

Н. С. СЕМЕНЮК, В. І. ЩЕРБАК, О. А. ДАВИДОВ, Е. Ш. КОЗІЙЧУК,
В. І. ЮРИШИНЕЦЬ

Інститут гідробіології НАН України
просп. Володимира Івасюка, 12, Київ, 04210
e-mail: natasemenyuk@gmail.com

ПРОСТОРОВА ДИНАМІКА ПЛАНКТОННИХ І КОНТУРНИХ АЛЬГОМЕТАУГРУПОВАНЬ ЛОТИЧНИХ І ЛЕНТИЧНИХ ЕКОСИСТЕМ¹

Розглянуто просторову динаміку планктонних та контурних альгометаугруповань у двомірному та тримірному просторі в лотичних і лентичних екосистемах України. Показано, що просторову динаміку в горизонтальній площині доцільно вивчати за допомогою класичного географічного підходу та інтегрованого підходу, який об'єднує географічну відстань між локалітетами та ступінь їхньої ізольованості один від одного. Просторова динаміка по вертикалі включає обмін видами як у системі локалітетів одного типу (наприклад, між різними горизонтами водної товщі), так і в системі локалітетів різного типу (наприклад, водна товща – вищі водні рослини; водна товща – дно). При комплексних дослідженнях альгометаугруповань актуальним є аналіз їхньої динаміки в тримірному просторі, який діалектично поєднує горизонтальну площину та вертикаль. Такий підхід дозволяє встановити обмін потенційно взаємодіючими видами між водоростями різних локальних угруповань, що формують альгометаугруповання у межах великих лотичних чи лентичних континентальних екосистем.

Ключові слова: метаугруповання, водорості, просторова динаміка, тримірний простір, обмін видами, фітопланктон, мікрофітобентос, фітоперифітон.

Одним з фундаментальних понять теорії метаугруповань є просторова динаміка. Деякі дослідники стверджують, що це механізм, за допомогою якого розподіл чи переміщення особин у просторі впливає на локальну чи регіональну динаміку [15]. Відтак існує чотири основні парадигми просторової динаміки метаугруповань: а) мас-ефект; б) динаміка патчів; в) сортування видів; г) нейтральна гіпотеза [18].

У теорії метаугруповань процеси кількісного розвитку, розселення та взаємодії видів комплексно розглядаються в двох масштабах: локальному (масштабі локалітету, який містить локальне угруповання) та регіональному (масштабі регіону, який містить метаугруповання) [10, 16, 18, 22].

На сьогодні у більшості робіт, присвячених вивченню водоростевих метаугруповань, розглядається переміщення особин у двомірному просторі, тобто між «однойменними» локальними угрупованнями (фітопланктон – фітопланктон; фітобентос – фітобентос тощо), які існують у різних локалітетах [11, 12, 16, 19, 20 та ін.].

У той же час, водна екосистема – це не тільки двомірний, але й тримірний простір. Зокрема, про це згадується при дослідженні «переключення» малих озер з одного альтернативного стабільного режиму (домінування макрофітів) в інший (домінування фітопланктону) (*regime shifts*) [14]. Аналогічна взаємодія в тримірному просторі «фітопланктон – макрофіт» відмічена і за результатами досліджень, проведених у Венеціанській затоці [9].

Необхідність вивчення біотичних угруповань (метаугруповань) в тримірному просторі обґрунтована Г. Г. Мінічевою [2]. У цитованій роботі оцінено реакцію водоростей різних альгоугруповань Чорного моря на негативні наслідки руйнування греблі Каховської ГЕС.

¹ При описі альгометаугруповань у лотичних екосистемах частково були використані матеріали, отримані згідно з програмою «Підтримка розвитку пріоритетних напрямів наукових досліджень (КПКВК 6541230)» (керівник – академік НАН України С.О. Афанасьєв).

Зокрема, досліджували як водорості планктону літоралі та пелагіалі (горизонтальна площина), так і макрофіти бентосу (вертикаль), що в сукупності розглядають як тримірний простір.

З огляду на це, метагрупування водоростей доцільно аналізувати в тримірному просторі. За такого підходу першими двома вимірами формально слугують географічні координати (широта та довгота), а третім виміром – «вертикаль», тобто система «товща води – дно – вищі водні рослини».

Мета роботи – оцінити просторову динаміку планктонних та контурних альгометагрупвань у двомірному та тримірному просторі в лотичних і лентичних континентальних екосистемах України.

Матеріали та методи досліджень

Матеріалами для роботи послуговували результати комплексних досліджень водоростей планктону, бентосу та перифітону:

1) для лотично-лентичних екосистем використані дані, отримані впродовж літніх періодів 2017–2022 рр. на Канівському та Київському водосховищах [7, 8];

2) для лотичних екосистем проаналізовані результати досліджень у період літньо-осінньої межени 2018 р. на верхній ділянці транскордонної річки Західний Буг і п'ятнадцяти її допливів [6].

Детальний опис станцій спостережень, методів відбору проб та їх камерального опрацювання, дані з таксономічного складу водоростей на усіх щаблях систематичної ієрархії – від видових таксонів до відділів – наведено в публікаціях [6, 7, 8].

Результати досліджень та їх обговорення

1. *Просторова динаміка в горизонтальній площині (класичний географічний підхід).* Вплив просторового чинника на різноманіття водоростей оцінюють за допомогою підходу «зниження подібності з відстанню». Він дозволяє з'ясувати, чи зменшується подібність між локальними угрупованнями водоростей при збільшенні географічної відстані між локалітетами, тобто чи існує залежність між різноманіттям водоростей та просторовим чинником [13, 23]. З використанням цього підходу проаналізовано просторову динаміку фітоепіфітону Київського, Канівського водосховищ, р. Десна та оз. Вербне за результатами досліджень в літній сезон 2021 р. Коефіцієнт кореляції, розрахований між матрицею географічних відстаней між локалітетами та матрицею коефіцієнтів подібності Серенсена між локальними угрупованнями дорівнював $r = -0,28$ при рівні значимості $p = 0,04$, $n = 55$ (рис. 1).

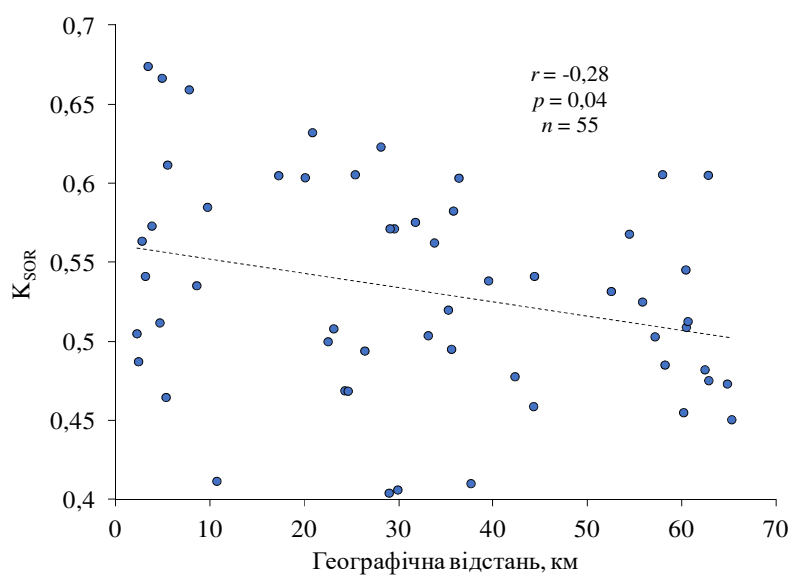


Рис. 1. Обернена залежність між подібністю локальних угруповань фітоепіфітону Київського, Канівського водосховищ, р. Десна, оз. Вербне та географічною відстанню між локалітетами.

Отже, існує достовірна обернена кореляція між географічною відстанню та рівнем видової подібності епіфітних водоростевих угруповань (хоча зв'язок не є тісним). Тобто, чим більша географічна відстань між локалітетами, тим більшою є відмінність між водоростевими угрупованнями. Це вочевидь зумовлено як відмінністю в екологічних умовах, так і зниженням шансів на успішне розселення мікроскопічних водоростей зі збільшенням відстані [17].

2. *Інтегрований підхід до вивчення горизонтальної просторової динаміки водоростей з урахуванням ступеню ізольованості локалітетів.* Даний підхід розроблений авторами на основі методу «зниження подібності з відстанню». Детальний опис цього підходу є предметом окремої статті, яка буде опублікована в найближчий час.

На відміну від класичного географічного методу «зниження подібності з відстанню», де в якості просторового чинника використовують евклідову відстань між парою локалітетів, запропонований нами інтегрований підхід враховує ще й ступінь гідрологічної ізольованості локалітетів. Відтак, «просторовий чинник» оцінюють в балах за формулою.

$$sf = g/k + i,$$

Де: sf – «просторовий чинник» (бали);

g – географічна відстань між парою локалітетів (км);

k – коефіцієнт для перерахунку географічної відстані в кілометрах у бали;

i – ступінь ізольованості локалітетів один від одного (бали), яка оцінюється за шкалою від 0 (пара локалітетів знаходиться в одному водному об'єкті) до 5 (локалітети повністю ізольовані один від одного).

Розрахований нами коефіцієнт кореляції між матрицею бальної оцінки «просторового чинника» та матрицею коефіцієнтів Серенсена склав $r = -0,47$ при рівні значимості $p = 0,0003$, $n = 55$ (рис. 2).

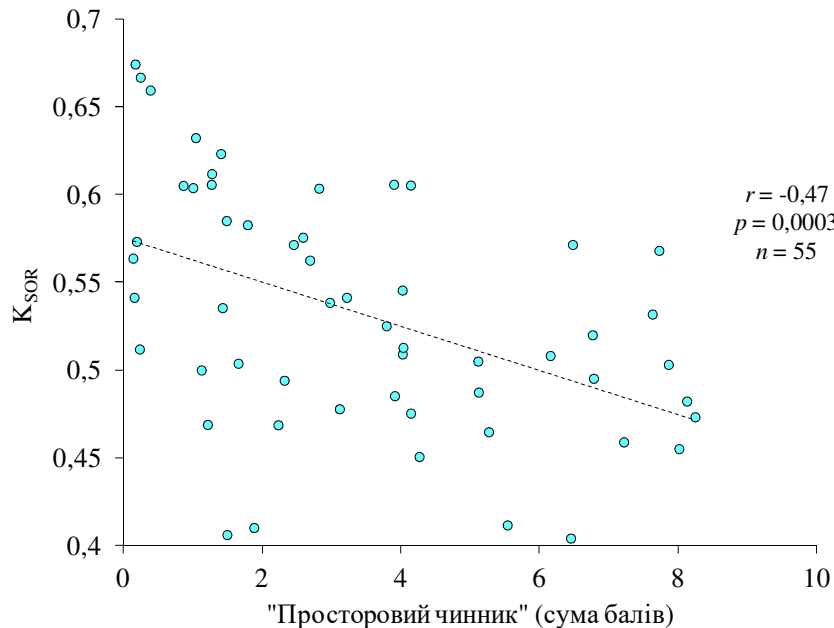


Рис. 2. Обернена залежність між подібністю локальних угруповань фітоепіфітону Київського, Канівського водосховищ, р. Десна, оз. Вербне та «просторовим чинником» (бали).

Тобто коефіцієнт кореляції не тільки достовірний, але й вищий, ніж коли враховували лише географічну відстань між порівнюваними локалітетами. Отже, у розселенні водоростей фітоепіфітону важливе значення має як географічна відстань між локалітетами, так і ступінь їхньої ізольованості один від одного.

3. Просторова динаміка по вертикалі

3.1. Просторова динаміка по вертикалі в системі однотипних локалітетів (різні горизонти водної товщі). Типовий прояв вертикальної динаміки в системі локалітетів одного типу: «водна товща ↔ поверхнева плівка» зареєстровано впродовж доби для популяції *Microcystis aeruginosa* (Kützing) Kützing – одного з основних збудників «цвітіння» води дніпровських водосховищ. Результати добових експериментів з 4-годинним інтервалом, які проводили на стаціонарній станції верхнього б'єфу Київського водосховища, наочно це ілюструють [21] (рис. 3).

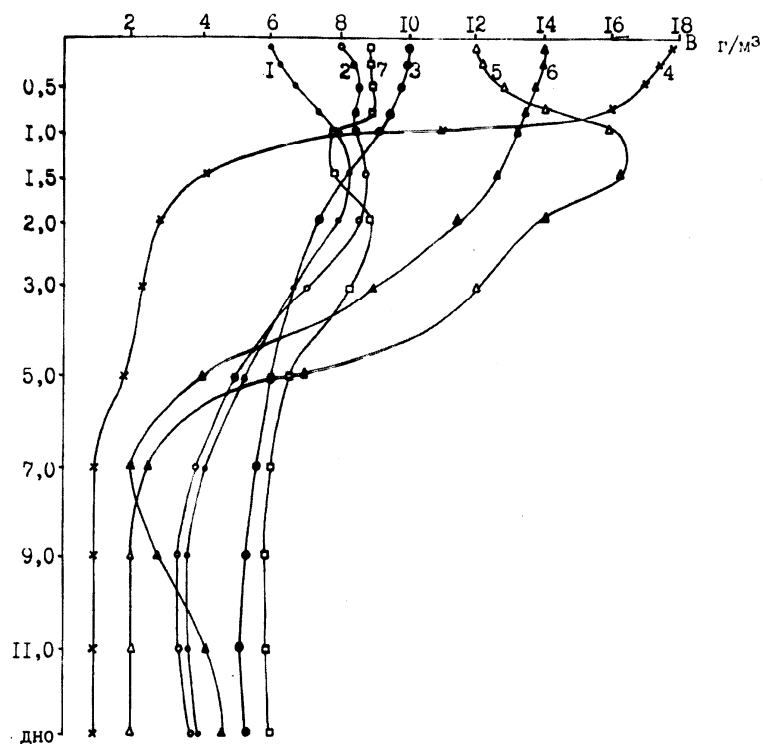


Рис. 3. Вертикальна добова міграція популяції *Microcystis aeruginosa* (Kützing) Kützing – одного з домінантів метагруповань дніпровських водосховищ – у літній період у верхньому б'єфі Київського водосховища: вертикальна вісь – глибини, з яких відбирали проби; горизонтальна вісь – величини біомаси (г/м³); 1–7 – час відбору проб (1 – 21⁰⁰, 2 – 1⁰⁰, 3 – 5⁰⁰, 4 – 9⁰⁰, 5 – 13⁰⁰, 6 – 17⁰⁰, 7 – 21⁰⁰) [21].

Так, на рис. 3 (крива 4, 5) показано, що в період інтенсивного ранкового фотосинтезу (перша половина світової доби [21]) ціанобактерії концентруються у поверхневих горизонтах.

Фактично, перехід в системі однотипних локалітетів по вертикалі є адаптаційним механізмом популяцій *Cyanobacteria* у життєзабезпеченні планктонних водоростевих метагруповань.

3.2. Просторова динаміка по вертикалі в системі різнотипних локалітетів. Типовим прикладом є розвиток *Cyanobacteria* впродовж вегетаційного сезону в системі локалітетів «дно → водна товща → поверхнева плівка інтенсивного «цвітіння» → водна товща → дно». Доведено, що в зимовий період види, які є основними збудниками «цвітіння» води, перебувають на дні водойми [4]. З початком біологічної весни водорості починають мігрувати у водну товщу, а з настанням «біологічного літа» формують поверхневі плівки інтенсивного «цвітіння» [5].

Також з'ясовано [3, 24], що під час «цвітіння» води відбувається осідання (перехід) деяких видів водоростей з планктону на поверхню вищих водних рослин. Аналогічну закономірність (осідання планктонних водоростей на дно) встановлено і для мікрофітобентосу [1].

4. Просторова динаміка в тримірному просторі. Аналіз альгометагруповань у тримірному просторі є необхідним:

– при комплексному вивченні водоростевих метагруповань планктону, бентосу, перифітону паралельно в часовому і просторовому аспектах;

– при проведенні досліджень водоростей у різних просторових масштабах – локальному й регіональному;

– при комплексних дослідженнях різнотипних альгометагруповань у лотичних, лотично-лентичних і лентичних континентальних екосистемах.

4.1. Просторова динаміка метагруповань у тримірному просторі в лотично-лентичних екосистемах. Наочними прикладами різнотипних локалітетів у лотично-лентичній екосистемі є товща води, дно та вищі водяні рослини у межах заток Собаче Гирло й Оболонь та руслової ділянки Канівського водосховища нижче затоки Оболонь (таблиця). Відповідно локальні угруповання – це фітопланктон, мікрофітобентос та фітоепіфітон зазначених локалітетів. Аналіз натурних даних [7] показав, що видове різноманіття локальних угруповань нараховує від 27 видів та внутрішньовидових таксонів включно з номенклатурним типом виду (ввт) (фітопланктон зат. Оболонь) до 58 ввт (мікрофітобентос зат. Собаче Гирло) (таблиця).

Таблиця

Просторова динаміка альгометагруповань лотичних і лентичних ділянок Канівського водосховища в двомірному та тримірному просторі (літній сезон 2022 р.)

Просторовий масштаб	Площа місцеіснування	Рівень інтеграції угруповань	Основні чинники	
Локальний	Локалітет (площа існування, яка може містити локальне угруповання)	Локальне угруповання (л/у) (особини всіх видів, які потенційно взаємодіють між собою в межах одного локалітету)	Локальні (детерміністичні): – абіотичні чинники; – біотичні взаємодії між видами (конкуренція, виїдання тощо)	
<i>Приклад</i>	<i>Затока Собаче Гирло</i>	<i>товща води</i>	<i>л/у ФПЛ – 43 ввт</i>	
		<i>дно</i>	<i>л/у МФБ – 58 ввт</i>	
		<i>ВВР</i>	<i>л/у ФЕ – 43 ввт</i>	
	<i>Затока Оболонь</i>	<i>товща води</i>	<i>л/у ФПЛ – 27 ввт</i>	
		<i>дно</i>	<i>л/у МФБ – 39 ввт</i>	
		<i>ВВР</i>	<i>л/у ФЕ – 46 ввт</i>	
	<i>нижче затоки Оболонь</i>	<i>товща води</i>	<i>л/у ФПЛ – 31 ввт</i>	
		<i>дно</i>	<i>л/у МФБ – 49 ввт</i>	
		<i>ВВР</i>	<i>л/у ФЕ – 52 ввт</i>	
Регіональний	Регіон (велика площа існування, яка включає декілька локалітетів і може містити метаугруповання)	Метаугруповання (м/у) (набір локальних угруповань, які пов'язані між собою шляхом розселення ряду потенційно взаємодіючих видів)	Регіональні (стохастичні): – розселення організмів	
<i>Приклад</i>	<i>У двомірному горизонтальному просторі:</i>			
	<i>верхня ділянка Канівського вдсх., включає три локалітети (зат. Собаче Гирло + зат. Оболонь + нижче затоки Оболонь)</i>	<i>товща води трьох локалітетів</i>		<i>м/у ФПЛ: усього – 72 ввт спільні для 2x і більше л/у – 21 ввт спільні для усіх л/у – 8 ввт</i>
		<i>дно трьох локалітетів</i>		<i>м/у МФБ: усього – 81 ввт спільні для 2x і більше л/у – 44 ввт спільні для усіх л/у – 21 ввт</i>
		<i>ВВР трьох локалітетів</i>		<i>м/у ФЕ: усього – 80 ввт спільні для 2x і більше л/у – 44 ввт спільні для усіх л/у – 17 ввт</i>
<i>У тримірному просторі:</i>				

Продовження таблиці		
	<p>верхня ділянка Канівського вдсх. (включає водну товщу, дно і ВВР трьох локалітетів)</p>	<p>м/у водоростей: усього – 164 ввт спільні ФПЛ та МФБ – 21 ввт спільні для ФПЛ та ФЕ – 18 ввт спільні для МФБ та ФЕ – 44 ввт спільні для ФПЛ, МФБ та ФЕ – 14 ввт</p>

Примітка. Л/у – локальне угруповання, м/у – метаугруповання, ФПЛ – фітопланктон, МФБ – мікрофітобентос, ФЕ – фітоепіфітон, ВВР – вищі водні рослини.

У якості регіону (ділянки) розглядається верхня ділянка Канівського водосховища (тобто велика площа місцеіснування, яка включає декілька локалітетів). При цьому альгометаугруповання аналізують у різних типах простору:

1. У двомірному просторі (у горизонтальній площині чи по вертикалі). У якості прикладу в таблиці розглянуто горизонтальну площину – окремо для товщі води, окремо для поверхні дна й окремо для ВВР декількох локалітетів. Як метаугруповання окремо розглядають сукупності локальних угруповань фітопланктону, мікрофітобентосу та фітоепіфітону. Так, локальні угруповання фітопланктону нараховують від 27 до 43 ввт. Спільними (потенційно взаємодіючими) видами для двох і більше локальних угруповань є 31 ввт, тоді як спільними для всіх локальних угруповань є лише 8 ввт. У цілому, метаугруповання фітопланктону представлено 72 ввт.

2. У тримірному просторі, який охоплює як горизонтальну площину, так і вертикаль (товщу води, дно та ВВР декількох локалітетів), у якості метаугруповання розглядають водорості всіх екологічних груп та локалітетів, які були досліджені. Наприклад, у фітопланктоні трьох розглянутих локалітетів Канівського водосховища виявлено 72 ввт, у мікрофітобентосі – 81 ввт, у фітоепіфітоні – 80 ввт. Спільними для фітопланктону та мікрофітобентосу є 21 ввт, для фітопланктону та фітоепіфітону – 18 ввт, для мікрофітобентосу та фітоепіфітону – 44 ввт. Тоді як спільними для трьох екологічних груп є 14 ввт.

Кластерний аналіз вище наведених даних з використанням коефіцієнта Серенсена дозволяє наочно продемонструвати взаємозв'язки між локальними угрупованнями в тримірному просторі (рис. 4).

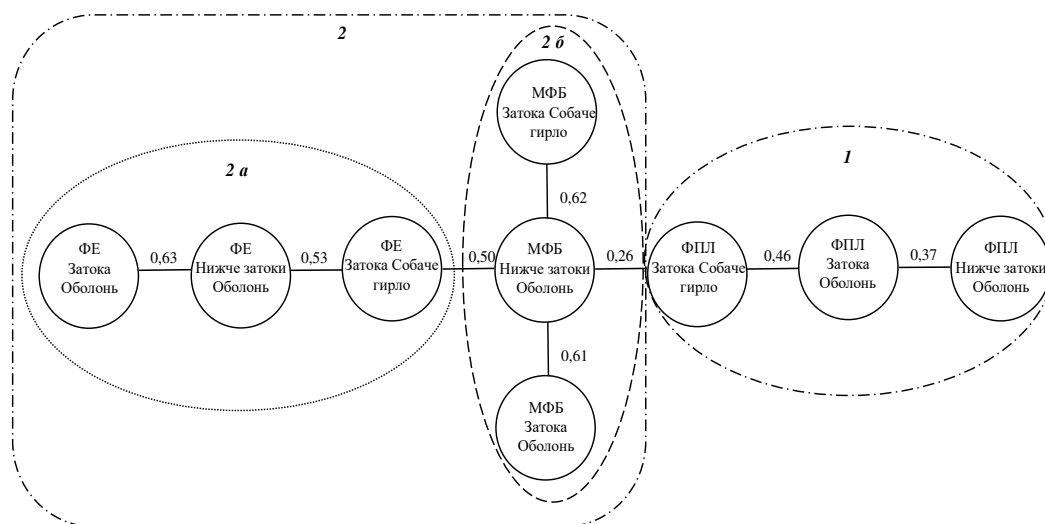


Рис. 4. Взаємозв'язки між локальними угрупованнями фітопланктону (ФПЛ), мікрофітобентосу (МФБ) та фітоепіфітону (ФЕ) Канівського вдсх. в літній сезон 2022 р. за коефіцієнтом Серенсена: 1 – кластер фітопланктону, 2 – кластер контурних водоростевих угруповань (2 а – фітоепіфітон, 2 б – мікрофітобентос) [7].

Представлена дендрограма показує необхідність аналізу водоростевих угруповань у тримірному просторі, оскільки такий підхід діалектично поєднує просторову динаміку у горизонтальній площині та по вертикалі. У нашому випадку вивчення вертикальної просторової динаміки базується на тому, що проби водоростей відбирають із різних горизонтів: фітопланктону – з 0,25–0,30 м, контурних угруповань мікрофітобентосу – 0,50–2,00 м і фітоепіфітону – 0,50 м. У горизонтальній площині станціям відбору альгологічних проб притаманні такі географічні координати: затока Оболонь – 50°30'31,48" п.ш., 30°31'01,17" с.д.; нижче затоки Оболонь – 50°29'53,17" п.ш., 30°31'35,36" с.д.; затока Собаче гирло – 50°31'26,24" п.ш., 30°31'33,53" с.д. Фактично, це координати окремих локалітетів. Усю сукупність локальних угруповань, яку відображено на рис. 4, на нашу думку, можна вважати метаугрупованням водоростей Канівського водосховища, а водосховище в свою чергу можна розглядати як регіон. З дендрограми (див. рис. 4) видно, що вищий рівень подібності видового складу спостерігається в горизонтальній площині, ніж по вертикалі.

Викладені результати доводять, що обмін потенційно взаємодіючими видами між локальними водоростевими угрупованнями Канівського водосховища відбувається як по горизонталі, так і по вертикалі. А це свідчить про правомірність застосування тримірного простору при комплексних дослідженнях альгометаугруповань у товщі води, на дні та на вищих водних рослинах.

Підтвердженням процесу обміну видами є ступінь подібності флористичної структури фітопланктону мікрофітобентосу, фітоепіфітону на різних щаблях систематичної ієрархії за коефіцієнтами рангової кореляції Кендела для провідних родин ($\tau_{\text{родин}}$) та родів ($\tau_{\text{родів}}$) і Серенсена (K_{SOR}), які відповідно склали [7]:

- між фітопланктоном і мікрофітобентосом: $\tau_{\text{родин}} = 0,33$; $\tau_{\text{родів}} = 0,06$; $K_{\text{SOR}} = 0,38$;
- між фітопланктоном і фітоепіфітоном: $\tau_{\text{родин}} = 0,13$ і $\tau_{\text{родів}} = -0,01$; $K_{\text{SOR}} = 0,33$;
- між мікрофітобентосом і фітоепіфітоном: $\tau_{\text{родин}} = 0,64$ і $\tau_{\text{родів}} = 0,47$; $K_{\text{SOR}} = 0,59$.

Подібність таксономічного складу між фітопланктоном, мікрофітобентосом, фітоепіфітоном на різних щаблях систематичної ієрархії має певну градацію. Найбільш високий рівень подібності встановлено між мікрофітобентосом і фітоепіфітоном, менший – між фітопланктоном та мікрофітобентосом, а найнижчий – між фітопланктоном і фітоепіфітоном.

В узагальненому вигляді альгометаугруповання Канівського водосховища в тримірному просторі можна представити у формі кругової діаграми (рис. 5).

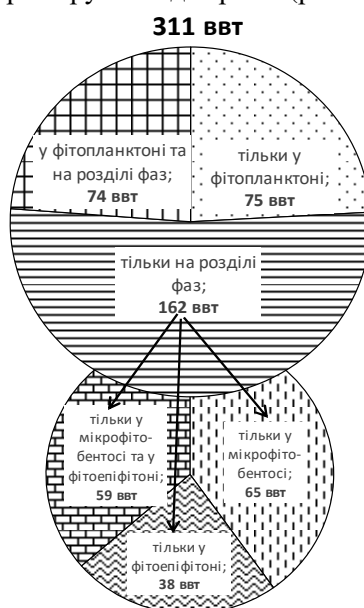


Рис. 5. Схематичне зображення альгометаугруповань Канівського водосховища за натурними даними літніх сезонів 2017–2022 рр. [7].

Так, з 311 ввт, які вегетували в Канівському водосховищі впродовж літніх сезонів 2017–2022 рр. [7], зустрічались тільки в планктоні – 75 ввт, тільки в контурних угрупованнях (на розділі фаз) – 162 ввт, тоді як спільними (потенційно взаємодіючими) видами для фітопланктону і контурних угруповань були 74 ввт. Із переліку видів, які зустрічались тільки в контурних угрупованнях, 65 ввт виявлені тільки в мікрофітобентосі, 38 ввт – тільки у фітоепіфітоні, а 59 ввт були спільними (потенційно взаємодіючими) видами між мікрофітобентосом та фітоепіфітоном.

4.2. *Просторова динаміка метаугруповань у тримірному просторі в лотичних екосистемах.* Показано [6], що виражена просторова гетерогенність різнотипних альгоугруповань обумовлена стабільним гідроморфологічним режимом. У той же час просторова динаміка угруповань водоростей планктону, бентосу й перифітону в горизонтальній площині, а особливо по вертикалі водотоків, у період повені чи паводків різної інтенсивності потребує додаткових досліджень.

За результатами досліджень таксономічного багатства водоростей планктонних і контурних угруповань транскордонної р. Західний Буг і п'ятнадцяти допливів в літньо-осінню межень 2018 р. [6], ідентифіковано 318 видових таксонів з восьми відділів – Cyanobacteria, Bacillariophyta, Cryptista, Miozoa, Ochrophyta, Charophyta, Chlorophyta, Euglenozoa. Їхній розподіл по основних метаугрупованнях був наступним: мікрофітобентос (191 ввт) > фітоепіфітон (172 ввт) > фітопланктон (140 ввт). Коефіцієнти рангової кореляції Кендела для провідних родин ($\tau_{\text{родин}}$) і родів ($\tau_{\text{родів}}$) та Серенсена (K_{SOR}) між різнотипними водоростевими метаугрупованнями відповідно складала:

– між фітопланктоном і мікрофітобентосом: $\tau_{\text{родин}} = 0,35$; $\tau_{\text{родів}} = 0,13$; $K_{\text{SOR}} = 0,39$;

– між фітопланктоном і фітоперифітоном: $\tau_{\text{родин}} = 0,15$ і $\tau_{\text{родів}} = 0,07$; $K_{\text{SOR}} = 0,38$;

– між мікрофітобентосом і фітоперифітоном: $\tau_{\text{родин}} = 0,60$ і $\tau_{\text{родів}} = 0,49$; $K_{\text{SOR}} = 0,59$.

Наведені дані вказують на високу подібність між контурними метаугрупованнями (мікрофітобентосом і фітоперифітоном) ($K_{\text{SOR}} > 0,5$) і суттєву відмінність між метаугрупованням фітопланктону та контурними метаугрупованнями ($K_{\text{SOR}} < 0,5$). Аналогічні закономірності встановлені і для лентичних екосистем, що описано вище.

Таким чином, існування метаугруповань водоростей у товщі води, на дні та на різних субстратах визначається діалектичним поєднанням просторової динаміки як у тримірному, так і в двомірному просторі. Розглянуті закономірності притаманні як лотичним, так і лентичним екосистемам континентальних вод України.

Висновки

Важливим напрямком у вивченні водоростей планктону, бентосу, перифітону з точки зору теорії метаугруповань є їхня просторова динаміка. Просторову динаміку в горизонтальній площині доцільно вивчати з використанням класичного географічного підходу (зниження подібності з відстанню) та інтегрованого підходу, який враховує ступінь ізольованості локалітетів. Просторова динаміка по вертикалі включає обмін видами як у системі локалітетів одного типу (наприклад, поверхневий – придонний горизонт водної товщі), так і в системі локалітетів різного типу (наприклад, водна товща – вищі водні рослини, водна товща – дно).

При комплексних дослідженнях альгометаугруповань актуальним є аналіз їхньої динаміки в тримірному просторі, яка діалектично поєднує горизонтальну площину та вертикаль. Такий підхід дозволяє встановити обмін потенційно взаємодіючими видами між водоростями різних локальних угруповань, що формують альгометаугруповання у межах великих лотичних чи лентичних континентальних екосистем.

1. Давидов О. А., Ларіонова Д. П. Санітарно-гідробіологічна характеристика озера Вербне за мікрофітобентосом. *Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту. Сер.: Біологія.* 2019. № 3 (77). С. 46–51.
2. Мінічева Г. Г., Гаркуша О. П., Калашнік К. С., Маринець Г. В., Соколов Є. В. Реакція водоростей планктону та бентосу Чорного моря на наслідки руйнування греблі Каховського водосховища на р. Дніпро (Україна). *Альгологія.* 2024. Т. 34, № 2. С. 104–129. <https://doi.org/10.15407/alg34.02.104>.
3. Семенюк Н. Є. Фітоепіфітон водних об'єктів басейну Дніпра: автореф. дис. ... д-ра біол. наук. Київ, 2020. 40 с.

4. «Цветение» воды / под ред. А. В. Топачевского. Киев : Наук. думка, 1968. 388 с.
5. Щербак В. І., Майстрова Н. В., Задорожна Г. М. Різноманіття дніпровського фітопланктону. *Біорізноманіття та біоресурсний потенціал екосистем дніпровських водосховищ в умовах кліматичних змін і розвитку біологічної інвазії*. Київ : Наук. думка, 2019. С. 67–78.
6. Щербак В. І., Семенюк Н. Є., Давидов О. А., Козійчук Е. Ш. Планктонні та контурні угруповання водоростей української ділянки р. Західний Буг та її допливів. Повідомлення 1. Абіотичні складові, таксономічна й екологічна характеристики та флористичні особливості фітопланктону, мікрофітобентосу, фітоперифітону. *Альгологія*. 2024. Т. 34, № 2. С. 130–159. <https://doi.org/10.15407/alg34.02.130>.
7. 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. <https://doi.org/10.15407/alg33.03.147>.
8. 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. 247–277. <https://doi.org/10.15407/alg33.04.247>.
9. Aubry F. B., Acri F., Scarpa G. M., Braga F. Phytoplankton – macrophyte interaction in the Lagoon of Venice (Northern Adriatic Sea, Italy). *Water*. 2020. Vol. 12. 2810. <https://doi.org/10.3390/w12102810>.
10. Cauvy-Fraunié S., Espinosa R., Andino P., Jacobsen D., Dangles O. Invertebrate metacommunity structure and dynamics in an Andean glacial stream network facing climate change. *PLoS ONE*. 2015. Vol. 10, Issue 8. e0136793. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0136793>.
11. Chaparro G., Horváth Z., O'Farrell I., Ptacnik R., Hein T. Plankton metacommunities in floodplain wetlands under contrasting hydrological conditions. *Freshwater Biology*. 2018. Vol. 63. P. 380–391. <https://doi.org/10.1111/fwb.13076>.
12. Devercelli M., Scarabotti P., Mayora G., Schneider B., Giri F. Unravelling the role of determinism and stochasticity in structuring the phytoplanktonic metacommunity of the Paraná River floodplain. *Hydrobiologia*. 2016. Vol. 764, Issue 1. P. 139–156. <https://doi.org/10.1007/s10750-015-2363-5>.
13. Goldenberg Vilar A., Van Dam H., Van Loon E., Vonk J. A., Van Der Geest H. G., Admiraal W. Eutrophication decreases distance decay of similarity in diatom communities. *Freshwater Biology*. 2014. Vol. 59, Issue 7. P. 1522–1531. <https://doi.org/10.1111/fwb.12363>.
14. Hilt S. Regime shifts between macrophytes and phytoplankton – concepts beyond shallow lakes, unravelling stabilizing mechanisms and practical consequences. *Limnetica*. 2015. Vol. 34, Issue 2. P. 467–480. <https://doi.org/10.23818/limn.34.35>.
15. Holyoak M., Ray C. A roadmap for metapopulation research. *Ecology Letters*. 1999. Vol. 2. P. 273–275. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.1999.00081.x>.
16. Jamoneau A., Passy S. I., Soininen J., Lebourcier T., Tison-Rosebery J. Beta diversity of diatom species and ecological guilds: Response to environmental and spatial mechanisms along the stream watercourse. *Freshwater Biology*. 2018. Vol. 63. P. 62–73. <https://doi.org/10.1111/fwb.12980>.
17. Kristiansen J. Dispersal of freshwater algae – a review. *Hydrobiologia*. 1996. Vol. 336. P. 151–157. <https://doi.org/10.1007/BF00010829>.
18. Leibold M. A., Holyoak M., Mouquet N., Amarasekare P., Chas J. M., Hoopes M. F., Holt R. D., Shurin J. B., Law R., Tilman D., Loreau M., Gonzalez A. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*. 2004. Vol. 7. P. 601–613. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00608.x>.
19. Passy S. I. Diatom ecological guilds display distinct and predictable behavior along nutrient and disturbance gradients in running waters. *Aquatic Botany*. 2007. Vol. 86. P. 171–178. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2006.09.018>.
20. Rimet F., Bouchez A. Life-forms, cell-sizes and ecological guilds of diatoms in European rivers. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*. 2012. Vol. 406. P. 1–14. <https://doi.org/10.1051/kmae/2012018>.
21. Shcherbak V. I., Kuzmenko M. I. Intensity of photosynthesis by phytoplankton at various depths in the photic zone. *Hydrobiological Journal*. 1987. Vol. 23, Issue 2. P. 20–23.
22. Vanormelingen P., Cottenie K., Michels E., Muylaert K., Vyverman W., De Meester L. The relative importance of dispersal and local process in structuring phytoplankton communities in a set of highly interconnected ponds. *Freshwater Biology*. 2008. Vol. 53. P. 2170–2183. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2008.02040.x>.
23. Wetzel C. E., Bicudo D. de C., Ector L., Lobo E. A., Soininen J., Landeiro V. L., Bini L. M. Distance decay of similarity in neotropical diatom communities. *PLoS ONE*. 2012. Vol. 7, Issue 9. e45071. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0045071>.

24. Zadorozhna H., Semeniuk N., Shcherbak V. Interaction between phytoplankton and epiphytic algae in the Kaniv Water Reservoir (Ukraine). *International Letters of Natural Sciences*. 2017. Vol. 61. P. 56–68. <https://doi.org/10.18052/www.scipress.com/ILNS.61.56>.

References

1. Davydov O. A., Larionova D. P. Sanitarno-hidrobiolohichna kharakterystyka ozera Verbne za mikrofitobentosom. *Nauk. zap. Ternop. nats. ped. un-tu. Ser.: Biolohiia*. 2019. No 3 (77). S. 46–51. [in Ukrainian]
2. Minicheva H. H., Harkusha O. P., Kalashnik K. S., Marynets H. V., Sokolov Ye. V. Reaktsiia vodorostei planktonu ta bentosu Chornoho moria na naslidky ruynuvannia hrebli Kakhovskoho vodoskhovyshcha na r. Dnipro (Ukraine). *Alholohiia*. 2024. T. 34, No 2. S. 104–129. <https://doi.org/10.15407/alg34.02.104>. [in Ukrainian]
3. Semeniuk N. Ye. Fitoepifiton vodnykh ob'ektiv baseynu Dnipra: avtoref. dys. ... d-ra biol. nauk. Kyiv, 2020. 40 s. [in Ukrainian]
4. «Tsvetenye» vody / pod red. A.V. Topachevskoho. Kyev: Nauk. dumka, 1968. 388 s. [in Russian]
5. Shcherbak V. I., Maystrova N. V., Zadorozhna H. M. Riznomanittia dniprovs'koho fitoplanktonu. *Bioriznomanittia ta bioresursnyi potentsial ekosystem dniprovs'kykh vodoskhovyshch v umovakh klimatychnykh zmin i rozvytku biolohichnoi invazii*. Kyiv : Nauk. dumka, 2019. S. 67–78. [in Ukrainian]
6. Shcherbak V. I., Semeniuk N. Ye., Davydov O. A., Koziychuk E. Sh. Planktonni ta konturni uhrupovannia vodorostei ukrainskoi dilianky r. Zakhidnyi Buh ta ii doplyviv. Povidomlennia 1. Abiotychni skladovi, taksonomichna y ekolohichna kharakterystyky ta florystychni osoblyvosti fitoplanktonu, mikrofitobentosu, fitoperyfitonu. *Alholohiia*. 2024. T. 34, No 2. S. 130–159. <https://doi.org/10.15407/alg34.02.130>. [in Ukrainian]
7. Shcherbak V. I., Semeniuk N. Ye., Davydov O. A., Larionova D. P. Suchasna kharakterystyka fitoplanktonu, mikrofitobentosu ta fitoepifitonu Kanivskoho vodoskhovyshcha. Povidomlennia 1: Taksonomichne, ekolohichne riznomanittia ta prostorovy rozpodil. *Alholohiia*. 2023. T. 33, No 3. S. 147–184. <https://doi.org/10.15407/alg33.03.147>. [in Ukrainian]
8. Shcherbak V. I., Semeniuk N. Ye., Davydov O. A., Larionova D. P. Suchasna kharakterystyka fitoplanktonu, mikrofitobentosu ta fitoepifitonu Kanivskoho vodoskhovyshcha. Povidomlennia 2: Abiotychni chynnyky, kilkisne riznomanittia, dominuiuchy kompleks, trofnist ta otsinka iakosti vodnoho seredovyshcha. *Alholohiia*. 2023. T. 33, No 4. S. 247–277. <https://doi.org/10.15407/alg33.04.247>. [in Ukrainian]
9. Aubry F. B., Aciri F., Scarpa G. M., Braga F. Phytoplankton – macrophyte interaction in the Lagoon of Venice (Northern Adriatic Sea, Italy). *Water*. 2020. Vol. 12. 2810. <https://doi.org/10.3390/w12102810>.
10. Cauvy-Fraunié S., Espinosa R., Andino P., Jacobsen D., Dangles O. Invertebrate metacommunity structure and dynamics in an Andean glacial stream network facing climate change. *PLoS ONE*. 2015. Vol. 10, Issue 8. e0136793. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0136793>.
11. Chaparro G., Horváth Z., O'Farrell I., Ptacnik R., Hein T. Plankton metacommunities in floodplain wetlands under contrasting hydrological conditions. *Freshwater Biology*. 2018. Vol. 63. P. 380–391. <https://doi.org/10.1111/fwb.13076>.
12. Devercelli M., Scarabotti P., Mayora G., Schneider B., Giri F. Unravelling the role of determinism and stochasticity in structuring the phytoplanktonic metacommunity of the Paraná River floodplain. *Hydrobiologia*. 2016. Vol. 764, Issue 1. P. 139–156. <https://doi.org/10.1007/s10750-015-2363-5>.
13. Goldenberg Vilar A., Van Dam H., Van Loon E., Vonk J. A., Van Der Geest H. G., Admiraal W. Eutrophication decreases distance decay of similarity in diatom communities. *Freshwater Biology*. 2014. Vol. 59, Issue 7. P. 1522–1531. <https://doi.org/10.1111/fwb.12363>.
14. Hilt S. Regime shifts between macrophytes and phytoplankton – concepts beyond shallow lakes, unravelling stabilizing mechanisms and practical consequences. *Limnetica*. 2015. Vol. 34, Issue 2. P. 467–480. <https://doi.org/10.23818/limn.34.35>.
15. Holyoak M., Ray Ch. A roadmap for metapopulation research. *Ecology Letters*. 1999. Vol. 2. P. 273–275. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.1999.00081.x>.
16. Jamoneau A., Passy S. I., Soininen J., Lebourcier T., Tison-Rosebery J. Beta diversity of diatom species and ecological guilds: Response to environmental and spatial mechanisms along the stream watercourse. *Freshwater Biology*. 2018. Vol. 63. P. 62–73. <https://doi.org/10.1111/fwb.12980>.
17. Kristiansen J. Dispersal of freshwater algae – a review. *Hydrobiologia*. 1996. Vol. 336. P. 151–157. <https://doi.org/10.1007/BF00010829>.
18. Leibold M. A., Hoyoak M., Mouquet N., Amarasekare P., Chas J. M., Hoopes M. F., Holt R. D., Shurin J. B., Law R., Tilman D., Loreau M., Gonzalez A. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*. 2004. Vol. 7. P. 601–613. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00608.x>.

19. Passy S. I. Diatom ecological guilds display distinct and predictable behavior along nutrient and disturbance gradients in running waters. *Aquatic Botany*. 2007. Vol. 86. P. 171–178. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2006.09.018>.
20. Rimet F., Bouchez A. Life-forms, cell-sizes and ecological guilds of diatoms in European rivers. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*. 2012. Vol. 406. P. 1–14. <https://doi.org/10.1051/kmae/2012018>.
21. Shcherbak V. I., Kuzmenko M. I. Intensity of photosynthesis by phytoplankton at various depths in the photic zone. *Hydrobiological Journal*. 1987. Vol. 23, Issue 2. P. 20–23.
22. Vanormelingen P., Cottenie K., Michels E., Muylaert K., Vyverman W., De Meester L. The relative importance of dispersal and local process in structuring phytoplankton communities in a set of highly interconnected ponds. *Freshwater Biology*. 2008. Vol. 53. P. 2170–2183. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2008.02040.x>.
23. Wetzel C. E., Bicudo D. de C., Ector L., Lobo E. A., Soininen J., Landeiro V. L., Bini L. M. Distance decay of similarity in neotropical diatom communities. *PLoS ONE*. 2012. Vol. 7, Issue 9. e45071. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0045071>.
24. Zadorozhna H., Semeniuk N., Shcherbak V. Interaction between phytoplankton and epiphytic algae in the Kaniv Water Reservoir (Ukraine). *International Letters of Natural Sciences*. 2017. Vol. 61. P. 56–68. <https://doi.org/10.18052/www.scipress.com/ILNS.61.56>.

N. Ye. Semeniuk, V. I. Shcherbak, O. A. Davydov, E. Sh. Kozychuk, V. I. Yuryshynets
Institute of Hydrobiology of the NAS of Ukraine, Kyiv, Ukraine

SPATIAL DYNAMICS OF PLANKTONIC AND CONTOUR ALGAL METACOMUNITIES IN LOTIC AND LENTIC ECOSYSTEMS

This paper examines the spatial dynamics of planktonic and contour algal metacommunities in two- and three-dimensional spaces within lotic and lentic ecosystems in Ukraine, focusing on case studies from the Kyiv and Kaniv Water Reservoirs, as well as the Ukrainian section of the Western Bug River and its tributaries.

To study the spatial dynamics of algae in the horizontal plane, the well-known geographic method called Distance Decay of Similarity (DDS) was applied. It allows finding out whether there is any decrease in similarity between the local algal communities with increase in the geographic distance between the localities. Using the DDS method, we developed an integrated approach for assessing the "spatial factor," which considers both the geographic distance between localities and their degree of hydrological isolation. It has been proven that this integrated approach makes it possible to obtain more reliable data on the impact of the "spatial factor" upon the dispersal of algae.

The spatial dynamics along the vertical axis includes exchange of species between the localities of the same type and between the localities of different types. Vertical dynamics in the system of localities of the same type can be illustrated by vertical diurnal migrations of planktonic Cyanobacteria, such as *Microcystis aeruginosa* (Kützing) Kützing. Vertical dynamics between the localities of different types includes sedimentation of some algal species from the plankton to the bottom and aquatic plants' surface during algal blooms periods.

In complex studies of algal metacommunities it is important to analyze their spatial dynamics in the three-dimensional space, which combines both the horizontal plane and vertical axis. In three localities within Kaniv Water Reservoir 72 species of algae were identified in plankton, 81 species in benthos and 80 species in epiphytic communities. There were 21 common (potentially interacting) species between phytoplankton and microphytobenthos, 18 – between phytoplankton and epiphytic algal communities, and 44 between microphytobenthos and epiphytic algal communities. As many as 14 species were common for phytoplankton, microphytobenthos and epiphytic algal communities. The algal metacommunity under study comprised a total of 164 species. The higher degree of species similarity was observed between the local communities in the horizontal plane than along the vertical axis. Applying the three-dimensional space concept enables the study of species exchange between local algal communities of different types, which form metacommunities within large lotic and lentic continental ecosystems.

Key words: metacommunities, algae, spatial dynamics, three-dimensional space, exchange of interacting species, phytoplankton, benthic algae, periphytic algae.

Надійшла 3.06.2024.