W. F. Schmidt) Cleve (1, 2), *D. pseudobombiformis* Hust. (1), *D. smithii* (Bréb.) Cleve (1), *D. splendida* Cleve (1), *D. stroemii* Hust. (1), *D. vacillans* (A. W. F. Schmidt) Cleve (2), *D. weissflogii* (A. W. F. Schmidt) Cleve (1), *Entomoneis alata* (Ehrenb.) Ehrenb. (2), *E. paludosa* (W. Smith) Reimer (1, 2), *E. punctulata* (Grunow) K. Osaka et H. Kobayasi (2), *Epithemia sores* Kütz. (2), *E. pacifica* (Krammer) Lobban et J. S. Park (1), *Fallacia balnearis* (Grunow) A. Witkowski, Lange-Bert. et Metzeltin (2, 3), *F. forcipata* (Grev.) Stickle et D. G. Mann (1, 2), *F. nummularia* (Grev.) D. G. Mann (1), *F. pygmaea* (Kütz.) Stickle et D. G. Mann (1), *F. schoe-*

maniana (Foged) A. Witkowski, Lange-Bert. et Metzeltin (1), *Fallacia* sp. (1), *Falcula media* Voigt var. *subsalina* Proschk.-Lavr. (1), *Fragilaria barbatula* (Kütz.) Lange-Bert. (1, 3), *F. gedanensis* A. Witkowski (2), *F. vaucheriae* (Kütz.) J. B. Petersen (1), *Gephyria media* Walker-Arnott (1, 2), *Gomphonema parvulum* (Kütz.) Kütz. (1), *G. truncatum* Ehrenb. (1, 3), *Gomphonemopsis domniciae* (Gusl.) Gusl. (1), *G. obscura* (Krasske) Lange-Bert. (1), *Grammatophora macilenta* W. Sm. (1), *G. marina* (Lyngbye) Kütz. (1, 3), *G. oceanica* Ehrenb. (1), *G. undulata* Ehrenb. (1), *Gyrosigma balticum* (Ehrenb.) Rabenh. (1), *G. eximium* (Thw.) Boyer (1), *G. fasciola* (Ehrenb.) J. W. Griffith et Henfrey (2), *Halamphora acutiuscula* (Kütz.) Levkov (2), *H. cuneata* Cleve (2), *H. cymbifera* (W. Greg.) Levkov (1, 2), *H. coffeiformis* (C. Agardh) Mereschk. (1, 2), *H. pseudohyalina* (Simonsen) J. G. Stepanek et Kociolek (1), *H. terroris* (Ehrenb.) P. Wang (1), *H. wisei* (Salah) I. Alvarez-Blanco et S. Blanco (1), *Hantzschia ucrainica* V. Gerasimiuk (1), *H. virgata* (Roper) Grunow (1), *Haslea nautica* (Cholnoky) M. F. Giffen (1), *Homoeocladia distans* (W. Greg.) Kuntze (1), *Hyalosira delicatula* Kütz. (2), *Licmophora abbreviata* C. Agardh (1), *L. communis* (Heib.) Grunow (2), *L. dalmatica* (Kütz.) Grunow (1), *L. debilis* (Kütz.) Grunow (1), *L. ehrenbergii* (Kütz.) Grunow (1), *L. flabellata* (Grev.) C. Agardh (1, 2), *L. gracilis* (Ehrenb.) Grunow (1, 2), *L. ovulum* Mereschk. (2), *L. paradoxa* (Lyngbye) C. Agardh (2), *L. remulus* (Grunow) Grunow (1, 2), *Lyrella abrupta* (W. Greg.) Gusl. et Karaeva (1), *L. atlantica* (A. W. F. Schmidt) D. G. Mann (1), *L. hennedyi* (W. Sm.) Gusl. et Karaeva (1, 2), *L. lyra* (Ehrenb.) Karaeva (1, 2), *L. majuscula* (Hust.) A. Witkowski (2), *L. spectabilis* (W. Greg.) D. G. Mann (1), *L. zanzibarica* (Grev.) V. Gerasimiuk (1), *Mastogloia adriatica* Voigt (1), *M. affirmata* (Leud.-Fortm.) Cleve (1, 2), *M. angulata* F. W. Lewis (1, 2), *M. apiculata* W. Sm. (1), *M. baldjikiana* Grunow (1, 2), *M. beaufortiana* Hust. (1), *M. biformis* (Grunow) Cleve (1), *M. binotata* (Grunow) Cleve (1, 2), *M. braunii* Grunow (1), *M. cocconeiformis* Grunow (1, 3), *M. crucicula* var. *alternans* Zanon (1), *M. crucicula* (Grunow) Cleve var. *crucicula* (1), *M. cyclops* Voigt (1), *M. decussata* Grunow (1), *M. delicatissima* Hust. (1, 3), *M. divergens* A. W. F. Schmidt (1), *M. elegans* Lewis (1), *M. erythraea* Grunow (1), *M. fallax* Cleve (1), *M. fimbriata* (Brightw.) Grunow (1, 3), *M. frickei* Hust. (1), *M. horvathiana* Grunow (1, 2), *M. lanceolata* Thw. ex W. Sm. (1), *M. linearis* Simonsen (1), *M. mauritiana* Brun (1), *M. ovata* Grunow (1), *M. ovulum* Hust. (1), *M. paradoxa* Grunow (1), *M. praitiana* Castr. (1), *M. pumila* (Grunow) Cleve (1), *M. quinquecostata* Grunow (1), *M. smithii* Thw. (1), *M. pseudolaterocostata* T. A. Yohn et R. A. Gibson (2), *Mastoneis biformis* (Grunow) Cleve (1), *Microrotabella interrupta* (Ehrenb.) Round (1), *Nanofrustulum krumbeinii* (A. Witkowski, Witak et K. Stachura) E. Morales (1), *Navicula arenaria* Donkin (2), *N. cancellata* Donkin (1), *N. capitatoradiata* H. Germain ex Gasse (1), *N. digitoradiata* (W. Greg.) Ralfs (1), *N. directa* (W. Sm.) Bréb. (1), *N. flantica* Grunow (1), *N. gregaria* Donkin (2), *N. impressa* Grunow (1), *N. johanrossii* Giffen (1), *N. kuwaitiana* Hendey (1), *N. menisculus* Schumann (2), *N. palpebralis* Bréb. ex W. Sm. (1), *N. pennata* A. W. F. Schmidt (1, 2), *N. pi* Cleve (1), *N. pontica* (Mereschk.) A. Witkowski, M. Kulikovskiy, E. Nevrova et Lange-Bert. (2),

N. ramosissima (C. Agardh) Cleve (1), *N. reinhardtii* (Grunow) Grunow (1), *N. salinarum* Grunow (1), *N. stachurae* A. Witkowski, Lange-Bert. et Metzeltin (1), *N. transistans* Cleve (1), *N. witkowskii* Lange-Bert., Iserentant et Metzeltin (2), *Navicula* sp. (1), *Neofragilaria nicobarica* Desikachary, Prasad et Prema (1), *Nitzschia bartholomei* (Grunow) Lange-Bert. et Krammer (1), *N. behrei* Hust. (1), *N. borealis* (Grunow) Thum (1), *N. communis* Rabenh. (1), *N. curiosa* Proschk. - Lavr. (1), *N. didyma* Hust. (1), *N. distans* var. *tumescens* Grunow (1), *N. elegantula* Grunow (1), *N. fusiformis* Grunow (1), *N. hybrida* Grunow (1), *N. incurva* Grunow (1), *N. lanceolata* W. Smith (1), *N. longissima* (Bréb. ex Kütz.) Grunow (1, 2), *N. nana* Grunow (1, 3), *N. new-quincensis* Hust. (1), *N. obtusa* W. Sm. (1), *N. ovalis* H.J. Arnott (1), *N. pellucida* Grunow (1), *N. pseudocommunis* Hust. (1), *N. pseudohybrida* Hust. (1), *N. scalpelliformis* Grunow (1, 2), *N. sigma* (Kütz.) W. Sm. (1, 2), *N. sigmatiformis* Hust. var. *subrecta* Proschk. - Lavr. (1, 3), *N. tubicola* Grunow (2), *Oestrupia powellii* (F. W. Lewis) Heiden (1), *Opephora guenter-grassii* (A. Witkowski et Lange-Bert.) Sabbe et Vyverman (1), *O. marina* (W. Greg.) Petit (1, 3), *Parlibellus delognei* (Van Heurck) E. J. Cox (1), *Petrodictyon gemma* (Ehrenb.) D. G. Mann (1), *Petroneis besarensis* (Giffin) A. Witkowski, Lange-Bert. (1), *P. granulata* D. G. Mann (1), *P. humerosa* (Bréb. ex W. Sm.) Stickle et D. G. Mann (1), *P. marina* (Ralfs) D. G. Mann (1), *P. monilifera* (Cleve) Stickle et D. G. Mann (1, 2), *Pinnularia globiceps* var. *linearis* Krammer (1), *P. lundii* Hust. (1), *P. quadratarea* (A. W. F. Schmidt) Cleve (1), *P. trevelyana* (Donkin) Rabenh. (1), *P. yarrensensis* (Grunow) A. Jurilj (1), *Plagiogramma minus* (W. Greg.) Chunlian Li, Ashworth et A. Witkowski (1), *P. pulchellum* Grev. var. *pygmaeum* (Grev.) H. Perag. et M. Perag. (1), *P. staurophorum* (W. Greg.) Heib. (1), *P. rhombicum* Hust. (1), *Plagiotropis lepidoptera* (W. Greg.) Kuntze (1, 2), *Planothidium delicatulum* (Kütz.) Round et Bukht. (1), *Pleurosigma angulatum* (J.T. Quekett) W. Sm. (1, 2), *P. cuspidatum* Cleve (1), *P. diversestriatum* F. Meister (1), *P. elongatum* W. Sm. (1, 2), *P. formosum* W. Sm. var. *formosum* (1), *P. formosum* W. Sm. var. *baleareicum* Perag. (1), *P. intermedium* W. Sm. (1), *P. rigidum* W. Sm. (2), *Pleurosigma* sp. (1), *Podocystis adriatica* (Kütz.) Ralfs (1), *Psammodictyon panduriforme* (W. Greg.) D. G. Mann (1, 2), *Pseudictyota dubia* (Brightw.) P. A. Sims et D. M. Williams (2), *Pseudostaurosira naveana* (Le Cohu) Morales et Edlund (1, 2), *Psammodiscus nitidus* (W. Greg.) Round et D. G. Mann (1), *Rhabdonema minutum* Kütz. (1), *Rhaphoneis amphiceros* var. *tetragona* Grunow (1), *Rhoicosphenia abbreviata* (C. Agardh) Lange-Bert. (1), *R. marina* (Kütz.) M. Schmidt (2), *Rhopalodia gibberula* (Ehrenb.) O. Müller (2), *Rh. musculus* (Kütz.) O. Müller var. *musculus* (1), *Rh. musculus* var. *succincta* Breb. (1), *Staurophora salina* (W. Sm.) Mereschk. (1), *Striatella unipunctata* (Lyngb.) C. Agardh (2), *Surirella brebissonii* Krammer et Lange-Bert. var. *brebissonii* (1), *S. brebissonii* var. *kuetzingii* Krammer et Lange-Bert. (1), *S. hybrida* Grunow (1), *S. ovalis* Bréb. (1), *Surirella* sp. (1), *Tabularia fasciculata* (C. Agardh) D. M. Williams et Round (1, 2), *T. tabulata* (C. Agardh) Snoeijs (1, 2, 3), *Tetramphora ostrearia* (Bréb.) Mereschk. (1), *T. rhombica* (Kitton) Stepanek et Kociolek (1), *Thalassionema frauenfeldii* (Grunow) Tempère et Perag. (1),

T. nitzschii (Grunow) Mereschk. (2), *Thalassiothrix longissima* Cleve et Grunow (1), *Trachyneis aspera* (Ehrenb.) Cleve (1, 2), *Tryblionella apiculata* W. Greg. (1, 3), *T. coarctata* (Grunow) D. G. Mann (1, 3), *T. gracilis* W. Sm. (1), *T. marginulata* (Grunow) D.G. Mann (1).

ВІДДІЛ DINOFLAGELLATA (DINOPHYTA, PERIDINEA) Bütschli 1885

КЛАС DINOPHYCEAE Pascher 1914

Amphidinium klebsii Kof. et Swezy (1); *Tripes muelleri* Bory (1); *Kryptoperidinium triquetrum* (Ehrenb.) Tillmann, Gottschling, Elbrächter, Kusber et Hoppenrath (1), *Prorocentrum cordatum* (Ostfens.) J. D. Dodge (1, 2), *P. micans* Ehrenb. (1, 2).

З них до прокариотів (Prokaryota) відноситься 22 види, а до еукаріотів (Eukaryota) — 309 видів. Царство бактерій (Bacteria) представлено 22 видами, а хромістів (Chromista) — 309 видами. Водорості відділу гетероконтофітових (Heterokontophyta — 304 види) переважали над представниками інших відділів (Cyanobacteria — 22, Dinoflagellata — 5).

Основну роль в альгофлорі Червоного моря відігравали представники класів Bacillariophyceae (279 видів), Cyanophyceae (22), Mediophyceae (19) і Coscinodiscophyceae (11).

Найчисельнішими за кількістю видів порядками серед мікрофітобентосу були Naviculales (78 видів), Bacillariales (34), Mastogloiales (32), Achnanthesales (18), Surirellales (16), Thalassiosiphales (12), Lyrellales (9), Cymbellales (8) і Oscillatoriales (8) (рис. 1).

До провідних родин водоростей Червоного моря відносились Bacillariaceae (34 видів), Mastogloiaceae (32), Catenulaceae (24), Naviculaceae (24), Diploneidaceae (16), Cocconeidaceae (12), Pleurosigmaaceae (12), Surirellaceae (11), Oscillatoriaceae (10) та Licmophoraceae (10) (рис. 2).

Провідні роди, що складали основу мікрофітобентосу Червоного моря, включали *Mastogloia* Thw. ex W. Sm. (32 види), *Nitzschia* Hassall (24), *Navicula* Bory (20), *Diploneis* Ehrenb. (16), *Amphora* Ehrenb. ex Kütz. (12), *Cocconeis* Ehrenb. (12), *Licmophora* C. Agardh (10), *Achnanthes* Bory (8), *Pleurosigma* W. Sm. (8) і *Lyrella* Karaeva (7).

Таблиця 1

Таксономічний спектр мікрофітобентосу Червоного моря

Таксони			Кількість				
домени	царства	відділи	класів	порядків	родин	родів	видів
Prokaryota	Bacteria	Cyanobacteria	1	4	6	13	22
Eukaryota	Chromista	Heterokontophyta	4	25	45	99	304
		Dinoflagellata	1	4	4	4	5
Загалом	2	3	6	33	55	116	331

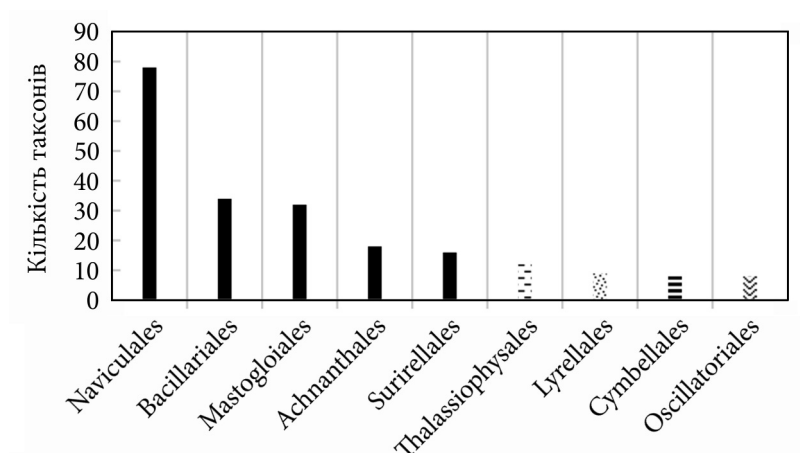


Рис. 1. Розподіл видів мікрофітобентосу Червоного моря за провідними порядками

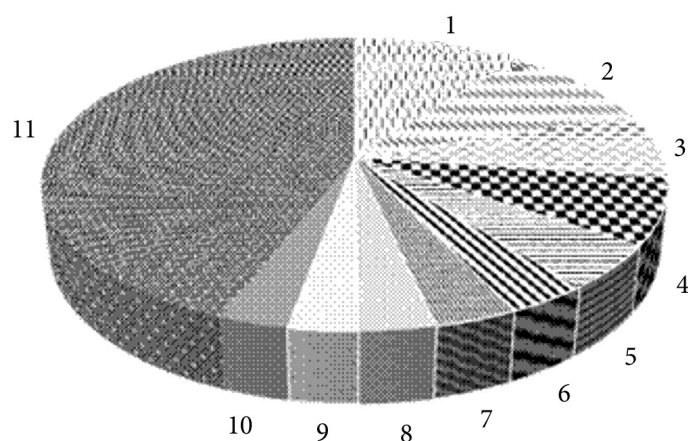


Рис. 2. Розподіл видів мікрофітобентосу Червоного моря за провідними родинами 1 — Bacillariaceae; 2 — Mastogloiaceae; 3 — Catenulaceae; 4 — Naviculaceae; 5 — Diploneidaceae; 6 — Cocconeidaceae; 7 — Pleurosigmataceae; 8 — Surirellaceae; 9 — Oscillatoriaceae; 10 — Licmophoraceae; 11 — всі інші

Серед нових для акваторії Червоного моря вперше наведено 11 видів, а саме: *Lyngbya aestuarii*, *Achnanthes fimbriata*, *Cocconeis californica*, *Fallacia balnearis*, *Licmophora ovulum*, *Rhopalodia gibberula*, *Rhoicosphenia marina*, *Mastogloia ovata*, *Navicula pontica*, *N. menisculus*, *N. witkowskii*.

До рідкісних флористичних знахідок відносяться *Asteromphalus ralfsianus*, *Auliscus sculptus* var. *egypticus*, *Anaulus minutus*, *Biddulphia thuomeyi*, *Stoermeria americana*, *Pseudictyota dubia*, *Fragilaria gedanensis*, *Pseudostaurisira naveana*, *Plagiogramma pulcherium* var. *pygmaeum*, *Climaconeis lorenzii*, *Toxarium hennedyanum*, *Grammatophora macilenta*, *Hyalosira interrupta*, *Rhabdonema minutum*, *Licmophora remulus*, *Podocystis adriatica*, *Lyrella zanzibarica*, *Petroneis marina*, *Mastogloia affirmata*, *Biremis ridicula*, *Brachysira*

estonarium, *Cocconeis britannica*, *Cymatosira belgica*, *Caloneis excentrica*, *Diploneis incurvata*, *Fallacia nummularia*, *Haslea nautica*, *Mastoneis biformis*, *Navicula besarensis*, *Pinnularia trevelyana*, *Pleurosigma formosum* var. *balearicum*, *Amphora gruendleri*, *A. kujalnitzkensis*, *A. wisei*, *Halamphora cuneata*, *Entomoneis punctulata*, *Hantzschia ucrainica*, *Bacillaria socialis*, *Nitzschia bartholomei*, *N. pseudohybrida*, *Rhopalodia pacifica*, *Campylodiscus ralfsii* і *Suriella hybrida*.

У мікрофітобентосі Червоного моря знайдено 37 планктонних, 75 перифітонних і 218 бентосних видів (рис. 3). Серед них відмічено 18 багатоклітинних, 240 одноклітинних та 73 види колоніальних форм водоростей; 187 видів належали до нерухливих, а 144 — до рухливих організмів.

За типом морфологічної диференціації тіла найбільшою кількістю (307 видів) представлені кокоїдні форми і значно меншою — водорості з нитчастою (16), пальмелоїдною (3) і монадною (5) структурою.

За відношенням до солоності води переважали морські форми або полігалофи (257 видів). Значно їм поступалися солонуватоводні види або мезогалофи (47 видів). На долю прісноводних організмів або олігогалофів припадало 27 видів, серед них галофілів — 22 види, а індіферентів — лише 5 (рис. 4).

За географічною приуроченістю мікрофітобентос Червоного моря був представлений космополітами (144 види), а також тропічною (90) і бореальною (58) групами з бореально-тропічними (31), бореально-нотальними (4), нотально-тропічними (3) та аркто-бореальними (1) елементами (табл. 2).

В обростанні макроскопічних водоростей (*Cystoseira fibrosa* C. Agardh, *Gelidium crinale* (Hare ex Turner) Gaillon, *Phyllophora crispa* (Hudson) P. S. Dixon, *Neomeris anulata* Dickie, *Polysiphonia biformis* Zanardini, *Rhizoclonium riparium* (Roth) Harvey переважали *Cocconeis scutellum*, *C. krammeri*, *C. schmidtii*, *Climacosphenia moniligera*, *Licmophora flabellata*, *L. remulus*, *Rhoicosphenia abbreviata*, *Tabularia tabulata*.

На поверхні дрібнозернистого піску було виявлено *Leptolynghya foveolarum*, *L. tenuis*, *Cymbella angusta*, *Amphora kujalnitzkensis*, *Diploneis incurvata*, *Carinasigma recta*, *Lyrella lyra*, *Plagiotropis lepidoptera*, *Pleurosigma rigidum*, *Toxarium undulatum*, *Nitzschia tubicola*.

На мулах знайдено *Amphora arcus*, *Lyrella lyra*, *Mastogloia smithii*, *Epithemia sorex*, *Campylodiscus clypeus*, *C. neofastuosus*.

В обростанні каменів було ідентифіковано *Lyngbya aestuarii*, *Achnanthes adnata*, *Tabularia tabulata*, *Cocconeis scutellum*, *Licmophora paradoxa*, *L. remulus*.

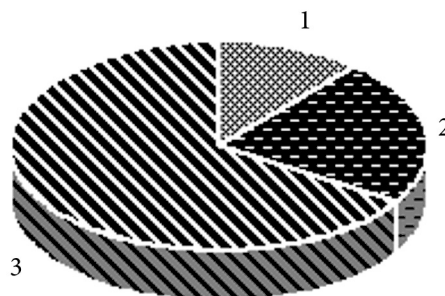


Рис. 3. Співвідношення екологічних груп мікрофітобентосу Червоного моря: 1 — планктонні, 2 — перифітонні, 3 — бентосні

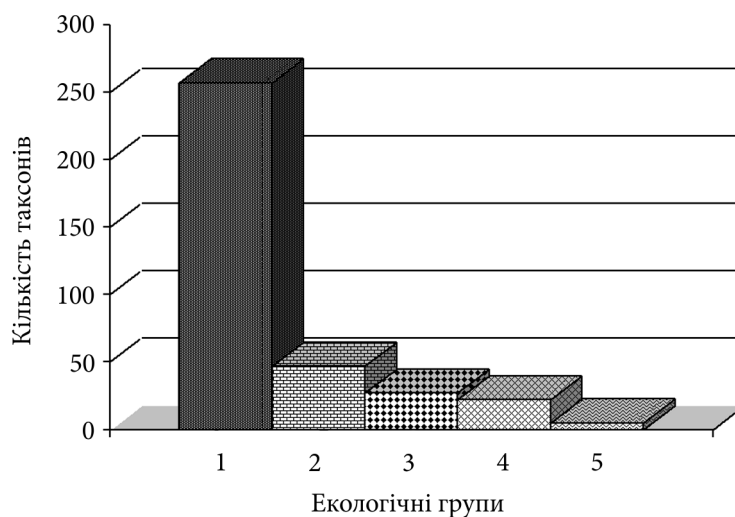


Рис. 4. Розподіл видів — індикаторів солоності води

На поверхні коралів виявлено *Microcystis feldmannii*, *Chroococcus turgidus*, *Tabularia tabulata*, *Licmophora remulus*, *Climacosphenia moniligera* та ін.

В обростаннях залізних рейок знайдено *Calothrix confervicola*, *C. nidulans*, *Thalassionema nitzschioides* та ін.

За приуроченістю до типу субстрату розподіл водоростей був наступним: на макрофітах — 219 видів, мулах — 211, пісках — 205, коралах — 16, камінні — 11, металевих рейках — 5 видів.

Мікрофотографії окремих видів водоростей представлено на рисунках 5 і 6.

Таблиця 2
Розподіл мікрофітобентосу прибережжя Червоного моря за географічними групами

Групи	Кількість видів	Частка у загальній кількості видів, %
Космополітна	144	43,6
Тропічна	90	27,3
Бореальна	58	17,6
Бореально-тропічна	31	9,1
Бореально-нотальна	4	1,2
Нотально-тропічна	3	0,9
Аркто-бореальна	1	0,3
Загалом	331	100

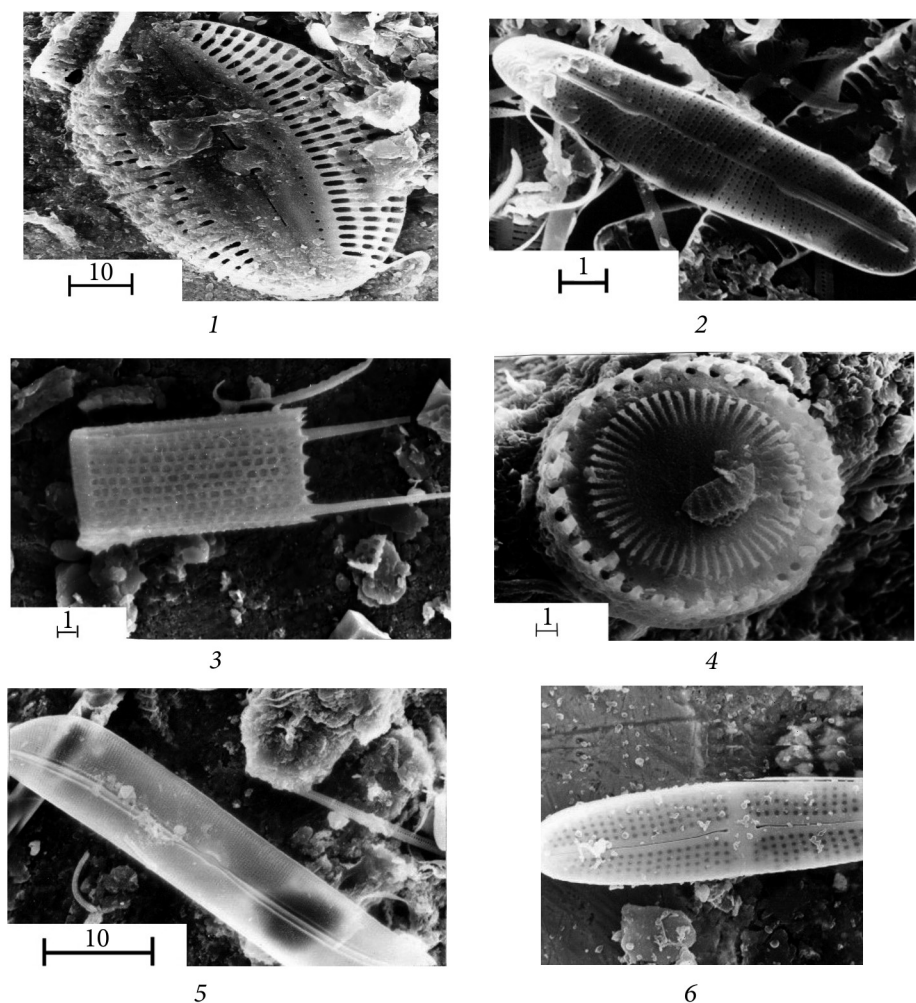


Рис. 5. Види водоростей: 1 — *Diploneis notabilis* (Grev.) Cleve: стулка; 2 — *Berkeleya rutilans* (Trent. ex Roth) Grunow: стулка; 3 — *Aulacoseira granulata* (Ehrenb.) Simonsen: вид панцира з пояски; 4 — *Paralia sulcata* (Ehrenb.) Cleve: стулка; 5 — *Gyrosigma eximium* (Phw.) Boyer: частина стулки; 6 — *Achnanthes adnata* Borg: частина стулки (1—6 — СЕМ).

Найбільшу кількість видів водоростей (301) знайдено у прибережній смузі Червоного моря біля м. Хургада (середня частина Червоного моря), 97 видів — біля м. Шарм-ель-Шейх (північна частина моря) та 25 видів — поблизу м. Ходейда (південна частина моря).

У прибережжі біля м. Шарм-ель-Шейх знайдено *Lyngbya aestuarii*, *Fragilaria gedanensis*, *Pseudostaurosira naveana*, *Mastogloia angulata*, *Diploneis incurvata*, *Trachyneis aspera*, *Ampora acutiuscula*, *A. kujalnitzkensis*.

В акваторії Червоного моря поблизу м. Хургада мешкали *Lyngbya confervoides*, *Auliscus sculptus* var. *egypticus*, *Triceratium versicolor*, *Biddulphia tuomeyii*, *Stoermeria americana*, *Neofragilaria nicobarica*, *Opephora krumbeinii*, *Plagiogramma rhombicum*, *Climacosphenia moniligera*, *Cocconeis kram-*

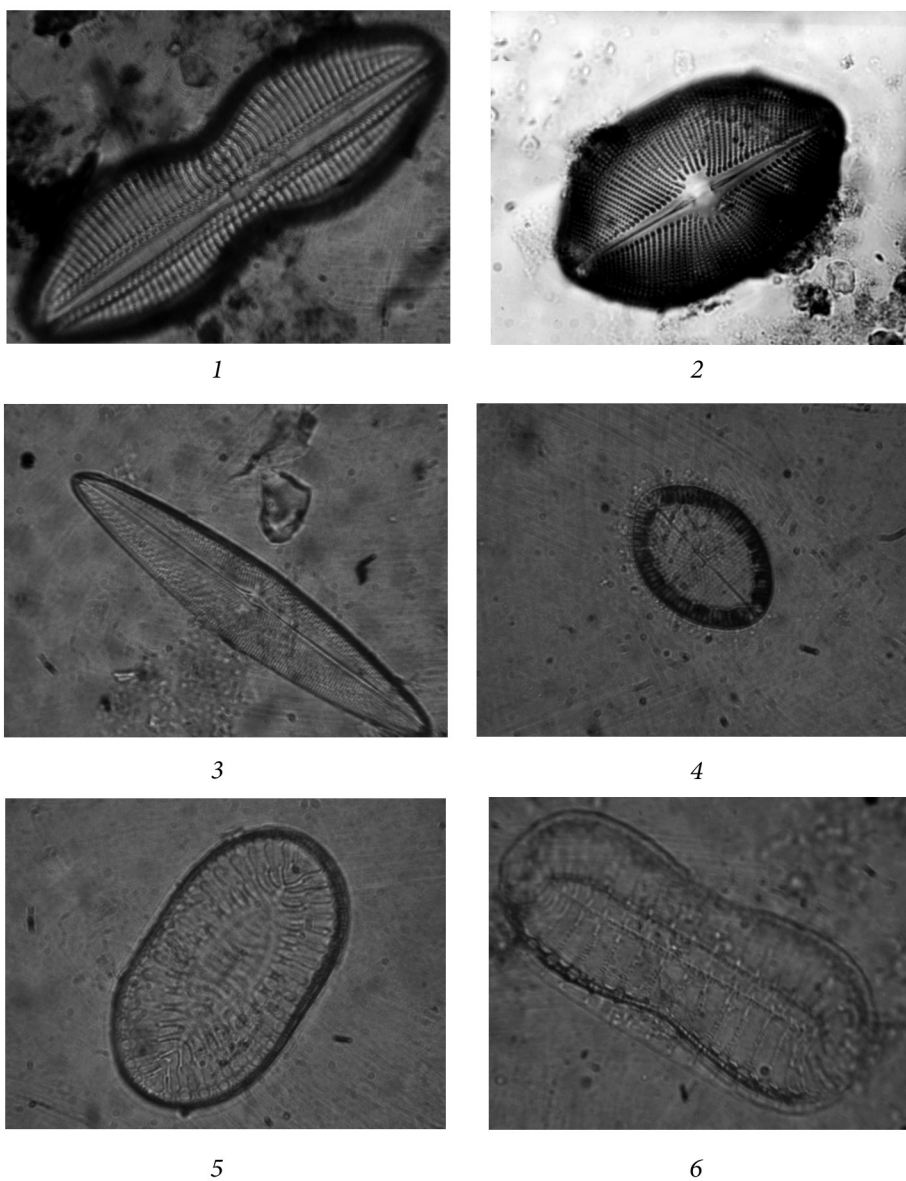


Рис. 6. Види водоростей: 1 — *Diploneis chersonensis* (Grunow) Cleve: стулка; 2 — *Petro-neis humerosa* (Breb.) Stickle et D.G. Mann: стулка; 3 — *Trachyneis aspera* (Ehrenb.) Cleve: стулка; 4 — *Mastogloia ovata* Grunow: стулка; 5 — *Campylodiscus neofastuosus* Ruck et Nakov: стулка; 6 — *Surirella hybrida* Grunow: панцир (1—6 — СМ)

meri, *Lyrella zanzibarica*, *Haslea nautica*, *Caloneis excentrica*, *Pinnularia trevellyana*, *Navicula besarensis*, *Pleurosigma formosum*, *Hantzshia ucrainica*, *Campylodiscus decorus*.

У прибережних водах біля м. Ходейди виявлено *Paralia sulcata*, *Thalassiosira decipiens*, *Ardissonia formosa*, *Synedra barbatula*, *Mastogloia cocconeiformis*, *M. fimbriata*, *Nitzschia sigmatiformis* var. *subrecta*.

Видовий склад мікроскопічних водоростей Червоного (331 вид) та Чорного (525 видів) морів відрізнявся, що очікувано, зважаючи на відмінності в географічному розташуванні, гідрохімічному та температурному режимах. Кількість спільних видів мікрофітобентосу Червоного і Чорного морів становила 161. Коефіцієнт флористичної подібності видового складу мікрофітобентосу Червоного та Чорного морів за Серенсеном-Чекановським становив 0,42, а за Жаккаром — 0,27.

Висновки

У результаті багаторічних досліджень (2006—2024 рр.) мікрофітобентосу прибережжя Червоного моря виявлено 331 вид мікроскопічних водоростей, представлених 337 внутрішньовидовими таксонами з 116 родів, 55 родин, 33 порядків, 6 класів, 3 відділів, 2 царств і 2 доменів. Більшість з них (304 види) відносились до гетероконтофітових водоростей. Вперше для альгофлори Червоного моря наведено 11 нових видів мікроскопічних водоростей. За приуроченістю до типу субстрату розподіл водоростей був наступним: на макрофітах — 219 видів, мулах — 211, пісках — 205, коралах — 16, камінні — 11, металевих рейках — 5 видів. За відношенням до солоності води переважали морські організми (257 видів). Солонуватоводні та прісноводні водорості нараховували відповідно 47 та 27 видів.

За географічною приуроченістю мікрофітобентос Червоного моря був представлений космополітами (144 види), а також тропічною (90) та бореальною (58) групами з бореально-тропічними (31), бореально-нотальними (4), нотально-тропічними (3) та аркто-бореальними (1) елементами.

Видовий склад мікроскопічних водоростей Червоного (331 вид) та Чорного (525 видів) морів відрізнявся. Коефіцієнт флористичної подібності видового складу мікрофітобентосу Червоного та Чорного морів за Серенсеном-Чекановським становив 0,42, а за Жаккаром — 0,27.

Список використаної літератури

1. Атлас світу. Київ: Картографія, 2004. 139 с.
2. Белогорская Е.В. Качественное и количественное распределение фитопланктона в Красном море. *Биология моря*. 1970. Вып. 21. С. 133—152.
3. Визначник прісноводних водоростей України. Київ: Наук. думка, 1938—1993. Т. 1—12.
4. Водоросли. Справочник. Под ред. С.П. Вассера. Киев: Наук. думка, 1989. 608 с.
5. Герасимюк В.П. Видовой состав микрофитобентоса побережья Шарм-эль-Шейха (Египет, Красное море). Тези допов. VI відкритого з'їзду фітобіологів Причорномор'я (Херсон-Лазурне, 19 трав. 2015 р.). Херсон, 2015. С. 18—21.
6. Герасимюк В.П., Еннан А.А., Шихалеева Г.М. Енциклопедія Куяльницького лиману. Т. 2. Водорості. Одеса: Астропринт, 2020. 446 с.
7. Гусяков Н.Е., Закордонец О.А., Герасимюк В.П. Атлас диатомовых водорослей бентоса северо-западной части Черного моря и прилегающих водоемов. Киев: Наук. думка, 1992. 252 с.
8. Калугина-Гутник А.А. Видовой состав и географическое распространение макрофитов Красного моря. Бентос шельфа Красного моря. Киев: Наук. думка, 1971. С. 232—267.

9. Флора водоростей України. Київ: І-т ботаніки НАН України, 1986—2016. Т. 1—12.
10. Царенко П.М., О.М. Виноградова, О.В. Бурова та ін. Продромус спорових рослин України: водорості. Кн. 1. Київ: Наук. думка, 2024. 880 с.
11. Algae of Ukraine: diversity, nomenclature, taxonomy, ecology and geography / Ed. by P.M. Tsarenko, S.P. Wasser, E. Nevo. Ruggell: A.R.G. Gantner Verlag, Vol. 1. 2006. 713 p.; Vol. 2. 2009. 413 p.; Vol. 3. 2011. 511 p.; Vol. 4. 2014. 703 p.
12. Cleve P.T. Plankton from the Red Sea. Stockholm: Ofvers. Kongl. Vet. - Akad. Förh 9, 1900. P. 1025—1038.
13. Cleve-Euler A. Die Diatomeen von Schweden and Finnland. Bih. Kongl. Sven. Vet. - Akad. Handl. 1951. Teil. 1. Bd. 2, № 1. 162 s.; 1953. Teil. 2. Bd. 4, № 5. 255 s.; 1955. Teil. 4. Bd. 5, № 4. 232 s.; 1952. Teil. 5. Bd. 3, № 3. 153 s.
14. Diatoms of Europe. Diatoms of the European inland waters and comparable habitats / Ed. by H. Lange-Bertalot. Ruggell: A. R. G. Gantner Verlag K. G., 2000—2020. Vol. 1—9.
15. Iconographia Diatomologica / Ed. by H. Lange-Bertalot. Ruggell: A. R. G. Gantner Verlag K. G., 1995—2016. Vol. 1—26.
16. Gerasimiuk V. P. Microphytobenthos of the Red Sea coast in the area of Sharm-el-Sheikh. *Intern. J. Algae*. 2019. Vol. 21, N 2. P. 137—148. <https://doi.org/10.1615/InterJAlgae.v21.i2.40>
17. Gerasimiuk V. P., Kovtun O. A. Species diversity of microphytobenthos of the Red Sea (Egypt). *Ibid.* 2014. Vol. 16, N 1. P. 57-67. <https://doi.org/10.1615/InterJAlgae.v16.i1.40>
18. Guiry G.M., Guiry M.D. AlgaeBase. World-wide electronic publ., National University of Ireland, Galway, 2024. [http:// www.algaebase.org](http://www.algaebase.org)
19. Hendey N.I. Some littoral diatoms of Kuwait. *Nova Hedwigia*. 1970. Heft 31. P. 107—167.
20. Hustedt F. Die Kieselalgen. Rabenhorsts Kryptogamen — Flora Deutschlands, Österreichs u. d. Leipzig, 1927—1930. Teil. 1. 925 s.; 1931-1959. Teil. 2. 845 s.; 1961—1966. Teil. 3. 816 s.
21. Karsten G. Das Indische Phytoplankton. Nash dem Material der Deutschen Tilfsee-Expedition 1898—1899. Bd. 2. Jena: G. Fischer Verlag, 1907. 328 s.
22. Lee I.I., Reimer C.W., McEnery M.E. The identification of diatoms isolated as endosymbionts larger Foraminifera from the Gulf of Eilat (Red Sea) and the description of 2 new species *Fragilaria shiloi* sp. nov. and *Navicula reissii* sp. nov. *Bot. mar.* 1980. Vol. 23. P. 41—48.
23. Schmidt A.W.F. Atlas der Diatomaceenkunde. Leipzig, 1874—1959. Heft 1—316.
24. Schroder B. Beitäge zur Kenntnis des Phytoplankton warmer Meer. Zurich: Vier. Natur. Ges., 1906. 51 s.
25. Süßwasserflora von Mitteleuropa. Jena: Gustav Fischer Verlag, 1978—2018. Bd. 1—19.
26. Zalat A.A. Distribution and origin in the bottom sediment of the Suez canal lakes and adjacent areas, Egypt. *Diatoms Res.* 2002. Vol. 17, N 1. P. 243—266.
27. Witkowski A., Lange-Bertalot H., Metzeltin D. Diatom flora of marine coasts. *Icon. Diat.* Vol. 7. Ruggell: A. R. G. Gantner Verlag K.-G., 2000. 925 p.

Надійшла 4.01.2025

V. P. Gerasimiuk, PhD (Biol.), Assoc. Prof.,
I. I. Mechnikov Odesa National University,
Vsevolod Zmienko Str., 2, Odesa 65082, Ukraine.
Institute of Fisheries, Marine Ecology and Oceanography,
Olexander Koniskiy Str. 82a, Kyiv, Ukraine
e-mail: gerasimyuk2007@ukr.net
ORCID 0000-0002-9199-9854

I. L. Ryzhko, PhD (Biol.), Assoc. Prof.,
I. I. Mechnikov Odesa National University,
Vsevolod Zmienko Str., 2, Odesa 65082, Ukraine
e-mail: i.l.ryzhko@onu.edu.ua
ORCID 0000-0002-3049-1483

N. V. Gerasimiuk, Assistant,
Odesa National Medical University,
Valikhovsky Lane, 2, Odesa, 65000, Ukraine,
e-mail: nataliyal.gv@gmail.com
ORCID 0000-0002-9687-8605

CURRENT STATE OF THE MICROPHYTOBENTOS OF THE RED SEA

Microphytobenthos of the coastal waters of the Red Sea was investigated based on the results of sampling carried out over a long period of time (2006–2024). On the whole, 331 species of microscopic algae represented by 337 infraspecific taxa of 116 genera, 55 families, 33 orders, 6 classes, 3 divisions, 2 kingdoms, and 2 domains were identified. A characteristic feature of microphytobenthos of the Red Sea is the predominance of Heterokontophyta (304 species). Among the identified algae, 11 new species were recorded for the Red Sea water area. They included *Lyngbya aestuarii* Liebman ex Gomont, *Achnanthes fimbriata* (Grunow) Ross, *Cocconeis californica* Grunow, *Fallacia balnearis* (Grunow) A. Witkowski, Lange-Bert., Metzeltin, *Licmophora ovulum* Mereschk., *Rhopalodia gibberula* (Ehrenb.) O. Müll., *Rhoicosphenia marina* (Kütz.) M. Schmidt, *Mastogloia ovata* Grunow, *Navicula pontica* (Mereschk.) A. Witkowski, M. Kulikovskiy, E. Nevrova et Lange-Bert., *N. menisculus* Schumann, and *N. witkowskii* Lange-Bert., Iserentant et Metzeltin. Totally, 37 plankton, 85 periphyton, and 219 benthos species were found in terms of their habitats. Marine (257 species), brackish (47), and freshwater (27) organisms were registered in terms of water salinity. In relation to the type of substrates, the following distribution was observed: on macrophytes (219 species), silts (211), sands (205), corals (16), stones (11), and metal rails (5). It has been found that microphytobenthos of the Red Sea and the Black Sea differed in its species composition (the Sorensen-Chekanovsky coefficient of community similarity accounted for 0.42 and the Jacquard coefficient – 0.27).

Key words: microphytobenthos, taxonomic and ecological structure, the Red Sea.

РИБОГОСПОДАРСЬКА ГІДРОБІОЛОГІЯ І ІХТІОЛОГІЯ

УДК 504+597.4/.5

МЕЖЖЕРІН С.В., д. б. н., проф., зав. відділом,
Інститут зоології ім. І. І. Шмальгаузена,
вул. Богдана Хмельницького, 15, Київ, 01054, Україна
e-mail: s.mezhzhherin@gmail.com
ORCID 0000-0002-8863-0562

ЦИБА А.О., к. б. н., наук. співроб.,
Інститут зоології ім. І. І. Шмальгаузена
вул. Богдана Хмельницького, 15, Київ, 01054, Україна
e-mail: tsyba1974@gmail.com
ORCID 0000-0001-5838-0948

КОКОДІЙ С.В., к. б. н., наук. співроб.,
Інститут зоології ім. І.І. Шмальгаузена НАН України,
вул. Богдана Хмельницького, 15, 01054, Україна,
e-mail: kokodiy.sergey@gmail.com
ORCID 0000-0002-0651-6935

АФАНАСЬЄВ С.О., д. б. н., проф., академік НАН України, директор,
Інститут гідробіології НАН України,
просп. Володимира Івасюка, 12, Київ, 04210, Україна
Corresponding author e-mail: safanasyev@ukr.net,
ORCID 0000-0002-5247-3542

ДЕПРЕСІЯ ІХТІОЦЕНУ Р. СЕЙМ ВНАСЛІДОК МАСШТАБНОГО ЗАБРУДНЕННЯ ПІД ЧАС БОЙОВИХ ДІЙ У ВЕРЕСНІ 2024 р.¹

У вересні 2024 р. внаслідок залпового скиду нечистот з цукрового заводу російського смт Тьоткіно сталося забруднення р. Сейм і безпрецедентний замор риби, викликаний насамперед дефіцитом кисню. Серед загиблої риби переважали реофіли, на чотири види яких прийшлося 73,3 % загальної кількості загиблих особин, частка особин адвентивного карася китайського становила 12,9 %, частка сімох видів лімнофілів — 13,7 %. Аналіз уловів молоді риб, здійснених у жовтні 2024 р. за пунктами, що були досліджені у 2021 р., показує кардинальну трансформацію іхтіоцену русла: змінилися види-домінанти, кількість видів в уловах зменшилася з 20 до 12, видове різноманіття за індексом Шеннона знизилося в 1,4 раза. Кількість молоді в уловах загалом упала у 7 разів, лімнофільних видів — у 6, реофільних — у 29,9, адвентивних — у 30, видів Червоної книги — у 9 разів. Водночас кількість видів і чисельність в уловах з плавневих озер за цей період збільшилась. Єдиний вид, чисельність якого не знизив-

¹ Роботу виконано частково в межах бюджетної програми «Підтримка розвитку пріоритетних напрямів наукових досліджень (КПКВК 6541230)».

Ц и т у в а н н я: Межжерін С.В., Циба А.О., Кокодій С.В., Афанасьєв С.О. Депресія іхтіоцену р. Сейм внаслідок масштабного забруднення під час бойових дій у вересні 2024 року. *Гідробіол. журн.* 2025. Т. 61, № 5. С. 52—64.

лась, це щипівка звичайна *Cobitis taenia* s. l., причому співвідношення диплоїдних та поліплоїдних форм після катастрофи не змінилося. За оцінкою Держрибгентства загальна маса загиблої риби склала 40,3 т, що у 2—8 разів перевищує промислові улови в басейні р. Десни у передвоєнний період. Вірогідно, з огляду на зміни водного режиму, які сталися в останні десятиліття, відновлення іхтіоцену буде відбуватися протягом кількох років, причому ефективно — лише завдяки лімnofільній та адвентивній складовим.

Ключові слова: екологічна катастрофа, р. Сейм, бойові дії, рибне населення, поліплоїдні щипівки, депресія.

Під час бойових дій з очисних споруд цукрового заводу в смт Тьоткино Курської обл. росії стався викид нечистот, внаслідок чого до р. Сейм залпом потрапила величезна кількість води, насиченої відходами цукрового виробництва. Забруднена вода надійшла до середньої і нижньої частин русла, що призвело до масштабної загибелі гідробіонтів, зокрема до замору риби. Оцінка реальних масштабів екологічної катастрофи, пошуки можливості відновлення екосистеми загалом і іхтіоцену зокрема та розміри втрат вимагають ретельного вивчення ситуації, що необхідно було зробити одразу по слідах катастрофи. З іншого боку, дослідження рибного населення р. Сейм є дуже актуальною самодостатньою задачею і має водночас науковий, практичний та політичний сенс.

Ефективна реалізація всіх цих завдань стала можливою з огляду на дві обставини. Перша полягає у тому, що у 2021 р. у середній частині р. Сейм була проведена зйомка видового складу та чисельності молоді риб [3]. Це дозволяє з урахуванням даних початку 1970-х років [6] встановити, наскільки масштабними є наслідки катаклізму на фоні змін за останні 50 років. Друга це можливість аналізу видового складу загиблої дорослої риби.

Окремою задачею було встановлення генотоксичності забруднення і його впливу на структуру популяцій риб. Це було здійснено на прикладі гібридного комплексу звичайних щипівок *Cobitis taenia* s. l., клонові представники якого схильні до прояву генетичної нестабільності і є досить чутливими індикаторами генотоксичності середовища [2, 4].

Отже, метою дослідження стали докази і оцінка масштабів деформації рибного населення р. Сейм після екологічної катастрофи, що сталася у серпні 2024 р.

Матеріал і методика досліджень

Опис екологічної ситуації. У другій декаді серпня 2024 р. на очисних спорудах цукрового заводу, що розташований в смт Тьоткіно (Курська обл., росії), через бойові дії стався підриг утримуючих дамб відстійників цукрового виробництва, внаслідок якого до р. Сейм потрапила величезна кількість сильно забрудненої води. Сейм — транскордонна річка, ліва і найбільша притока р. Десни (басейн Дніпра). Наслідки аварії на території України далися взнаки 14.08.2024 р., коли поблизу кордону з росією у р. Сейм було зафіксовано значну кількість завислих наносів, відмічено неприємний запах і темний колір води. У наступні 10 діб забруднена вода

масово надходила до Сейму, дещо затримуючись і концентруючись у районі м. Путивля, де на початку 2000-х років було збудовано низку переливних дамб. Крім того, вище Путивля поблизу с. Клепали за рішенням ради оборони Сумської обл. від 16.08.2024 р. було встановлено загороджувальні бони для затримки поверхневого шару забруднення. Все це стало причиною суттєвого зменшення проточності і концентрування забруднювачів, насамперед органічних речовин. На фоні екстремально високої середньодобової температури у серпні 2024 р. це призвело до активізації окислювальних процесів, що поглибило дефіцит кисню та створило умови для насичення води сірководнем. Аналізи, проведені на той час Державною екологічною інспекцією у Сумській обл., показали вкрай низький вміст розчиненого кисню у воді р. Сейм — на рівні 2 мг O_2 /дм³ при нормі не менше 4 мг O_2 /дм³ і високий вміст органічних речовин (ХСК — 64,4 мг O /дм³). Максимальна протяжність плями забруднення досягала 416 км.

Середня швидкість руху забруднених мас води становила 33 км на день, внаслідок чого вона почала надходити до р. Десни вже 27.08.2024 р. Починаючи з першої декади вересня вода у Сеймі поступово почала очищуватись. З 8.09.2024 р. від кордону з росією до с. Чумакове Сумської обл. відмічено зростання вмісту кисню у воді і рівень ХСК майже прийшов до норми.

Замор розпочався вже 15 серпня, коли біля с. Манухівка (8 км від кордону) вперше спостерігалась масова загибель риб, і, очевидно, тривав не менше трьох тижнів.

Матеріал. Фактичною основою аналізу складу загиблої риби стали обліки мертвих статевозрілих особин фонових великорозмірних видів, що накопичувалися на берегах і мілинах р. Сейм в районі м. Путивля. Збір загиблих риб проводили у кінці серпня і на початку вересня. Їх обрахунок і визначення здійснювали фахівці Сумського рибоохоронного патруля спільно з представниками Путивльської міської територіальної громади та співробітниками Регіонального ландшафтного парку «Сеймський». Всього обліковано 9629 особин.

Стан іхтіоцену оцінювали за ловами молоді промислових і дорослих особин дрібних непромислових видів. Вони були здійснені протягом 1—3 жовтня 2024 р. по пунктам середньої течії р. Сейм, що були задіяні при аналогічному дослідженні у першій декаді жовтня 2021 р. [3]. Іхтіологічну зйомку проводили в 11 стаціонарах: Митченки-1 (русло, 51.321N, 32.987E), Митченки-2 (русло, 51.317N, 32.978E), Батурин (русло, 51.348N, 32.886E), Слободка (русло, 51.374N, 32.851E), Обмачів-1 (русло, 51.379N, 32.834E), Обмачів-2 (заплавне озеро, 51.375N, 32.840E), Осіч-1 (русло, 51.395N, 32.796E), Осіч-2 (русло, 51.404N, 32.781E), Нові Млини-1 (русло, 51.435N, 32.716E), Долинське-1 (затока, 51.447N, 32.629E), Долинське-2 (русло, 51.448N, 32.631E).

Як показник нативного іхтіоцену взяті результати обловів мальковою волокушею, що були здійснені М.А. Полтавчуком поблизу м. Батурина і нижче за течією у 1972 р. [6].

З метою оцінки генотоксичності середовища використано серію вибірок щипівок, виловлених у 2019—2021 рр. і 2024 р. у межах м. Батурина.

Методи. Облови молоді проведено за допомогою іхтіологічного сачка діаметром до 1 м. Розрахунок чисельності проводили за кількістю особин на одне облікове зусилля (проводку сачком).

Генетичну належність щипівок встановлювали за допомогою алозимного аналізу, для чого проводили електрофорез білкових продуктів низки діагностичних локусів [5] у 7,5 %-вому поліакриламідному гелі і трис-ЕДТА-боратній системі буферів [15].

Результати досліджень

Загиблі риби в обліках рибного патруля були представлені 12 видами з трьох екологічних груп: реофільні (плоскирка, головень, в'язь, білизна), лімнофільні (лящ, плітка, короп, щука, окунь, лин, сом) та адвентивні (карась сріблястий у широкому розумінні). Максимальна частка загиблих особин припадає на плоскирку (40,0 %), головня (27,1 %) та карася сріблястого (12,9 %). Більшу частину складають види, частка яких відносно незначна (3,0—3,9 %) — лящ, в'язь, плітка, окунь білизна, щука. Менше 1 % припадає на три досить рідкісні для іхтіоцену Сейму види (лин, сом, короп) (табл. 1). Найбільш вразливою виявилася група реофільних видів,

Таблиця 1

Видовий склад риб і частка загиблих особин в обліках рибного патруля в р. Сейм

Види	Частка, %
Лящ <i>Abramis brama</i> Linnaeus, 1758	3,9
Плітка <i>Rutilus rutilus</i> Linnaeus, 1758	3,2
Щука <i>Esox lucius</i> Linnaeus, 1758	3,0
Окунь <i>Perca fluviatilis</i> Linnaeus, 1758	3,2
Лин <i>Tinca tinca</i> Linnaeus, 1758	0,3
Короп <i>Cyprinus carpio</i> Linnaeus, 1758	0,1
Сом <i>Silurus glanis</i> Linnaeus, 1758	0,1
Лімнофільні	13,8
Плоскирка <i>Blicca bjoerkna</i> (Linnaeus, 1758)	40,0
Головень <i>Squalius cephalus</i> (Linnaeus, 1758)	27,1
В'язь <i>Leuciscus idus</i> (Linnaeus, 1758)	3,2
Білизна <i>Aspius aspius</i> (Linnaeus, 1758)	3,1
Реофільні	73,4
Карась сріблястий <i>Carassius auratus</i> s. l.	12,9
Адвентивні	12,9
Загальна вибірка (особини)	9629

особини яких складають близько 73,4 % загиблих, на лімнофільні припадає 13,7 %, на адвентивні — 12,9 % (рисунок).

По всій трасі забруднення р. Сейм екологічною інспекцією було відмічено загибель стерляді *Acipenser ruthenus* Linnaeus, 1758. По наданим фото нами ідентифіковано 18 особин масою приблизно від 0,35 до 1,5 кг.

Відлови мальковою волокушею та іхтіологічним сачком в р. Сейм проводили у 1972, 2021 і 2024 рр. Всього було відмічено 25 видів (табл. 2). З них 20 є автохтонними, що складає близько 75 % аборигенної іхтіофауни басейну р. Десни. Аборигенні лімнофіли в уловах представлені 11 видами, при цьому у 1972 р. зареєстровані всі 11, у 2021 р. — вісім і у 2024 р. — сім. За цей період було зареєстровано дев'ять реофільних видів: у 1972 р. сім, стільки ж у 2021 р. (відсутність підуста та в'язя була компенсована бистрянкою та синцем), у 2024 р. — лише три (плоскирка, в'язь та ялець). У 1972 р. адвентивні види виявлені не були, у 2023 р. їх було п'ять, у 2024 р. залишилося два. Таким чином загальна кількість видів по рокам змінюється — як 18 → 20 → 12, а аборигенних як 18 → 15 → 10.

Якісно змінилася ієрархія структури іхтіоцену. У 1972 р. наймасовішими були реофільні види: пічкур (44,3 %) та ялець (23,4 %). У 2021 р. беззаперечно домінував лімнофільний гірчак (60,2 %), у 2024 р. найвагомим є внесок щипівки звичайної (70,2 %, див. табл. 2). Відповідно до скорочення кількості видів і все більшої нерівномірності частоти їх зустрічання знизився і показник різноманіття Шеннона. Якщо з 1972 р. по 2021 р. він змінився лише з 1,72 до 1,58, то після замору впав до 1,12 (табл. 3).

Чисельність риб в уловах молоді за період з 2021 по 2024 р. зменшилась у сім разів. При цьому лімнофілів — у 5,9, реофілів — у 38,9, інвазивних — у 39 разів (див. табл. 2, 3). Найбільш масштабною є депресія популяції гірчака, який перед катастрофою був абсолютним домінантом. Кількість особин цього виду в уловах скоротилась у 174 рази. Відносно сталими виявились ялець, лин і плітка. Єдина риба, що виявила стійкість до за-

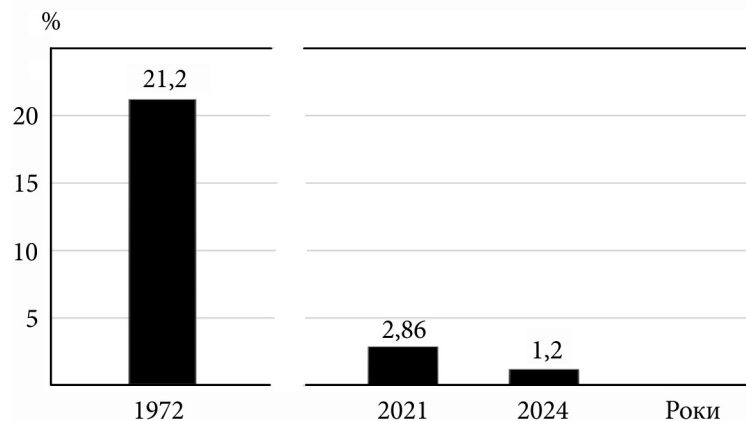


Рисунок. Частка особин видів, що занесені до Червоної книги України, в уловах молоді риб по роках

Таблиця 2
Видовий склад, частка виду (%) та кількість пійманих особин (N) на одне рибальське зусилля в умовах у р. Сейм у різні періоди

Види	Русло						Заплавне озеро			
	1972 р.		2021 р.		2024 р.		2021 р.		2024 р.	
	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N
Щука <i>Esox lucius</i> ²	0,2	0,1	1,2	0,004	0,002	0,1	8,3	0,08	1,3	—
Бистрянка <i>Alburnoides rossicus</i> Berg, 1924 ^{2,4}	—	0,12	1,43	—	—	—	—	—	—	—
Білізна <i>Aspius aspius</i> ^{2,5}	0,05	0,004	0,05	—	—	—	—	—	—	—
Верховодка <i>Alburnus alburnus</i> (Linnaeus, 1758) ¹	1	0,57	6,9	0,07	5,4	—	—	—	—	—
Вівсянка <i>Leucaspius delineatus</i> Heckel, 1843 ¹	6,3	—	—	—	—	—	—	—	—	—
В'язь <i>Leuciscus idus</i> ^{2,4}	4,7	—	—	0,007	0,6	—	—	—	—	—
Гірчак <i>Rhodeus amarus</i> (Bloch, 1782) ¹	1,8	5,23	62,2	0,03	3,1	0,1	8,3	0,08	1,3	—
Головень <i>Squalius cephalus</i> ¹	0,6	0,28	3,27	—	—	—	—	—	—	—
Карась звичайний <i>Carassius carassius</i> (Linnaeus, 1758) ^{1,4}	0,1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Карась китайський <i>Carassius auratus</i> (Linnaeus, 1758) ³	—	0,06	0,72	0,003	0,3	—	—	0,92	15,2	—
Краснопірка <i>Scardinius erythrophthalmus</i> (Linnaeus, 1758) ¹	0,1	0,55	6,5	0,08	6,3	—	—	0,38	6,3	—
Линь <i>Tinca tinca</i> ¹	0,5	0,01	0,15	0,01	0,6	0,3	25	0,38	6,3	—
Лящ <i>Abramis brama</i> ¹	1,8	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Підуст <i>Chondrostoma nasus</i> Linnaeus, 1758 ^{2,4}	5,8	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Пічкур <i>Gobio gobio</i> (Linnaeus, 1758) ²	44,3	0,25	2,97	—	—	—	—	—	—	—

Продовження табл. 2

Види	Русло				Заплавне озеро				
	1972 p.	2021 p.		2024 p.		2021 p.		2024 p.	
	%	N	%	N	%	N	%	N	%
Плітка <i>Rutilus rutilus</i> ¹	8,3	0,16	1,95	0,12	9,7	—	—	3,0	49,4
Плоскирка <i>Blicca bjoerkna</i> ¹	0,2	0,4	4,8	0,02	1,8	—	—	—	—
Синець <i>Abramis ballerus</i> (Linnaeus, 1758) ^{2,5}	—	0,26	3,07	—	—	—	—	—	—
Ялець <i>Leuciscus leuciscus</i> (Linnaeus, 1758) ^{2,4}	23,4	0,01	0,15	0,007	0,6	—	—	—	—
Щипівка звичайна <i>Cobitis taenia</i> s. l. ^{1,5}	0,2	0,17	2,05	0,85	70,2	0,5	41,7	0,15	2,5
Окунь <i>Perca fluviatilis</i> ¹	0,1	0,06	0,67	—	—	—	—	0,38	6,3
Рогань <i>Percottus glenii</i> Dybowski, 1877 ³	—	0,004	0,05	—	—	—	—	—	—
Бичок-гонець <i>Babka gymnotrachelus</i> (Kessler, 1857) ³	—	0,02	0,20	—	—	—	—	—	—
Бичок-піщаник <i>Neogobius fluviatilis</i> (Pallas, 1814) ³	—	0,14	1,64	—	—	—	—	—	—
Колючка багатоголкова <i>Pungitius pungitius</i> Linnaeus, 1758 ³	—	0,01	0,15	0,003	0,3	0,2	16,7	0,6	11,4

Примітка. 1 — лімnofільний; 2 — реofільний; 3 — інвазивний; 4 — занесений до Червоної книги України; 5 — у III додатку до Бернської конвенції; «—» — вид не знайдено.

Таблиця 3

Узагальнена характеристика рибного населення р. Сейм у різні періоди

Показники	Русло			Заплавне озеро	
	1972 р. [6]	2021 р. [3]	2024 р.	2021 р. [3]	2024 р.
Лімнофіли, N/%	*/21,2	6,86/89,7	1,19/97,1	1,0/83,3	4,4/73,4
Реофіли, N/%	*/78,3	1,32/7,7	0,01/1,2	—	—
Інвазивні, N/%	—	0,24/2,8	0,01/0,6	0,2/16,7	1,6/26,6
Загальна кількість особин	*	1953	349	12	79
Кількість рибальських зусиль	*	232	248	10	13
Загальна кількість особин на рибальське зусилля	*	8,42	1,21	1,20	6,00
Кількість аборигенних видів	18	15	10	4	7
Загальна кількість видів	18	20	12	5	9
Індекс Шеннона, біт/екз.	1,72	1,58	1,12	1,42	1,61

П р и м і т к а. N — кількість особин на рибальське зусилля; % — їхня частка; «—» — види не знайдено; * дані відсутні.

бруднення та дефіциту кисню, є щипівка звичайна *Cobitis taenia* s. l. Кількість її особин в уловах збільшилась у п'ять разів, а частка у рибному населенні — у 35 разів. Аналіз угруповання щипівки, здійснений у межах с. Батурина, показав, що частки диплоїдів (*C. taenia* s. str.) та гібридних поліплоїдів (*Cobitis elongatoides* — *taenia* — *tanaitica*) після забруднення практично не змінились. Частка останніх до катаклізму становила 0,55 ($SE = 0,06$; $N = 73$), після нього — 0,57 ($SE = 0,09$; $N = 28$). Також не виявлено особин з аберантними продуктами генів.

У заплавних озерах, на відміну від русла, за останні чотири роки відбулось збільшення кількості видів і чисельності молоді в уловах. Відповідно зріс індекс різноманіття Шеннона, який не лише суттєво перевищив значення для русла 2024 р., а навіть і значення 2021 р. (див. табл. 2).

Протягом останніх 50 років в уловах зменшилася представленість вразливих і рідкісних видів, що занесені до Червоної книги України (рисунки). Мова йде про п'ять, зареєстрованих в наших ловах (підуст, в'язь, бистрянкa російська, ялець звичайний, карась звичайний), з дев'яти, що з високою ймовірністю присутні у руслі р. Сейм. З 1972 по 2021 р. частка особин червонокнижних видів в уловах знизилась у 7,4 раза, а у 2024 р. — вже у 17,7 раза.

Обговорення результатів досліджень

Внаслідок воєнних дій в Україні відбулася і далі відбувається величезна кількість подій, що мають безпосередній вплив на гідроекосистеми.

У загальному вигляді всі вони були класифіковані на п'ять великих груп впливів [8], з яких дві — забруднення річкових вод та негативний вплив на іхтіофауну — мають безпосереднє відношення до проблеми, що розглядається в даній роботі.

В українській частині р. Сейм після забруднення і замору сталася глибока депресія рибного населення. Вона проявляється як обвальне зменшення кількості виявлених видів і їх різноманіття, зміна видів-домінантів та суттєве падіння відносної і абсолютної чисельності більшості з них. Слід зазначити, що катастрофічна ситуація з іхтіоценом р. Сейм принципово відрізняється від інших річок, що знаходились у зоні бойових дій. Зокрема, в р. Ірпінь на тлі змін водного режиму і трансформації гідроекосистем [10], що відбулися без істотного забруднення вод, помітних змін видового складу та структури іхтіофауни не було відмічено [16].

У той же час загальна картина розвитку депресії іхтіоценоу р. Сейм у загальних рисах співпадає з іншими дослідженими випадками залпового забруднення як на рівнинних, так і на гірських річках України [7, 9]. Поведінкова реакція риб на залпове забруднення також співпадала. В усіх випадках зафіксовано міграції риб у чисті притоки та у придаткові водойми. Це підтверджується вищими значеннями індексу Шеннона у заплавних водоймах Сейму відносно значень у руслі після проходження плями забруднення і навіть його перевищенням відносно 2021 р. Проте, на відміну від відомих епізодів, причиною масової загибелі риб у р. Сейм став не токсичний вплив, а саме дефіцит розчиненого у воді кисню, що доводять результати гідрохімічного аналізу і експериментів, проведених в Інституті гідробіології: після примусової аерації проб води з р. Сейм гострої та хронічної токсичності не виявлено.

Цей висновок підтверджує і стійкість щипівки звичайної до дефіциту кисню, що, як з'ясувалось, не пов'язано з особливостями її геномної організації. Причиною є здатність дорослих щипівок до дихання атмосферним повітрям. Відомо [11, 14, 17], що поліплоїдні партеногенетичні гібриди риб у спільних поселеннях з диплоїдними батьківськими видами мають тенденцію до чисельного переважання. Не є винятком і поліплоїдні щипівки, які у змішаних поселеннях басейну Дніпра переважають над диплоїдним видом *C. taenia* [12, 13]. Причини цього явища залишаються нез'ясованими. Однією з можливих є здатність до більш високого рівня адаптації у мінливому середовищі, що досягається завдяки надзвичайно високій гетерозиготності, притаманній гібридам, і, відповідно, проявам гетерозису [18]. Однак ситуація у р. Сейм не підтверджує цього припущення, адже співвідношення диплоїдів та поліплоїдів після катастрофи не змінилось.

За даними Держрибагентства у р. Сейм у межах Сумської обл. станом на 08.10.2024 маса лише зібраних загиблих риб становить 12,2 т, а на території Чернігівської обл. — 28,2 т, тобто загалом 40,4 т. Якщо взяти до уваги, що промислові улови риби в р. Десні у межах Чернігівської обл. з 2006 по 2018 р. коливалась від 5 до 20 т [1], то лише підрахована маса загиблих

риб перевищує щорічні промислові улови в р. Десні від двох до восьми разів.

Характерною рисою трансформації іхтіоцену р. Сейм є критичне зменшення реофільної компоненти, що є цілком очікуваним з огляду на загальну тенденцію зникнення або суттєвого зменшення чисельності популяцій реофілів у річках басейну Середнього Дніпра [3]. Причому у р. Сейм цей процес активно тривав ще до катастрофи 2024 р. і значно посилювався під час і після неї. Реофіли абсолютно переважали серед загинблих риб, і це при тому, що їхня частка в уловах молоді у 2023 р. була майже у 13 разів меншою за частку лімнофілів. До того ж, їхня частка в уловах після катастрофи скоротилась майже у 30 разів. У підсумку в 2024 р. вклад реофілів в іхтіоцені Сейму становив лише 1,5 % від рівня 1970-х рр., хоча це одна з найменш зарегульованих великих рівнинних річок України.

Непередбачуваним виглядає різке зменшення частки адвентивної компоненти. У 1972 р. чужорідні види у Сеймі взагалі виявлені не були [6]. У 2023 р. було ідентифіковано п'ять видів при незначних кількісних показниках. З огляду на те, що адвентивні риби уникають швидко текучої води, а отже мають бути досить толерантними до концентрації розчиненого у воді кисню, що стосується і карася китайського, екстремальне падіння їхньої чисельності виглядає несподіваним. Особливо наочною є ситуація з бичком-пісочником, який за три роки до катастрофи масово спостерігався по руслу Сейму, тоді як восени 2024 р. не був виявлений взагалі, навіть при візуальному огляді дна річки.

Останні 50 років Сейм був одним з ключових резерватів реофільної біоти рівнинних річок України. І це не випадково, адже згідно з літературними джерелами [3], до складу іхтіофауни басейну р. Десни входить не менше 12 видів, що занесені до Червоної книги України та третього додатку до Бернської конвенції. Аналіз ресурсів видів риб, що включені до 4-го видання Червоної книги, показує їх неспинне скорочення. На осінь 2021 р. в уловах молоді їхня частка становила трохи більше 5 % рівня 1970-х рр., а після залпового забруднення у 2024 р. сталася майже повна їх елімінація. Особливе занепокоєння викликає ситуація зі стерляддю. Зважаючи на те, що чисельність статевозрілої частини популяції цього виду у р. Сейм, імовірно, становить кілька десятків особин, зафіксована загибель 18 плідників вказує на критичність ситуації з цим видом.

Характер замору, який відбувся лише у середній та нижній частинах Сейму, дає підстави вважати, що відновлення екологічного стану річки теоретично може тривати щонайменше два роки. Цей процес відбуватиметься за рахунок ресурсів популяцій риб та інших гідробіонтів шляхом міграцій реофілів з Десни і верхніх ділянок Сейму, а лімнофілів — з придаткових водойм під час повені. Слід зазначити, що наявність гребель у районі м. Батурина та тенденція зменшення водності обмежують міграції, а нерегулярність великих розливів унеможливорює регулярний ефективний нерест у заплаві. У свою чергу це означає, що ревіталізація іхтіоцену може відбуватися значно довше, причому повноцінне відновлення реофільної компоненти, а тим більше зникаючих видів є сумнівним.

Висновки

Внаслідок забруднення і замору у серпні — вересні 2024 р. у руслі р. Сейм сталася депресія рибного населення. Вона проявляється як суттєве зменшення кількості виявлених видів і їх різноманіття, зміна видів-домінантів та лавиноподібне падіння відносної і абсолютної чисельності більшості риб. На цьому тлі іхтіоцен заплавних озер виглядає цілком благополучним.

Підрахунки загиблих риб і порівняння іхтіоценів 2021 та 2024 рр. по уловам молоді показує, що постраждали насамперед реофільні і адвентивні види. Якщо депресія риб, адаптованих до швидкої течії, є цілком очікуваною і її слід розглядати як прискорення загальної тенденції скорочення чисельності популяцій реофілів, що триває в р. Сейм останні 50 років, то обвал чисельності адвентивних видів є досить несподіваним. Цілком передбачуваним є скорочення чисельності популяцій видів Червоної книги України. Якщо у 1970-х роках їхня частка в уловах становила більше третини, то на осінь 2024 р. — лише 1,2 %.

Очевидні значні масштаби шкоди, заподіяної рибним запасам України, адже навіть приблизна оцінка загальної риби у р. Сейм перевищує щорічні промислові улови в р. Десні у довоєнний період від двох до восьми разів.

Список використаної літератури

1. Бузевич І.Ю. Сучасний стан промислової іхтіофауни р. Дніпра і р. Десна в межах Чернігівської області. *Рибогосп. наука України*. 2019. № 1. С. 5—16.
2. Межжерин С.В., Салий Т.В., Межжерин И.С. и др. Массовые изменения аллозимных спектров у клоновых щиповок рода *Cobitis*, вызванные антропогенным загрязнением среды обитания. *Доп. Нац. акад. наук України*. 2018. № 5. С. 75—82.
3. Межжерин С.В., Циба А.О., Кокодій С.В., Луценко Д.С. Риби водотоків Лісостепової зони басейну Дніпра: багаторічні зміни видового складу та чисельності. *Гідробіол. журн.* 2022. Т. 58. № 2. С. 57—84.
4. Межжерин С.В., Циба А.А., Межжерина Д.С., Пухтаевич П.П. Ситуация нарастающего пресса генетических аномалий в диплоидно-полиплоидной популяции щиповок (Cypriniformes, Cobitidae, *Cobitis*). *Доп. Нац. акад. наук України*. 2014. № 6. С. 140—145.
5. Межжерин С.В., Чудакова Т.Ю. Генетическая структура диплоидно-полиплоидного комплекса щиповок *Cobitis taenia* (Cypriniformes: Cobitidae) бассейна Среднего Днепра. *Генетика*. 2002. Т. 38, № 1. С. 86—92.
6. Полтавчук М.А., Щербуха А.Я. Ихтиофауна притоков Десны в рыбохозяйственном кадастре СССР. *Вестн. зоологии*. 1982. Т. 22. № 2. С. 24—29.
7. Afanasyev S.A. Reaction of the biota of mountain rivers to volley pollution releases. *Hydrobiol. J.* 2003. Vol. 39, N 2. P. 3—11.
8. Afanasyev S.O. Impact of war on hydroecosystems of Ukraine: Conclusion of the first year of the full-scale invasion of Russia (a Review). *Ibid.* 2023. Vol. 59, N 4. P. 3—16.
9. Afanasyev S.A., Guleykova L.V., Letitskaya Y.N. et al. Influence of the volley of sewage on the ecosystem of a small plain river. *Ibid.* 2018. Vol. 54, N 2. P. 3—15.
10. Ivanova N.O., Dubniak S.S., Nezbrzytska I.M. et al. Assessment of the hydromorphological state of the Irpin basin rivers after the influence of military actions. *Ukr. Geograph. J.* 2024. N 4. P. 36—46.

11. Martins M. J., Colares-Pereira M. J., Cowx G., Coelho M.M. Diploids v. triploids of *Rutilus alburnoides*: spatial segregation and morphological differences. *J. Fish Biol.* 1998. Vol. 52, Iss. 4. P. 817—828.
12. Mezhzherin S.V., Tsyba A.A., Kryvokhyzha D. Cryptic expansion of hybrid polyploid spined loaches *Cobitis* in the rivers of Eastern Europe. *Hydrobiologia*. 2022. Vol. 849. P. 1689—1700.
13. Mezhzherin S.V., Tsyba A.O., Rostovska O.V. Spatial segregation of diploid and polyploidy segregation of diploid and polyploidy spined loaches *Cobitis elongatoides* — *tania* — *tanaitica* (Cypriniformes, Cobitidae) in river systems of Western and Central Ukraine. *Zoodiversity*. 2024. Vol. 58, N 2. P. 129—136.
14. Moore W.S., Rush, M.R., Schultz R.J. Distribution, adaptation and probable origin of an all-female form of *Poeciliopsis* (Pisces: Poeciliidae) in North Western Mexico. *Evolution*. 1970. Vol. 24. P. 789—795.
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. Prychepa M.V., Kovalenko Y.O., Nezbryska I.M. et al. Structure and distribution of ichthyofauna in the Irpin river basin after the hostilities' cessation in its catchment area. *Hydrobiol. J.* 2025. Vol. 61, N 1. P. 13—27.
17. Rasch E.M., Balsano J.S. Biochemical and cytogenetic studies of *Poecilia* from Eastern Mexico II. Frequency, perpetuation and probable origin of triploid genomes in females associated with *Poecilia formosa*. *Int. J. Tropical Biol. Conservation*. 1974. Vol. 21. P. 351—381.
18. Vrijenhoek R.C. Coexistence of clones in a heterogeneous environment. *Science*. 1978. Vol. 199 (4328). P. 549—552.

Надійшла 12.06.2025

S.V. Mezhzherin, Dr. Sci. (Biol.), Head of the Department,
I.I. Schmalhausen Institute of Zoology of the NAS of Ukraine,
Bohdan Khmelnytsky str., 15, Kyiv, 01054, Ukraine
e-mail: smezhzherin@gmail.com
ORCID 0000-0003-2905-5235

A. O. Tsyba, PhD (Biol.), Researcher,
I.I. Schmalhausen Institute of Zoology of the NAS of Ukraine,
Bohdan Khmelnytsky str., 15, Kyiv, 01054, Ukraine
e-mail: tsyba1974@gmail.com
ORCID 0000-0001-5838-0948

S. V. Kokodiy, PhD (Biol.), Researcher,
I.I. Schmalhausen Institute of Zoology of the NAS of Ukraine,
Bohdan Khmelnytsky str., 15, Kyiv, 01054, Ukraine
e-mail: kokodiy.sergey@gmail.com
ORCID 0000-0002-0651-6935

Afanasyev S.O., Dr. Sci. (Biol.), Prof., Academician of the NAS of Ukraine, Director,
Institute of Hydrobiology of the NAS of Ukraine,
Volodymyr Ivasyuk Avenue, 12, Kyiv, 04210, Ukraine
Corresponding author e-mail: safanasyev@ukr.net
ORCID 0000-0002-5247-3542

DEPRESSION OF ICHTHYOCENOSIS OF THE SEYM RIVER CAUSED BY CATASTROPHIC CONTAMINATION OVER HOSTILITIES IN SEPTEMBER 2024

The accident discharge of wastes from the sugar factory in the russian town of Tiotki-no in September 2024 resulted in heavy pollution of the Seym River and unprecedented fish kill caused mainly by the oxygen deficit. Among the dead fishes rheophiles prevailed — specimens of four species formed 73.3 %, specimens of the adventive crucian carp counted for 12.9 %, and specimens of seven limnophilous species counted for 13.7 %. Analysis of

catches of juvenile fishes in October 2024 in the same sites and in 2021 showed principal modification of ichthyocenosis of the riverbed: change of the dominant species, species number in the catches decreased from 20 to 12, species diversity by Shannon index decreased 1.4 times. Total juveniles' numbers in the catches decreased 7 times, limnophilous 5,9 times, rheophilous 38.9 times, adventive 39 times, Red data book of Ukraine species 9 times. At the same time, species number and numbers in the catches in the flood-land lakes increased. The common loach *Cobitis taenia* s. l. was only species that did not decrease numbers, at this ratio of its diploid and polyploid forms did not change after the disaster. According to assessment of the State fishery agency, total mass of dead fishes amounted to 40.3 t, which 2—8 times exceeded commercial catches in the Desna River basin before the hostilities. Considering changes of the hydrological regime over the last decade, the ichthyocenosis rehabilitation will take some years, successfully at the expense of the limnophilous and adventive ichthyofauna only.

Key words: ecological catastrophe, the Seym River, hostilities, ichthyofauna, polyploid loaches, depression.

УДК 57.02

О.О. ШУГУРОВ, д. б. н., с. н. с., проф.,

Дніпровський національний університет ім. Олеся Гончара,

просп. Науки, 72, Дніпро, 49045, Україна

e-mail: oshugurov@gmail.com

ORCID 0000-0001-5943-2260

А.О. ФАЙЗУЛІН, аспірант,

Дніпровський національний університет ім. Олеся Гончара,

просп. Науки, 72, Дніпро, 49045, Україна

e-mail: artyom.fayzulin@gmail.com

ORCID 0009-0003-0723-8513

ІНДЕКС СКЛАДНОСТІ СТРУКТУРИ ЛАБІРИНТІВ У ДОСЛІДАХ ОЦІНКИ ЗДАТНОСТІ РИБ ДО НАВЧАННЯ

Для вивчення можливостей об'єктивного контролю за навчанням риб *Danio rerio* (F. Hamilton, 1822) був створений невеликий акваріум-лабіринт розміром 35х25 см з бортом висотою 10 см. Риб годували протягом 10—12 діб, вимірюючи час проходження маршруту від початкової точки до місця годівлі. Виявлено, що зменшення часу від початкових до кінцевих значень проходження рибами маршрутів різної складності відповідали експоненційній функції $y = ae^{bx}$ зі змінними коефіцієнтами. Запропоновано математичний індекс складності маршруту (index of route complexity — IRC), який відображає добуток коефіцієнтів ймовірності проходження рибою точок біфуркації на маршруті, помноженого на введений видовий коефіцієнт. Індекс складності лабіринту (ІМС) для риб можна розраховувати як суму значень індексів маршрутів в умовах їхніх непересічних та неповторних коридорів. Дані оцінки харчової поведінки та просторової орієнтації досліджених риб підтвердили наявність позитивної кореляції обчислених величин IRC для простого та складного маршрутів лабіринту.

Ключові слова: лабіринт, риби, *Danio rerio*, навчання, математичний індекс, видовий коефіцієнт.

Процес навчання тварин, зокрема риб, включає розвиток та формування нейронних ланцюгів вирішення стандартних завдань (власне, навчання) [23], а далі — їхню фіксацію у вигляді нейрональної матриці оптимальних дій (пам'ять) [12, 32]. Згодом така матриця може перейти у вигляді генетичного апарату наступним поколінням, формуючи у них вже не умовний, а певний безумовний рефлекс.

Ц и т у в а н н я: Шугуров О.О., Файзулін А.О. Індекс складності структури лабіринтів у дослідях оцінки здатності риб до навчання. *Гідробіол. журн.* 2025. Т. 61, № 5. С. 65—81.

Доведено на тваринних моделях, що такі фактори, як психологічний стрес, та несприятливе довкілля, можуть бути закодовані в епігенетичних факторах з функціональними наслідками для пластичності мозку та поведінки [22]. Епігенетичне маркування генів в одному поколінні може мати наслідки для майбутніх поколінь (тобто передаватися у спадок). Хоча епігенетика ще не дала відповідь на суперечки про природу та виховання біологічного об'єкта, вважають, що подальші дослідження розширять розуміння поведінки ЦНС в умовах психології розвитку.

Так, у людей тяжкий або хронічний стрес може згубно впливати на здоров'я, негаразди в ранньому віці можуть стати біологічно вбудованими та впливати на показники здоров'я десятиліттями [40]. Зовнішній вплив у вигляді стресу може зберігатися протягом поколінь, проте питання, чи тут залучені епігенетичні механізми, є спірним. Але численні дані досліджень на тваринах та людях демонструють вплив стресу у ранньому віці на метилювання ДНК як один з епігенетичних механізмів. Тобто, результати, одержані на тваринних моделях, демонструють участь епігенетики у передачі стресу між поколіннями.

У водному середовищі риби переміщуються з великою просторовою точністю, використовуючи низку стратегій адаптивної поведінки та пам'ять. Дослідження когнітивного сприйняття та орієнтації показали, що їхнє попереднє навчання керує подальшою локомоцією та навігацією [4]. Різні види лабіринтів дають можливість дослідникам отримувати інформацію про когнітивну психологію риб, просторове та візуальне навчання, про біохімічні, морфологічні та екологічні аспекти навчання [10]. Відомо, що риби знаходять шляхи за допомогою орієнтирів, в деяких випадках створюючи ментальні геометричні карти [31]. Розуміння таких механізмів дозволить розкрити еволюційні зв'язки вищих хребетних.

Можливість розвитку та навчання може досліджуватись в експериментальних умовах з використанням спеціальних засобів впливу (стимул) та відстеженням часу виникнення підсумкових вихідних відповідей (реакція). Скорочення часу реакції свідчить про прояв ефекту навчання та виникнення автоматичних відповідей [9, 21]. Звичайно, такі відповіді ще не будуть розглядатися як безумовні рефлекс, але можуть показати перспективу у даних тварин у напрямку розвитку та виживання виду. Особливо це може бути важливо у зв'язку з можливим антропогенним забрудненням довкілля та підходами програмованого вибору стратегій виживання популяції риб [30, 34].

Зовнішній вплив на досліджувані організми може бути різноспрямованим за складністю, але найпростіші реакції на них — це рухи. Треба тікати в разі небезпеки та наздоганяти — у разі потреби живлення [28]. Загалом, кормові рефлекс розвинути найлегше у зв'язку з необхідністю харчування для енергетичного відновлення організму дорослих особин та додатково зростання — у незрілих організмів.

Зразком оцінки вибору рухових реакцій щодо пошуку їжі можуть стати лабіринти, які використовуються для розвитку розуміння просторової обстановки та рухів в процесі подолання відстані до мети [18]. Для

розвитку таких уявлень використовують різні лабіринти (відкрите поле, Y-подібні, T-подібні, радіальні, багатокамерні). На сьогодні було показано, що лабіринти є найефективнішим способом вивчення просторових можливостей риб [11].

Раніше лабіринти розглядалися з точки зору алгоритмів теорії графів для їх побудови [13, 37] та знаходження виходу з них [33]. Проте зараз відсутній опис параметрів складності лабіринтів як набору маршрутів математичного графа, що важливо для об'єктивних завдань опису та класифікації процесу навчання хребетних тварин. Тому метою роботи була оцінка та обґрунтування коефіцієнтів складності лабіринтів для градування рівня навчання риб при різних маршрутах у них.

Матеріал і методика досліджень

Для вивчення можливостей об'єктивного контролю за навчанням риб був створений невеликий акваріум розміром 35×25 см з висотою борту 10 см і шириною проходів 5 см. Загальний об'єм акваріума становив 8,5 л, прозорість стін дозволяла побачити точку годівлі, представлену пінопластовим лотком з прорізами для корму. Графічна схема акваріуму — лабіринту із зазначенням початкової та кінцевих точок (для варіанту «простий-1») представлена на рисунку 1.

Для дослідження способів орієнтації у водних лабіринтах використовували риб *Danio rerio* (F. Hamilton, 1822). Риб цього виду дуже часто використовують при вивченні просторових завдань з винагородою [6, 19]. Для тренування умовного рефлексу було обрано риб трьох кольорів — червоні, жовті та зелені (усього в досліджуваній групі використовували по п'ять риб).

Риб утримували в окремому акваріумі, годували їх безпосередньо в одному з глухих кутів лабіринту один раз на день. У процесі досліді риб

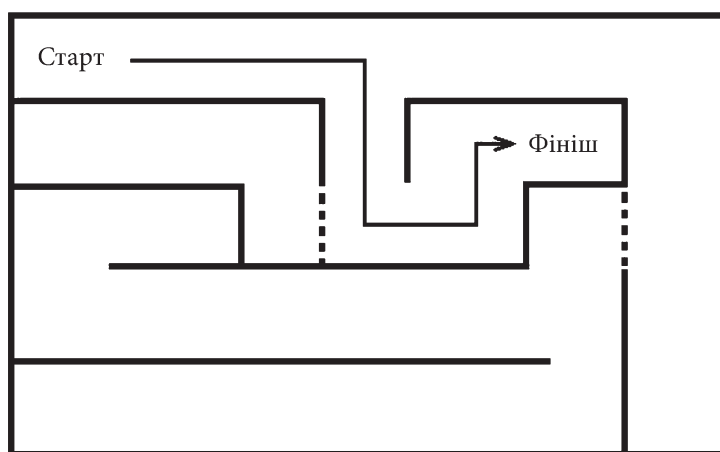


Рис. 1. Графічне уявлення лабіринту, підготовленого під маршрут «простий-1». «Старт» — точка початку просування, «Фініш» — кінцева точка (пінопластова годівниця з їжею). Уривчасті лінії — додаткові стінки, закріплені для даного досліді

висаджували в початковій точці («Старт»), причому цей глухий кут був тимчасово заблокований додатковою скляною стінкою, фіксованою пластиліном (біла субстанція на скляних стінках на рисунку 2). Для формування різних рівнів складності завдання у різних експериментах деякі вікна (проходи) у процесі навчання перекривали. Це давало змогу формувати для риб маршрути різного рівня складності.

У кожному випадку початок експерименту було відкладено на 10 хв для зменшення початкової стресової реакції риб. Такий невеликий час було обрано з огляду на те, що сама зона старту пошуку маршруту («Старт» на рисунках 1, 2) була маленькою (від 10 до 12 см у довжину) та швидко обстежувалась рибами. Крім того, оскільки час пошуку їжі використовувався лише як показник складності маршруту, можлива описана помилка буде систематичною для всіх груп дослідів та легко враховуватиметься відповідними статистичними підходами.

Через 10 хв корм (сухі дафнії) висипали в пінопластову годівницю та відкривали тимчасовий затвор, даючи можливість риbam знайти місце годування. У процесі дослідження реєстрували час досягнення точки годування останньої риби у зграї. Для статистичної достовірності досліди з кожним вибраним за складністю маршрутом проводили з різними групами риб чотири рази, через тижневу перерву у дослідях.

Оскільки риби цього виду дуже рухливі та швидко пересуваються, саме з метою точної фіксації кожної з прибувчих до «Фінішу» були використані різнокольорові особини. Статистичний аналіз проводили із за-

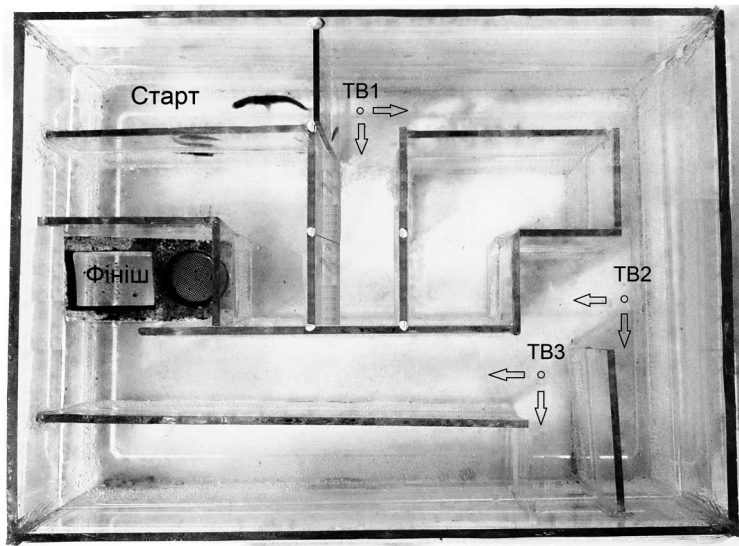


Рис. 2. Варіант установки скляних стінок у акваріумі-лабіринті з рибами для рівня «складний-2». ТВ1, ТВ2 та ТВ3 — точки вибору напрямку руху рибами на маршруті досягнення мети. Білі плями — тимчасове кріплення скляних заглушок проходів для даного маршруту

стосуванням програмного засобу Statistica v.5.1, апроксимація тренду змін — за допомогою програми Curve Expert v.1.

Результати досліджень та їх обговорення

У процесі досліджень було використано два маршрути (див. рис. 1, 2), які відрізняються як складністю, так і лінійними величинами довжини їх проходження (при рівній ширині коридорів). З'ясовано, що складніші маршрути з підвищеною кількістю точок біфуркації за ходом знаходження годівниці та тривалим за лінійними характеристиками маршрутом, збільшували час досягнення мети. Результати часових показників проходження лабіринту різної складності протягом 10—12 послідовних днів представлені на рисунку 3. Можна бачити, що маршрут «1», з проходженням однієї точки біфуркації та з відносно малою довжиною коридору до мети (25 см), був досить швидко подоланий навіть у перших за порядком експериментах (рис. 4, а). При цьому початкові значення часу досягнення мети рибами становили лише від 27 до 37 с.

Подальші повтори призводили до зменшення часового інтервалу проходження лабіринту (у періоди 12 днів навчання) до 10 с та менше. Загальний тренд навчання може відповідати експоненційній функції, що було показано із застосуванням програми CurveExpert v.1, яка узагальнила всі набори даних часу для кожної (простий та складний маршрут) з окремих сесій досліджень. Відповідна розрахована безперервна лінія на графіках (див. рис. 3, а, б) показує сумарні тренди зменшення часу досягнення мети для риб при годуванні в лабіринті від початку дослідження.

Навіть за абсолютної впізнаваності маршруту та виробленням стійкого умовного рефлексу буде якесь мінімальне значення часу досягнення мети, пов'язане з подоланням як початкової невизначеності напрямку, так і відстані до мети. Апроксимація математичною функцією даних експериментів дало найбільшу кореляцію ($r = 0,782$) при стандартній похибці $S = 4,09$ з виходом до експоненційного рівняння:

$$y = ae^{bx}, \quad (1)$$

де коефіцієнти такі: $a = 33,18$; $b = -0,07$.

В умовах, коли маршрут був більш складний (див. рис. 2, б) як щодо вибору напрямку руху (3 точки біфуркації), так і відносно параметра відстані (70 см) до мети (маршрут «складний-2»), час досягнення корму істотно збільшувався (див. рис. 3, б). Початковий час досягнення годівниці доходив до 150—180 с, але подальші пошуки мети скорочувалися також за експоненційною послідовністю, проте з дещо зміненими коефіцієнтами (при $r = 0,785$ при стандартній похибці $S = 27,45$), з такими коефіцієнтами рівняння (1): $a = 16,1$; $b = -0,076$.

З огляду на те, що рівень складності змінюється разом з відстанню до мети та кількістю невизначеностей шляху, його як показник задач лабіринту можна чітко описати в статистично ймовірних термінах.

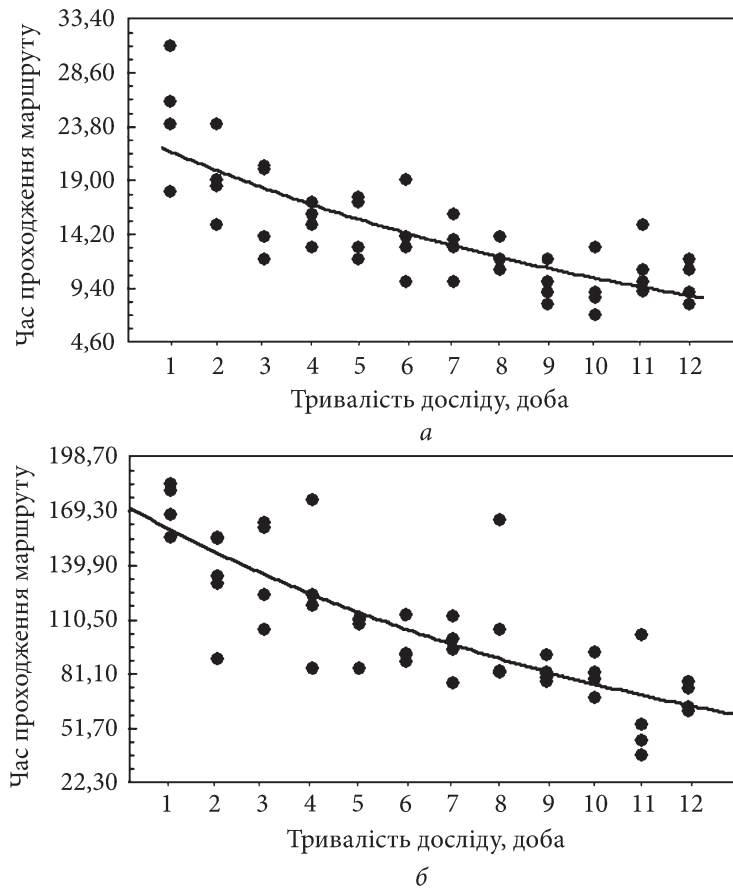


Рис. 3. Графіки зміни часу досягнення мети (години) у варіантах маршруту «простий-1» (а) і «складний-2» (б). Дані по чотирьох повторних сесіях (максимальна тривалість — 12 діб). Представлено апроксимацію сумарних даних, запропоновану програмою Curve Expert v.1

Для цього згадаймо, що лабіринтом є певна сукупність шляхів від його входу до його виходу (чи, інакше кажучи — до мети). Саме поняття «лабіринт» застосовувалося для загального опису розгалужених головоломок, в яких людина (або тварина) мала за мінімальний термін виявити та знайти маршрут до відомої мети або просто до виходу [18]. Це могли бути прості та нерозгалужені маршрути, причому стінками можуть бути чагарники, кам'яна кладка, водні перешкоди та ін. [33].

У досліджах на тваринах можна використовувати як відкриті, так і закриті лабіринти. Якщо відкритий лабіринт має якнайменше 1 вхід (відповідно, тоді він є і виходом), то закритий — взагалі не має ні входу, ні виходу. Основна умова лабіринту така, що об'єкт не може (або не повинен) переходити через (крізь, над) стінки лабіринту. Такий підхід призводив до певної фіксації самого лабіринту щодо зовнішнього середовища (локальність), а також — умов його функціонування (правила).

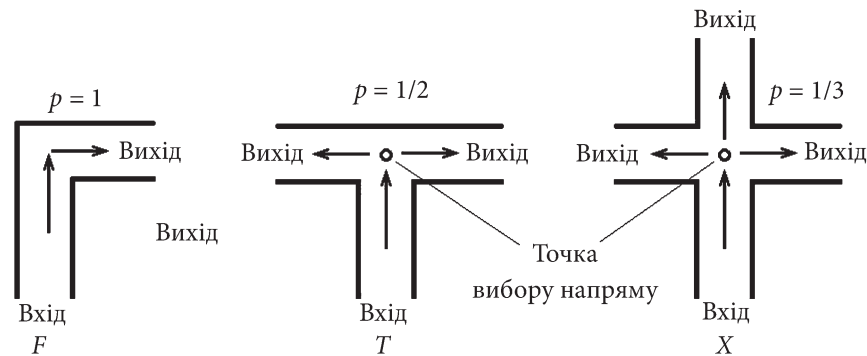


Рис. 4. Варіанти вибору напрямку рухів в лабіринті: *F* — поворот; *T* — розвилка; *X* — перехрестя; p — ймовірність з точки вибору (ТВ) повернути в той чи інший бік. *Вхід* — напрямки приходу тварини до точки вибору наступного руху; *Вихід* — варіанти обраних напрямків подальшого переміщення з такої точки

Відповідно, для риб ми використовували закритий лабіринт, а самих риб вносили в певну точку його внутрішнього простору («Старт»). Розглянемо у зазначених умовах скляний лабіринт, який використовувався нами для розвитку умовного рефлексу та навчання риб з метою аналізу їхніх когнітивних здібностей. Взагалі за теорією графів, лабіринти є зв'язкові ациклічні неорієнтовані графи, де перша вершина є початковою точкою, а остання вершина — кінцевою [39]. Крім того, наш лабіринт не має замкнених маршрутів (циклів), оскільки риба не створює міток, які вона може залишити у точках проходження маршруту за попередній прохід. Такий лабіринт, відповідно, дуже складний. На принципі закріплення маршруту функціонує ловчий засіб «ятер», в якому риба, що потрапила в куль (бочку), багаторазово рухається вздовж стінок, не знаходячи вихід (він же вхід) у центрі цього куля.

Оскільки наш запропонований лабіринт мав прямокутну форму, то рибами використані рухи (у векторному вираженні) прямо вздовж коридорів. В принципі, для таких лабіринтів можна використовувати спосіб руки (правої чи лівої), при якому об'єкт після входу в нього безперервно торкається однієї стінки вздовж маршруту. Відповідно, у нашому випадку риба може пересуватися в наступних описаних напрямках (див. рис. 4), змінюючи рух під кутами 90° або 180° .

Загальний набір параметрів складності маршруту лабіринту, вибраний для даного завдання для піддослідних тварин (index of route complexity — IRC), можна описати як математичну залежність:

$$IRC = aX + bT + cF + l, \quad (2)$$

де a — кількість перехресть; b — кількість розвилок; c — кількість поворотів; l — мінімально можлива довжина проходження лабіринту від входу до виходу (мети).

Зважимо на те, що формально поворот напрямку (F) не дає тварині нового «вибору дій», хоча пересування може дещо затягуватися в часі. Тому є резонним, що їх проходження треба просто зараховувати у параметр шляху від початку до кінця (l).

Що стосується розвилок та перехресть, то їхній вплив на час переміщення від входу до мети можна виразити значенням ймовірності (p) цієї дії. Отже, індекс складності IRC можна описати таким чином:

$$IRC = \frac{1}{\prod_{i=1}^n (p_1 \cdot p_2 \cdot \dots \cdot p_i)} \cdot a, \quad (3)$$

де $p_1 \dots p_i$ — ймовірності проходження всіх точок біфуркації (розвилки та перехрестя) у шуканому до мети у маршруті, a — спеціальний параметр «живого об'єкта», прив'язаний до його виду або фізіологічних особливостей.

Додамо, що наведені на рисунку 4 розвилки шляху можуть бути більш розгалуженими варіантами. 3 точки вибору руху можуть бути «косі» шляхи, що зменшують ймовірність руху в потрібному напрямку. Якщо сам вхідний коридор поділяється ще на 4 коридори (які навіть відходять під різними кутами), то ймовірність проникнення в потрібний становить $1/4$. Тобто, в такому випадку ми розглядаємо лише варіанти саме нашого невеликого за розмірами експериментального лабіринту.

В якості параметра (a) ми використовували дані, що приводять індекс IRC до можливого часу досягнення мети, які співвіднесли до виду риб, що досліджуються:

$$a = \frac{l}{v}, \quad (4)$$

де v — параметр середньої швидкості пересування конкретного живого організму у досліді, l — параметр шляху (загальна довжина).

Останній параметр може бути особливо важливим для риб, які (відносно інших видів) плавають набагато повільніше або мають значний розкид у швидкостях. Наприклад, використовувані в досліді *Danio rerio* рухаються акваріумом у пошуку їжі з середньою швидкістю 10 см/с, інші можуть бути більш моторні або повільні.

Оскільки вибір напрямку руху в кожному випадку приходу в точку біфуркації не залежить від попереднього вибору, то ймовірності проходження шляху не складаються, а перемножуються. При цьому значення знаменників дробових ймовірностей зі знаменника будуть переходити в чисельник формули (3) збільшуючи підсумковий індекс складності.

У нашому випадку справжня довжина «простого» маршруту (l) становить 25 см, а параметр b (кількість розвилок T) дорівнює 1. Відповідно,

загальна ймовірність знаходження правильності маршруту становить 1/2. При максимальній швидкості 10 см/с коефіцієнт складності становитиме:

$$IRC_1 = \frac{2 \cdot 25 \text{ (см)}}{10 \text{ (см/с)}} = 5,0 \text{ (с)}.$$

Можна говорити, що індекс складності (*IRC*) за своєю величиною є мінімально можливим часом досягнення мети (виражається в секундах), який може бути витрачено в процесі виконання завдання за цілком випадкового вибору потрібного маршруту (але не «зафіксованого» мозком риби в процесі навчання).

Відносно «складний» маршрут «2» має 3 точки біфуркації, внаслідок чого в чисельник формули (3) переходить число 6. При цьому загальна довжина маршруту становить 70 см. Отже, індекс складності маршруту для вибраних у дослідях риб дорівнює:

$$IRC_1 = \frac{6 \cdot 70 \text{ (см)}}{10 \text{ (см/с)}} = 42 \text{ (с)}.$$

Треба сказати, що в обох випадках саме таких значень досягнення мети голодними рибами досягнуто не було. Усереднений показник часу у разі простого маршруту дорівнював 9,3 с (у 1,86 раза більше за розрахований за формулою 3 для маршруту 1), у другому — 62,5 с (1,49 раза більше). Імовірно, при більш тривалих дослідженнях риби будуть досягати мети (годовниці) швидше і швидше (на що вказує характер екстраполяції та рівень більш тривалих інтервалів у досліді). Якщо співвіднести розраховані IRC_2 та IRC_1 для двох маршрутів між собою (42/5), то значення буде на рівні 8,4. Отримане співвідношення проходження маршрутів (у секундах) до годівниці у наших дослідях становить (на рівні 12 діб) значення 6,7 (62,5/9,3), що все ж таки досить близьке до відношення відповідних «індексних» значень.

Чи можна оцінити складність усього лабіринту (index of maze complexity — *IMC*)? В цілому, його можна охарактеризувати як повний набір складностей всіх окремих маршрутів, що входять до лабіринту та кількості точок біфуркації:

$$IMC = \sum (IRC_1 + IRC_2 + \dots + IRC_i), \quad (5)$$

де i — всі можливі непересічні та неповторні коридори.

В цьому випадку величина *IMC* повинна відповідати формулі (3), де $p_1 \dots p_i$ — всі можливі значення ймовірностей усіх точок біфуркації в лабіринті з урахуванням довжини всіх коридорів. Але водночас виникає

питання, як її оцінювати, якщо ті чи інші коридори в процесі дослідження будуть тимчасово перекриватися? Можливо, досліднику в рамках його експериментів краще обмежитись варіантом оцінки складності окремих маршрутів.

Розглянемо варіанти, коли у наших дослідженнях значення точно не описуються запропонованої формулою складності (3). Їх, за специфікою лабіринту, може бути декілька.

По-перше, у досліді використовували зграйки риб (по 5 особин), причому замір часу робили за останньою особою, яку можна було явно визначити за кольором, тим часом як деякі вже харчувалися кормом. Цілком ймовірно, що об'єктивним методом було б використання кожної окремої особини, яку експериментатор перевірятиме на «придатність» до тих чи інших маніпуляцій.

По-друге, розроблений та використаний у наших дослідженнях лабіринт є скляною структурою. Навіть напрямок переміщення та характер руху риб може бути помічений іншими членами групи, що відстають у процесі пошуку їжі. Також рухова активність в процесі харчування (хання корму) істотно відрізнятиметься від рухів риб вздовж коридору в процесі пошуку корму. Невеликі розміри скляного лабіринту дозволяють прагнути саме у тому напрямку, де інші риби вже їдять корм.

По-третє — у процесі роботи ми пересаджували риб з банки у точку старту, а після — насипали корм у годівницю. Очевидно, що риби можуть бачити напрямок «на експериментатора» і відповідно використовувати таку «підказку». Тим більше, що часто акваріумні риби, як і промислові у ставках, піднімаються до поверхні, очікуючи корм, що показує вже у них певну умовну поведінку [1, 2].

Усі три фактори можуть стимулювати знаходження правильного маршруту, тому справжня швидкість навчання може бути значно нижчою. Крім того, можна стверджувати на основі знаходження шляху людини в лабіринтах [8], що високі та непрозорі стінки істотно ускладнюють знаходження виходу через відсутність розуміння загального масштабу та наявності напрямків доріжок, що підвищує тривожність.

Величина швидкості об'єкта (параметр «а» формули IRC (3)) введена не випадково, зважаючи на можливість поведінки орієнтації у просторі як риб, так і ракоподібних, молюсків та інших водних тварин. Наприклад, черевоногих молюсків: так, ампулярії (*Pomacea bridgesii*) пересуваються зі швидкістю до 1 мм/с. Відповідно, невеликий для риб водний об'єкт перетворюється для них на «величезний». Як знайти межі понять «великий» та «малий», «складний» чи «простий» для тих чи інших тварин, що досліджуються?

Тут слід згадати, що Леонард Ейлер був першим, хто вивчив лабіринти з математичної точки зору. Як виявилось, розгляд лабіринтів близький до теорії графів та топології [13, 18]. Оскільки такі структури виглядають дуже складними та заплутаними, то необхідно при їхньому науковому використанні абстрагуватися до набору вершин (точок поділу коридорів) та ребер (зв'язків між такими вершинами). Алгоритм пошуку рі-

шення лабіринту шляхом повного перебору (так званий «брутфорс») — це дослідження кожного проходу, доки не буде знайдено правильний шлях. Саме такий алгоритм, мабуть, використовують риби у випробуванні вперше. Лабіринти, які не містять замкнутих петльових коридорів (замкнутих маршрутів), відомі як «ідеальні» або «однорозв'язкові», та є досить легкими для вирішення людиною. Алгоритмом рішення є обхід дерева вершин в глибину по черзі.

Як правило, саме ідеальні лабіринти використовують у дослідженнях поведінкових можливостей тварин. При розгляді лабіринтів згадувалося поняття ймовірностей, але лише на рівні розв'язання самого математичного завдання [3]. Є підстави вважати, що історія дизайну лабіринтів могла розпочатися з концепції меандра. У роботах розглядається застосування меандрів до нових класів меандрових та напівмеандрових вузлів, вводиться комбінаторна система для класифікації меандрових вузлів та лабіринтів [17]. Останні аналізуються з використанням графів, а меандри створюються з використанням простих плиток.

Минуло понад 100 років після створення першого лабіринту вивчення поведінки гризунів. У наш час є безліч лабіринтів різних форм та розмірів, причому старі конструкції модифікуються, нові — генеруються [38]. Однак питання про найбільш придатні для тварин лабіринти, які розглядають повороти та *T*-розвилки для оптимального дослідження навчання, залишається спірним.

Так, одним з важливих починань у дослідженні інтелекту тварин став водний лабіринт Морріса (MWM). Це — пристрій просторового навчання гризунів, його численні переваги забезпечили актуальність до сьогодні. Він призначений для навігації від стартової точки плавальної зони для пошуку затопленої платформи для порятунку. Як заявляють деякі автори [29, 36], реверсивні та зсувні випробування покращують виявлення вихідних точок, латентне та дискримінаційне навчання, залежне від випробувань, можна оцінити за допомогою модифікацій базового протоколу розв'язування задач тваринами. Як виявилось далі, метод MWM став надійним тестом, який позитивно корелює з пластичністю та функцією гіпокампу навіть за відносно короткий час (у окремих тварин — лише за 6 днів).

Розкид конструкцій лабіринтів та процедур, що використовуються для вимірювання просторового навчання у риб, досить широкий [24]. Отже, використання різних лабіринтів з метою оцінки просторового навчання стало більш поширеним у дослідженнях поведінки риб в останні десятиліття. Багато просторових лабіринтів, що використовують *T*-подібні та *Y*-подібні перехрестя, були успішно адаптовані не тільки для гризунів, але і для великої кількості видів риб. При постановці експериментів враховується специфіка геометрії довкілля у просторовому навчанні [5].

З огляду на те, що будуть прийняті різні адаптації залежно від дослідницьких завдань, водні лабіринти, включно з MWM, залишаються релевантними інструментами оцінки механізмів просторового навчання,

пам'яті та навігації водних тварин [20]. Отже, правильний вибір експериментальних протоколів, парадигм аналізу та розгляд обмежень аналізу мають бути ретельно продумані для різних видів тварин [29]. Саме для варіації таких умов та завдань було обрано коефіцієнти (a) для індексу складності лабіринтів (3).

Чи дійсно такі конструкції здатні на локомоторно-пошуковому рівні оцінювати інтелект риб? Раніше дослідники навчали золоту рибку тиснути на важіль, щоб отримати винагороду, причому зробити це можна було лише протягом однієї години на день. Отже, золоті рибки виявилися здатними обробляти зовнішню інформацію з урахуванням їхнього внутрішнього біологічного часу та відстежувати інтервали часу [14]. На думку авторів, таке знання дає рибкам серйозну еволюційну перевагу.

Є перевірена думка, що риби здатні, інтегруючи отриману інформацію, обробляти візуальну інформацію у тривимірну картинку, хоча водночас багато тварин та людина, яка мешкає на суші, виявляють певні труднощі з оцінкою вертикального виміру [35].

У природі багато риб живуть у каламутній воді та не дуже якісно бачать зовнішнє середовище, але вони застосовують спеціальні навички [26]. У такому випадку риби можуть використовувати кольорові характеристики довкілля для запам'ятовування свого розташування [25]. Так, риби-бризкуни навчаються способу полювання: після того, як випущений з рота струмінь води збиває поживу, бризкун устигає оцінити, де саме повинна впасти на поверхню води його жертва, та потім на великій швидкості прямує туди, щоб випередити конкурентів. На таке досить складне рішення у них може піти лише 40 мс. Вважається, що молоді бризкуни навчаються, спостерігаючи за дорослішими особинами, попри те, що у цих риб відсутній неокортекс. Крім того, з'ясувалося, що бризкуни можуть розрізняти людські обличчя (раніше вважалося, що на таке здатні лише примати) [27].

У процесі навчання та розвитку стрес-реакцій тварин широко застосовуються хрестоподібні лабіринти. Використання риб у такій парадигмі поведінкових реакцій виявляє їхню реакцію на сполох. Оскільки поведінка гризунів у хрестоподібному лабіринті обумовлена страхом відкритого простору, в описаних водних хрестоподібних лабіринтах використовували прозорі стінки для того, щоб викликати аналогічну поведінку у риб [15]. Тенденція досліджувати чи уникати ділянки лабіринту, що містять прозорі стіни, використовувалася як непрямий показник рівня тривоги у риб — цихлід (*Amatitlania nigrofasciata*).

Останнім часом риби даніо-реріо вдало виступають як альтернативні організми для вивчення механізмів стресуотворення, навчання та пам'яті [7]. Раніше було опубліковано кілька досліджень з рибами даніо-реріо при використанні різних типів лабіринтів, проте у всіх випадках протоколи, форми, розміри лабіринтів значно варіювали. Такі відмінності вимагають деяких узагальнених підходів у системі оцінок поведінкового аналізу риб, причому такі підходи можуть істотно відрізнятися для риб і ссавців.

Хоча дослідження когнітивних здібностей риб збільшуються кількісно, багато в чому розгляд методологічних деталей експериментів суттєво відстає. Наприклад, в окремих експериментах автори порівнювали затримку виходу зі стартової позиції, затримку прийняття рішення, показники успішності (чи увійшла риба у камеру з винагородою як перший вибір) у різних фізичних конструкціях [16]. Автори порівнювали поведінку риб у Т-подібних лабіринтах та хрестоподібних лабіринтах з двома або чотирма дверима. Зазначено, що більша довжина коридорів вимагала більше часу для того, щоб риби могли залишити стартову камеру, та кож вони були менш схильні брати участь у випробуванні, ніж у аналогічних лабіринтах з короткими рукавами. Зроблено висновок, що кількість варіантів чи складність у лабіринті значно впливали на успіх. За сукупністю результатів автори пропонують практичні рекомендації щодо оптимального дизайну лабіринту для досліджень когнітивних здібностей риб, проте без їхніх математичних та оцінювальних характеристик.

Закінчуючи розгляд важливості використання математичних підходів до лабіринтів в оцінці поведінки риб можна сказати, що набір поведінкових дій, що сприяють активним змінам навчання, розвивається та ускладнюється. У риб найбільш інформативним є харчодобувний інстинкт. Охорона території та притулків для сну, властива природному проживанню, майже не виражена в разі акваріумного утримання та розведення риб. На нашу думку, в тому чи іншому вигляді такі аспекти інтелекту риб можна вивчати за умови підбору параметрів відповідного лабіринту. Але мозкове навантаження на риб потребує певної вибраної шкали складності завдання.

Саме для цього були сформульовані принципи математичної складності дослідних лабіринтів та їхніх маршрутів як відображення такого інтелектуального навантаження. Автори розуміють, що для певних реакцій тварин, таких як риби, членистоногі, молюски, можуть знадобитися введення в запропоновану формулу індексу складності маршруту (3) додаткових параметрів та компонентів, спрямованих на врахування специфіки та удосконалення роботи з конкретними видами.

Висновки

На основі аналізу двовимірних водних лабіринтів запропоновано індекси складності для їхньої просторової побудови, які можуть бути вибрані як інтелектуальне навантаження на риб (*Danio rerio*) в умовах розвитку кормових та просторових рефлексів. Початкові та кінцеві значення проходження рибами маршрутів різної складності відповідали експоненційній функції $y = ae^{bx}$ з відповідними коефіцієнтами, яка може відображати процес навчання.

Індекс складності маршруту для риб (IRC) відображає добуток коефіцієнта ймовірності проходження точок біфуркації на маршруті від місця входу в лабіринт до місця виходу (або точки годування), помноженого на видовий параметр досліджуваних живих об'єктів. Останній визначається

як відношення довжини істинного маршруту між такими точками до середньої швидкості руху біологічного об'єкта.

Запропонований індекс показує мінімально можливий час досягнення мети (та виражається в секундах), який може бути витрачений в процесі виконання завдання при цілком випадковому виборі істинного маршруту в початковому (до навчання) процесі його проходження. Дані оцінки харчової просторової орієнтації поведінки підтвердили наявність позитивної кореляції між обчисленими величинами *IRC* лабіринту у простому та складному маршруті та часом досягнення мети в таких маршрутах досліджуваними рибами.

Індекс складності лабіринту (*IMC*) для біологічних істот можна розраховувати як набір маршрутів, що складається з усіх можливих непересічних та неповторних коридорів, рівня ймовірності точок біфуркації та загальної довжини усіх коридорів.

Однозв'язні лабіринти досить якісно відбивають ситуацію з навчанням проходження лабіринту рибами *Danio rerio*, виявляють їхню здатність до геометричної пошукової просторової орієнтації та відображають інтелект таких риб.

Список використаної літератури

1. Грициняк І.І. Науково-практичні основи раціональної годівлі риб. Київ: Рибка моя, 2007. 306 с. ISBN 978-966-2990-02-7.
2. Шарило Ю.Є., Вдовенко Н.М., Федоренко М.О. та ін. Сучасна аквакультура: від теорії до практики. Практ. посіб. Київ: Простобук, 2016. 119 с. https://darg.gov.ua/files/6/11_07_suchasna_akvakultura.pdf.
3. Aleliunas R., Karp R., Lipton R.J. et al. Random walks, universal traversal sequences, and the complexity of maze problems. 20th Ann. Sympos. on Foundations of Comp. Sci. (sfcs 1979). IEEE Computer Society. 1979. P. 218—223. DOI: 10.1109/SFCS.1979.34.
4. Baratti G., Potrich D., Li S.A. et al. The geometric world of fishes: a synthesis on spatial reorientation in teleosts. *Animals*. 2022. Vol. 12, 881. DOI: 10.3390/ani12070881.
5. Baratti G., Potrich D., Sovrano V.A. The environmental geometry in spatial learning by zebrafish (*Danio rerio*). *Zebrafish*. 2020. Vol. 17. P. 131—138. DOI: 10.1089/zeb.2019.1845.
6. Baratti G., Rizzo A., Petrazzini M.E. et al. Learning by doing: the use of distance, corners and length in rewarded geometric tasks by Zebrafish (*Danio rerio*). *Animals*. 2021. Vol. 11. DOI: 10.3390/ani11072001.
7. Benvenuti R., Marcon M., Gallas-Lopes M. et al. Swimming in the maze: An overview of maze apparatuses and protocols to assess zebrafish behavior. *Neurosci. Biobehavioral Rev.* 2021. Vol. 127. P. 761—778. DOI: 10.1016/j.neubiorev.2021.05.027
8. Biedermann S.V., Biedermann D.G., Wenzlaff F. et al. An elevated plus-maze in mixed reality for studying human anxiety-related behavior. *BMC Biol.* 2017. Vol. 15:125. DOI: 10.1186/s12915-017-0463-6.
9. Brown C., Laland K., Krause J. Fish cognition and behavior. Hoboken: John Wiley & Sons, NJ, USA. 2011. 450 p. DOI:10.1002/9781444342536.
10. Chung S. Appropriate maze methodology to study learning in fish. *J. Undergraduate Life Sci.* 2008. Vol. 2, N 1. P. 52—55. https://www.academia.edu/7243790/Appropriate_maze_methodology_to_study_learning_in_fish.
11. Colwill R.M., Raymond M.P., Ferreira L. et al. Visual discrimination learning in zebra fish (*Danio rerio*). *Behav. Proc.* 2005. Vol. 70. P. 19—31. DOI: 10.1016/j.beproc.2005.03.001

12. Dou Y., He S., Liang X.-F. et al. Memory function in feeding habit transformation of mandarin fish (*Siniperca chuatsi*). *Int. J. Molecular Sci.* 2018. Vol. 19, N 4. 1254. DOI: 10.3390/ijms19041254.
13. Even S. Graph algorithms. *Cambridge University Press*. 2011. P. 46—48. ISBN 978-0-521-73653-4.
14. Gee P., Stephenson D., Wright D.E. Temporal discrimination learning of operant feeding in goldfish (*Carassius auratus*). *J. Exp. Anal. Behav.* 1994. Vol. 62, N 1. P. 1—13. DOI: 10.1901/jeab.1994.62-1.
15. Hope B.V., Hamilton T.J., Hung P.L. The submerged plus maze as an assay for studying anxiety-like behaviour in fish. *MethodsX*. 2019. Vol. 8, N 6. P. 1832—1837. DOI: 10.1016/j.mex.2019.07.002.
16. Jones N.A.R., Cortese D., Munson A. et al. Maze design: size and number of choices impact fish performance in cognitive assays. *J. Fish Biol.* 2023. Vol. 103, N 5. P. 974—984. DOI: 10.1111/jfb.15493
17. Kappraff J., Radovic L., Jablan S. Meanders, knots, labyrinths and mazes. *J. Knot Theory and Its Ramifications*. 2016. Vol. 2, N 5. <http://homepages.math.uic.edu/~kaufman/Meander.pdf>
18. Kern H. Through the Labyrinth: Designs and Meanings Over 5,000 Years. *Prestel*. 2000. 360 p. https://books.google.com.ua/books?id=pAFsQgAACAAJ&redir_esc=y.
19. Lee S.A., Ferrari F., Vallortigara G., et al. Boundary primacy in spatial mapping: evidence from zebrafish (*Danio rerio*). *Behav. Processes*. 2015. Vol. 119. P. 116—122. DOI: 10.1016/j.beproc.2015.07.012.
20. Lee S.A., Vallortigara G., Flore M. et al. Navigation by environmental geometry: the use of Zebrafish as a model. *J. Exp. Biol.* 2013. Vol. 216. P. 3693—3699. DOI: 10.1242/jeb.088625
21. Lopez J.C., Broglio C., Rodriguez F. et al. Multiple spatial learning strategies in Goldfish (*Carassius auratus*). *Animal Cognition*. 1999. Vol. 2. P. 109—120. DOI: 10.1007/s100710050031
22. McGowan P.O., Roth T.L. Epigenetic pathways through which experiences become linked with biology. *Dev. Psychopathol.* 2015. Vol. 27, N 2. P. 637—648. DOI: 10.1017/S0954579415000206.
23. Millot S., Nilsson J., Fosseidengen J.E. et al. Innovative behaviour in fish: Atlantic cod can learn to use an external tag to manipulate a self-feeder. *Animal Cognition*. 2014. Vol. 17, N 3. P. 779—785. DOI: 10.1007/s10071-013-0710-3.
24. Munson A., DePasquale C. Lessons in cognition: A review of maze designs and procedures used to measure spatial learning in fish. *J. Fish Biol.* 2024. P. 1—13. DOI: 10.1111/jfb.15918.
25. Newport C., Green N.F., McClure E.C. et al. Fish use colour to learn compound visual signals. *Animal Behaviour*. 2017. Vol. 125. P. 93—100. DOI: 10.1016/j.anbehav.2017.01.003.
26. Newport C., Padgett O., Burt de Perera T. High turbidity levels alter coral reef fish movement in a foraging task. *Scientific Reports*. 2021. DOI: 10.1038/s41598-021-84814-5.
27. Newport C., Wallis G., Siebeck U.E. Object recognition in fish: accurate discrimination across novel views of an unfamiliar object category (human faces). *Animal Behaviour*. 2018. DOI: 10.1016/j.anbehav.2018.09.002.
28. Odling-Smee L., Braithwaite V.A. The role of learning in fish orientation. *Fish Fish*. 2003. Vol. 4. P. 235—246. DOI: 10.1046/j.1467-2979.2003.00127.x
29. Othman M.Z., Hassan Z., Che Has A.T. Morris water maze: a versatile and pertinent tool for assessing spatial learning and memory. *Exp. Anim.* 2022. Vol. 71, N 3. P. 264—280. DOI: 10.1538/expanim.21-0120.
30. Petitjean Q., Jean S., Gandar A. et al. Stress responses in fish: from molecular to evolutionary processes. *Sci. Total Environ.* 2019. Vol. 684, N 20. P. 371—380. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2019.05.357.

31. Saito K., Watanabe S. Experimental analysis of spatial learning in goldfish. *Psych Rec.* 2005. Vol. 55. P. 647—662. DOI: 10.1007/BF03395532.
32. Salas C., Broglio C., Duran E. et al. Neuropsychology of learning and memory in teleost fish. *Zebrafish.* 2006. Vol. 3. P. 157—171. DOI: 10.1089/zeb.2006.3.157.
33. Selli E. Labirinti Vegetali, la guida completa alle architetture verdi dei cinque continenti. *Ed. Pendragon.* 2020. 247 p. ISBN: 9788833642222.
34. Shewin G., Bruneel S., Getahum A., et al. Scientific methods to understand fish population dynamics and support sustainable fisheries management. *Water.* 2021. Vol. 13, N 4. DOI: 10.3390/w13040574
35. Sibeaux A., Karlsson C., Newport C., et al. Distance estimation in goldfish (*Carassius auratus*). *Proceed. of the Royal Society.* 2023. DOI: 10.1098/rspb.2022.1220.
36. Vorhees C.V., Williams M.T. Morris water maze: procedures for assessing spatial and related forms of learning and memory. *Nat Protoc.* 2006. Vol. 1, N 2. P. 848—858. DOI: 10.1038/nprot.2006.116.
37. Wang Q. Comparative analysis of maze solving algorithms based on Ocaml. *AIP Conf. Proc.* 2024. Vol. 3194, N 1. 040001. DOI: 10.1063/5.0222821.
38. Wijnen K., Genzel L., van der Meij J. Rodent maze studies: from following simple rules to complex map learning. *Brain Structure and Function.* 2024. Vol. 229. P. 823—841. DOI: 10.1007/s00429-024-02771-x.
39. Williams H. The mathematics of mazes. *Mathematics Today.* 2023. Vol. 59, N2. 3 p. https://www.researchgate.net/publication/357575151_The_Mathematics_of_Mazes.
40. Zhou A., Ryan J. Biological embedding of early-life adversity and a scoping review of the evidence for intergenerational epigenetic transmission of stress and trauma in humans. *Genes.* 2023. Vol. 14, N 8. P. 1639. DOI: 10.3390/genes14081639.

Надійшла 21.02.2025

O. Shugurov, Dr. Sci. (Biol.), Prof.,
Oles Honchar Dnipro National University,
Nauky Avenue, 72, Dnipro, 49045, Ukraine
e-mail: oshugurov@gmail.com
ORCID 0000-0001-5943-2260

A. Faizulin, PhD student,
Oles Honchar Dnipro National University,
Nauky Avenue, 72, Dnipro, 49045, Ukraine
e-mail: artyom.fayzulin@gmail.com
ORCID 0009-0003-0723-8513

INDEX OF COMPLEXITY STRUCTURE OF MAZE IN EXPERIMENTS TO ASSESS FISH LEARNING ABILITY

The use of mazes has become a common method in fish behavior research, serving as an objective approach to assessing mechanisms of spatial learning and memory. To explore the possibilities of objective control over the learning process of fish (*Danio rerio*), a small aquarium maze (35×25 cm with a 10 cm wall height) was created. The fish were fed for 10—12 days while measuring the time taken to reach the feeding location. It was found that the reduction in time from initial to final values for the fish's passage through routes of varying complexity followed an exponential function with corresponding coefficients. A mathematical index of route complexity (IRC) is proposed, reflecting the product of the probability coefficients of the fish passing bifurcation points along the route, multiplied by a species coefficient. The latter is determined as the ratio of the length of the true path between the starting and finishing points to the average speed of the biological subject. The index of route complexity indicates the minimal possible time to reach the goal, representing the initial time spent on the task before the learning process begins. The index of maze complexity (IMC) for fish can be calculated as the sum of route index values under conditions of non-intersecting and non-repeating corridors or by adding up the probabilities of

bifurcation points and the total corridor length. The data on feeding behavior and spatial orientation of the studied fish confirmed a positive correlation between the calculated IRC values for both simple and complex maze routes. According to the authors, various aspects of fish intelligence can be studied by comparing mathematical parameters of maze complexity with task completion times.

Keywords: *maze, fish, Danio rerio, learning, mathematical index, species coefficient*

ЕКОЛОГІЧНА ФІЗІОЛОГІЯ І БІОХІМІЯ ВОДНИХ РОСЛИН

УДК 581.6:582.37:631.5

Н.П. ВЕДЕНИЧОВА, д. б. н., ст. наук. співроб., пров. наук. співроб.,
Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України,
вул. Терещенківська, 2, Київ, 01004, Україна
e-mail: vedenicheva@ukr.net
ORCID: 0000-0002-0579-0342

УЧАСТЬ ФІТОГОРМОНІВ У РЕГУЛЯЦІЇ РОСТУ ВОДНОЇ ПАПОРОТІ *SALVINIA NATANS* (L.) ALL.

Досліджено вплив екзогенних фітогормонів на накопичення біомаси водної плаваючої папороті *Salvinia natans* (L.) All., а також вміст ендогенних фітогормонів класу цитокінінів у період інтенсивного та стаціонарного росту. Встановлено, що ефект додавання ріст-регулюючих речовин у середовище культивування рослин залежав від їхньої концентрації та стадії росту, а також, ймовірно, від балансу ендогенних фітогормонів. Кінетин і абсцизова кислота (АБК) спричиняли протилежну дію на накопичення біомаси папороті, спрямованість цієї дії також змінювалась в залежності від інтенсивності ростових процесів. Закономірності впливу цих фітогормонів на різних стадіях росту обговорюються у зв'язку з динамікою ендогенних цитокінінів і АБК у спорофітах. Гормони цитокінінової природи можна розглядати як фактор підвищення продуктивності *S. natans* в період уповільнення ростових процесів, що важливо для розробки сучасних методів фіторе mediaції антропогенно забруднених водойм.

Ключові слова: *Salvinia natans*, водна папороть, цитокініни, абсцизова кислота, регуляція росту.

Однією з найгостріших проблем сучасності є забруднення водойм, спричинене полютантами антропогенного походження. Накопичення токсикантів через викиди промислових підприємств, роботу транспорту, а в Україні ще й внаслідок воєнних дій, негативно позначається на якості води і змінює екологічний баланс водних біотопів в цілому. З огляду на це підвищується інтерес до видів водної рослинності, стійких до впливу шкідливих речовин, і до таких, що здатні очищати від них водойми. Одним з таких видів є папороть-гідрофіт сальвінія плаваюча *Salvinia natans* (L.) All., представник аборигенної флори Центральної та Південно-Східної Європи, доволі широко поширений в Україні. *S. natans* відрізняється швидкими темпами росту, стійкістю до несприятливих умов існування й активним розмноженням за сприятливих умов. Папороті родини Salviniaceae відомі своєю здатністю поглинати з води та накопичувати в своїй

Ц и т у в а н н я: Веденичова Н.П. Участь фітогормонів у регуляції росту водної папороті *Salvinia natans* (L.) All. Гідробіол. журн. 2025. Т. 61, № 5. С. 82—91.

біомасі забруднювачі різної природи, серед них важкі метали, гербіциди, азотисті сполуки, антибіотики тощо [18]. Завдяки здатності до значної абсорбції токсичних речовин та інтенсивному розростанню ці рослини привертають значну увагу дослідників як перспективні для використання в розробці біологічних методів очистки водойм (фіторе mediaції) [22]. Рослини *S. natans* поглинають кадмій, хром, нікель, свинець, цинк з середовища культивування, при цьому ступінь очищення сягає 60 % [9]. Виявлено гіперакумуляцію спорофітами папороті сполук натрію і миш'яку [11], літію [26], ртуті [24], полістирольних нанопластиків [6]. Рослини *S. natans* відрізняються високим рівнем толерантності до дії поллютантів. За помірних концентрацій забруднювачів спрацьовує потужна система детоксикації, зокрема значно активізується антиоксидантна система [3]. Зміни біомаси, швидкості росту і показників фотосинтезу спостерігали лише за високих концентрацій важких металів та металоїдів [8, 10]. Вміст загального білка та хлорофілів *a* і *b* у сальвінії знижувався лише при зростанні концентрацій ртуті в середовищі культивування до високотоксичних [24]. Було виявлено здатність папороті змінювати ростові показники пропорційно до вмісту забруднювачів (кадмію, хрому, міді, нікелю, цинку та миш'яку), що дозволило розробити біотест для фітоіндикації токсичності водного середовища [7]. Наведені відомості свідчать про значний потенціал *S. natans* для фіторе mediaції водойм.

Як відомо, ріст, розвиток і репродукцію рослин, а також їхню відповідь на вплив чинників зовнішнього середовища контролює гормональна система. Застосування екзогенних фітогормонів є одним із засобів підвищення стрес-толерантності рослин [17], а одночасне дослідження динаміки ендогенних фітогормонів в онтогенезі папоротей дає відповідь на питання щодо можливості управляти в такий спосіб ще й накопиченням біомаси [16]. Аналіз наявних відомостей стосовно ролі фітогормонів у водних папоротей родини *Salviniaceae* продемонстрував перспективи регуляції їхнього розвитку і явну недостатність інформації з цього питання [19]. З огляду на вищевикладене ми поставили за мету нашої роботи вивчити вплив екзогенних регуляторів росту на накопичення біомаси спорофітів різноспорової однорічної водної папороті сальвінії плаваючої *Salvinia natans* (L.) All. на різних стадіях росту порівняно з динамікою ендогенних фітогормонів.

Матеріал і методика досліджень

S. natans — однорічна плаваюча папороть, широко поширена у прісноводних водоймах регіонів від тропічного до помірного клімату. Спорофіт складається зі стебла та прикріплених до нього гетероморфних вай (рис. 1). Надводні вай мають форму овальних пластинок, які розташовані попарно (зазвичай 6—12 пар у дорослому віці). Занурені вай виглядають як волокнисті пучки завдовжки до 3,5 см, вони виконують функції коріння, проте власне коріння редуковане [13]. Середній розмір рослини — 5—9 см. Плаваючі вай вкриті гідрофобними волосками, які відштовхують воду і надають папороті плавучості [4].



Рис. 1. Спорофіти водної папороті *Salvinia natans*

Рослини збирали в червні та липні в штучних водоймах Деснянського району м. Києва (вул. М. Закревського, Троещина-1) на стадіях інтенсивного та стаціонарного росту, розкладали по 5 штук в ємності з 250 мл профільтрованої води з водойми із додаванням розчинів абсцизової кислоти (АБК) або кінетину до концентрацій 10^{-5} та 10^{-6} М і витримували впродовж 7 діб у вегетаційній камері (VÖTSCH GmbH, ФРН) за температури $+22^{\circ}\text{C}$, освітлення $190\text{ мкМ}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$, фотоперіоду 16/8 год (день/ніч) та відносної вологості повітря $65\pm 5\%$. Контролем слугували рослини, вирощені у воді без добавок. Спорофіти зважували на електронних вагах Sartorius (ФРН) на початку експерименту та через 7 днів зростання, попередньо видаливши воду за допомогою фільтрувального паперу.

Для визначення вмісту ендогенних цитокінінів рослини гомогенізували у метанолі, отриманий екстракт піддавали послідовному очищенню за допомогою фракціонування з бутанолом, центрифугування, іонообмінної хроматографії на колонці зі смолою Dowex 50W $\times$ 8 та тонкошарової хроматографії на пластинках Silufol UV-254 (Kavalier, Чехія) у системі розчинників ізопропанол:аміак:вода (10:1:1 за об'ємом). Більш детально методику виділення і очищення цитокінінів описано раніше [28]. Детектування і кількісний аналіз цитокінінів виконували методом ВЕРХ-МС в системі Agilent 1200 (США). Після градієнтної елюції з колонки Agilent Zorbax Eclipse XDB-C18 column зразки пропускали через УФ-діодноматричний детектор і мас-спектрометр (Agilent 6120 Quadrupole LC/MS) у комбінованому режимі роботи (електроспрей і хімічна іонізація за атмосферного тиску) за позитивної іонізації молекул. Стандартні розчини

транс-зеатину, транс-зеатинрибозиду, ізопентеніладеніну, ізопентеніладенозину та транс-зеатин-О-глюкозиду (Sigma, США) використовували як маркери при виконанні всіх хроматографічних процедур. Аналіз і обробку хроматограм проводили з програмним забезпеченням Chem Station, версія B.03.01 у режимі on line [29].

Досліди проводили в триразовому біологічному та п'ятиразовому аналітичному повторях. Результати обробляли статистично ($p \leq 0,05$) з використанням програми Microsoft Excel 2007.

Результати досліджень та їх обговорення

З метою підбору фітогормонів для обробки та визначення їхніх ефективних концентрацій ми провели культивування папороті *S. natans* в присутності АБК, кінетину, індоліл-3-оцтової кислоти (ІОК) та гібереллової кислоти (ГК₃) в концентрації $\times 10^{-5}$ М. Досліди проводили в липні, коли ріст папороті був помірним (стадія стаціонарного росту). Результати, представлені на рисунку 2, засвідчили, що застосована концентрація гормонів є надоптимальною для розвитку папороті, оскільки у більшості випадків спостерігалось гальмування приросту біомаси. Так, за дії АБК, кінетину та ГК₃ приріст знижувався порівняно з контролем відповідно на 66, 48 і 41 %. Лише за впливу ІОК відбувалося незначне накопичення біомаси — до 5 %, в межах похибки експерименту.

Результати, отримані на першому етапі дослідження, показали, що надмірна, нефізіологічна кількість АБК, цитокініну та гібереліну в середовищі культивування, яка на порядок перевищує межі їхнього вмісту в рослинних тканинах, негативно позначається на накопиченні біомаси *S. natans* і не може розглядатися як засіб для стимуляції росту. Цікаво, що цей ефект не залежав від природи фітогормону, за винятком ІОК, до присутності якої папороть демонструвала дуже незначну чутливість. В подальшій роботі ми вивчали дію більш низької і, відповідно, більш природної, фізіологічної концентрації, а саме $\times 10^{-6}$ М, зосередивши увагу на цитокінінах та АБК. Як відомо, ці фітогормони є антагоністами й підсилюючи вплив одне одного, утворюють регуляторну інтегративну підсистему в єдиній гормональній системі рослин, здійснюючи у такий спосіб управління програмами внутрішнього розвитку і відповіді на зовнішні впливи [1]. Крім того, ми припустили, що реакція папороті на дію фітогормонів залежить не тільки від концентрації, але й від стадії росту. Тому у наступних дослідках ми вивчали вплив АБК і кінетину у концентрації $\times 10^{-6}$ М в періоди інтенсивного та помірного росту рослини.

На початку літа (червень) спорофіт *S. natans* інтенсивно зростає, швидко збільшуючись у розмірах внаслідок утворення нових пар вай. На цій стадії розвитку у контрольних умовах (без додавання фітогормонів) біомаса рослин *S. natans* за 7 діб збільшувалася майже втричі (на 294 %). Внесення АБК до розчину культивування спричиняло додаткове стимулювання росту рослин на 15,6 %, а кінетин викликав незначне його інгібування — на 8,5 % (рис. 3, а).

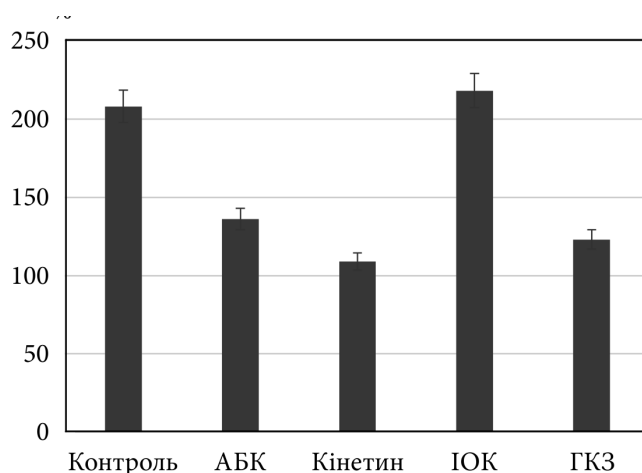


Рис. 2. Приріст біомаси папороті *Salvinia natans* за 7 днів культивування на стадії стаціонарного росту в присутності фітогормонів у концентрації $\times 10^{-5}$ М

До середини літа (липень) темпи зростання спорофіту *S. natans* уповільнювались, ми розглядаємо цей період як стадію стаціонарного росту. У контролі біомаса за 7 днів зростала удвічі. За дії 10^{-6} М АБК приріст біомаси знижувався на 34 %. Кінетин у концентрації 10^{-6} М викликав збільшення приросту біомаси на 74 % (рис. 3, б).

Отже, гормони антагоністичної дії АБК і кінетин в концентрації 10^{-6} М спричиняли протилежний ефект на ріст папороті *S. natans*, причому напрямок дії залежав від стадії розвитку спорофіту. Якщо на стадії інтенсивного росту АБК стимулювала ріст, а цитокінін його пригнічував, то на стадії стаціонарного росту вплив гормонів діаметрально змінювався. Відмінності ростової реакції рослин на обробку фітогормонами на різних стадіях розвитку можна пояснити різним конститутивним гормональним фоном спорофітів, визначення якого було наступним етапом даної роботи.

В наших дослідженнях в період інтенсивного росту *S. natans*, коли на спорофіті утворюються молоді бічні пагони, виявлено високий рівень ендегенних цитокінінів. У плаваючих ваях ідентифіковано *транс*-зеатин, *транс*-зеатинрибозид, ізопентеніладенозин та ізопентеніладенін (рис. 4), а в занурених — *транс*-зеатин. Відомо, що значний сумарний вміст цитокінінів характерний для швидкоростучих тканин з високим мітотичним індексом [23]. Крім того, ізопентенільні форми цитокінінів є первинними продуктами біосинтезу цих гормонів [15], їх наявність вказує на інтенсивний синтез цитокінінів, необхідних для регуляції активних ростових процесів. Нерівномірний розподіл цитокінінів між плаваючими і зануреними ваями свідчить про функціональну нерівнозначність цих органів. Вірогідно, надводні ваї виконують першочергову роль у продукуванні цитокінінів і регуляції росту всієї рослини.

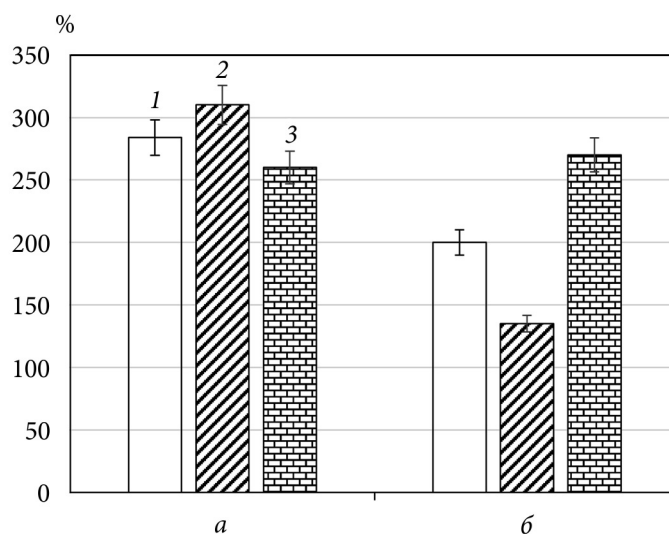


Рис. 3. Приріст біомаси папороті *Salvinia natans* за 7 днів культивування на стадії інтенсивного росту в присутності фітогормонів у концентрації 10^{-6} М (а — стадія інтенсивного росту; б — стадія стаціонарного росту): 1 — контроль; 2 — АБК; 3 — кінетин

Зменшення інтенсивності ростових процесів *S. natans* (стадія стаціонарного росту) супроводжується звуженням спектру цитокінінів до єдиної форми — *транс*-зеатину. Вміст його в надводних ваях збільшився майже в 1.5 рази, а в підводних ваях — зменшився більше ніж удвічі порівняно з попереднім етапом експерименту (рис. 4). Такі зміни свідчать про спад біосинтезу і метаболізму цих гормонів. Проте, оскільки *транс*-зеатин є найбільш активною формою цитокінінів, вочевидь, його акумуляція є необхідною для підтримання росту на певному рівні.

Як відомо, однією з характерних рис функціонування фітогормональної системи є протилежна дія цитокінінів і АБК на різні фізіологічні процеси, такі як продигові рухи, стан спокою бруньок і насіння, старіння листків, реакція на стреси тощо [14]. Взаємодія цитокінінів і АБК відбувається на рівні метаболізму і сигналіну обох гормонів [12]. Вирішальну роль у регуляції фізіологічних процесів у нормі і при стресах відіграє співвідношення АБК/цитокініни в окремих органах [1], яке змінюється при адаптації рослин до зовнішніх чинників [30]. Отримані в наших дослідках результати стосовно протилежної дії цитокініну і АБК на ріст *S. natans* цілком узгоджуються з даними літератури з цього питання. Той факт, що на різних стадіях розвитку спорофіта *S. natans* вплив фітогормонів носив різний характер, можна пояснити, виходячи з гіпотези щодо чутливості рослинних тканин до гормонів, яка визначається наявністю та активністю відповідних рецепторів [27]. Не виключено, що гормональна компетентність клітин папороті з віком змінюється, як і здатність до біосинтезу гормонів, що відбивається на їхньому ендogenous вмісті.

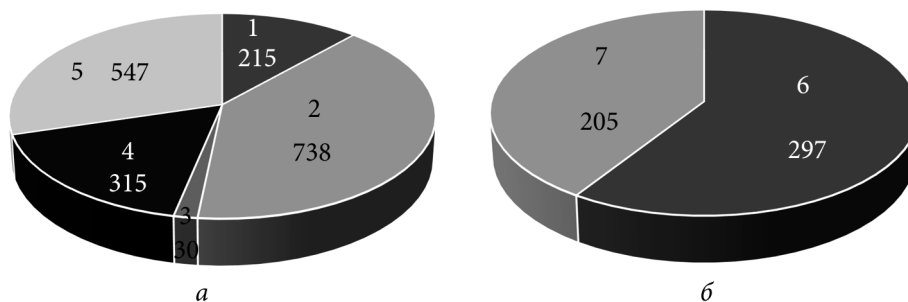


Рис. 4. Вміст ендогенних цитокінінів у надводних плаваючих ваях (↑) і підводних занурених ваях (↓) спорофітів папороті *Salvinia natans* на стадії інтенсивного росту (а) та стадії стаціонарного росту (б), пМ/г маси сирової речовини: 1 — *транс-зеатин*(↑); 2 — *транс-зеатинрибозид*(↑); 3 — *ізопентеніладенозин*(↑); 4 — *ізопентеніладенін*(↑); 5 — *транс-зеатин*(↓); 6 — *транс-зеатин*(↑); 7 — *транс-зеатин*(↓)

При екзогенній обробці цитокінінами в тканинах рослин утворюється надлишок гормону, що перетворюється на О- чи N-глюкозиди, які є продуктами запасання і деактивації цитокінінів, відповідно [20]. Накопичення цих форм характерно для зрілих старіючих органів. У більш молодих активно ростучих рослин, які синтезують гормони-стимулятори у великих кількостях, надлишок метаболітів цитокінінів, що виникає при екзогенній обробці, сприймається негативно, оскільки порушує внутрішній гормональний баланс, спрямований на підтримку інтенсивного росту. У подальшому, коли синтез цитокінінів зменшується, їхнє надходження зовні дещо компенсує внутрішній дефіцит і сприяє підсиленню росту.

Ефект обробки папороті АБК, як антагоніста цитокінінів, був протилежним. Проте описана вище закономірність мала місце і в даному випадку. Динаміку АБК у спорофітах *S. natans* було описано раніше [2]. На стадії інтенсивного росту папороті вміст АБК у плаваючих ваях був доволі високий, екзогенна АБК при цьому спричиняла незначне накопичення біомаси (див. рис. 3, а). У період стаціонарного росту рівень АБК падав, а додавання цього гормону в середовище культивування мало як наслідок пригнічення накопичення біомаси (див. рис. 3, б). Таку ситуацію можливо пояснити вкрай низькою чутливістю клітин спорофіта до АБК під час інтенсивного росту з подальшим її зростанням внаслідок розблокування генів, які кодують рецептори або інші компоненти сигнального шляху цього гормону [25]. На жаль, система, відповідальна за компетенцію клітин папоротей до фітогормонів та їхній сигналінг, практично не досліджена [21].

Отже, ми продемонстрували можливість управляти об'ємом біомаси водної папороті сальвінія за допомогою природних регуляторів росту. Залежність результату такої обробки від стадії росту є відображенням змін балансу ендогенних фітогормонів, який варіює впродовж літньої ве-

гетації. Отримані нами дані є підтвердженням думки Дж. Бернє, який обґрунтовано вважав, що регуляторна дія фітогормонів проявляється в строго оптимальних концентраціях, специфічних для певних онтогенетичних фаз рослини [5].

Висновки

Проведене дослідження дозволяє зробити висновок про регуляторну роль фітогормонів антагоністичної дії — цитокінінів і АБК — у ростових процесах водної папороті *S. natans*. Інтенсивний ріст папороті відбувався на фоні значного вмісту активних форм цитокінінів, спектр і загальний вміст яких суттєво знижувався з уповільненням акумуляції біомаси спорофіта. Результат екзогенної дії фітогормонів залежав від стадії росту, і, очевидно, від балансу ендогенних фітогормонів. Гормони цитокінінової природи можна розглядати як фактор підвищення продуктивності *S. natans* в період уповільнення ростових процесів, що важливо для розробки сучасних методів фіторе mediaції антропогенно забруднених водойм.

Список використаної літератури

1. Веденичова Н.П., Косаківська І.В. Цитокініни як регулятори онтогенезу рослин за різних умов зростання. Київ: Наш формат, 2017. 200 с.
2. Войтенко Л.В. Абсцизова кислота / Фітогормональна система та структурно-функціональні особливості папоротеподібних (Polypodiophyta). Київ: Наш формат, 2019. С. 148—165.
3. Alp-Turgut F.N., Yildiztugay E., Ozfidan-Konakci C. et al. Evaluation of the phytotoxicity and accumulation potential of nitro-polycyclic aromatic hydrocarbon, 3-nitrofluoranthene, on water status, photosystem II efficiency, antioxidant activity and ROS accumulation in *Salvinia natans*. *Sci. Total Environ.* 2024. Vol. 954. P. 176335. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2024.176335>.
4. Babenko L., Vasheka O., Shcherbatiuk M. et al. Biometric characteristics and surface microstructure of vegetative and reproductive organs of heterosporous water fern *Salvinia natans*. *Flora*. 2019. Vol. 252. P. 44—50. doi: 10.1016/j.flora.2019.02.006
5. Bernier G. My favourite flowering image: the role of cytokinin as a flowering signal. *J. Exp. Bot.* 2013. Vol. 64 (18). P. 5795—5799. <https://doi.org/10.1093/jxb/err114>
6. Chen X., Ma H., Kong C. et al. Bioaccumulation of polystyrene nanoplastics and BDE-209 induced oxidative stress, photosynthesis and growth impairments in floating fern *Salvinia natans*. *Sci. Total Environ.* 2024. Vol. 909. P. 168541. doi: 10.1016/j.scitotenv.2023.168541.
7. Cui R., Kwak J.I., An Y.-J. *Salvinia natans* microplate assay: A simple and efficient method for evaluating aquatic toxicity. *Marine Pollut. Bull.* 2022. Vol. 185. Part A. P. 114274. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2022.114274>.
8. Cui R., Kwak J.I., An Y.-J. Understanding boron toxicity in aquatic plants (*Salvinia natans* and *Lemna minor*) in the presence and absence of EDTA. *Aquat. Toxicol.* 2024. Vol. 269. P. 106886. <https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2024.106886>.
9. Dhir B., Srivastava S. Heavy metal removal from a multi-metal solution and wastewater by *Salvinia natans*. *Ecological Engineering*. 2011. Vol. 37. P. 893—896. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2011.01.007>.
10. Dhir B., Srivastava S. Heavy metal tolerance in metal hyperaccumulator plant. *Salvinia natans*. *Bull. Environ. Contamin. Toxicol.* 2013. Vol. 90. P. 720—724. <https://doi.org/10.1007/s00128-013-0988-5>.

11. Dolui D., Hasanuzzaman M., Saha I. et al. Amelioration of sodium and arsenic toxicity in *Salvinia natans* L. with 2,4-D priming through physiological responses. *Environ. Sci. Pollut. Res.* 2022. Vol. 29. P. 9232—9247. <https://doi.org/10.1007/s11356-021-16246-7>
12. El-Showk S., Raili Ruonala R., Helariutta Y. Crossing paths: cytokinin signalling and crosstalk. *Development.* 2013. Vol. 140. P. 1373—1383. <https://doi.org/10.1242/dev.086371>
13. Galka A., Szmeja J. Phenology of the aquatic fern *Salvinia natans* (L.) All. in the Vistula Delta in the context of climate warming. *Limnologia.* 2013. Vol. 43. P. 100—105. <https://doi.org/10.1016/j.limno.2012.07.001>
14. Huang X., Hou L., Meng J. et al. The antagonistic action of abscisic acid and cytokinin signaling mediates drought stress response in *Arabidopsis*. *Molecular Plant.* 2018. Vol. 11, N 7. P. 970—982. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2018.05.001>
15. Kamada-Nobusada T., Sakakibara H. Molecular basis for cytokinin biosynthesis. *Phytochemistry.* 2009. Vol. 70. P. 444—449. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2009.02.007>
16. Kosakivska I.V., Babenko L.M., Shcherbatiuk M.M. et al. Phytohormones during growth and development of Polypodiophyta. *Advances in Biology & Earth Sciences.* 2016. Vol. 1, N 1. P. 26—44.
17. Kosakivska I.V., Vedenicheva N.P., Babenko L.M. et al. Exogenous phytohormones in the regulation of growth and development of cereals under abiotic stresses. *Molecular Biology Reports.* 2022. Vol. 49, N 1. P. 617—628. <https://doi.org/10.1007/s11033-021-06802-2>
18. Kosakivska I.V., Vedenicheva N.P., Shcherbatiuk M.M. et al. Water ferns of Salviniaceae family in phytoremediation and phytoindication of contaminated water. *Biotechnology Acta.* 2022. Vol. 15, N 5. P. 5—23. <https://doi.org/10.15407/biotech15.05.005>
19. Kosakivska I.V., Vedenicheva N.P., Voytenko L.V. et al. Phytohormones in the regulation of growth and development of water ferns of Salviniaceae family: a review. *Studia Biologica.* 2023. Vol. 17, N 3. P. 189—210. <https://doi.org/10.30970/sbi.1703.721>
20. Mok D.W.S., Mok M.C. Cytokinin metabolism and action. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 2001. Vol. 52. P. 89—118. <https://doi.org/10.1146/annurev.arpant.52.1.89>
21. Lomin S.N., Savelieva E.M., Arkhipov D.V. et al. Cytokinin perception in ancient plants beyond Angiospermae. *Intern. J. Molecular Sci.* 2021. Vol. 22, N 23. P. 13077. <https://doi.org/10.3390/ijms222313077>
22. Pang Y.L., Quek Y.Y., Lim S., Shuit S.H. Review on phytoremediation potential of floating aquatic plants for heavy metals: A Promising approach. *Sustainability.* 2023. Vol. 15, N 2. P. 1290. <https://doi.org/10.3390/su15021290>
23. Schaller G.E., Street I.H., Kieber J.J. Cytokinin and the cell cycle. *Curr. Opin. Plant Biol.* 2014. Vol. 21. P. 7—15. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2014.05.015>
24. Sitarska M., Traczewska T., Hołtra A. et al. Removal of mercury from water by phytoremediation process with *Salvinia natans* (L.) All. *Environ. Sci. Pollut. Res.* 2023. Vol. 30. P. 85494—85507. <https://doi.org/10.1007/s11356-023-27533-w>
25. Spartz A.K., Gray W.M. Plant hormone receptors: new perceptions. *Genes Dev.* 2008. Vol. 22, N 16. P. 2139—2148. <https://doi.org/10.1101/gad.1693208>
26. Török A.I., Moldovan A., Kovacs E. et al. Lithium accumulation in *Salvinia natans* free-floating aquatic plant. *Materials* (Basel). 2022. Vol. 15, N 20. P. 7243. <https://doi.org/10.3390/ma15207243>
27. Trewavas A.J. Growth substances sensitivity: the limiting factor in plant development. *Physiol. Plant.* 1982. Vol. 55. P. 60—72. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1982.tb00285.x>
28. Vedenicheva N.P., Al-Maali G.A., Mytropolska N.Yu. et al. Endogenous cytokinins in medicinal basidiomycetes mycelial biomass. *Biotechnol. Acta.* 2016. Vol. 9. P. 55—63. <https://doi.org/10.15407/biotech9.01.055>

29. Vedenicheva N., Futorna O., Shcherbatyuk M., Kosakivska I. Effect of seed priming with zeatin on *Secale cereale* L. growth and cytokinins homeostasis under hyperthermia. *J. Crop Improvement*. 2022. Vol. 36. P. 656—674. <https://doi.org/10.1080/15427528.2021.2000909>

30. Wei Y., Javed T., Liu T.-T. et al. Mechanisms of abscisic acid (ABA)-mediated plant defense responses: An updated review. *Plant Stress*. 2025. Vol. 15. P. 100724. <https://doi.org/10.1016/j.stress.2024.100724>

Надійшла 30.03.2025

N.P. Vedenychova, Dr. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Leading Researcher,
M.G. Kholodny Institute of Botany of the NAS of Ukraine,
Tereshchenkivska Str., 2, Kyiv, 01601, Ukraine
e-mail: vedenicheva@ukr.net
ORCID 0000-0002-0579-0342

INVOLVEMENT OF PHYTOHORMONES IN THE REGULATION OF WATER FERN *SALVINIA NATANS* (L.) ALL. GROWTH

The effect of exogenous phytohormones on the accumulation of biomass of the aquatic floating fern *Salvinia natans* (L.) All., as well as the content of endogenous phytohormones of the cytokinin class during the period of intensive and stationary growth, was studied. It was found that the effect of adding growth-regulating substances to the plant cultivation medium depended on their concentration and growth stage, and probably on the balance of endogenous phytohormones. Kinetin and ABA had opposite effects on fern biomass accumulation, and the direction of this effect also varied depending on the intensity of growth processes. The regularities of the effect of these phytohormones at different stages of growth are discussed in connection with the dynamics of endogenous cytokinins and ABA in sporophytes. Cytokinin hormones can be considered as a factor in increasing the productivity of *S. natans* during the period of slowing down of growth processes, which is important for the development of modern methods of phytoremediation of anthropogenically polluted water bodies.

Key words: *Salvinia natans*, water fern, cytokinins, abscisic acid, growth regulation.

УДК 541.49:546.732/3:547.496.2

О.В. ГУДЗЕНКО, к. б. н., ст. дослідник, ст. наук. співроб.,
Інститут мікробіології і вірусології ім. Д.К. Заболотного НАН України,
вул. Академіка Заболотного, 154, Київ, 03143, Україна
e-mail: alena.gudzenko81@gmail.com
ORCID 0000-0002-6103-6109

Л.Д. ВАРБАНЕЦЬ, д. б. н., проф., зав. відділу,
Інститут мікробіології і вірусології ім. Д.К. Заболотного НАН України,
вул. Академіка Заболотного, 154, Київ, 03143, Україна
e-mail: varbanets_imv@ukr.net
ORCID 0009-0000-1172-4088

В.О. ІВАНИЦЯ, д. б. н., проф., чл.-кор. НАН України, проректор,
Одеський національний університет імені І.І. Мечникова,
вул. Дворянська, 2, Одеса, 65082, Україна
e-mail: v_ivanit@ukr.net
ORCID 0000-0001-5325-3800

І.Й. СЕЙФУЛЛІНА, д. х. н., проф., професор,
Одеський національний університет імені І.І. Мечникова,
вул. Дворянська, 2, Одеса, 65082, Україна
e-mail: seiful@ukr.net
ORCID 0000-0002-7353-1975

О.Е. МАРЦИНКО, д. х. н., проф. зав. кафедри,
Одеський національний університет імені І.І. Мечникова,
вул. Дворянська, 2, Одеса, 65082, Україна
e-mail: lborn@ukr.net
ORCID 0000-0002-3374-5987

ВПЛИВ БІОКООРДИНАЦІЙНИХ СПОЛУК ГЕРМАНІЮ (IV) ТА СТАНУМУ (IV) НА ЕЛАСТАЗНУ АКТИВНІСТЬ *BACILLUS LICHENIFORMIS* IMB B-8008

Дослідження впливу 19 біокоординаційних сполук германію (IV) та 4 сполук стануму (IV) на активність еластази *Bacillus licheniformis* IMB B-8008, ізольованого з донних осадов Чорного моря, показало, що вони чинять різновекторний вплив. Найбільшу стимулюючу дію проявляла сполука $[M(H_2O)_6][Ge_2(OH)_2(H_2Glu)_2] \cdot nH_2O$ (H_2Glu — глюконова кислота, $M = Cu$), яка на 65 % стимулювала активність еластази, в той час як сполуки $[Fe(phen)_3]_4[Ge_6(\mu-OH)_4(\mu-O)_2(\mu-hedp)_6] \cdot 20H_2O$ та $[Fe(phen)_3]_2[Sn(HMal)_2(Mal)_2]Cl \cdot 14H_2O$ проявляли найбільшу інгібуючу дію (100 %). Інгібуюча дія цих сполук не залежала ні від їхніх концентрацій, ні від часу інкубації.

Ц и т у в а н н я: Гудзенко О.В., Варбанець Л.Д., Іваниця В.О., Сейфулліна І.Й., Марцинко О.Е. Вплив біокоординаційних сполук германію (IV) та стануму (IV) на еластазну активність *Bacillus licheniformis* IMB B-8008. *Гідробіол. журн.* 2025. Т. 61, № 5. С. 92—104.

Стимулююча дія сполуки $[M(H_2O)_6][Ge_2(OH)_2(H_2Glu)_2] \cdot nH_2O$ (H_6Glu — глюконова кислота, $M = Cu$) проявлялась тільки при її концентрації 0,1 %, тоді як в концентрації 0,01 % вона не проявляла ніякого впливу. Одержані результати щодо інгібування активності еластази можуть мати значення для пригнічення активності еластази патогенних мікроорганізмів, які мешкають в акваторії морів і океанів.

Ключові слова: *Bacillus licheniformis* IMB B-8008, донні осади, активність еластази, координаційні сполуки германію і стануму, екосистема Чорного моря.

Інтенсивний розвиток біотехнології в останнє десятиріччя в значній мірі визначається зростаючими потребами як медицини, так і різних галузей промисловості в продуктах мікробного синтезу, до яких відносяться гідролітичні ензими. Оскільки в Україні ензими майже не випускаються, а потреби в них задовольняються за рахунок закордонних препаратів, то актуальними є дослідження щодо пошуку продуцентів високоефективних конкурентоспроможних ензимів, важливих для промисловості та медицини. Основну частину ензимів світового ринку (60 %) складають протеази. Особливе значення мають такі, що здатні розщеплювати важкорозчинні субстрати, зокрема еластин — природний нерозчинний фібрилярний білок, який знаходиться в тканинах більшості хребетних тварин. Тому мікробні еластолітичні ферменти мають величезний потенціал для використання в промисловості для гідролізу сировини, що містить еластинові волокна. Так, в м'ясопереробній промисловості еластази використовуються в процесі дозрівання м'яса та для збільшення виходу м'яса високих сортів на 40—43 %. В рибній промисловості використання таких ферментів у 6—6,5 разів прискорює процеси засолки та дозрівання оселедця, сприяє більш рівномірному розподілу солі по всій тушці. Еластолітичні ферменти мікроорганізмів можуть бути використані в медицині для терапії деяких захворювань печінки, грижі інвертебрального диску хребта, опіків, обморожень, для прискорення відторгнення відмерлих тканин, трофічних виразок, для прискорення очищення гнійно-некротичних нальотів [6]. Особливо важливою є роль протеаз з еластолітичною активністю в акваторії морів та океанів, де є багато субстратів для їхньої дії, зокрема рештки загиблих риб. Задача дослідника одержати ензим з високою активністю. Для її підвищення можуть бути використані різні підходи, одним з яких є застосування ряду біокоординаційних сполук, зокрема германію [9]. Відомо, що сполуки германію, як і інших металів, таких як станум, поступають в світовий океан через атмосферу, а також з різними відходами. Деякі з цих металів, такі як германій, кадмій, хром, титан знаходять у тканинах рослин і тварин — мешканців морів і океанів. Завдяки своїм унікальним властивостям, германій може впливати на різні біохімічні процеси, зокрема стимулювати насичення тканин киснем, допомагає очистити організм від отрут і токсинів, прискорює загоєння ран і т. ін. [5].

Відомо [23], що координаційні сполуки германію (IV), а також його електронного аналога стануму, особливо в комплексі з біолігандами, ха-

ISSN 0375-8990. Гідробіологічний журнал. 2025. 61(5)

рактизуються низькою токсичністю та широким спектром фармакологічної дії на організми [4].

Раніше [14] нами як продуцент еластази був відібраний штам, виділений із донних осадів Чорного моря (патент на винахід [8]). Ми вирішили, що координаційні сполуки германію і стануму можуть проявити несподіваний ефект на її активність. Тому метою даної роботи було дослідити вплив біокординаційних сполук германію і стануму на активність еластази *Bacillus licheniformis* IMB B-8008.

Матеріал і методика досліджень

Об'єктом дослідження був *Bacillus licheniformis* IMB B-8008., який виділений з донних відкладів у Чорному морі з глибини біля 2000 м [3] та зареєстрований в Депозитарії Інституту мікробіології і вірусології ім. Д.К. Заболотного НАН України.

В якості базового використовували середовище такого складу (г/л): KH_2PO_4 — 1,0; $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ — 0,75; $\text{ZnSO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$ — 0,25; $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ — 0,5; мальтоза — 1,0; желатин — 10,0; дріжджовий автолізат — 0,15, рН 7,0.

Культуру *B. licheniformis* IMB B-8008 вирощували у глибинних умовах за температури 28 °С у колбах Ерленмейєра (750 мл), які містили 100 мл поживного середовища.

Препарат еластази одержували із супернатанту культуральної рідини *B. licheniformis* IMB B-8008 як описано нами раніше [15].

Еластазну активність визначали колориметрично за інтенсивністю забарвлення розчину при ензиматичному гідролізі еластину, пофарбованого конго червоним [1]. Інтенсивність забарвлення вимірювали на спектрофотометрі СФ-26 при довжині хвилі 515 нм. За одиницю активності приймали таку кількість ензиму, яка каталізує гідроліз 1 мг еластину за 1 хв.

Як модифікатори ензиму було обрано широкий ряд подібних за природою гетерометально-змішанолігандних германатів/станатів, які вперше були розроблені та синтезовані авторами:

- $[\text{M}(\text{H}_2\text{O})_6][\text{Ge}_2(\text{OH})_2(\text{H}_2\text{Glu})_2] \cdot n\text{H}_2\text{O}$ (H_2Glu — глюконова кислота, $\text{M} = \text{Ba}$ (1),
- $n = 2$; Co (2),
- $n = 4$; Ni (3),
- $n = 4$; Cu (4),
- $n = 4$; Zn (5),
- $n = 3$); $[\text{Co}(\text{bipy})_3]_4[\text{Ge}_6(\mu\text{-OH})_4(\mu\text{-O})_2(\mu\text{-hedp})_6] \cdot 20\text{H}_2\text{O}$ (6),
- $[\text{Co}(\text{phen})_3]_4[\text{Ge}_6(\mu\text{-OH})_4(\mu\text{-O})_2(\mu\text{-hedp})_6] \cdot 2\text{CH}_3\text{COOH} \cdot 30\text{H}_2\text{O}$ (7),
- $[\text{Ni}(\text{bipy})_3]_4[\text{Ge}_6(\mu\text{-OH})_4(\mu\text{-O})_2(\mu\text{-hedp})_6] \cdot 12\text{H}_2\text{O}$ (8),
- $[\text{Ni}(\text{phen})_3]_4[\text{Ge}_6(\mu\text{-OH})_4(\mu\text{-O})_2(\mu\text{-hedp})_6] \cdot 2\text{CH}_3\text{COOH} \cdot 26\text{H}_2\text{O}$ (9),
- $[\text{Cu}(\text{H}_2\text{O})(\text{bipy})_2]_4[\text{Ge}_6(\mu\text{-OH})_4(\mu\text{-O})_2(\mu\text{-hedp})_6] \cdot 14\text{H}_2\text{O}$ (10),
- $[\text{Cu}(\text{phen})_2(\text{H}_2\text{O})]_2[\text{Cu}(\text{phen})(\text{H}_2\text{O})_3]_2[\text{Ge}_6(\mu\text{-OH})_4(\mu\text{-O})_2(\mu\text{-hedp})_6] \cdot 16\text{H}_2\text{O}$ (11),
- $[\text{Zn}(\text{phen})_2(\text{H}_2\text{O})_2]_2[\text{Zn}(\text{phen})(\text{H}_2\text{O})_4]_2[\text{Ge}_6(\mu\text{-OH})_4(\mu\text{-O})_2(\mu\text{-hedp})_6] \cdot 18\text{H}_2\text{O}$ (12),
- $[\text{Fe}(\text{phen})_3]_4[\text{Ge}_6(\mu\text{-OH})_4(\mu\text{-O})_2(\mu\text{-hedp})_6] \cdot 20\text{H}_2\text{O}$ (13),
- (H_4hedp — 1-гідрокиетан-1,1-дифосфонова кислота, bipy — 2,2'-біпіридин, phen — 1,10-фенантролін); $[\text{Ni}(\text{bipy})_3][\text{Ge}(\text{HCit})_2] \cdot 3\text{H}_2\text{O}$ (14),
- $[\text{Ni}(\text{phen})_3][\text{Ge}(\text{HCit})_2] \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ (15), $[\{\text{Cu}(\text{bipy})_2\}_2\text{Ge}(\mu\text{-Cit})_2] \cdot 12\text{H}_2\text{O}$ (16),

- $[\{\text{Cu}(\text{phen})_3\}_2\text{Ge}(\mu\text{-Cit})_2]\cdot 13\text{H}_2\text{O}$ (17), $[\text{Zn}(\text{bipy})_3][\text{Ge}(\text{HCit})_2]\cdot 2\text{H}_2\text{O}$ (18),
- $[\text{Zn}(\text{phen})_3][\text{Ge}(\text{HCit})_2]\cdot 3\text{H}_2\text{O}$ (19)
- (H_4Cit — лимонна кислота); $[\text{Fe}(\text{phen})_3]_2[\{\text{Sn}(\text{HMal})_2(\text{Mal})\}\text{Cl}]\cdot 14\text{H}_2\text{O}$ (20),
- $[\text{Co}(\text{phen})_3]_2[\{\text{Sn}(\text{HMal})_2(\text{Mal})\}\text{Cl}]\cdot 14\text{H}_2\text{O}$ (21),
- $[\text{Ni}(\text{phen})_3]_2[\{\text{Sn}(\text{HMal})_2(\text{Mal})\}\text{Cl}]\cdot 14\text{H}_2\text{O}$ (22),
- $[\text{Cu}(\text{phen})_3]_2[\{\text{Sn}(\text{HMal})_2(\text{Mal})\}\text{Cl}]\cdot 10\text{H}_2\text{O}$ (23)
- (H_3Mal — яблучна кислота).

Створено загальний метод їхнього хімічного конструювання на основі існуючих у водному розчині комплексних германатних/станатних кислот (глюконато-, 1-гідрокиетан-1,1-дифосфонато-, цитрато-, малато-) та аква/фенантролінових/біпіридинових катіонів біометалів (Ba, Fe, Co, Ni, Cu, Zn). Усі сполуки всебічно охарактеризовано сукупністю сучасних фізико-хімічних методів дослідження (атомно-емісійна та ІЧ-спектроскопія, термогравіметрія), структури задепоновано у Кембріджський банк [7, 12, 16, 18, 20—22].

Для дослідження впливу на еластазну активність штаму сполуки 1—23 було поділено на чотири групи, з яких перша—третья групи за типом кислотного залишку (глюконато — сполуки 1—5; 1-гідроксиетан-1,1-дифосфонато — сполуки 6—13; цитрато — сполуки 14—19), четверта — станати, як аналоги германатів.

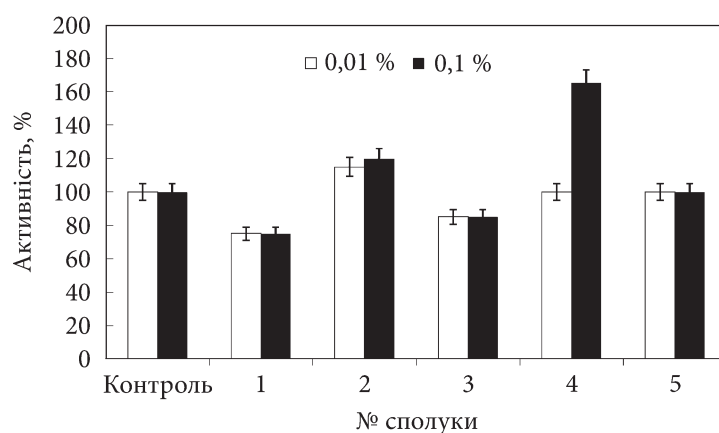
При вивченні впливу різних сполук на активність ферменту використовували концентрації 0,1 і 0,01 %, експозицію 1 і 24 год. Досліджувані сполуки розчиняли у 0,1 % ДМСО.

Усі експерименти проводили в семи повторах. Аналіз отриманих результатів проводили шляхом статистичної обробки з використанням *t*-критерію Стьюдента. У роботі розраховано середні значення та стандартні похибки ($M \pm m$). Значення при $p < 0,05$ вважалися значущими. Результати, які представлені графічно, оброблено за допомогою Microsoft Excel 2007.

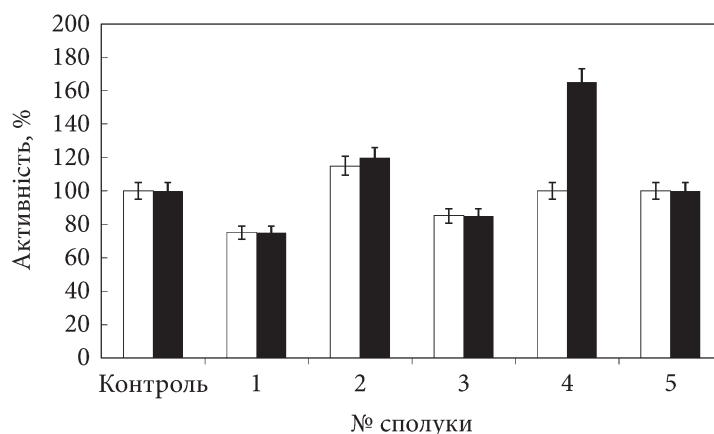
Результати досліджень

Bacillus licheniformis IMB B-8008 був відібраний нами для досліджень, оскільки порівняно з раніше описаними штамми бактерій, які було виділено з донних осадів Чорного моря [14], проявляв найбільшу активність по відношенню до еластину. Вивчення впливу координаційних сполук германію першої групи на еластазну активність *B. licheniformis* IMB B-8008 показало однакову дію при інкубації як протягом 1 год, так і 24 год (рис. 1). Встановлено, що найбільшу інгібуючу дію (25 %) проявляла сполука 1 в обох досліджуваних концентраціях. Аналогічну картину відмічено при дії сполуки 3: інактивація на 15 % в обох досліджуваних концентраціях.

Найбільшу активацію (на 65 %) ензиму відмічали при дії сполуки 4 у концентрації 0,1 %, тоді як у концентрації 0,01 % вона не проявляла ніякого впливу. Дещо меншу активацію відмічали при дії сполуки 2, яка підвищувала активність еластази *B. licheniformis* IMB B-8008 на 15 і 20 % при



а

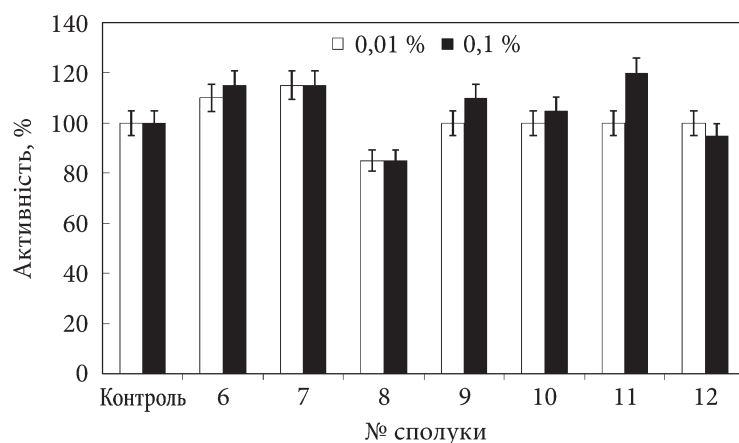


б

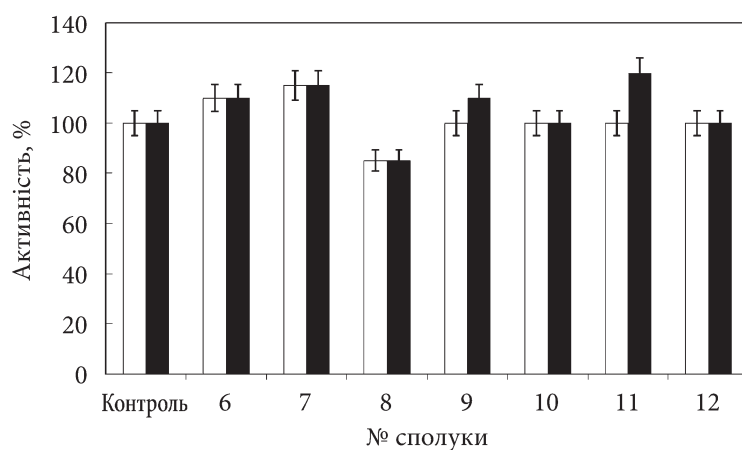
Рис. 1. Вплив координаційних сполук першої групи на еластазну активність *Bacillus licheniformis* IMB B-8008. Тут і на рис. 2—4: а — експозиція 1 год, б — експозиція 24 год

концентрації 0,01 і 0,1 %, відповідно. Дія сполуки 5 була на рівні контролю в усіх умовах експерименту.

Вплив координаційних сполук германію другої групи на еластазну активність *B. licheniformis* IMB B-8008 був також різноманітним (рис. 2). Встановлено повне інгібування сполукою 13 в обох досліджуваних концентраціях і при обох термінах експозиції. Сполука 8 інгібувала еластазну активність тільки на 15 %. Всі інші досліджені комплекси або не впливали на активність ензиму (сполуки 9, 10, 11, 12) або підвищували її. Найбільшу активацію відмічено за дії сполуки 11 в концентрації 0,1 % (20 %). Деяко меншу активуючу дію (10—15 %) відмічали за дії сполуки 6 (10 %, експозиція 1 і 24 год, в обох концентраціях) і сполуки 9 (10 %, концентрація 0,1 %), а в концентрації 0,01 % — впливу не відмічено. Тривалість експозиції не впливала на активність.



a



б

Рис. 2. Вплив координаційних сполук другої групи на еластазну активність *Bacillus licheniformis* IMB B-8008

Дослідження впливу координаційних сполук третьої групи на еластазну активність *B. licheniformis* IMB B-8008 показало, що лише сполука 19 проявляє інгібуючу дію на 45 % за всіх умов експерименту. Тоді як всі інші сполуки третьої групи або не впливали на активність ензиму (сполуки 14, 15, 18), або активували його. Зокрема, найбільшу активацію на 45—50 % відмічали при дії сполуки 16 (за всіх умов експерименту). Сполука 17 незалежно від часу інкубації, але в залежності від в концентрації проявляла різну дію. Так, в концентрації 0,1 % вона активувала ензим на 45—50 %, в той час як при зменшенні концентрації до 0,01 % активація становила тільки 20 %.

Координаційні сполуки станума (четверта група) також проявляли різноманітну дію на еластазну активність *B. licheniformis* IMB B-8008. Так,

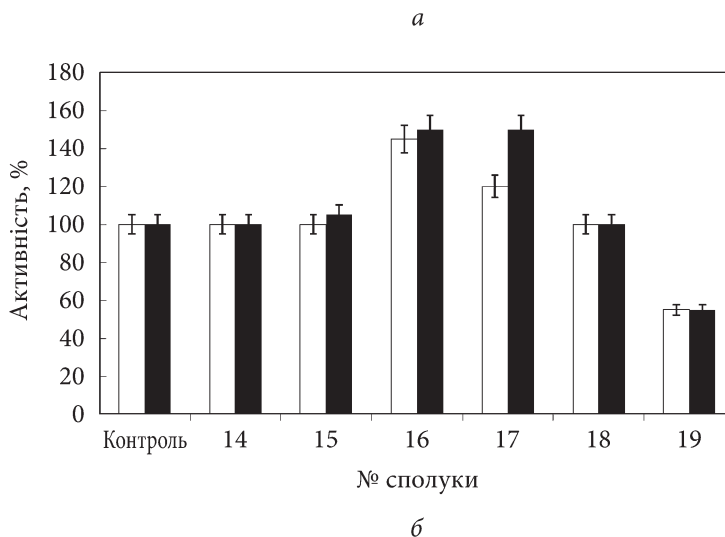
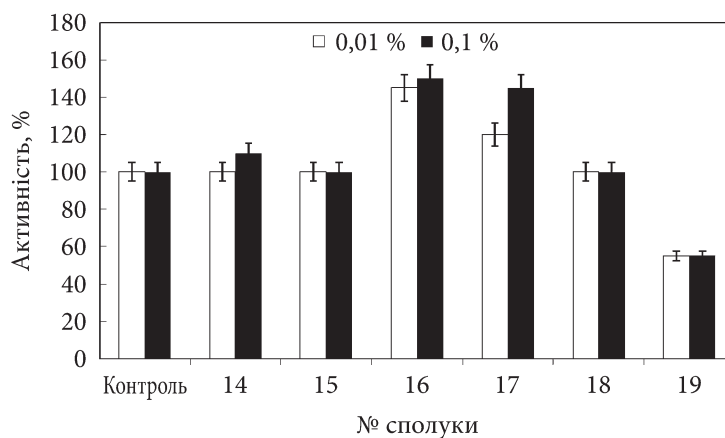


Рис. 3. Вплив координаційних сполук третьої групи на еластазну активність *Bacillus licheniformis* IMB B-8008

відмічено повне інгібування сполукою 20 за всіх умов експерименту. Дія сполуки 21 була на рівні контролю. Сполука 22 активувала досліджувані ензим на 35 % в обох концентраціях і при обох термінах експозиції. Тоді як сполука 23 активувала ензим лише при концентрації 0,1 % на 30 %.

Обговорення результатів досліджень

Водні екосистеми піддаються постійному антропогенному впливу різноманітними речовинами, зокрема металами та їх сполуками. Надмірне надходження металів у водне середовище може призвести до серйозних екологічних проблем, таких як загибель водних організмів, порушення харчових ланцюгів та деградація екосистем [8, 9, 10, 19]. Відомо [17, 24], що метали здатні взаємодіяти з різними біомолекулами, зокрема

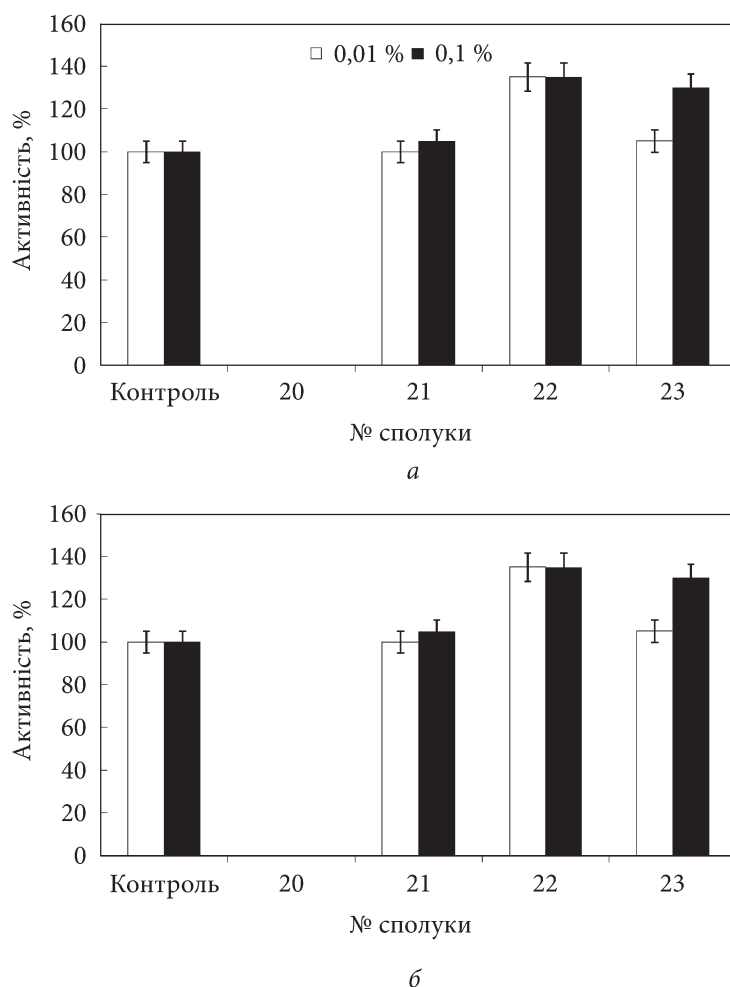


Рис. 4. Вплив координаційних сполук четвертої групи на еластазну активність *Bacillus licheniformis* IMB B-8008

з ферментами, що може призводити до зміни їхньої конформації, а тому і активності. Ключову роль у процесах деградації білків морських мікроорганізмів відіграють протеази, зокрема еластази. Сполуки германію і стануму, як елементи, які можуть потрапляти у водне середовище внаслідок вимивання їх із земної кори або промислової діяльності людини, можуть впливати на структуру і функціонування морських екосистем, призводити до зниження біорізноманіття та порушення харчових ланцюгів. Також варто враховувати, що на даний момент вплив малих концентрацій германію та стануму на водні екосистеми ще не до кінця вивчений. Тому необхідно проводити подальші дослідження з оцінки впливу металів на морські екосистеми та вживати заходів для зменшення їхнього негативного впливу. Зазвичай вміст Ge у морській воді становить 0,06 мкг/л, що

не завдає токсичного впливу на морські організми. Крім того відомо, що координаційні та органічні сполуки германію та стануму, на відміну від неорганічних, є нетоксичними, характеризуються антивірусною, антипухлинною (германій), антибактеріальною та антисептичною (станум) дією [5], що може мати позитивний ефект при використанні препаратів еластази в медичних цілях. Ці факти зумовили мету нашої роботи, спрямованої на дослідження впливу координаційних сполук германію та стануму на активність еластази *B. licheniformis* IMB B-8008, яка виділена із глибоководних донних осадов Чорного моря.

Дослідження впливу 19 біокоординаційних сполук германію (IV) та 4 сполук стануму (IV) на еластазну активність *B. licheniformis* IMB B-8008 показало, що в межах кожної групи присутні сполуки, які не впливали на її активність, і такі, що активували або інгібували каталітичну реакцію. Слід звернути увагу на те, що одна і та сама сполука, залежно від концентрації, може стимулювати або інгібувати активність еластази. Так, сполука 4 у концентрації 0,1 % стимулювала (на 65 %) активність ензиму, тоді як в концентрації 0,01 % вона не проявляла ніякого впливу. Таку закономірність відмічено і для сполук 11, 17 та 21. Тобто в кожній групі координаційних сполук ця закономірність спостерігалася незалежно від структурних особливостей сполук. Сполуки 13 і 20 проявляли найбільшу інгібуючу дію (100 %), незалежно від концентрації або часу інкубації. Такий різновекторний вплив та його ступінь свідчать про складність взаємодії між ферментом, субстратом і модифікатором, а також про зміну механізму процесу залежно від останнього. Цьому сприяє сукупність факторів: зміна пари іонів металів, лігандного оточення кожного з них, гідрофільність або гідрофобність складових в молекулах сполук 1—23, їхня структура, властивості, стійкість в цілому. На підставі наведеного стає зрозумілим одержаний результат щодо повного інгібування еластазної активності *B. licheniformis* IMB B-8008 сполуками різного складу з груп 2 (сполука 13) та 4 (сполука 20): $[\text{Fe}(\text{phen})_3]_4[\text{Ge}_6(\mu\text{-OH})_4(\mu\text{-O})_2(\mu\text{-hedp})_6] \cdot 20\text{H}_2\text{O}$ (13), $[\text{Fe}(\text{phen})_3]_2[\{\text{Sn}(\text{HMal})_2(\text{Mal})\}\text{Cl}] \cdot 14\text{H}_2\text{O}$ (20).

Раніше нами було показано різний вплив досліджуваних сполук на активність α -L-рамнозидаз. Встановлено [11—13], що різні комплекси германію з біолігандами можна рекомендувати для цілеспрямованого пошуку ефекторів α -L-рамнозидаз. Так, найбільш ефективною виявилась сполука трис(біпіридин)нікелю(II) з μ -дигідроксисиларатогерманатом(IV), яка підвищувала активність α -L-рамнозидаз *Eupenicillium erubescens* у 9,7 разів та *Penicillium tardum* у 8 разів (експозиція 24 год, концентрація 0,1 %) [11, 12, 13], а також гідрат трис(біпіридин)нікелю(II) біс(цитрат)германату (IV), максимальна активуюча дія якого при застосуванні 0,1 % концентрації на α -L-рамнозидазу *E. erubescens* була у 2,5 разів, а *P. tardum* — у 5 разів. Вплив координаційних сполук на протеази різної специфічності був не таким вираженим. Так, при вивченні впливу даних сполук на активність еластази *Bacillus* sp. IMV B-7883 показано їхню інгібуючу дію. Що стосується фібриногенолітичної активності *Bacillus* sp. IMV B-7883, то лише сполуки першої групи виступали інгібіторами

ензиму. Всі інші координаційні сполуки (друга і третя групи) проявляли стимулюючу дію на активність фібриногенази *Bacillus* sp. IMV B-7883 [16].

Отже, дослідження впливу координаційних сполук германію та стануму на активність еластази *B. licheniformis* показало, що із 23 сполук, представників чотирьох груп різних за структурою сполук, найбільш перспективними є три сполуки: сполука 4, яка на 65 % стимулювала її активність, та сполуки 13 і 20, які повністю інгібували її активність. Дія сполук 13 і 20 не залежала ні від часу інкубації, ні від їхньої концентрації, в той час як дія сполуки 4 залежала від концентрації ефектора.

Одержані результати щодо інгібування активності еластази можуть бути використані на практиці, зокрема для пригнічення активності еластаз патогенних мікроорганізмів, які беруть участь в розвитку викликаних ними інфекційних процесів.

Таким чином, модифікація еластазної активності *B. licheniformis* IMB B-8008 біокоординаційними гетерометальними, змішанолігандними германатами (IV)/станатами (IV) різного складу є перспективним напрямком досліджень. Він відкриває нові можливості для створення біокатализаторів з унікальними властивостями.

Висновки

Ключову роль у процесах деградації білків морських мікроорганізмів відіграють протеази, зокрема еластази. Сполуки германію і стануму, як елементи, які можуть потрапляти у водне середовище внаслідок вимивання їх із земної кори або промислової діяльності людини, здатні виявляти значний вплив на біологічні процеси в морських організмах. Дослідження впливу 19 біокоординаційних сполук германію (IV) та 4 сполук стануму (IV) на активність еластази *Bacillus licheniformis* IMB B-8008 показало, що деякі сполуки не впливали на її активність, а інші активували або інгібували каталітичну реакцію. Встановлено, що одна і та сама сполука, залежно від концентрації, може стимулювати або інгібувати активність еластази. Так, сполука $[M(H_2O)_6][Ge_2(OH)_2(H_2Glu)_2] \cdot nH_2O$ (H_2Glu — глюконова кислота, $M = Cu$) в концентрації 0,1 % стимулювала (на 65 %) активність ензиму, тоді як в концентрації 0,01 % не проявляла ніякого впливу. Сполуки $[Fe(phen)_3]_4[Ge_6(\mu-OH)_4(\mu-O)_2(\mu-hedp)_6] \cdot 20H_2O$ та $[Fe(phen)_3]_2[Sn(HMal)_2(Mal)]Cl \cdot 14H_2O$ проявляли найбільшу інгібуючу дію (100 %), незалежно від концентрації або часу інкубації. Отже, показано, що досліджені координаційні сполуки германію і стануму можуть служити ефекторами ензимів, проявляючи як активуючу, так і інгібуючу дію на їхню активність, і тим самим впливати на функціонування морських екосистем.

Список використаної літератури

1. Варбанец Л.Д., Мацелюх Е.В. Пептидазы микроорганизмов и методы их исследования. Киев: Наук. думка, 2014. 323 с.

2. Гудзенко О.В., Іваниця В.О., Підгорський В.С. та ін. Штам *Bacillus licheniformis* — продуцент позаклітинної еластази. Патент на винахід № зареєстровано в Державному реєстрі України на винаходи 20.11.2024, Бюлетень № 47/2024. <https://sis.nipo.gov.ua/uk/search/detail/1827840/>
3. Іваниця В.О., Штеніков М.Д., Остапчук А.М. Факультативно-анаеробні спорутоутворювальні бактерії глибоководних відкладень Чорного моря. *Мікробіологія і біотехнологія*. 2017. Т. 40, № 4. С. 94—103. DOI: [http://dx.doi.org/10.18524/2307-4663.2017.4\(40\).119560](http://dx.doi.org/10.18524/2307-4663.2017.4(40).119560)
4. Марцинко О.Е., Сейфулліна І.Й. Дизайн і синтез молекулярних комплексів та комплексонатів германію(IV) з широким спектром фармакологічної дії. Одеса: Одес. нац. ун-тет, 2018. 144 с.
5. Федорук Р.С., Ковальчук І.І., Мезенцева Л.М. та ін. Сполуки германію та їхня роль в організмі тварин. *Біологія тварин*. 2022. Т. 4, № 1. С. 50—60. <https://doi.org/10.15407/animbiol24.01.050>
6. AlShaikh-Mubarak G.A., Kotb E., Alabdallal A.H., Aldayel M.F. A survey of elastase-producing bacteria and characteristics of the most potent producer, *Priestia megaterium* gasm32. *PLoS ONE*. 2023. Vol. 18, N 3. e0282963. doi:10.1371/journal.pone.0282963
7. Afanasenko E., Seifullina I., Martsinko E. et al. Supramolecular organization and enzyme-effector properties of double coordination salts with malatostannate/germanate(IV) anions and Fe(II), Co(II), Ni(II), Cu(II) 1,10-phenanthroline cations. *Journal of Molecular Structure*, 2023. Vol. 1271. P.133996. <https://doi.org/10.1016/j.molstruc.2022.133996>
8. Barzkar N., Jahromi S.T., Vianello F. Marine microbial fibrinolytic enzymes: an overview of source, production, biochemical properties and thrombolytic activity. *Mar. Drugs*. 2022. Vol. 20, N 1. P. 46. doi: 10.3390/md20010046.
9. Contesini F.J., Melo R.R., Sato H.H. et al. An overview of *Bacillus* proteases: from production to application. *Critical Reviews in Biotechnology*. 2018. Vol. 38, N 3. P. 321—334. <https://doi.org/10.1080/07388551.2017.1354354>.
10. Cui H., Yang M., Wang L. et al. Identification of a new marine bacterial strain SD8 and optimization of its culture conditions for producing alkaline protease. *PLoS ONE*. 2015. Vol. 10, N 12. e0146067. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0146067>
11. Gudzenko O.V., Borzova N.V., Varbanets L.D. et al. Effect of different ligand and different ligand heterometal xylaratohermanates on the activity of α -L-rhamnosidases *Eupenicillium erubescens*, *Cryptococcus albidus* and *Penicillium tardum*. *Mikrobiol. Zh.* 2021. Vol. 83, N3. P. 35-45. doi: <https://doi.org/10.15407/microbiolj83.03.035>
12. Gudzenko, O.V., Borzova, N.V., Varbanets, L.D. et al. Germanium (IV) complexes with gluconic acid as effectors of *Penicillium tardum* and *Eupenicillium erubescens* α -L-Rhamnosidases. *Ibid.* 2023. Vol. 85, N 4. P. 58—65.
13. Gudzenko O.V., Borzova N.V., Varbanets L.D. et al. The influence of coordination compounds with malatogermanate/stannate anions and 1,10-phenanthroline cations of 3D metals on α -L-rhamnosidase activity of *Penicillium tardum*, *Penicillium restrictum* and *Eupenicillium erubescens*. *Ukr. Biochem. J.* 2023. Vol. 95, Iss. 4. P. 46—54. doi: <https://doi.org/10.15407/ubj95.04.046>
14. Gudzenko O.V., Ivanytsia V.O., Varbanets L.D. Bacteria of the Black Sea are producers of proteolytic enzymes. *Microbiol. Z.* 2022. Vol. 84, N 3. P. 3—8.
15. Gudzenko O.V., Varbanets L.D., Ivanytsia V.O. Elastase activity of *Bacillus licheniformis* IMV B-8008, isolated from the Black Sea bottom sediments. *Hydrobiol. J.* 2025. Vol. 61, N 2. P. 82—92. DOI: 10.1615/HydrobJ.v61.i2.70
16. Gudzenko O., Varbanets L., Seifullina I. et al. Mixed-ligand complexes of germanium — 3d-metal with 1-hydroxyethane-1,1-diphosphonic acid and 2,2'-bipyridine as modulators of *Bacillus* sp. IMV B-7883 elastase and fibrinogenase activity. *Ukr. Biochem. J.* 2024. Vol. 96, N 1. P. 96-102. <https://doi.org/10.15407/ubj96.01.096>
17. John D. Helmann metals in motion: understanding labile metal pools in bacteria. *Biochemistry*. 2025. Vol. 64, N 2. P. 329—345. doi: 10.1021/acs.biochem.4c00726

18. Martsinko E., Buchko O., Chebanenko E. et al. Different structural types of hetero-metal bis(citrato)germanates with 1,10-phenanthroline: Targeted synthesis, spectral, thermal properties and Hirshfeld surface. *J. Molecular Structure*. 2021. Vol. 1237. P. 130297. <https://doi.org/10.1016/j.molstruc.2021.130297>
19. Rekik H., Zraï Jaouadi N., Gargouri F. et al. Production, purification and biochemical characterization of a novel detergent-stable serine alkaline protease from *Bacillus safensis* strain RH12. *Intern. J. Biol. Macromolecules*. 2019. Vol. 121. P.1227—1239. <https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2018.10.139>.
20. Seifullina I., Martsinko E., Chebanenko E. et al. Synthesis and Structural Characteristics of Bis(Citrate)Germanates(IV) $(\text{Hbipy})_2[\text{Ge}(\text{HCit})_2] \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ and $[\text{CuCl}(\text{bipy})_2]_2[\text{Ge}(\text{HCit})_2] \cdot 8\text{H}_2\text{O}$. *Chemistry J. of Moldova*. 2016. Vol. 11, N 2. P.52—57. [https://doi.org/10.19261/cjm.2016.11\(2\).11](https://doi.org/10.19261/cjm.2016.11(2).11)
21. Seifullina I., Martsinko E., Chebanenko E. et al. Synthesis, Structure and Investigation of Germanium(IV) and Copper(II) Complexes with Malic Acid and 1,10'-phenanthroline. *Ibid.* 2017. Vol. 12, N 2. P. 28—33. <https://doi.org/10.19261/cjm.2016.369>
22. Tsybaliuk K., Martsynko O., Dyakonenko V. et al. Synthesis and structure of heterometallic multiligand Ge(IV) - 3d-metals complexes with 1-hydroxyethane-1,1-diphosphonic acid and 1,10-phenanthroline. *Ibid.* 2024. Vol. 19, N 2. P.1247. <https://doi.org/10.19261/cjm.2024.1247>
23. Uttatree S., Kobtrakool K., Ketsuk A. et al. A novel metal-tolerant, solvent and surfactant stable protease from a new strain of *Bacillus megaterium*. *Biocatal. Agric. Biotechnol.* 2017. Vol. 12, N 7. P. 228—235.
24. Wagler J., Gericke R. Ge-Cu-complexes $\text{Ph}(\text{pyO})\text{Ge}(\mu^2\text{-pyO})_2\text{CuCl}$ and $\text{PhGe}(\mu^2\text{-pyO})_4\text{CuCl}$ -Representatives of $\text{Cu(I)} \rightarrow \text{Ge(IV)}$ and $\text{Cu(II)} \rightarrow \text{Ge(IV)}$ dative bond systems. *Molecules*. 2023. Vol. 28, N 14. P. 5442. doi: 10.3390/molecules28145442

Надійшла 5.03.2025

O.V. Gudzenko, PhD (Biol.), Senior Researcher, Senior Researcher,
Zabolotny Institute of Microbiology and Virology, NAS of Ukraine, Kyiv, Ukraine,
Academician Zabolotny Str., 154, Kyiv, 03143, Ukraine
e-mail: alena.gudzenko81@gmail.com
ORCID 0000-0002-6103-6109

L.D. Varbanets, Dr. Sci. (Biol.), Prof., Head of Department,
Zabolotny Institute of Microbiology and Virology, NAS of Ukraine,
Academician Zabolotny Str., 154, Kyiv, 03143, Ukraine
e-mail: varbanets_imv@ukr.net
ORCID 0009-0000-1172-4088

V.O. Ivanytsia, Dr. Sci. (Biol.), Prof., NAS Corresp. member, Vice-Rector,
Odesa I.I. Mechnikov National University,
Dvoryanska Str., 2, Odesa, 65082, Ukraine
e-mail: v_ivanit@ukr.net
ORCID 0000-0001-5325-3800

I.I. Seifullina, Dr. Sci. (Chem.), Prof., Professor,
Odesa I.I. Mechnikov National University,
Dvoryanska Str., 2, Odesa, 65082, Ukraine
e-mail: seiful@ukr.net
ORCID 0000-0002-7353-1975

O.E. Martsynko, Dr. Sci. (Chem.), Prof., Head of Department,
Odesa I.I. Mechnikov National University,
Dvoryanska Str., 2, Odesa, 65082, Ukraine
e-mail: lborn@ukr.net
ORCID 0000-0002-3374-5987

EFFECT OF GERMANIUM(IV) AND TIN(IV) BIOCOORDINATION COMPOUNDS ON THE ELASTASE ACTIVITY OF *BACILLUS LICHENIFORMIS* IMV V-8008

The study of the effect of 19 biocoordination compounds of germanium(IV) and 4 compounds of tin(IV) on the activity of elastase of *Bacillus licheniformis* IMV B-8008, isolated from the bottom sediments of the Black Sea, showed that they have a multivector effect. The greatest stimulating effect was exhibited by the compound $[M(H_2O)_6][Ge_2(OH)_2(H_2Glu)_2] \cdot nH_2O$ (H_6Glu is gluconic acid, $M = Cu$), which stimulated the activity of elastase by 65 %, while the compounds $[Fe(phen)_3]_4[Ge_6(\mu-OH)_4(\mu-O)_2(\mu-hedp)_6] \cdot 20H_2O$ and $[Fe(phen)_3]_2[Sn(HMal)_2(Mal)]Cl \cdot 14H_2O$ exhibited the greatest inhibitory effect (100 %). The inhibitory effect of these compounds did not depend on their concentrations or on the incubation time. The stimulating effect of the compound $[M(H_2O)_6][Ge_2(OH)_2(H_2Glu)_2] \cdot nH_2O$ (H_6Glu is gluconic acid, $M = Cu$) was manifested only at its concentration of 0.1 %, while at a concentration of 0.01 % it did not show any effect. The results obtained regarding the inhibition of elastase activity may be important for the inhibition of the elastase activity of pathogenic microorganisms that live in the waters of the seas and oceans.

Keywords: *Bacillus licheniformis* IMV B-8008, deep-sea bottom sediments, elastase activity, coordination compounds of germanium and stanum, the Black Sea ecosystem.

УДК 639.3.09:579(477.74)

О.Т. ПІВЕНЬ, к. вет. н., доцент,
Одеський державний аграрний університет,
вул. Канатна, 99, Одеса, 65039, Україна
e-mail: olhapiven@gmail.com
ORCID: 0000-0001-8168-1677

Л.О. ТАРАСЕНКО, д. вет. н., професор,
Одеський державний аграрний університет,
вул. Канатна, 99, Одеса, 65039, Україна
e-mail: tarasenkola1965@gmail.com
ORCID: 0000-0001-5782-5079

І.І. ПАНІКАР, д. вет. н., професор, завідувач кафедри,
Одеський державний аграрний університет,
вул. Канатна, 99, Одеса, 65039, Україна
e-mail: vetmed2010@ukr.net
ORCID: 0000-0002-4695-9079

М.В. БОГАЧ, д. вет. н., професор,
Одеський державний аграрний університет,
вул. Канатна, 99, Одеса, 65039, Україна
e-mail: bogach_nv@ukr.net
ORCID ID: 0000-0002-2763-3663

Г.А. СКРИПКА, к. вет. н., асистент,
Одеський державний аграрний університет,
вул. Канатна, 99, Одеса, 65039, Україна
e-mail: ludskeyaya@gmail.com
ORCID ID: 0000-0002-3326-7604

О.О. ГОЛУБЕНКО, к. вет. н.,
Одеський державний аграрний університет,
вул. Канатна, 99, Одеса, 65039, Україна
e-mail: elenagolubenko23@gmail.com
ORCID ID: 0000-0002-5295-2324

СЕЗОННА ДИНАМІКА МІКРОБІОЛОГІЧНИХ ПОКАЗНИКІВ ПРІСНОВОДНИХ РИБ ХАДЖИБЕЙСЬКОГО ЛИМАНУ

У роботі висвітлено результати трирічного моніторингу сезонних коливань мікробіологічних показників живої риби (короп звичайний, бичок кругляк), виловленої у Хаджибейському лимані. Протягом дослідного періоду у жодному зі зразків риби не виявлено бактерій групи кишкової палички (БГКП), які є індикатором фекального

Ц и т у в а н н я: Півень О. Т., Тарасенко Л. О., Панікар І. І., Богач М. В., Скрипка Г. А., Голубенко О. О. Сезонна динаміка мікробіологічних показників прісноводних риб Хаджибейського лиману. *Гідробіол. журн.* 2025. Т. 61, № 5. С. 105—116.

забруднення водного середовища. Щодо загального бактеріального забруднення (КМАФАнМ), то воно не перевищувало меж, визначених чинним ДСТУ 2284:2010. Встановлено чітку тенденцію до зниження КМАФАнМ в осінньо-зимову пору та збільшення забруднення сировини у весняно-літній період, за максимальних показників у липні — серпні. Значне збільшення КМАФАнМ відмічено у червні — липні 2023 р., коли сталася аварія на Каховській гідроелектростанції (ГЕС). Проте в осінньо-зимову пору відбулася поступова стабілізація показників завдяки процесам самоочищення. Наголошено на доцільності використання коропи звичайного та бичка кругляка як індикаторів забруднення водного середовища, а також підкреслено необхідність проведення ретельного ветеринарно-санітарного інспектування прісноводної риби у теплу пору року з метою недопущення спалахів харчових інфекцій та токсикозів.

Ключові слова: риба, біоіндикатор, самоочищення, сезонна динаміка, загальне бактеріальне забруднення, Хаджибейський лиман.

Хаджибейський лиман розташований у долині р. Малий Куяльник, поблизу м. Одеси. Внаслідок антропогенного впливу він перетворений на водойму-накопичувач, а отже, екосистема лиману напряму пов'язана з гідролого-гідрохімічним і рівневим режимом, що підтримується штучно. Хаджибейський лиман відноситься до солонуватоводних водойм. Актуальною проблемою його використання є покращення екологічного стану. Іхтіофауна Хаджибейського лиману та рибопродуктивність водойми є результатом інтродукції різноманітних видів риб [1].

Навантаження на сучасну акваторію Хаджибейського лиману оцінюється як надкритичне. Так, вміст біогенних речовин у воді водойми значно перевищує показники морської води. Окрім того, усе забруднення, що надходить до лиману, залишається у системі водойми, яка є замкненою [3, 14].

Головним індикатором навіть незначних змін оточуючого середовища є мікроорганізми. Саме за допомогою бактерій можна визначати тип забруднення. Згідно літературних даних, колосальний вплив на мікрофлору донних відкладів Хаджибейського лиману чинять стічні води, що призводять до збільшення у донних відкладах кількості сапрофітів та бактерій групи кишкової палички (БГКП), які є індикатором фекального забруднення [13].

Мікроорганізми мають велике значення і для аквакультури. Вони здатні переробляти поживні речовини, розкладати органічні речовини, а іноді — заражають і вбивають риб, їхніх личинок або живий корм. Водночас, деякі мікроорганізми можуть захищати риб і личинок від хвороб. На сьогоднішній день моніторинг і керування мікробіоценозом в аквакультурному середовищі мають великий потенціал як з погляду оцінки та покращення якості води, так і з погляду контролю розвитку мікробних інфекцій риб [16, 19]. Порушення екологічного стану навколишнього середовища може викликати зміни у природному мікробному складі мікробіоценозів та їхніх функціональних рисах з потенційно шкідливими наслідками. Тому, знаючи навіть мінімальні зміни мікробного складу середовища, можна попередити негативні наслідки екологічного стресу або ж

взагалі йому запобігти [20, 30]. Високі показники мікробного забруднення водойм становлять загрозу для здоров'я населення [23].

Мікробна оцінка риби дає додаткову інформацію стосовно гігієнічного стану середовища включно з озерами, річками, ставками і рибними фермами. Виявлення патогенних мікроорганізмів або зміни природної мікрофлори у водному середовищі можуть бути важливим показником можливого забруднення [24]. Мікроорганізми відіграють вирішальну та унікальну роль у безпеці риби і рибних продуктів для споживання. З огляду на наявність патогенів людини та утворення гістаміну, спричинене бактеріями псування, контроль як патогенних мікроорганізмів, так і мікроорганізмів псування є критичним для безпеки рибного продукту. З метою забезпечення сталості глобальної аквакультури і доступності риби та рибних продуктів слід докладати більше зусиль для гармонізації правил як для вирощування риби, так і для обробки її після вилову [30].

М'ясо риби має специфічний склад, який, окрім позитивного впливу на стан здоров'я споживачів, виступає як чудове живильне середовище для росту та розмноження небажаних мікроорганізмів, які можуть спричинити псування, а також призвести до хвороб системи травлення. У мікробіоті риб переважають грамнегативні та психрофільні бактерії [17, 31]. Згідно з літературними джерелами, філогенетична структура мікробіому кишківника риби визначається видоспецифічними (походженням хазяїна, генотипом або дієтою) і специфічними для середовища проживання (гідрохімічними параметрами та складом бактеріопланктону) факторами [29].

Риба є біоіндикатором, за мікробним забрудненням якого можна зробити висновок про стан водного середовища. Біоіндикація та біомоніторинг сьогодні стали перспективними методами вивчення впливу зовнішніх факторів на екосистему та її розвиток, розмежування забруднених і незабруднених територій [26]. Антропогенний вплив на водойми призводить до зниження природної резистентності риб, підвищення їхньої чутливості до стресових чинників, хвороб, що негативно позначається на якісних параметрах кінцевої сировини [9].

У той же час, риба стало користується високим попитом серед споживачів завдяки її поживній цінності. Вона багата на білки, ліпіди, золу, а також мікроелементи (вітаміни і мінерали). Білки риби містять імуноглобуліни, що діють як механізм захисту від вірусних і бактеріальних інфекцій [15, 22]. До того ж риба характеризується високою засвоюваністю. На калорійність і ступінь засвоюваності риби впливає її технологічна обробка [4]. Рибу рекомендовано споживати двічі на тиждень, головним чином через вміст довголанцюгових поліненасичених жирних кислот, які, як було доведено, беруть участь у багатьох метаболічних функціях. Серед іншого, вони мають протизапальну дію, зменшують агрегацію тромбоцитів і є важливими частинами клітинних мембран, серцево-судинної системи, мозку та нервової тканини [21, 25, 27].

На сьогодні в Україні попит на прісноводну рибу, рибні продукти задовольняється не повністю [5]. Так, для покриття потреби населення

України у риби щорічно необхідно 700 тис. т риби, з них близько 300 тис. т припадає на прісноводну рибу [8]. Більшість імпортованої риби, що надходить до України, за мікробіологічними показниками відповідає вимогам чинних ДСТУ [7].

Важливе місце у забезпеченні здоров'я населення і тварин належить проведенню якісної ветеринарно-санітарної оцінки рибної сировини, тому що, згідно наявних даних, короп, виловлений у Хаджибейському лимані, часто уражений такими інфекційними хворобами, як некроз зябер, краснуха, бронхіомікоз, сапролегніоз. Також, причиною захворювань та мору риби нерідко є аліментарні хвороби, різноманітні токсикози, спричинені антропогенними чинниками [2]. Паразитарне ураження риби знижує якість сировини, негативно впливає на терміни її зберігання [10]. Актуальною залишається також проблема ураження риби мікотоксинами [11].

Матеріал і методика досліджень

Дослідження проводили протягом 2021—2023 рр. на базі лабораторії гігієни та екології води Українського науково-дослідного інституту медицини транспорту, а також на базі багатопрофільної лабораторії ветеринарної медицини Одеського державного аграрного університету.

Об'єктом досліджень була жива прісноводна риба, виловлена у Хаджибейському лимані, — короп звичайний (*Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758) та бичок-кругляк (*Neogobius melanostomus* Pallas, 1814).

Проби прісноводної риби для досліджень відбирали з трьох основних місць Хаджибейського лиману: ділянка № 1 (с. Нерубайське); ділянка № 2 (мале крило Хаджибейського лиману); ділянка № 3 (с. Блонське). Щомісяця відбирали по 5 зразків коропа звичайного та по 5 зразків бичка-кругляка. Протягом дослідного періоду досліджено 360 проб прісноводної риби (по 30 проб на сезон щорічно). Зразки живої риби надходили для досліджень від місцевих рибалок, які використовували для видобутку риби пасивні та активні знаряддя лову (коропові вудилища — для *C. carpio*; пасивна риболовля на принади тваринного походження, на донні та поплавочні вудилища або спінінги — для *N. melanostomus*).

Живу рибу досліджували на предмет загального бактеріального обсіменіння, а також на наявність бактерій групи кишкової палички (БГКП) (ДСТУ ISO 7218:2014) за загальноприйнятими методиками. Так, загальне бактеріальне обсіменіння (КМАФАнМ) визначали у м'язовій тканині риби. Для цього до 10 г подрібненої риби додавали 90 см³ стерильної водопровідної води, суміш струшували та залишали на 3 хв з метою отримання гомогенату, який у подальшому використовували для приготування розведень. З кожного розведення робили висіви на м'ясо-пептонний агар (МПА) та інкубували у термостаті за температури 37 °С протягом 24 год. По завершенні терміну інкубації проводили підрахунок колоній. Кінцеву кількість мікроорганізмів розраховували на 1 г сировини (помножували кількість колоній у чашці Петрі, що виросли, на ступінь розведення — 10, 100 тощо).

Щодо виявлення БГКП, то з першого розведення робили висів на середовище Кесслера. Посіви інкубували 24 год за температури 37 °С, а потім робили пересіви на середовище Ендо, з наступним інкубуванням за температури 37 °С протягом 24 год.

Отримані результати порівнювали з чинним ДСТУ 2284:2010.

Усі визначення проводили у триразовій повторності. Одержані результати обробляли статистично за допомогою програми Microsoft Excel 2010. Результати, представлені у роботі, є статистично обробленими з визначенням середньої (M) та відхилення від середньої ($\pm m$).

Результати досліджень та їх обговорення

Проведення моніторингу сезонної динаміки мікробіологічних показників живої риби дає змогу зробити висновок про стан забруднення водойми.

Існує думка, що рибну продукцію слід вважати однією з найбільш небезпечних, адже риба здатна акумулювати у тканинах свого тіла ксенобіотики з оточуючого середовища (важкі метали, радіонукліди, пестициди, небезпечні мікроорганізми) [12, 18].

Отримані нами результати досліджень коропа звичайного (*Cyprinus carpio*) наведено у таблиці 1.

Таблиця 1

Моніторинг сезонних коливань мікробіологічних показників коропа звичайного живого протягом 2021—2023 рр. ($M \pm m$, $n = 180$)

Роки	Сезони	КМАФАнМ, КУО в 1 г	БГКП в 0,001 г
2021 р.			
	Зима	$3,1 \pm 0,2 \times 10^4$	Не виявлено
	Весна	$3,3 \pm 0,2 \times 10^4$	Не виявлено
	Літо	$3,7 \pm 0,1 \times 10^4$	Не виявлено
	Осінь	$3,4 \pm 0,2 \times 10^4$	Не виявлено
2022 р.			
	Зима	$3,1 \pm 0,1 \times 10^4$	Не виявлено
	Весна	$3,4 \pm 0,2 \times 10^4$	Не виявлено
	Літо	$3,8 \pm 0,3 \times 10^4$	Не виявлено
	Осінь	$3,5 \pm 0,2 \times 10^4$	Не виявлено
2023 р.			
	Зима	$3,1 \pm 0,1 \times 10^4$	Не виявлено
	Весна	$3,3 \pm 0,2 \times 10^4$	Не виявлено
	Літо	$4,3 \pm 0,3 \times 10^4$	Не виявлено
	Осінь	$3,5 \pm 0,3 \times 10^4$	Не виявлено

Згідно даних літературних джерел, підвищення загального мікробного обсіменіння більшість науковців пов'язують зі змінами температури в оточуючому середовищі та, відповідно, у водоймі [13, 14].

Із таблиці 1 видно, що серед зразків коропа звичайного взимку показник КМАФАнМ протягом 2021—2023 рр. був сталим. Протягом 2021—2023 рр. з початку березня спостерігається незначне збільшення показника загального бактеріального обсіменіння у зразках живого коропа звичайного на 8,1 %. Найбільшим був показник КМАФАнМ навесні 2022 р. (він перевищував параметри 2021 та 2023 рр. на 2,9 %).

Протягом усього періоду моніторингу встановлено тенденцію до значного підвищення загального бактеріального обсіменіння зразків живого коропа звичайного у літню пору. Максимальним показник виявився влітку 2023 р., перевищуючи показники 2021 та 2022 рр. відповідно на 16,2 % і 13,2 %, тоді як показник 2022 р. перевищував значення 2021 р. лише на 2,7 %. Проте усі значення загального бактеріального обсіменіння риби у літню пору протягом дослідного періоду не перевищували допустимих значень, регламентованих ДСТУ 2284:2010 — $5,0 \times 10^4$.

Результати досліджень доводять важливість процесів самоочищення у водоймі. Так, у 2023 р. після досягнення максимального рівня влітку, восени значення КМАФАнМ стабілізувалося і стало аналогічним до показника 2022 р., при цьому воно було на 2,9 % вищим, ніж у 2021 р.

Виявлені коливання, зі значним збільшенням показника загального бактеріального забруднення риби влітку 2023 р., ми пов'язуємо зі знищенням греблі Каховської ГЕС, що призвело до справжньої екологічної катастрофи.

Слід відмітити, що протягом дослідного періоду у зразках коропа звичайного (м'язова тканина) не виявлено бактерій групи кишкової палички, що ми пов'язуємо з низьким рівнем фекального забруднення води у Хаджибейському лимані, а також із задовільною роботою очисних споруд, хоча ряд літературних джерел свідчить про зворотне [3, 14].

Результати моніторингу мікробіологічних показників прісноводного бичка-кругляка (*Neogobius melanostomus*) наведено у таблиці 2.

Бичок-кругляк, виловлений у Хаджибейському лимані, характеризується значно меншими розмірами, порівняно з коропом звичайним. Через це псування такої сировини відбувається швидше. Отримані у ході дослідження показники загального бактеріального обсіменіння характеризувалися вищими значеннями порівняно зі зразками коропа звичайного (див. табл. 1, 2). Цей факт можна також пов'язати з ширшим спектром живлення цього виду. Показник КМАФАнМ у зимову пору для зразків бичка-кругляка найменшим виявився у 2022 р., що на 3 % менше за значення, отримані у 2021 і 2023 рр.

Для зразків бичка-кругляка також була характерною тенденція до поступового збільшення показника КМАФАнМ навесні. Показник загального бактеріального забруднення свіжого бичка-кругляка був незмінним протягом 2021—2022 рр., а у 2023 р. значення КМАФАнМ було на 2,9 %

Таблиця 2

Моніторинг сезонних коливань мікробіологічних показників бичка-кругляка живого протягом 2021—2023 рр. ($M \pm m$, $n = 180$)

Роки	Сезони	КМАФАнМ, КУО в 1 г	БГКП в 0,001 г
2021 р.			
	Зима	$3,3 \pm 0,2 \times 10^4$	Не виявлено
	Весна	$3,5 \pm 0,3 \times 10^4$	Не виявлено
	Літо	$3,8 \pm 0,2 \times 10^4$	Не виявлено
	Осінь	$3,5 \pm 0,1 \times 10^4$	Не виявлено
2022 р.			
	Зима	$3,2 \pm 0,2 \times 10^4$	Не виявлено
	Весна	$3,5 \pm 0,3 \times 10^4$	Не виявлено
	Літо	$3,8 \pm 0,2 \times 10^4$	Не виявлено
	Осінь	$3,5 \pm 0,1 \times 10^4$	Не виявлено
2023 р.			
	Зима	$3,3 \pm 0,2 \times 10^4$	Не виявлено
	Весна	$3,4 \pm 0,3 \times 10^4$	Не виявлено
	Літо	$4,7 \pm 0,3 \times 10^4$	Не виявлено
	Осінь	$4,0 \pm 0,2 \times 10^4$	Не виявлено

нижчим ніж у попередні два роки. Бактерій групи кишкової палички протягом зимово-весняного періоду у пробах не виявлено.

Найбільшим виявилось у досліджених зразках живого бичка-кругляка загальне бактеріальне обсіменіння влітку 2023 р. Так, у 2023 р. показник КМАФАнМ перевищив значення попередніх двох років на 23,7 %, а показник, отриманий навесні цього ж року, — на 38,2 %.

Водночас влітку протягом дослідного періоду у м'язовій тканині бичка-кругляка бактерій групи кишкової палички виявлено не було, незважаючи на дещо вищі показники загального мікробного забруднення порівняно зі зразками коропа звичайного.

Згідно з літературними даними, забруднення стічними водами водой є причиною того, що прісноводна риба стає носієм сальмонел, кишкової палички, стафілококів, протей [6]. Біохімічні та мікробні зміни у тканинах риб після вилову значною мірою залежать від факторів, що впливають на концентрацію субстратів і метаболітів у тканинах живої риби, від активності ендогенних ферментів, мікробного забруднення та умов після вилову [28].

Дані проведеного моніторингу демонструють, що у пробах живої риби, виловленої у Хаджибейському лимані, протягом 2021—2022 рр. були стабільні показники по сезонах, а у 2023 р. — значне підвищення за-

гального бактеріального обсіменіння зразків у літню пору, що по часу співпадає з аварією на Каховській ГЕС, тоді як показники з початку року і до травня як у коропа звичайного, так у бичка-кругляка були близькими до показників двох попередніх років.

Однак слід відмітити, що усі коливання показників загального бактеріального забруднення протягом дослідного періоду (2021—2023 рр.) не перевищували допустимих ДСТУ значень, що вказує на задовільний санітарний стан сировини та робить її безпечною для вживання.

Проведені нами дослідження показали, що значне зростання КМАФАнМ влітку 2023 р. було характерним для всіх досліджених зразків живої риби. Також простежується чітка тенденція до зниження КМАФАнМ восени 2023 р., хоча значення перевищували показники 2021 і 2022 рр. у всіх видах проб. Це ми пов'язуємо з природними процесами самоочищення, що відбуваються у водоймі, а також зі зниженням температури оточуючого середовища та води у Хаджибейському лимані.

Після аналізу отриманих результатів стає зрозумілим, що прісноводна риба, яка мешкає у Хаджибейському лимані, може бути використана як біоіндикатор водного середовища, а її загальне бактеріальне забруднення є свідченням змін, що відбуваються в оточуючому середовищі [18, 26].

Вищезазначене дає підставу більш ретельно підходити до проведення ветеринарно-санітарного інспектування риби з водойм у теплу пору року (кінець травня — серпень) та під час різних видів екологічних катастроф, які прямо чи опосередковано відбиваються на стані водного середовища і, відповідно, на якості та безпечності риби [2]. Лише такий підхід дасть змогу не лише попереджати спалахи харчових інфекцій та токсикоінфекцій серед населення, але й проводити моніторинг екологічного стану довкілля.

Висновки

Таким чином, отримані дані вказують, що короп звичайний та бичок-кругляк, виловлені у Хаджибейському лимані, можуть бути біоіндикаторами екологічного стану оточуючого середовища.

Встановлено, що загальне бактеріальне обсіменіння проб прісноводної риби з Хаджибейського лиману протягом року не є сталим. Так, найнижчі показники реєструються у холодну пору року (зима — початок весни). Протягом 2021—2023 рр. з початку березня спостерігалось незначне збільшення показника загального бактеріального обсіменіння у зразках живого коропа звичайного. Найбільшим був показник КМАФАнМ навесні 2022 р. — він становив $3,4 \pm 0,2 \times 10^4$ КУО/г. Протягом усього періоду моніторингу встановлено тенденцію до значного підвищення загального бактеріального обсіменіння зразків живого коропа звичайного у літню пору. Зокрема, протягом 2021—2022 рр. загальне бактеріальне обсіменіння проб становило відповідно $3,7 \pm 0,1 \times 10^4$ та $3,8 \pm 0,3 \times 10^4$ КУО/г. Щодо 2023 р., то для нього показник становив $4,3 \pm 0,3 \times 10^4$ КУО/г, що перевищує показники попередніх років на 16,2 %.

У пробах бичка-кругляка показник КМАФАнМ у зимову пору для зразків становив $3,2 \pm 0,2 \times 10^4$ – $3,3 \pm 0,2 \times 10^4$ КУО/г. Для зразків бичка-кругляка також була характерною тенденція до поступового збільшення показника КМАФАнМ навесні. Так, навесні середнє значення протягом 2021—2023 рр. знаходилось у межах $3,4 \pm 0,3 \times 10^4$ – $3,5 \pm 0,3 \times 10^4$ КУО/г. Найбільшим виявилось у досліджених зразках загальне бактеріальне обсіменіння влітку 2023 р. – воно склало $4,7 \pm 0,3 \times 10^4$ КУО/г, тоді як у 2021 та 2022 рр. дорівнювало $3,8 \pm 0,2 \times 10^4$ КУО/г.

У всіх пробах риби загальне бактеріальне забруднення найвищим було влітку, з тенденцією до зниження в осінню пору, внаслідок перебігу процесів самоочищення водойми. Відповідно, саме у літню пору доцільніше більш ретельну увагу приділяти ветеринарно-санітарному інспектуванню прісноводної риби, з метою недопущення спалахів харчових інфекцій, токсикозів, а також забезпечення якості й безпечності сировини.

Під час проведення ветеринарно-санітарного інспектування риби слід брати до уваги екологічний стан довкілля та власне водного середовища, адже, як показали отримані нами дані, у період руйнування Каховської ГЕС (літо 2023 р.) спостерігалось збільшення загального бактеріального обсіменіння у пробах коропа звичайного на 16,2 % та бичка-кругляка — на 23,7 %. При цьому більш дрібна риба характеризується вищими показниками загального мікробного обсіменіння.

Протягом дослідного періоду у м'язовій тканині жодного зі зразків не виявлено бактерій групи кишкової палички, що вказує на задовільний санітарний стан Хаджибейського лиману та робить сировину, отриману з водойми, безпечною для споживання.

Список використаної літератури

1. Бургаз М.І., Матвієнко Т.І. Рибогосподарське використання Хаджибейського лиману: зб. матеріалів IV Міжнар. наук.-практ. конф. «Екологічні проблеми навколишнього середовища та раціонального природокористування в контексті сталого розвитку» (21—22 жовт. 2021 р., м. Херсон). Херсон: ОЛДІ-ПЛЮС, 2021. С. 337—339.
2. Голубенко О., Коваль О., Рудь В., Тарасенко Л. Ветеринарно-санітарна оцінка якості і безпечності риби Південного регіону України (оглядова стаття). *Agrarian Bulletin of the Black Sea Littoral*. 2021. Iss. 99. С. 27—31.
3. Гончаров О.Ю. Антропогенний вплив станції біологічної очистки «Північна» на Одеську затоку і Хаджибейський лиман в сучасний період: матеріали Всеукр. наук. конф. «Євроінтеграція екологічної політики України». Одеса: ОДЕКУ, 2019. С. 98—102.
4. Данильчук Г.А. Якість ставової рибної продукції: зб. матеріалів II Міжнар. наук.-практ. конф. «Сучасні проблеми раціонального використання водних біоресурсів» (27—29 жовт. 2020 р., м. Київ). Київ: ПРО ФОРМАТ, 2020. С. 87—89.
5. Данильчук Г.А., Ніколаєв М.Є. Товарна якість ставової риби. *Вісн. Сумськ. нац. аграр. ун-ту. Сер.: Тваринництво*, 2015. Вип. 2. С. 101—103.
6. Котельнич В.А., Гуральська С.В., Гончаренко В.В. Ветеринарно-санітарна оцінка риби та морепродуктів за показниками якості і безпечності. *Scientific Progress & Innovations*. 2023. Вип. 26 (3). С. 103—112.
7. Кухтин М.Д., Малімон З.В. Мікрофлора замороженої риби імпортованої в Україну: монографія. Тернопіль: Терноп. нац. техн. ун-т імені Івана Пулюя, 2024. 137 с.

8. Назаренко С.М., Бублик А.А., Назарова Є.О. та ін. Санітарне оцінювання риби виловленої зі ставів Сумщини. *Вісн. Сумськ. нац. аграр. ун-ту. Сер. Ветеринарна медицина*. 2019. Т. 46, № 3. С. 56—61.
9. Оліфіренко В.В., Козичар М.В., Оліфіренко А.А. Визначення харчової та біологічної цінності риби за допомогою тест-організмів. *Тавр. наук. вісн.* 2019. № 110. С. 184—189.
10. Петров Р.В., Назаренко С.М., Муравйов Ф.Г. та ін. Оцінка товарної риби, що реалізується в торгівельній мережі міста Суми. *Вісн. Сумськ. нац. аграр. ун-ту. Сер. Ветеринарна медицина*. 2019. Т. 46, № 3. С. 37—42.
11. Петров Р.В., Фотін А.І., Підлубний О.В. Оцінка якості та безпечності коропів при мікотоксикозах. *Там само. Серія Тваринництво*. 2019. Вип. 4 (47). С. 22—27.
12. Полтавченко Т.В., Богатко Н.М., Парфенюк І.О. Забезпечення якості та безпеки прісноводної живої риби за допомогою системи НАССР. *Вісн. нац. ун-ту водн. госп. та природокорист. Сільськогосп. науки*. 2018. Вип. 1. С. 134—141.
13. Тропівська Г.Г., Нідзвєцька Л.М. Санітарно-мікробіологічна оцінка якості донних відкладень Хаджибейського лиману та Одеської затоки в умовах скиданнях стічних вод. *Вісн. Одес. нац. ун-ту. Сер.: Біологія*. 2018. Т. 23, Вип. 1. С. 55—66.
14. Шекк П.В. Екологічні проблеми Хаджибейського лиману та перспективи його рибогосподарського використання. *Рибогосп. наука України*. 2023. № 2. С. 23—42.
15. Balami S., Sharma A., Karn R. Significance of nutritional value of fish for human health. *Malaysian J. Halal Res.* 2019. Vol. 2, N 2. P. 32—34.
16. Bentzon-Tilia M., Sonnenschein E.C., Gram L. Monitoring and managing microbes in aquaculture — Towards a sustainable industry. *Microb. Biotechnol.* 2016. Vol. 9, N 5. P. 576—584.
17. Cwиковá O. Microbiological evaluation of fish. *Slovak J. Food Sci. Potravinarstv.* 2016. Vol. 10, N 1. P. 407—412.
18. Dippong T., Resz M.A., Trnrselia C., Cadar O. Assessing microbiological and heavy metal pollution in surface waters associated with potential human health risk assessment at fish ingestion exposure. *J. Hazard. Materials*. 2024. Vol. 476. P. 135187.
19. Elsaidy N., Abouelenien F., Kirrella G. A. Impact of using raw or fermented manure as fish feed on microbial quality of water and fish. *Egypt. J. Aquat. Res.* 2015. Vol. 41, N 1. P. 93—100.
20. Glasl B., Webster N.S., Bourne D.G. Microbial indicators as a diagnostic tool for assessing water quality and climate stress in coral reef ecosystems. *Marine Biol.* 2017. Vol. 164. P. 1—18.
21. Khalili Tilami S., Sampels S. Nutritional value of fish: lipids, proteins, vitamins, and minerals. *Rev. Fish. Sci. & Aquacul.* 2018. Vol. 26, N 2. P. 243—253.
22. Obiero K., Meulenbroek P., Drexler S. et al. The contribution of fish to food and nutrition security in Eastern Africa: Emerging trends and future outlooks. *Sustainability*. 2019. Vol. 11, N 6. P. 1636.
23. Njoku O.E., Agwa O.K., Ibiene A.A. An investigation of the microbiological and physicochemical profile of some fish pond water within the Niger Delta region of Nigeria. *African J. Food Sci.* 2015. Vol. 9, N 3. P. 155—162.
24. Novoslavskij A., Terentjeva M., Eizenberga I. et al. Major foodborne pathogens in fish and fish products: a review. *Annals Microbiol.* 2016. Vol. 66. P. 1—15.
25. Pal J., Shukla B.N., Maurya A.K. et al. A review on role of fish in human nutrition with special emphasis to essential fatty acid. *Intern. J. Fisher. Aquat. Stud.* 2018. Vol. 6, N 2. P. 427—430.
26. Parmar T.K., Rawtani D., Agrawal Y.K. Bioindicators: the natural indicator of environmental pollution. *Frontiers in life science*. 2016. Vol. 9, N 2. P. 110—118.
27. Prabhakar P.K., Vatsa S., Srivastav P.P., Pathak S.S. A comprehensive review on freshness of fish and assessment: Analytical methods and recent innovations. *Food Res. Intern.* 2020. Vol. 133. P. 109157.

28. Sikorski Z.E., Kołakowska A., Burt J.R. Postharvest biochemical and microbial changes. *Seafood. CRC Press*. 2020. P. 55—75.
29. Sylvain F.É., Holland A., Bouslama S. et al. Fish skin and gut microbiomes show contrasting signatures of host species and habitat. *App. Environ. Microbiol.* 2020. Vol. 86, N 16. P. e00789-20.
30. Sheng L., Wang L. The microbial safety of fish and fish products: Recent advances in understanding its significance, contamination sources, and control strategies. *Comprehensive Reviews in Food Science and Food Safety*. 2021. Vol. 20 (1). P. 738—786.
31. Wu L., Pu H., Sun D.W. Novel techniques for evaluating freshness quality attributes of fish: A review of recent developments. *Trends in Food Science & Technology*. 2019. Vol. 83. P. 259—273.

Надійшла 3.02.2025

O.T. Piven, PhD (Vet.), Associate Prof.,
Odesa State Agrarian University,
Kanatna Str., 99, Odesa, 65039, Ukraine,
e-mail: olhapiven@gmail.com
ORCID: 0000-0001-8168-1677

L.O. Tarasenko, Dr. Sci. (Vet.), Prof.,
Odesa State Agrarian University,
Kanatna Str., 99, Odesa, 65039, Ukraine,
e-mail: tarasenkola1965@gmail.com
ORCID: 0000-0001-5782-5079

I.I. Panikar, Dr. Sci. (Vet.), Prof., Head of Department,
Odesa State Agrarian University,
Kanatna Str., 99, Odesa, 65039, Ukraine,
e-mail: vetmed2010@ukr.net
ORCID: 0000-0002-4695-9079

M.V. Bohach, Dr. Sci. (Vet.), Prof.,
Odesa State Agrarian University,
Kanatna Str., 99, Odesa, 65039, Ukraine,
e-mail: bogach_nv@ukr.net
ORCID ID: 0000-0002-2763-3663

H.A. Skrypka, PhD (Vet.), Assistant,
Odesa State Agrarian University,
Kanatna Str., 99, Odesa, 65039, Ukraine,
e-mail: ludskayaya@gmail.com
ORCID ID: 0000-0002-3326-7604

O.O. Holubenko, PhD (Vet.),
Odesa State Agrarian University,
Kanatna Str., 99, Odesa, 65039, Ukraine,
e-mail: elenagolubenko23@gmail.com
ORCID ID: 0000-0002-5295-2324

SEASONAL DYNAMICS OF MICROBIOLOGICAL INDICES OF FRESHWATER FISH OF THE HADZHIBEY ESTUARY

The study is devoted to the study of seasonal fluctuations of the main microbiological indicators in samples of fresh freshwater fish (common carp and round goby) caught from the Hadzhibeysky estuary. Attention is focused on the use of live fish as a bioindicator of pollution of the aquatic environment in which they live, since most literary sources indicate an unsatisfactory sanitary condition of the reservoir. In addition, high microbial pollution of the reservoir can pose a threat to public health. It was found that during 2021—2022, the values of total bacterial contamination in fish samples were almost constant throughout

ut the year, with a clear tendency to increase in the summer, with a gradual decrease in the autumn-winter period due to self-purification processes in the reservoir. In 2023, a significant increase in parameters was detected in the summer (June), which coincided in time with the accident at the Kakhovka HPS, but closer to winter, the value of total bacterial contamination stabilized. No *Escherichia coli* bacteria were detected in any of the samples during the study period, indicating the absence of fecal contamination of water in the Hadzhibeysky estuary and the satisfactory operation of water treatment facilities. The results demonstrate that during periods of increasing water temperature, great attention should be paid to conducting veterinary and sanitary inspections of fresh fish, as it can become a source of food-borne infections and toxico-infections.

Keywords: fish, bioindicator, self-purification, seasonal dynamics, general bacterial pollution, the Hadzhibey estuary.

Hydrobiological Journal

Number 5

2025

CONTENTS

General Hydrobiology

N.Ye. Semenyuk, O.A. Davydov, H.Ye. Hryhoriyeva, A.V. Zhorova & E.Sh. Kozychuk. Process of *Typha angustifolia* L. colonization by algae of various ecological groups in the river section of Kaniv reservoir (the Dnipro river, Ukraine). 3

A.Yu. Varigin. Multi-annual dynamics of the macrozoobentos condition in the Tyligul estuary (Northern Black Sea) 25

V. P. Gerasimiuk, I. L. Ryzhko & N. V. Gerasimiuk. Current state of the microphytobentos of the Red Sea 36

Fish-Husbandry Hydrobiology and Ichthyology

S.V. Mezhzherin, A. O. Tsyba, S. V. Kokodiy & Afanasyev S.O. Depression of ichthyocenosis of the Seym river caused by catastrophic contamination over hostilities in September 2024. 52

O. Shugurov & A. Faizulin. Index of complexity structure of maze in experiments to assess fish learning ability 65

Ecological Physiology and Biochemistry of Aquatic Plants

N.P. Vedenychova. Involvement of phytohormones in the regulation of water fern *Salvinia natans* (L.) All. growth. 82

Aquatic Microbiology

O.V. Gudzenko, L.D. Varbanets, V.O. Ivanytsia, I.I. Seifullina & O.E. Martynko. Effect of germanium(IV) and tin(IV) biocoordination compounds on the elastase activity of *Bacillus licheniformis* IMV V-8008. 92

O.T. Piven, L.O. Tarasenko, I.I. Panikar, M.V. Bohach, H.A. Skrypka & O.O. Holubenko. Seasonal dynamics of microbiological indices of freshwater fish of the Hadzhibey estuary 105



Індекс 74115

ISSN 0375-8990. Гідробіол. журн. 2025. Т. 61, № 5. 1–116

Гідробіологічний журнал. Т. 61, № 5, 2025