

УДК [574.586:581.526.3](282.247.32)

*Н. Е. Семенюк, В. И. Щербак*

**СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ  
ФИТОЭПИФИТОНА ДНЕПРОВСКИХ  
ВОДОХРАНИЛИЩ И ФАКТОРЫ, ЕЕ  
ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ. СООБЩЕНИЕ 1. РОЛЬ  
НЕКОТОРЫХ ГИДРОФИЗИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ**

Исследована структурно-функциональная организация фитоэпифитона водохранилищ Днепровского каскада. Оценено влияние некоторых гидрофизических факторов (температуры и прозрачности воды) на фитоэпифитон. Установлено, что днепровский фитоэпифитон характеризуется высоким разнообразием и существенной вариабельностью качественных и количественных показателей, что в значительной степени определяется влиянием экологических факторов.

*Ключевые слова:* фитоэпифитон, водохранилища Днепра, температура воды, прозрачность воды, разнообразие, первичная продукция.

Ведущими водными объектами, обеспечивающими до 70% питьевого и хозяйственного водоснабжения в Украине, являются днепровские водохранилища. Это сложные, искусственно измененные экосистемы, значительную часть акватории которых занимают мелководья с глубинами до 2—2,5 м (в частности, в Киевском водохранилище — это 40%, в Каневском — 38, в Кременчугском — 18% общей площади акватории).

В формировании продуктивности и биоразнообразия днепровских мелководий одно из ведущих мест принадлежит фитоэпифитону — водорослям, развивающимся на подводных частях высших водных растений (ВВР).

Значение фитоэпифитона в литоральных биоценозах заключается в создании существенной части валовой первичной продукции. Например, в некоторых эвтрофных озерах его вклад в первичную продукцию автотрофного звена может достигать 41,0% [12]. Кроме того, фитоэпифитон выступает агентом фотоаэрации мелководий, компонентом кормовой базы фитофильных беспозвоночных, которыми, в свою очередь, питаются различные виды рыб.

Ввиду важной роли фитоэпифитона в экосистемах равнинных водохранилищ, актуальной проблемой является изучение экологических факторов, определяющих его структурно-функциональную организацию.

© Н. Е. Семенюк, В. И. Щербак, 2016

Среди множества различных абиотических и биотических факторов, влияющих на разнообразие водорослей обрастаний, в литературе в числе наиболее важных указывают скорость течения, световые условия, температуру, субстрат и его свойства, доступность биогенных веществ, рН, конкуренцию, выедание беспозвоночными, интенсивность развития фитопланктона. Считается, что все перечисленные факторы в различных ситуациях потенциально могут стимулировать или угнетать рост фитоперифитона [29, 33, 38, 39, 40].

При этом роль каждого фактора может меняться в пространстве и времени, а многие из них взаимосвязаны, и разделить их влияние чрезвычайно сложно. Поэтому на сегодня роль различных экологических факторов в формировании структурно-функциональной организации фитоэпифитона равнинных водохранилищ изучена недостаточно. В работах по Рыбинскому и Иваньковскому водохранилищам р. Волги [3, 9, 13], Красноярскому водохранилищу р. Енисей [2], Братскому водохранилищу р. Ангары [6], Новосибирскому водохранилищу р. Оби [10] состав и динамику водорослей обрастаний объясняют такими факторами, как тип субстрата, сезонность, уровень трофности водохранилища, интенсивность развития зооперифитона и фитопланктона, антропогенное загрязнение. В публикациях, посвященных фитоэпифитону днепровских водохранилищ [5, 7, 8, 16, 17, 20], рассматриваются его видовой состав, численность, биомасса в зависимости от типа субстрата, вида, эколого-морфологических особенностей, проективного покрытия растений-субстратов, типа мелководий и их гидрологического режима. В то же время, актуальной проблемой остается комплексная количественная оценка влияния экологических факторов на водоросли обрастаний, которая позволит определить роль каждого фактора и выяснить, какие из них являются ключевыми для разнообразия и продуктивности этих сообществ в водохранилищах Днепроовского каскада.

В настоящее время функционирование мелководных биоценозов водохранилищ Днепра происходит в условиях изменений окружающей среды, как на глобальном уровне (изменения климата, рост антропогенного загрязнения), так и на локальном (например, перераспределение площадей зарослей ВВР разных экологических групп [18]). В связи с этим исследование зависимости развития фитоэпифитона днепровских водохранилищ от действия различных абиотических и биотических факторов приобретает еще большую актуальность.

Цель работы — оценить влияние гидрофизических факторов — температуры и прозрачности воды на структурно-функциональную организацию фитоэпифитона днепровских водохранилищ.

**Материал и методика исследований.** В работе рассмотрена структурно-функциональная организация фитоэпифитона водохранилищ Днепроовского каскада: Киевского — головного, а также Каневского и Кременчугского — внутрикаскадных, причем третье является наиболее крупным водохранилищем Днепра. Все три водохранилища характеризуются различным гидрологическим, гидрохимическим, гидробиологическим режимом, а также

уровнем трофности. Так, Киевское и Каневское водохранилища относятся к слабозвтрофным, а Кременчугское — к эвтрофным водоемам [21].

На Киевском водохранилище исследования проводили в летний сезон 2008—2014 гг. по сетке станций Института гидробиологии НАН Украины [11, 15], при этом были охвачены мелководья речной (днепровской) части (на траверзе с. Нижние Жары, Теремцы), озерно-речной части (на траверзе о. Домонтово, с. Страхолесье) и озерной части (на траверзе с. Толокунь, Ровжи, Глебовка).

В речной части Каневского водохранилища пробы отбирали на стационарной станции мониторинга отдела экологии водоемов Института гидробиологии НАН Украины, расположенной на расстоянии 11 км вниз по течению от плотины Киевской ГЭС, каждые две недели с июня по ноябрь 2008—2014 гг. [4].

На Кременчугском водохранилище исследования проводили на акватории Нижней Сулы и Сульского залива (Национальный природный парк «Нижнесульский») в различные вегетационные сезоны 2010—2012 гг.<sup>1</sup>

Пробы фитозепифитона отбирали с высших водных растений разных экологических групп: воздушно-водных (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. — тростник обыкновенный, *Typha angustifolia* L. — рогоз узколистный, *Scirpus lacustris* L. — камыш озерный), растений с плавающими листьями (*Nuphar lutea* (L.) Smith — кубышка желтая, *Trapa natans* L. — водяной орех плавающий) и погруженных (*Potamogeton perfoliatus* L. — рдест пронзеннолистный, *Ceratophyllum demersum* L. — роголистник темно-зеленый).

Фрагменты растений срезали под водой, помещали в широкогорлые склянки объемом 100 см<sup>3</sup> и заливали водопроводной водой. В лаборатории с них специальной щеточкой счищали обрастания и фиксировали пробу 5 мл 40%-ного формалина, камерально обрабатывали под микроскопом, учитывали численность и определяли биомассу счетно-объемным методом [14].

Интенсивность первичной продукции фитозепифитона и деструкции органических веществ эпифитона определяли скляночным методом в кислородной модификации. Суспензию эпифитона, смытого с макрофитов, разбавляли нефилтрованной водой из водоема, разливали в «светлые» и «темные» склянки и экспонировали в водоеме в течение суток. Одновременно для контроля в водоеме экспонировали «светлые» и «темные» склянки с фитопланктоном, который находился в природной воде, и определяли его продукционные показатели. Первичную продукцию фитозепифитона рассчитывали как разницу между продукцией в склянках, содержащих фитозепифитон и фитопланктон, и в контрольных склянках с фитопланктоном. По аналогичной схеме определяли деструкцию органических веществ эпифитона.

<sup>1</sup> Значительная часть исследований на акватории НПП «Нижнесульский» осуществлена при финансовой помощи Франкфуртского зоологического общества (Германия).

К фитоэпифитону относили все водоросли, которые были обнаружены в составе взвеси, смытой с подводной поверхности ВВР, в том числе виды, характерные для планктона и бентоса. Как отмечено в работе [27], присутствие нитчатых водорослей в обрастаниях часто усложняет анализ эпифитного сообщества, поскольку они значительно увеличивают диапазон колебаний биомассы. Кроме того, нитчатые водоросли обладают широкой экологической валентностью, и иногда их сложно отнести к какому-либо определенному сообществу [3, 27]. Мы применяли следующий подход:

1) Микроскопические скопления нитчатых водорослей в составе смытой с растений взвеси относили к фитоэпифитону и учитывали.

2) Макроскопические скопления нитчатых водорослей среди зарослей растений не учитывали, поскольку они представляют собой отдельную экологическую группировку и в литературных источниках либо относятся к макрофитам, либо обозначаются терминами мезофитон или метафитон [3, 27].

3) В случае, если нитчатые водоросли развивались непосредственно на растениях и было сложно определить их принадлежность к фитоэпифитону или метафитону, использовали правило, предложенное в работе [27]: а) если нитчатые водоросли присутствовали в значительном количестве и могли рассматриваться как отдельное сообщество, их относили к метафитону и не отбирали; б) если нитчатые водоросли присутствовали, но их количество было недостаточным для отделения их от эпифитов в данной пробе, их относили к фитоэпифитону и камерально обрабатывали под микроскопом в составе пробы.

Корреляционный анализ проводили с помощью программного пакета Statistica 6.0. Кластерный анализ сообществ фитоэпифитона выполняли в программе Past 1.32 с использованием коэффициента сходства Брея — Кертиса. Преимуществом данного коэффициента является то, что он учитывает не только видовой состав, но и количественные показатели сравниваемых сообществ. Коэффициент Брея — Кертиса рассчитывается по формуле [34]:

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

где  $BC_{jk}$  — коэффициент сходства Брея — Кертиса для сообществ  $j$  и  $k$ ;  $x_{ij}$ ,  $x_{ik}$  — численность (биомасса)  $i$ -го вида в сообществах  $j$  и  $k$  соответственно.

### **Результаты исследований и их обсуждение**

Обобщение результатов всего массива натуральных исследований фитоэпифитона, полученных на Киевском, Каневском и Кременчугском водохранилищах, показало, что его структурные и функциональные показатели изменяются в широком диапазоне даже для одного вида растения-субстрата (таблица).

Некоторые характеристики фитоэпифитона днепровских водохранилищ (обобщенные данные за 2008—2014 гг.)

Растения-субстраты	Видовое и флористическое разнообразие					Биомасса	
	общее количество видов и в.в.т.	Суапорфита, %	Василариорфита, %	Chlorophyta, %	мг/г сырой массы растений	мг/10 см <sup>2</sup>	
Киевское водохранилище							
Тростник обыкновенный	3 – 42 26 ± 4	* – 18 7 ± 2	57 – 90 68 ± 3	* – 36 18 ± 4	0,01 – 2,16 0,59 ± 0,21	0,01 – 1,73 0,47 ± 0,17	
Рогоз узколистный	30 – 60 28 ± 6	1 – 28 8 ± 2	50 – 83 69 ± 2	6 – 42 19 ± 3	0,01 – 15,39 2,23 ± 1,16	0,01 – 8,03 1,16 ± 0,60	
Кубышка желтая	2 – 47 23 ± 2	* – 38 10 ± 2	53 – 100 74 ± 2	* – 27 14 ± 1	0,01 – 27,15 2,22 ± 1,06	0,01 – 10,04 0,82 ± 0,39	
Водяной орех плавающий	9 – 62 34 ± 3	3 – 21 9 ± 1	44 – 82 68 ± 2	11 – 47 20 ± 2	0,17 – 9,88 2,16 ± 0,60	0,07 – 4,10 0,89 ± 0,25	
Рдест пронзенно-листный	26 – 74 42 ± 3	3 – 22 12 ± 1	43 – 81 62 ± 2	4 – 41 22 ± 2	0,64 – 17,53 5,79 ± 1,12	0,10 – 2,80 0,92 ± 0,18	
Роголистник темно-зеленый	10 – 52 35 ± 5	* – 20 7 ± 3	50 – 100 77 ± 6	* – 30 14 ± 4	0,48 – 21,28 5,70 ± 2,71	—	
Каневское водохранилище (речная часть)							
Камыш озерный	3 – 40 22 ± 1	* – 41 5 ± 1	47 – 100 86 ± 2	* – 22 7 ± 1	0,06 – 9,27 2,32 ± 0,44	0,03 – 4,99 1,25 ± 0,24	
Кубышка желтая	10 – 47 29 ± 2	* – 20 9 ± 1	70 – 96 84 ± 2	* – 17 6 ± 1	0,06 – 71,35 7,87 ± 3,93	0,02 – 26,40 2,91 ± 1,45	
Рдест пронзенно-листный	11 – 53 27 ± 2	* – 15 7 ± 1	56 – 100 80 ± 2	* – 31 11 ± 1	0,17 – 18,63 4,81 ± 0,87	0,03 – 2,98 0,77 ± 0,14	

Продолжение табл.

Растения-субстраты	Видовое и флористическое разнообразие			Биомасса	
	общее количество видов и в.в.т.	Суапорфита, %	Василгапорфита, %	Chlorophyta, %	мг/10 см <sup>2</sup>
					мг/г сырой массы растений
Кременчугское водохранилище (Нижняя Сула и Сульский залив)					
Тростник обыкновенный	16 – 48 32 ± 1	* – 26 11 ± 1	38 – 100 69 ± 1	* – 38 14 ± 2	0,03 – 7,35 0,85 ± 0,21
Рогоз узколистный	4 – 46 28 ± 3	* – 27 7 ± 2	50 – 100 82 ± 4	* – 50 10 ± 4	0,01 – 24,39 4,69 ± 2,00

Пр и м е ч а н и е. Над чертой — пределы колебаний; под чертой — среднее значение « ± » стандартная ошибка; \* — доля данного отдела меньше 1%; «—» — данные отсутствуют.

Например, в Киевском водохранилище на рдесте пронзеннолистном видовое разнообразие фитоэпифитона изменялось от 26 до 74 видов и внутривидовых таксонов, включая номенклатурный тип вида (в. в. т.). Доля синезеленых водорослей в видовом разнообразии составляла 3—22%, диатомовых — 43—81, зеленых — 4—41%. Биомасса колебалась от 0,64 до 17,53 мг/г сырой массы растений (0,10—2,80 мг/10 см<sup>2</sup>). На рогозе узколистном видовое разнообразие эпифитных водорослей насчитывало от 30 до 60 в. в. т., доля синезеленых, диатомовых и зеленых составляла соответственно 1—28, 50—83 и 6—42%, а биомасса — 0,01—15,39 мг/г сырой массы растений (0,01—8,03 мг/10 см<sup>2</sup>).

Значительная вариабельность качественных и количественных показателей фитоэпифитона днепровских водохранилищ была отмечена Л. Е. Костиковой еще в 70—80 гг. XX ст. [8], однако при этом не было показано, что температура и прозрачность воды играют важную роль в их изменчивости. Поэтому проанализируем эти факторы, оценивая влияние на фитоэпифитон каждого из них.

*Температура воды.* Натурные исследования фитоэпифитона днепровских водохранилищ проводились нами при следующих значениях температуры воды: на Киевском водохранилище — 20,9—28,0°C (лето), на Каневском водохранилище — 5,0—25,4°C (весна, лето, осень), на Кременчугском — 7,5—27,6°C (весна, лето, осень).

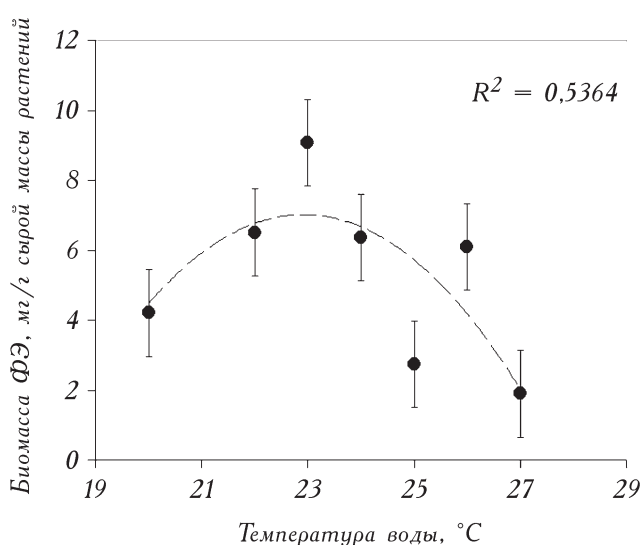
На основании усреднения и обобщения натуральных данных, полученных в летний сезон на Киевском водохранилище, построен график зависимости между биомассой фитоэпифитона на рдесте пронзеннолистном и температурой воды (рис. 1). Наибольшие показатели биомассы водорослей (9,08 ±

1,00 мг/г сырой массы растений) отмечались при температуре воды около 23,0°C. При отклонении температуры от этого значения биомасса фитозеопифитона снижалась. Наименьшая биомасса ( $1,90 \pm 1,00$  мг/г сырой массы) была зарегистрирована при экстремально высокой температуре — 27,0°C.

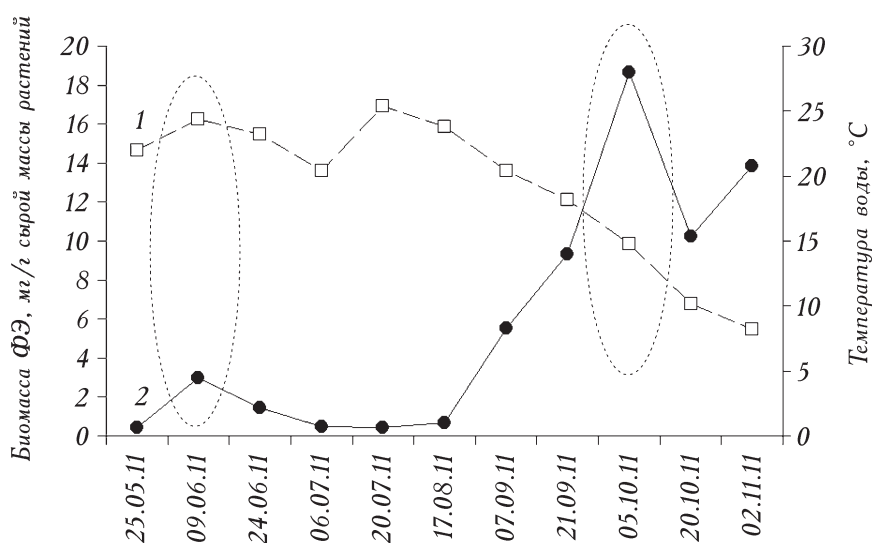
Анализ данных, полученных в период вегетации ВВР на стационарной станции мониторинга в Каневском водохранилище [4], показывает, что в сезонной динамике биомассы фитозеопифитона наблюдалось два пика: при температуре воды около 14—15 и 23—24°C (рис. 2). Это указывает на то, что при разной температуре воды развиваются два сообщества с различным видовым составом водорослей, по-разному реагирующих на температурный режим. В качестве примера на рисунке 2 приведена динамика температуры воды и биомассы фитозеопифитона в речной части Каневского водохранилища в вегетационный период 2011 г.

Допущение о существовании двух сообществ, каждое из которых развивается при определенной температуре воды, подтверждается результатами кластерного анализа. Дендрограмма сходства видового и количественного состава сообществ фитозеопифитона по коэффициенту Брея — Кертиса разделилась на два кластера: первый — сообщества, зарегистрированные при температуре воды от 8 до 18°C (осенние), второй — сообщества, развивающиеся при температуре от 20°C и выше (летние) (рис. 3).

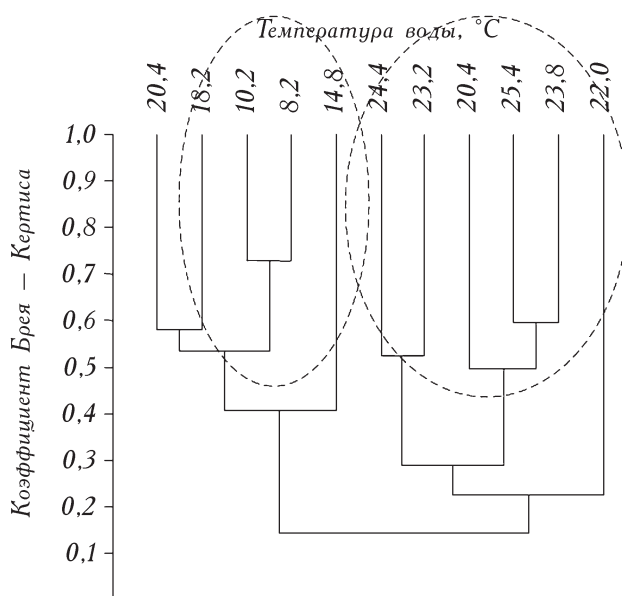
Таким образом, между температурой воды и биомассой фитозеопифитона водохранилищ наблюдается сложная нелинейная зависимость, что согласуется с литературными данными. Так, многие авторы [22, 23, 25, 26, 31, 36] подчеркивают, что взаимосвязь между температурой воды и фитоперифитомом носит криволинейный характер и определяется таксономической структурой сообщества, а доминирование определенного таксона, в свою очередь, зависит от его температурного оптимума. При этом с изменением температуры воды меняется и структура сообщества. Как общая тенденция, диатомовые водоросли классифицируются как формы, доминирующие при температуре ниже 20°C, в то время как зеленые и синезеленые — при более высоких температурах [22, 26].



1. Зависимость биомассы фитозеопифитона (ФЭ) на рдесте пронзеннолистном от температуры воды в Киевском водохранилище.



2. Динамика температуры воды (1) и биомассы фитопланктона на рдесте пронзеннолистном (2) в речной части Каневского водохранилища. Эллипсами отмечены пики развития фитопланктона при 24°C и 15°C.



3. Дендрограмма сходства сообществ фитопланктона на рдесте пронзеннолистном в речной части Каневского водохранилища при разной температуре воды.

Описанные в литературе изменения структуры водорослевых обрастаний при повышении температуры воды наблюдались и по нашим многолетним натурным данным, полученным на Киевском водохранилище. Так, анализ межгодовой динамики температуры воды на заросших мелководьях водохранилища показал, что во время проведения экспедиций (конец июля — начало августа) в 2012 и 2014 гг. средняя температура воды была на 1—2°C выше, чем в 2008 и 2013 гг. (рис. 4), что может объясняться различиями в показателях средней температу-

ры воздуха за июль, то есть за месяц, предшествующий экспедиционным исследованиям. По данным Центральной геофизической обсерватории [19],



в 2008 и 2013 гг. средняя температура воздуха в июле составляла 20,8°C, а в 2012 и 2014 гг. — соответственно 23,6°C и 22,1°C, следовательно, в целях сравнения 2012 и 2014 гг. можно условно отделить от 2008 и 2013 гг.<sup>2</sup>

Установлено, что в менее теплые годы (2008 и 2013), при средней температуре воды на мелководьях соответственно  $24,1 \pm 0,1^\circ\text{C}$  и  $23,5 \pm 0,6^\circ\text{C}$ , в биомассе фитоэпифитона на рдесте пронзеннолистном наблюдалось монодоминирование диатомовых водорослей — 85—99%. В то же время, в более теплые годы (2012 и 2014) доля диатомовых водорослей снижалась до 65—76% и возрастала доля зеленых и синезеленых водорослей. Так, в 2012 г., при температуре воды  $25,0 \pm 0,5^\circ\text{C}$  возрастала доля зеленых — до 21%, а в 2014 г., при температуре воды  $26,0 \pm 0,5^\circ\text{C}$  увеличивалась доля синезеленых — до 13% (см. рис. 4).

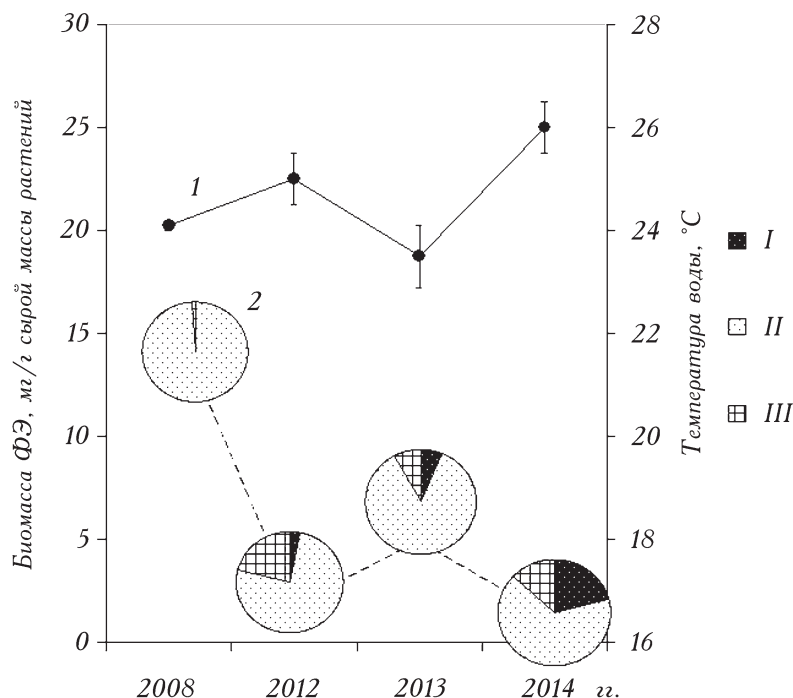
Показано [26], что интенсивность первичной продукции фитоперифитона экспоненциально возрастает с повышением температуры, при этом одновременно происходит «сдвиг» в доминировании таксономических групп водорослей от диатомовых до зеленых и синезеленых. В то же время отмечается, что в большинстве природных сообществ фитоперифитона температура воды редко выступает лимитирующим фактором для первичной продукции водорослей, но именно она устанавливает верхний предел продукции, когда действие остальных факторов (содержание биогенных элементов, микроэлементов и освещенность) оптимально [26].

По нашим натурным данным, полученным в летний сезон на Киевском водохранилище, валовая первичная продукция фитоэпифитона на рдесте пронзеннолистном изменялась в широком диапазоне: от 0,82 до 8,83 мг O<sub>2</sub>/г сырой массы растений · сут. Суточные *P/V*-коэффициенты составляли от 0,19 до 1,30.

Установлено, что максимальная валовая продукция водорослей обрастаний на рдесте пронзеннолистном (7,75—8,83 мг O<sub>2</sub>/г сырой массы растений · сут) наблюдалась при температуре воды около 23,0°C. При превышении этой температуры интенсивность продукции снижалась. Минимальные показатели (0,82—1,10 мг O<sub>2</sub>/г сырой массы растений · сут) отмечены при максимальной температуре воды, превышающей 26°C (рис. 5, а).

Установленная криволинейная зависимость между температурой воды и валовой продукцией фитоэпифитона на рдесте пронзеннолистном в Киевском водохранилище подтверждается литературными данными [32, 41]. В перечисленных работах отмечено, что уменьшение интенсивности первичной продукции водорослей обрастаний при отклонении температуры от оптимума более резко проявляется при приближении к верхнему пределу интервала толерантности, чем к его нижнему пределу. Подобную закономерность можно проследить и по нашим данным (см. рис. 5, а).

<sup>2</sup> Для более удобного сравнения данных, полученных в разные по температурному режиму годы, используем обозначения «менее теплые» годы и «более теплые» годы.



4. Межгодовая динамика температуры воды на мелководьях Киевского водохранилища (1) и биомассы фитоэпифитона на рдесте пронзеннолистном (траверз с. Толокунь) (2): I — Cyanophyta; II — Bacillariophyta; III — Chlorophyta.

В то же время, по результатам экспериментов, проведенных на речном фитоэпифитоне [26], максимальная первичная продукция водорослей образований наблюдалась при температуре воды 30°C, что отличается от наших данных. Это может объясняться различными условиями проведения опытов, различным таксономическим составом водорослевых сообществ. Так, во время проведения наших исследований в фитоэпифитоне доминировали диатомовые водоросли, а температура воды 23,0°C входит в диапазон их температурного оптимума. Кроме того, при повышении температуры воды в Киевском водохранилище может наблюдаться развитие планктонных сине-зеленых водорослей — конкурентов фитоэпифитона за свет и биогенные элементы, в результате чего снижается прозрачность воды. Этот фактор также приводит к снижению интенсивности первичной продукции эпифитных водорослей.

Деструкция органических веществ эпифитомом на рдесте пронзеннолистном колебалась от 4,42 до 11,86 мг O<sub>2</sub>/г сырой массы растений · сут. В отличие от первичной продукции, деструкция при повышении температуры воды возрастала, что подтверждается литературными данными [30, 35] и объясняется увеличением интенсивности дыхания всего сообщества эпифитона при росте температуры (см. рис. 5, б).

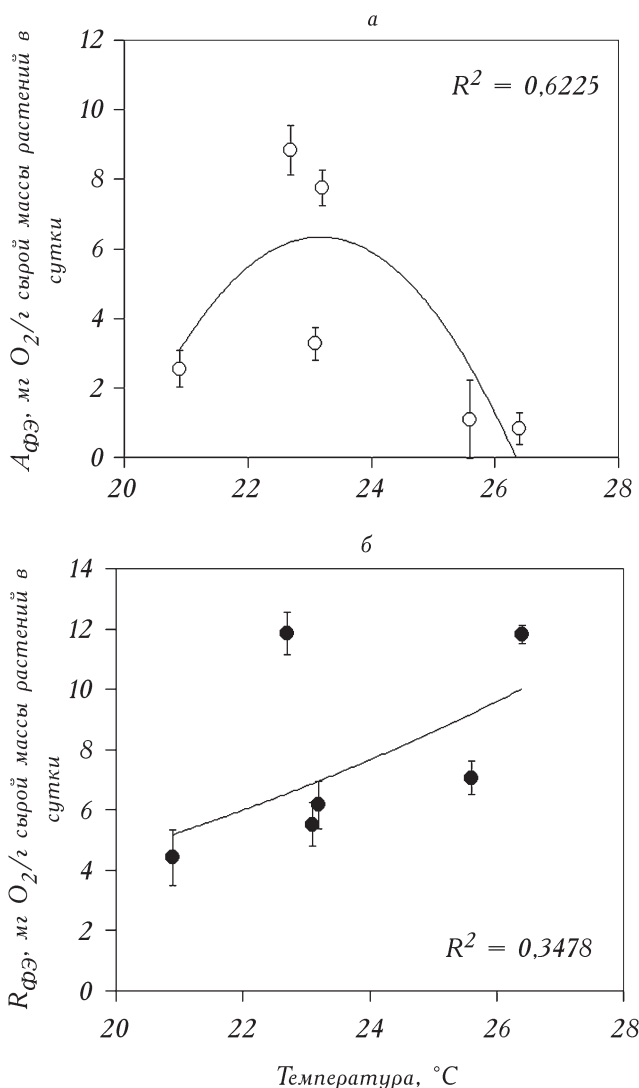
*Прозрачность воды.* Прозрачность воды является основным фактором, определяющим поглощение и рассеивание световой энергии водой, а следовательно, и распространение света в толще воды.

Во время наших исследований прозрачность воды на мелководьях Киевского водохранилища изменялась от 0,75 до 1,70 м, а на мелководьях Кременчугского водохранилища — от 0,20 до 1,20 м.

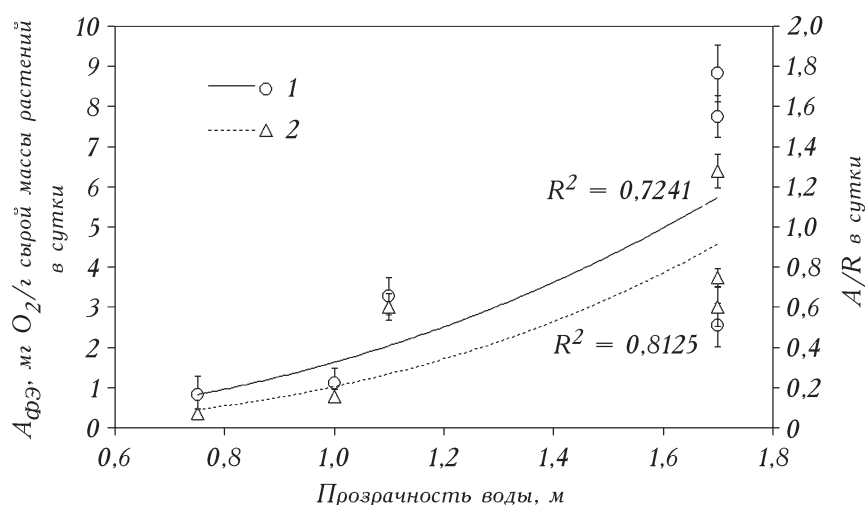
Анализ данных, полученных на Киевском водохранилище, показал тенденцию к увеличению биомассы фитозэпифитона на рдесте пронзеннолистном при повышении прозрачности воды. При этом отметим, что минимальные значения биомассы (0,64—2,85 мг/г сырой массы растений) могли регистрироваться в диапазоне колебаний прозрачности от 0,75 до 1,60 м, в то время как максимальная биомасса (12,74—17,53 мг/г сырой массы растений) наблюдалась только если прозрачность воды превышала 1,50 м.

Подобная тенденция наблюдалась и для фитозэпифитона на воздушно-водных растениях (на тростнике обыкновенном) в Кременчугском водохранилище.

Данная закономерность объясняется тем, что световая энергия может лимитировать рост водорослей обрастаний, даже когда другие ресурсы (на-



5. Зависимость валовой первичной продукции фитозэпифитона (а) и деструкции органических веществ эпифитомом (б) на рдесте пронзеннолистном от температуры воды в Киевском водохранилище.



6. Зависимость валовой первичной продукции (A) (1) и соотношения продукционно-деструкционных процессов (A/R) (2) фитозеопифитона на рдесте пронзеннолистном от прозрачности воды в Киевском водохранилище.

пример, биогенные элементы) присутствуют в избытке и доступны для водорослей [28].

Прямая зависимость интенсивности валовой первичной продукции фитозеопифитона от прозрачности воды наблюдалась на рдесте пронзеннолистном в Киевском водохранилище (рис. 6). Такая же закономерность отмечена и для соотношения продукционно-деструкционных процессов (A/R). Например, при минимальной прозрачности воды (0,75 м) интенсивность валовой первичной продукции составляла 0,82 мг O<sub>2</sub>/г сырой массы растений · сут, а соотношение A/R — 0,07 · сут. При максимальной прозрачности (1,70 м) валовая первичная продукция достигала 8,83 мг O<sub>2</sub>/г сырой массы растений · сут, а соотношение A/R — 1,27 · сут.

Результаты наших исследований согласуются с литературными данными. Так, прямая зависимость между прозрачностью воды и уровнем развития фитоперифитона отмечается во многих работах [24, 28, 29, 37]. Известно, что одним из факторов, определяющих прозрачность воды, является уровень развития фитопланктона, при повышении биомассы которого прозрачность снижается экспоненциально [1]. Для водоемов Верхней Волги установлено, что пространственно-временная динамика фитопланктона и фитоперифитона «противофазны», что говорит о конкурентных взаимоотношениях между этими сообществами за свет и биогенные элементы [13].

### Заключение

Установлено, что фитозеопифитон днепровских водохранилищ характеризуется высоким разнообразием, а его структурные и функциональные показатели из-

меняются в широком диапазоне, что в значительной мере определяется влиянием гидрофизических факторов — температуры и прозрачности воды.

Между температурой воды и биомассой фитозеппифитона наблюдалась сложная нелинейная зависимость. Пики биомассы водорослей регистрировали при температуре воды 14,0—15,0°C и 23,0—24,0°C. Это указывает на то, что при разной температуре воды развивались сообщества водорослей обрастаний с различным видовым составом. Установлено, что при повышении температуры воды доля диатомовых водорослей снижалась и возрастала доля зеленых и сине-зеленых.

Валовая первичная продукция фитозеппифитона в летний период характеризовалась криволинейной зависимостью от температуры воды. Максимальная интенсивность продукции наблюдалась при температуре воды около 23,0°C. Минимальные значения показателя отмечены при температуре воды, превышающей 26,0°C.

Деструкция органических веществ эппифитоном при повышении температуры воды возрастала, что объясняется увеличением интенсивности дыхания всего сообщества эппифитона при росте температуры.

Отмечена тенденция к увеличению биомассы фитозеппифитона на воздушно-водных и погруженных растениях при повышении прозрачности воды. При этом минимальные значения биомассы регистрировались в диапазоне колебаний прозрачности от 0,75 до 1,60 м, в то время как максимальная биомасса наблюдалась только при прозрачности воды, превышающей 1,50 м. Данная закономерность объясняется тем, что световые условия могут лимитировать рост водорослей обрастаний, даже когда другие ресурсы доступны в избытке.

Установлена положительная зависимость между прозрачностью воды и интенсивностью валовой первичной продукции фитозеппифитона и соотношением продукционно-деструкционных процессов ( $A/R$ ).

\*\*

*Досліджено структурно-функціональну організацію фітоепіфітону водосховищ Дніпровського каскаду. Оцінено вплив деяких гідрофізичних чинників (температури і прозорості води) на фітоепіфітон. Встановлено, що дніпровський фітоепіфітон характеризується високим різноманіттям і суттєвою варіабельністю якісних і кількісних показників, що в значній мірі визначається впливом екологічних чинників.*

\*\*

*The paper deals with structural and functional characteristics of phytoepiphyton of water reservoirs of the Dniper cascade. The effect of some hydrophysical factors (water temperature and transparency) has been estimated. The Dnieper phytoepiphyton is marked by high diversity and considerable variability of qualitative and quantitative characteristics, which to a great extent is caused by ecological factors.*

\*\*

1. Бульон В.В. Общая характеристика некоторых озер южной Карелии, разнотипных по степени кислотности и гумифицированности // Тр. ЗИН РАН. — 1997. — Т. 272. — С. 5—28.
2. Глущенко Л.А. Структура фитоперифитона в оценке качества воды разнотипных водных объектов бассейна реки Енисей: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Красноярск, 2010. — 23 с.
3. Девяткин В.Г. Динамика развития альгофлоры обрастаний в Рыбинском водохранилище // Флора и растительность водоемов бассейна Верхней Волги. — Рыбинск: Ин-т биологии внутр. вод АН СССР, 1979. — С. 78—108.
4. Загорожна Г.М., Семенюк Н.С. Динаміка автотрофної ланки Канівського водосховища // Наук. зап. Тернопіль. нац. ун-ту. Серія: Біологія, Спец. вип.: Гідроекологія. — 2015. — № 3—4 (64). — С. 230—234.
5. Клоченко П.Д., Шевченко Т.Ф., Таращук О.С. Ретроспективний аналіз фітоепіфітону Київського водохранилища // Екологія водно-болотних угідь і торфовищ (збірник наукових статей). — К.: ДІА, 2013. — С. 121—128.
6. Кожова О.М., Загоренко Г.Ф. Особенности формирования сообществ растительных обрастаний в Братском водохранилище // Гидробиол. журн. — 1969. — Т. 5, № 5. — С. 23—29.
7. Костицова Л.Е. Некоторые черты перифитона высших водных растений // Мелководья Кременчугского водохранилища. — Киев: Наук. думка, 1979. — С. 104—121.
8. Костицова Л.Е. Эпифитон Днепра и его водохранилищ // Растительность и бактериальное население Днепра и его водохранилищ. — Киев: Наук. думка, 1989. — С. 48—76.
9. Косятова В.А., Эйнон Л.О. Влияние антропогенных факторов на развитие водорослей перифитона в Иваньковском водохранилище // Вод. ресурсы. — 1996. — Т. 23, № 6. — С. 732—738.
10. Левадная Г.Д. Изучение продуктивности перифитона в Новосибирском водохранилище // Изв. Сиб. отделения АН СССР, Серия биол. наук. — 1975. — Вып. 3. — С. 32—37.
11. Майстрова Н.В. Різноманітність фітопланктону Київського водосховища // Укр. ботан. журн. — 2009. — Т. 66, № 2. — С. 220—233.
12. Макаревич Т.А. Вклад перифитона в суммарную первичную продукцию пресноводных экосистем (обзор) // Вестн. Тюмен. гос. ун-та. — 2005. — № 5. — С. 77—86.
13. Метелева Н.Ю. Структура и продуктивность фитоперифитона водоемов бассейна Верхней Волги: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Борок, 2013. — 22 с.
14. Методи гідроекологічних досліджень поверхневих вод / За ред. В. Д. Романенка. — К.: ЛОГОС, 2006. — 408 с.
15. Плигин Ю.В. Реализация концептуального дуализма в биоценологии на примере зообентоса равнинного водохранилища // Гидробиол. журн. — 2012. — Т. 48, № 3. — С. 3—20.

16. Таращук О.С. Епіфітні угруповання водоростей річкової ділянки Канівського водосховища залежно від екологічних факторів // Там же. — 2009. — Т. 45, № 4. — С. 34—51.
17. Таращук О.С., Шевченко Т.Ф., Клоченко П.Д. Фитозеопифитон речного участка Каневского водохранилища (Украина) // Альгология. — 2012. — Т. 22, № 2. — С. 198—207.
18. Цаплина Е.Н., Холодько О.П., Линчук М.И. Зарастание устьевых участков рек, впадающих в Киевское водохранилище // Гидробиол. журн. — 2014. — Т. 50, № 4. — С. 19—33.
19. Центральна геофізична обсерваторія — Київ. Офіційний сайт (режим доступу: [www.cgo.kiev.ua](http://www.cgo.kiev.ua)).
20. Шевченко Т.Ф. Распределение водорослей перифитона днепровских водохранилищ в зависимости от типа субстрата // Гидробиол. журн. — 2011. — Т. 47, № 1. — С. 3—14.
21. Щербак В.І. Структурно-функціональна характеристика дніпровського фітопланктону: Автореф. дис. ... докт. біол. наук. — К., 2000. — 32 с.
22. Butterwick C., Heaney S.I., Talling J.F. Diversity in the influence of temperature on the growth rates of freshwater algae, and its ecological relevance // Freshwater Biol. — 2005. — Vol. 50. — P. 291—300.
23. Cairns Jr. J. Effects of increased temperature on aquatic organisms // Ind. Waste. — 1956. — Vol. 1. — P. 150—152.
24. Cano M.G., Casco M.A., Claps M.C. Effect of environmental variables on epiphyton in a pampean lake with stable turbid- and clear-water states // Aquatic Biol. — 2012. — Vol. 15. — P. 47—59.
25. Dauta A., Devaux J., Piquemal F., Boumnic L. Growth rate of four freshwater algae in relation to light and temperature // Hydrobiologia. — 1990. — Vol. 207. — P. 221—226.
26. DeNicola D.M. Periphyton responses to temperature at different ecological levels // Algal ecology: freshwater benthic ecosystems / Ed. by R. J. Stevenson, M. L. Bothwell, R. L. Lowe. — San Diego: Acad. Press, 1996. — P. 149—181.
27. Gosselain V., Hudon Ch., Cattaneo A. et al. Physical variables driving epiphytic algal biomass in a dense macrophyte bed of the St. Lawrence River (Quebec, Canada) // Hydrobiologia. — 2005. — Vol. 534. — P. 11—22.
28. Greenwood J.L., Rosemond A.D. Periphyton response to long-term nutrient enrichment in a shaded headwater stream // Canad. J. of Fisheries and Aquatic Sci. — 2005. — Vol. 62. — P. 2033—2045.
29. Hansson L.-A. Factors regulating periphytic algal biomass // Limnol. Oceanogr. — 1992. — Vol. 37, Iss. 2. — P. 322—328.
30. Kevern N.R., Ball R.C. Primary productivity and energy relationships in artificial streams // Ibid. — 1965. — Vol. 10, Iss. 1. — P. 74—87.
31. Larras F., Lambert A.-S., Pesce S. et al. The effect of temperature and a herbicide mixture on freshwater periphytic algae // Ecotoxicol. Environ. Saf. — 2013. (режим доступа: <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecoenv.2013.09.007i>).
32. Lassen M.K., Nielsen K.D., Richardson K. et al. The effects of temperature increases on a temperate phytoplankton community — a mesocosm climate

- change scenario // J. of Experimental Marine Biol. and Ecol. — 2010. — Vol. 383. — P. 79—88.
33. *Law R.J.* A review of the function and uses of, and factors affecting, stream phytobenthos // *Freshwater Rev.* — 2011. — Vol. 4 (2). — P. 135—166.
34. *Ludwig J.A., Reynolds J.F.* Statistical ecology. A primer on methods and computing. — New York: John Wiley and Sons, 1988. — 368 p.
35. *McIntire C.D.* Some factors affecting respiration of periphyton communities in lotic environment // *Ecology.* — 1966. — Vol. 47. — P. 918—930.
36. *Nofdianto O.* Growth response of algal periphyton to light and temperature // *Oseanologi dan Limnologi di Indonesia.* — 2011. — Vol. 37 (1). — P. 155—169.
37. *Oliveria D.E., Ferragut C., Bicudo D.C.* Relationships between environmental factors, periphyton biomass and nutrient content in Garças Reservoir, a hypertrophic tropical reservoir in southeastern Brazil // *Lakes and Reservoirs: Res. and Management.* — 2010. — Vol. 15. — P. 129—137.
38. *Rosemond A.D.* Multiple factors limit seasonal variation in periphyton in a forest stream // *J. of the North Amer. Benthological Soc.* — 1994. — Vol. 13, N 3. — P. 333—344.
39. *Vadeboncoeur Y., Steinman A.D.* Periphyton functions in lake ecosystems // *The Sci. World.* — 2002. — Vol. 2. — P. 1449—1468.
40. *Warnaars T.A., Hondzo M., Power M.E.* Abiotic controls on periphyton accrual and metabolism in streams: scaling by dimensionless numbers // *Water Resources Res.* — 2007. — Vol. 43, Iss. 8. — P. 1—13.
41. *Williamson C.E., Salm C., Cooke S.L., Saros J.E.* How do UV radiation, temperature, and zooplankton influence the dynamics of alpine phytoplankton communities // *Hydrobiologia.* — 2010. — Vol. 648. — P. 73—81.