

ГІДРОБІОЛОГІЯ

УДК 582.261/.279

doi: 10.25128/2078-2357.24.3–4.5

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

Інститут гідробіології НАН України
просп. Володимира Івасюка, 12, Київ, 04210
e-mail: ek424nata@ukr.net

ДОМІНУЮЧІ КОМПЛЕКСИ ВИДІВ У МЕТАУГРУПОВАННЯХ ВОДОРОСТЕЙ ПЛАНКТОНУ, БЕНТОСУ, ПЕРИФІТОНУ^{1,2}

Розроблено системний методичний підхід до виділення домінуючих комплексів видів у метаугрупованнях водоростей та проведено його апробацію при комплексному вивченні планктону, бентосу, перифітону різнотипних лотичних і лентичних континентальних екосистем. Основними складовими запропонованого підходу є виділення домінуючого комплексу як за чисельністю, так і за біомасою; використання не абсолютних, а відносних кількісних показників домінуючих видів; застосування градації вид-домінант і вид-субдомінант; аналіз просторової динаміки домінуючих комплексів в аспекті метаугруповань у тримірному просторі. Встановлено, що домінуючі комплекси альгометаугруповань можуть бути представлені монодомінуванням Bacillariophyta, олігодомінантними комплексом Bacillariophyta–Cyanobacteria, Bacillariophyta–Chlorophyta чи полідомінантними Bacillariophyta–Cyanobacteria–Chlorophyta. Показано, що присутність планктонних форм Cyanobacteria у контурних угрупованнях зумовлена явищем мас-ефекту – осіданням видів з товщі води, де їхня чисельність є високою, у нетипові для цих видів локалітети – на дно та тверді субстрати. Також має місце зворотний процес – перехід видів з дна та субстратів у водну товщу.

Ключові слова: домінуючий комплекс, домінанти, субдомінанти, метаугруповання, фітопланктон, мікрофітобентос, фітоперифітон, чисельність, біомаса.

Загальновідомо, що водорості планктону, бентосу, перифітону континентальних лотичних і лентичних екосистем характеризуються високим таксономічним різноманіттям на різних шаблях систематичної ієрархії, а також значними величинами чисельності та біомаси. З огляду на це, важливим аспектом застосування теорії метаугруповань у гідробіології є оцінка ролі водоростей в основних процесах, що визначають структурно-функціональну організацію біорізноманіття: у потоках енергії, колообігу речовин, евтрофуванні, формуванні якості води тощо.

Показано [2, 5, 13, 14, 15, 18, 19, 22, 23 та інші], що основна роль у цих процесах належить домінуючим видам водоростей. Крім того, у різних літературних джерелах вживають

¹ При описі метаугруповань водоростей 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).

² Автори висловлюють подяку д.б.н., проф. В. І. Юришинцю за наукові консультації під час написання роботи.

терміни: ядро видів, масові види, найчисленніші види, провідні види, характерні види чи види, що визначають властивості фітоценозу [1].

У ботанічній, зоологічній, гідробіологічній науках існують різні методичні підходи до визначення домінуючих видів.

Найбільш загальновідомим є енергетичний принцип [18], згідно з яким домінуючі види виділяються за їхньою відсотковою часткою в біомасі. Наприклад, Г. Д. Приймаченко [4] доведено, що біомаса видів-домінантів в сумі повинна складати до 80 % біомаси фітопланктону. Крім енергетичного принципу, існує метод К. Стармаха [25], відповідно до якого домінування оцінюється за часткою трапляння представників видів водоростей в полі зору мікроскопа.

Тому на сьогодні у контексті досліджень альгометаугруповань актуальною є розробка системного підходу до виділення домінуючих комплексів видів водоростей.

Мета роботи – розробити системний методичний підхід до виділення домінуючих комплексів видів в альгометаугрупованнях та провести його апробацію при комплексному вивченні планктону, бентосу, перифітону різнотипних лотичних і лентичних континентальних екосистем.

Матеріали та методи досліджень

Матеріалами роботи слугували:

1) Ретроспективні дані досліджень продукції домінуючих видів фітопланктону Київського водосховища [21] та більш узагальнені дані по Дніпровському каскаду [6, 20].

2) Результати сучасних досліджень:

– домінуючих комплексів фітопланктону низки різнотипних ставків м. Гостомель у 2021 р. [7, 8];

– різнотипних метаугруповань водоростей планктону, бентосу, перифітону лотично-лентичної ділянки Канівського водосховища впродовж літніх сезонів 2017–2022 рр. [10, 11, 12];

– у якості прикладу типових лотичних гідроекосистем використані дані комплексних досліджень домінуючих видів в альгометаугрупованнях (планктон, бентос, перифітон) верхньої ділянки транскордонної р. Західний Буг та 15 її допливів. Особливість цих робіт полягала в тому, що дослідження водоростей різнотипних локалітетів проводили в період літньо-осінньої межени 2018 р., коли гідрологічним характеристикам водотоків був властивий виражений стабільний режим [9].

Для розрахунку коефіцієнтів Серенсена, побудови дендрограм за методом «найближчого сусіда» [17, 24] використана комп'ютерна програма Past 4.03.

Результати досліджень та їх обговорення

У процесі вивчення швидкості формування первинної продукції на етапі стабілізації Київського водосховища [21] із 496 видів та внутрішньовидових таксонів (ввт) фітопланктону домінуючими за біомасою було виявлено 72 ввт.

Під час аналізу фітопланктону водосховищ Дніпровського каскаду з 1574 ввт було виділено 78 домінуючих видів за біомасою [20].

Важливо, що у виділенні домінуючих видів за енергетичним принципом має місце певний «парадокс». Він полягає в тому, що за домінування за чисельністю дрібноклітинних форм водоростей з Cyanobacteria, Chlorophyta, Ochrophyta, які характеризуються високою питомою продукцією (добовими Р/В-коефіцієнтами), їхня частка в біомасі є низькою і, як правило, «поступається» крупноклітинним менш продуктивним і численним формам з Bacillariophyta, Miozoa, Euglenozoa [6].

Подальший узагальнюючий аналіз багаторічних авторських даних показав, що для альгологічних досліджень найбільш інформативним і репрезентативним є системний методичний підхід до виділення видів-домінантів, алгоритм якого включає такі дії:

1) Паралельне виділення домінуючого комплексу (ДК) за чисельністю та біомасою. Це зумовлено тим, що незалежно від локалітету угруповання водоростей складаються з видів, які значно відрізняються за своїми цитоморфологічними та розмірними ознаками. Так, об'єми

клітин можуть коливатися від мінімальних – декілька мкм³ (наприклад, *Microcystis pulverea* (H.C.Wood) Forti, *Merismopedia minima* G.Beck) до максимальних – тисячі – десятки тисяч мкм³ (*Ceratium hirundinella* (O.F.Müller) Dujardin, *Pinnularia major* (Kützinger) Rabenhorst, *Surirella librile* (Ehrenberg) Ehrenberg).

2) Наведення структурних характеристик ДК не в абсолютних показниках (величини чисельності/біомаси), а у відносних (% від їхньої загальної кількості). Це зумовлено високою мінливістю кількісного розвитку водоростей (у межах декількох порядків) залежно від впливу абіотичних, біотичних, кліматичних, антропогенних чинників. Наприклад, за різних умов один і той самий вид у тому ж локалітеті може входити до ДК з чисельністю в декілька тисяч клітин і біомасою 0,001 мг або з чисельністю в декілька мільйонів клітин і значною біомасою (більше 1 мг).

3) Визначення як домінантів (Д) – від 10 % чисельності/біомаси і вище), так і субдомінантів (С) – 5,0–9,9 % відповідно. Необхідність такої градації зумовлена тим, що за різних фаз розвитку (лог-; лаг-; стабільна) кількісне представлення виду впродовж вегетаційного сезону може значно змінюватись. Це співпадає з літературними даними [3], коли в літньому фітопланктоні Київського водосховища 75 % загальної кількості видів мають частоту трапляння до 20 %.

4) Введення градації а) вид-домінант, б) вид-субдомінант зумовлено й тим, що в конкретній гідроекосистемі його категорія може змінюватись не тільки в часі, а і в тримірному просторі – під час переходу з одного локального угруповання в інше та в зворотному напрямку: «планктон↔бентос», «планктон↔перифітон», «перифітон↔бентос» [11];

5) Запропонований системний методичний підхід має уніфіковане застосування:

а) при дослідженні альгометаугруповань планктону, бентосу і перифітону;

б) рівною мірою в лентичних і лотичних континентальних екосистемах.

Для ілюстрації запропонованого системного підходу виділення ДК при дослідженні альгометаугруповань наведено декілька прикладів.

Лентичні екосистеми. Типовими лентичними екосистемами є низка ставків міста-героя Гостомеля (Київська обл., Бучанський р-н). У ході дослідження таксономічного різноманіття фітопланктону ставків ідентифіковано 136 видових таксонів з восьми систематичних відділів [7]. ДК за чисельністю складався з 12 видів, з яких домінантами (Д) були 8, в основному дрібноклітинні форми з *Cyanobacteria*, найбільш масові – *Microcystis pulverea* (12–79 %); *Aphanizomenon flos-aquae* Ralfs ex Bornet & Flahault (31–45 %) від загальної чисельності. Субдомінантів (С) було два види, водночас виявлено два види водоростей, які входили до складу ДК у якості Д чи С [8].

За біомасою ДК формували 16 таксонів, з яких Д було чотири крупноклітинні форми, наприклад *Peridinium cinctum* (O.F.Müller) Ehrenberg – до 60–75 %; *Phacus longicauda* (Ehrenberg) Dujardin – до 50 % від сумарної біомаси. У якості С було визначено 9, а до числа видів, що змінювали своє значення домінант↔субдомінант, належало 3 види. Розрахований коефіцієнт Серенсена для ДК за чисельністю та біомасою становив 0,22, що вказує на те, що за чисельністю домінують переважно дрібноклітинні форми, а за біомасою – крупноклітинні. Тому більш репрезентативні дані можна отримати за застосування системного підходу до виділення ДК.

Лотично-лентична екосистема. Прикладом регіону, який містить різнотипні локалітети лотичних і лентичних складових екосистем, може слугувати Канівське водосховище.

Результати комплексних досліджень впродовж літніх сезонів 2017–2022 р. показали, що видове різноманіття фітопланктону, мікрофітобентосу, фітоепіфітону представлене 311 видовими таксонами [10]. Виділений ДК як за чисельністю, так і за біомасою налічував 76 видів [11]. За систематичною ієрархією домінанти та субдомінанти визначалися *Cyanobacteria*–*Bacillariophyta*–*Chlorophyta* комплексом, що є характерним для більшості альгометаугруповань континентальних водойм і водотоків як в Україні, так і країнах ЄС. Кількість представників *Miozoa*, *Ochrophyta*, *Charophyta* була мізерною і становила 1–2 види Д чи С.

Аналіз видової та кількісної структурної організації ДК локальних угруповань показав наявність лише 9 видів, які є спільними домінантами в досліджуваних метаугрупованнях як за чисельністю, так і біомасою. Серед них найбільшими показниками розвитку вирізнялись *Microcystis wesenbergii* (Komárek) Komárek ex Komárek, *Anagnostidinium amphibium* (Gomont) Strunecký, Bohunická, J.R.Johansen & Komárek, *Oscillatoria tenuis* C.Agardh ex Gomont, *Staurosira binodis* (Ehrenberg) Lange-Bertalot та інші.

Численнішими були види, які належали тільки до *C*, зокрема: *Aulacoseira distans* (Ehrenberg) Simonsen, *Cymbella lanceolata* C.Agardh, *Amphora libyca* Ehrenberg, *A. ovalis* (Kützing) Kützing, тощо.

Найбільшою кількістю представлені види, які залежно від екологічних умов у кожному зі ставів входять до складу ДК як *D* чи як *C*. У якості типових представників виступали *Aphanizomenon flos-aquae*, *Coelosphaerium kuetzingianum* Nägeli, *Microcystis aeruginosa* (Kützing) Kützing, *M. pulvereae*, *Aulacoseira granulata* var. *angustissima* (O.Müller) Simonsen, *Stephanodiscus hantzschii* Grunow, *Pediastrum duplex* Meyen та ін. У цілому повний список видів-домінантів і субдомінантів в планктоні та контурних угрупованнях (бентос, обростання) наведено в «Додаткових матеріалах» до цитованої публікації [12].

Запропоноване методом експертної оцінки ранжування видів з *D* і *C* за частотою трапляння (%) в ДК планктонних і контурних альгометаугруповань дозволило виділити чотири класи (табл. 1).

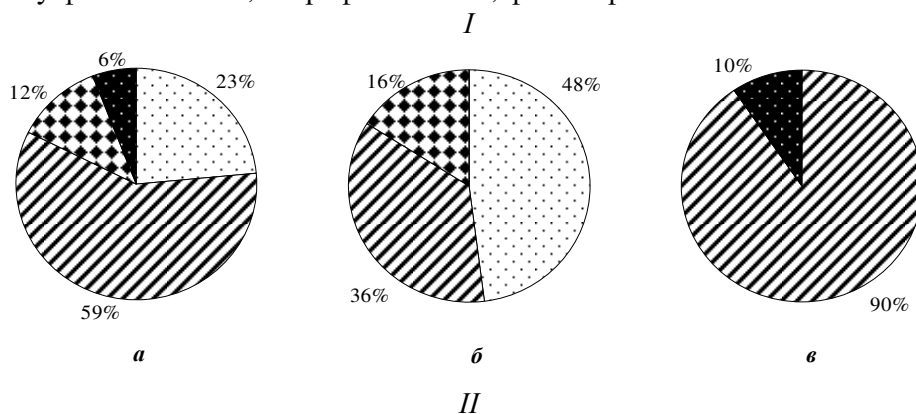
Таблиця 1

Ранжування домінантів і субдомінантів за частотою трапляння (%) в ДК планктонних та контурних альгометаугруповань лотичних і лентичних локалітетів Канівського водосховища в літні сезони 2017–2022 рр. [11]

№ п/п	Клас	Частота трапляння (%) ¹
1.	I	1–9,9
2.	II	10–29,9
3.	III	30–49,9
4.	IV	50>

Примітка. 1 – частота трапляння (%) у пробах водоростей.

Для більшої наочності на рис. 1 наведено і розподіл класів ДК за частотою домінування у фітопланктоні, мікрофітобентосі, фітоепіфітоні.



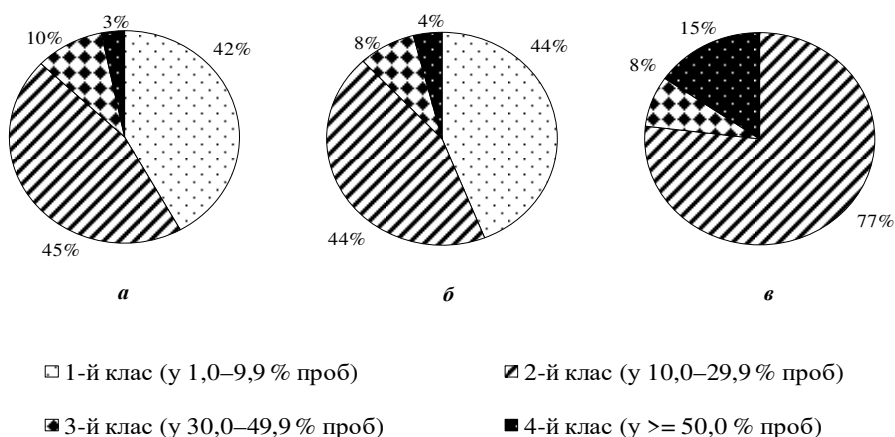


Рис. 1. Розподіл видів за класами частоти домінування за чисельністю (*I*) та біомасою (*II*) у метагрупуваннях фітопланктону (*а*), мікрофітобентосу (*б*) і фітоепіфітону (*в*) Канівського водосховища у літній період 2017–2022 рр. Відсотки біля кругових діаграм позначають частку видів-домінантів, які належать до відповідного класу [11].

Отже, для фітопланктону та мікрофітобентосу найбільшу кількість становлять види *Д* та *С* з 1-го і 2-го класів, а у фітоепіфітоні – з 2-го класу.

Вважаємо за доцільне для підтвердження необхідності виділення ДК різнотипних альгометагрупувань як за чисельністю, так і біомасою, розрахувати коефіцієнт Серенсена та методом кластерного аналізу побудувати дендрограму. Отримана дендрограма розділилася на три кластери (рис. 2).

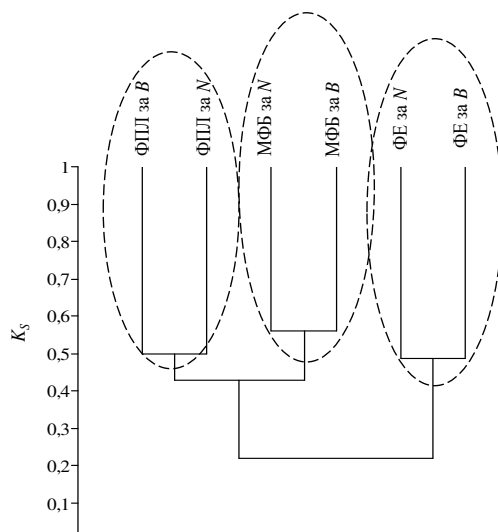


Рис. 2. Дендрограма подібності домінуючих комплексів в метагрупуваннях фітопланктону (ФПЛ), мікрофітобентосу (МФБ) та фітоепіфітону (ФЕ) Канівського водосховища за чисельністю (*N*) і біомасою (*B*) відповідно до коефіцієнту Серенсена (K_s) [11].

Наведені дані вказують на значні відмінності в структурі ДК фітопланктону, мікрофітобентосу та фітоепіфітону. Відповідно, у межах кожного кластеру відбувається розділення на ДК за біомасою та чисельністю.

Відповідно до цього, заслуговують на увагу результати порівняння ДК за чисельністю та біомасою планктону, бентосу, перифітону лотичних і лентичних локалітетів Канівського водосховища (табл. 2).

Порівняння домінуючих комплексів видів (за N та B) в різнотипних альгометаугрупованнях на лотичних і лентичних ділянках Канівського водосховища

Метагрупування водоростей	Кількість видів у ДК		Кількість спільних видів у ДК лотичних і лентичних ділянок	K_S (лотичні ділянки / лентичні ділянки)
	лотичні ділянки	лентичні ділянки		
ДК за N				
Фітопланктон	13	10	6	0,52
Мікрофітобентос	16	17	8	0,48
Фітоепіфітон	13	13	5	0,38
ДК за B				
Фітопланктон	26	15	10	0,49
Мікрофітобентос	17	18	10	0,57
Фітоепіфітон	7	9	4	0,50

Примітка. ДК – домінуючий комплекс; за N – за чисельністю; за B – за біомасою; K_S – коефіцієнт Серенсена, що відображає ступінь подібності між угрупованнями водоростей лотичних і лентичних ділянок.

Одержані величини коефіцієнта Серенсена чітко показують, що ДК за чисельністю та біомасою притаманні певні відмінності, що засвідчує необхідність виділення ДК як за чисельністю, так за і біомасою для отримання більш репрезентативних даних.

До прикладу, якщо ДК виділені лише за чисельністю чи лише біомасою, вони не можуть повною мірою характеризувати видове та кількісне різноманіття угруповань водоростей. Це особливо важливо враховувати за дослідження великих лентичних та лотично-лентичних континентальних гідроекосистем (таких як озера, водосховища, естуарії).

Не менш важливим є і дослідження ДК лотичних екосистем.

Лотичні екосистеми. У лотичних гідроекосистемах, до яких належать верхня ділянка транскордонної р. Західний Буг та п'ятнадцять досліджених допливів в період літньо-осінньої межени 2018 р., у планктонних і контурних метаугрупованнях було ідентифіковано 318 видових таксонів водоростей [9]. Виділений ДК був представлений 97 видовими таксонами D та/або C . Його склад формували Bacillariophyta – 52 (54 %), Cyanobacteria – 26 (27 %) та Chlorophyta – 14 (14 %) видових таксонів відповідно. Представників з Ochrophyta, Cryptista, Charophyta було значно менше – їхня частка не перевищувала 1–7 % в загальному ДК.

Для оцінки подібності ДК водоростей альгометаугруповань планктону, бентосу, перифітону р. Західний Буг (з допливами) за коефіцієнтом Серенсена проведено кластерний аналіз [17] та побудовано дендрограму, яка наведена на рис. 3.

Отримана дендрограма розділяється на кластери та фактично відображає просторову динаміку альгометаугруповань у тримірному просторі. Подібність ДК, виділених окремо за чисельністю чи біомасою, є досить високою і складає $K_S > 0,50$. Величина K_S між різнотипними альгометаугрупованнями є значно нижчою ($K_S < 0,50$), що вказує на просторову диференціацію домінуючих комплексів видів. Важливо відзначити, що аналогічний порядок ранжирування коефіцієнтів Серенсена відмічено раніше для планктону та контурних угруповань Канівського водосховища [11].

Хоча р. Західний Буг та її допливи є типовими лотичними гідроекосистемами, але структурна організація ДК видів у їхньому фітопланктоні дещо відрізняється. Так, ДК у річці за чисельністю та біомасою формувався з 12 видів і в основному був представлений монодомінантним комплексом Bacillariophyta.

На відміну від річки, ДК у допливах за чисельністю складався з 37 видів, за біомасою – 38 видів і формувався полідомінантним комплексом Bacillariophyta–Chlorophyta–Cyanobacteria.

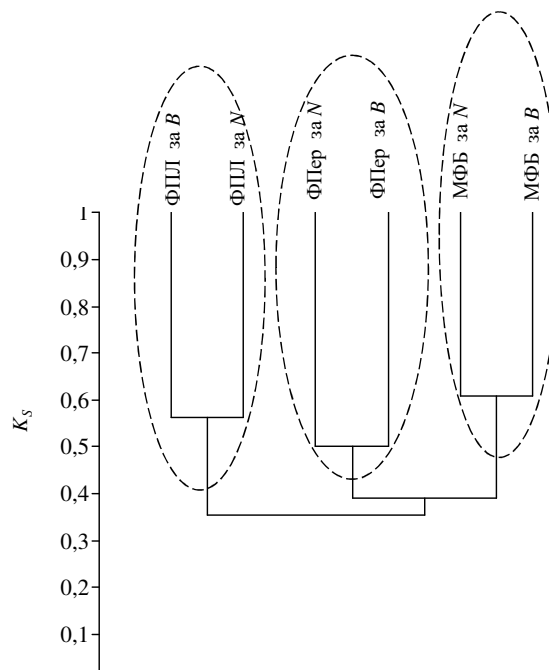


Рис. 3. Дендродіаграма подібності домінуючих комплексів видів у метагрупуваннях фітопланктону (ФПЛ), мікрофітобентосу (МФБ) та фітоперифітону (ФПер) р. Західний Буг та її допливів за чисельністю (N) і біомасою (B) відповідно до коефіцієнту Серенсена (K_S).

У метагрупуваннях мікрофітобентосу річки та допливів, виділених за чисельністю чи біомасою, переважали Bacillariophyta, зокрема, це *Amphora ovalis*, *Stephanocyclus meneghinianus* (Kützing) Kulikovskiy, Genkal & Kociolek, *Gomphonella olivacea* (Hornemann) Rabenhorst, *Gyrosigma acuminatum* (Kützing) Rabenhorst, *Meridion circulare* (Greville) C.Agardh та інші, в основному пенатні форми, у яких відсутні виражені морфологічні утворення для існування у товщі води. Також показано [21], що Bacillariophyta відносяться до «тіньюлюбних форм», а, отже, на дні водотоків у літньо-осінню межень формуються локалітети, що забезпечують їхню життєдіяльність.

У цілому, ДК у бентосних альгометагрупуваннях річки та допливів за біомасою визначається монокомплексом Bacillariophyta. Його провідна роль залишається і за чисельністю, але в якості субдомінантів, особливо в допливах, виступають Cyanobacteria та Chlorophyta.

У метагрупуваннях фітоперифітону за біомасою домінували Bacillariophyta, що зазвичай було зумовлено тими ж чинниками, що й для мікрофітобентосу. У той же час структура ДК, виділеного за чисельністю, у річці та допливах у період проведення натурних досліджень, що також відповідає «біологічному літу», формувалась олігодомінантним комплексом Bacillariophyta–Cyanobacteria. Присутність останніх в метагрупуваннях фітообростань пов'язана з явищем мас-ефекту [16] – переходом видів з товщі води в нетиповий для цих видів локалітет – на тверді субстрати.

Важливо, що це явище раніше було зафіксовано для фітоепіфітону лентичної екосистеми – Канівського водосховища [5, 26]. Вважаємо, що встановлені відмінності в структурній організації ДК є адаптивною здатністю водоростей у системі «планктон ↔ контурні метагрупування» вегетувати в різноманітних локалітетах лотичних гідроекосистем.

Висновки

Структурна організація домінуючого комплексу є важливим аспектом застосування теорії метагрупувань у дослідженні водоростей різних екологічних груп. З огляду на це, запропоновано системний підхід до виділення домінуючих видів у водоростевих

метагрупуваннях та проведено його апробацію при комплексному вивченні фітопланктону, мікрофітобентосу, фітоперифітону різнотипних лотичних і лентичних гідроекосистем. Зокрема, це:

- виділення домінуючого комплексу як за чисельністю, так і за біомасою, що дозволяє отримати більш репрезентативні дані;
- використання не абсолютних кількісних показників домінуючих видів (чисельність, біомаса), а їхньої відсоткової частки від загальної чисельності/біомаси;
- застосування градації вид-домінант і вид-субдомінант;
- аналіз просторової динаміки домінуючих комплексів в аспекті метагрупувань у тримірному просторі.

Встановлено, що ДК різних альгометагрупувань можуть бути представлені монодомінуванням Bacillariophyta, олігодомінантними комплексом Bacillariophyta–Cyanobacteria, Bacillariophyta–Chlorophyta, чи полідомінантними Bacillariophyta–Cyanobacteria–Chlorophyta.

Присутність планктонних форм Cyanobacteria у фітоперифітоні зумовлена явищем мас-ефекту – переходом видів з товщі води, де їхня чисельність є високою, у нетиповий для цих видів локалітет – на тверді субстрати. Також має місце зворотний процес – перехід видів з поверхні субстратів у водну товщу. Це черговий раз підкреслює єдність автотрофної ланки водних екосистем.

Таким чином, вивчення структурної організації домінуючих комплексів, з урахуванням видів-домінантів, домінантів ↔ субдомінантів і субдомінантів планктонних та контурних альгометагрупувань за чисельністю чи біомасою, є важливим складником гідробіологічних досліджень у лотичних і лентичних континентальних екосистемах України.

1. *Біологічний словник* / за ред. К. М. Ситника, В. О. Топачевського. Київ : УРЕ, 1986. 680 с.
2. Давидов О. А. Структурні компоненти мікрофітобентосу як індикатори впливу антропогенних чинників на водні об'єкти. *Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту ім. Володимира Гнатюка. Серія: Біологія*. 2009. Т. 3, № 40. С. 47–56.
3. Майстрова Н. В. Різноманітність фітопланктону Київського водосховища. *Український ботанічний журнал*. 2009. Т. 66, № 2. С. 220–233.
4. Приймаченко А. Д. *Фитопланктон и первичная продукция Днепра и днепровских водохранилищ*. Киев : Наук. думка, 1981. 228 с.
5. Семенюк Н. Є. *Фітоепіфитон водних об'єктів басейну Дніпра*: автореф. дис. ... д-ра біол. наук. Київ, 2020. 40 с.
6. Щербак В. И. Продукционные характеристики доминирующих видов фитопланктона днепровских водохранилищ. *Альгология*. 1998. Т. 8, № 3. С. 286–294.
7. Щербак В. І., Семенюк Н. Є. Структурно-функціональна характеристика фітопланктону, дерновин-подушок, детриту і якості води за основних абіотичних чинників ставів міської агломерації (смт Гостомель, Бучанський р-н Київської обл., Україна). Повідомлення І. Видове, таксономічне, екологічне різноманіття фітопланктону та характеристика дерновин-подушок за основних абіотичних складових ставків. *Альгологія*. 2023. Т. 33, № 1. С. 22–47. <https://doi.org/10.15407/alg33.01.022>.
8. Щербак В. І., Семенюк Н. Є. Структурно-функціональна характеристика фітопланктону, дерновин-подушок, детриту і якості води за основних абіотичних чинників ставів міської агломерації (смт Гостомель, Бучанський р-н Київської обл., Україна). Повідомлення ІІ. Кількісні показники, домінуючі комплекси фітопланктону, детрит та якість води міських ставів. *Альгологія*. 2023. Т. 33, № 2. С. 65–82. <https://doi.org/10.15407/alg33.02.065>.
9. 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 І. 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>.
10. Щербак В. І., Семенюк Н. Є., Давидов О. А., Ларіонова Д. П. Сучасна характеристика фітопланктону, мікрофітобентосу та фітоепіфітону Канівського водосховища. Повідомлення І: Таксономічне, екологічне різноманіття та просторовий розподіл. *Альгологія*. 2023. Т. 33, № 3. С. 147–184. <https://doi.org/10.15407/alg33.03.147>.

11. 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>.
12. Щербак В. І., Семенюк Н. Є., Давидов О. А., Ларіонова Д. П. Таблиця 3. Список домінантів (Д) та субдомінантів (С) фітопланктону, мікрофітобентосу і фітоепіфітону Канівського водосховища за чисельністю (N) та біомасою (B) у біотопах у літні періоди 2017–2022 рр. Додаткові матеріали до статті: 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. URL: <https://algologia.co.ua/journal/article/view/33.4.247/75> (дата звернення: 17.07.2024).
13. Amano Y., Machida M. Mechanisms of algal species dominance among cyanobacteria, diatoms and green algae as a consequence of phosphorus reduction caused by river water dilution in eutrophic lake. *Journal of Water and Environment Technology*. 2013. Vol. 11, Issue 5. P. 391–401. <http://doi.org/10.2965/jwet.2013.391>.
14. Bruno J. F., Lee S. C., Kertesz J. S., Carpenter R. C., Long Z. T., Duffy J. E. Partitioning the effects of algal species identity and richness on benthic marine primary production. *Oikos*. 2006. Vol. 115. P. 170–178. <http://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.14927.x>.
15. Iacarella J. C., Baroow J. L., Giani A., Beisner B. E., Gregory-Eaves I. Shifts in algal dominance in freshwater experimental ponds across differing levels of macrophytes and nutrients. *Ecosphere*. 2018. Vol. 9, Issue 1. e02086. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2086>.
16. Jamoneau A., Passy S. I., Soininen J., Leboucher 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. Larose D. T., Larose C. D. Hierarchical and *k*-mean clustering. In: *Data mining and predictive analytics*. John Wiley & Sons, Inc., 2015. P. 523–530.
18. Odum E. P. *Fundamentals of ecology*. Philadelphia : Saunders Co, 1953. 384 p.
19. Reynolds C. S. Algae. In: *River Biota. Diversity and Dynamics*. Oxford : Black. Sci., 1996. P. 6–26.
20. Shcherbak V. I. Photosynthetic activity of dominant species of the Dnieper River phytoplankton. *Hydrobiological Journal*. 2000. Vol. 36, Issue 2. P. 71–84. <https://doi.org/10.1615/HydrobJ.v36.i2.60>.
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. Shcherbak V. I., Semeniuk N. Ye., Lutsenko D. A. Diveristy and ecological characteristics of algae in the water column in the subbasin of the large Danube lakes during the autumn-winter period (Ukraine). *International Journal on Algae*. 2023. Vol. 25, Issue 1. P. 71–94. <http://doi.org/10.1615/InterJAlgae.v25.i1.50>.
23. Shcherbak V., Sherman I., Semeniuk N., Kutishchev P. Autotrophic communities' diversity in natural and artificial water-bodies of a river estuary – A case-study of the Dnieper–Bug Estuary, Ukraine. *Ecohydrology and Hydrobiology*. Vol. 20. P. 112–122. <https://doi.org/10.1016/j.ecohyd.2019.07.001>.
24. Sørensen T. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content and its application to analyses of the vegetation of Danish commons. *Kongelige Danske Videnskabernes Selskab Biologiske Skrifter*. 1948. Vol. 5, Issue 4. 1–46.
25. Starmach K. *Metody badania planktonu*. Warszawa: PWN, 1955. 135 s.
26. 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. *Biologichnyi slovnyk* / za red. K. M. Sytnyka, V. O. Topachevskoho. Kyiv : URE, 1986. 680 s. [in Ukrainian]
2. Davydov O. A. Strukturni komponenty mikrofitobentosa iak indykatory vplyvu antropohennykh chynnykiv na vodni obiekty. *Nauk. zap. Ternop. nats. ped. un-tu im. Volodymyra Hnatiuka. Serii: Biologiya*. 2009. T. 3, No 40. S. 47–56. [in Ukrainian]
3. Maistrova N. V. Rізноманитnist fitoplanktonu Kyivskoho vodoskhovyshcha. *Ukrainskyi botanichnyi zhurnal*. 2009. T. 66, No 2. S. 220–233. [in Ukrainian]
4. Pryymachenko A. D. *Fytoplankton y pervychnaia produktsiya Dnepra y dneprovskykh vodokhranylyshch*. Kyev : Nauk. dumka, 1981. 228 s. [in Russian]

5. Semeniuk N. Ie. *Fitoepifiton vodnykh ob'ektiv baseinu Dnipro*: avtoref. dys. ... d-ra biol. nauk. Kyiv, 2020. 40 s. [in Ukrainian]
6. Shcherbak V. I. Produktsionnie kharakteristiki dominiruiushchikh vidov fitoplanktona dneprovskikh vodokhranilishch. *Algologiya*. 1998. T. 8, No 3. S. 286–294. [in Russian]
7. Shcherbak V. I., Semeniuk N. Ie. Strukturno-funktsionalna kharakterystyka fitoplanktonu, dervynypodushok, detrytu i iakist vody za osnovnykh abiotychnykh chynnykiv staviv miskoi ahlomeratsii (smt Hostomel, Buchanskyi r-n Kyivskoi obl., Ukraina). Povidomlennia I. Vydove, taksonomichne, ekolohichne riznomanittia fitoplanktonu ta kharakterystyka dervynypodushok za osnovnykh abiotychnykh skladovykh stavkiv. *Alholohiia*. 2023. T. 33, No 1. S. 22–47. <https://doi.org/10.15407/alg33.01.022>. [in Ukrainian]
8. Shcherbak V. I., Semeniuk N. Ie. Strukturno-funktsionalna kharakterystyka fitoplanktonu, dervynypodushok, detrytu i iakist vody za osnovnykh abiotychnykh chynnykiv staviv miskoi ahlomeratsii (smt Hostomel, Buchanskyi r-n Kyivskoi obl., Ukraina). Povidomlennia II. Kilkisni pokaznyky, dominuiuchi kompleksy fitoplanktonu, detryt ta iakist vody miskykh staviv. *Alholohiia*. 2023. T. 33, No 2. S. 65–82. <https://doi.org/10.15407/alg33.02.065>. [in Ukrainian]
9. Shcherbak V. I., Semeniuk N. Ie., Davydov O. A., Koziychuk E. Sh. Planktonni ta konturni uhrupovannia vodorostei ukrainskoi dilianky r. Zakhidnyi Buh ta ii doplyviv. Povidomlennia 1. Abiotychni skladovi, taksonomichna i ekolohichna kharakterystyka 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]
10. Shcherbak V. I., Semeniuk N. Ie., 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]
11. Shcherbak V. I., Semeniuk N. Ie., 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 yakosti vodnoho seredovyshcha. *Alholohiia*. 2023. T. 33, No 4. S. 247–277. <https://doi.org/10.15407/alg33.04.247>. [in Ukrainian]
12. Shcherbak V. I., Semeniuk N. Ie., Davydov O. A., Larionova D. P. Tablytsia 3. Spysok dominantiv (D) ta subdominantiv (S) fitoplanktonu, mikrofitobentosu i fitoepifitonu Kanivskoho vodoskhovyshcha za chyselnistiu (N) ta biomasoiu (B) u biotopakh u litni periody 2017–2022 rr. Dodatkovy materialy do statti: Suchasna kharakterystyka fitoplanktonu, mikrofitobentosu ta fitoepifitonu Kanivskoho vodoskhovyshcha. Povidomlennia 2: Abiotychni chynnyky, kilkisne riznomanittia, dominuiuchy kompleks, trofnist ta otsinka yakosti vodnoho seredovyshcha. *Alholohiia*. 2023. T. 33, No 4. S. 247–277. URL: <https://algologia.co.ua/journal/article/view/33.4.247/75> (last accessed: 17.07.2024). [in Ukrainian]
13. Amano Y., Machida M. Mechanisms of algal species dominance among cyanobacteria, diatoms and green algae as a consequence of phosphorus reduction caused by river water dilution in eutrophic lake. *Journal of Water and Environment Technology*. 2013. Vol. 11, Issue 5. P. 391–401. <http://doi.org/10.2965/jwet.2013.391>.
14. Bruno J. F., Lee S. C., Kertesz J. S., Carpenter R. C., Long Z. T., Duffy J. E. Partitioning the effects of algal species identity and richness on benthic marine primary production. *Oikos*. 2006. Vol. 115. P. 170–178. <http://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.14927.x>.
15. Iacarella J. C., Baroow J. L., Giani A., Beisner B. E., Gregory-Eaves I. Shifts in algal dominance in freshwater experimental ponds across differing levels of macrophytes and nutrients. *Ecosphere*. 2018. Vol. 9, Issue 1. e02086. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2086>.
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. Larose D. T., Larose C. D. Hierarchical and *k*-mean clustering. In: *Data mining and predictive analytics*. John Wiley & Sons, Inc., 2015. P. 523–530.
18. Odum E. P. *Fundamentals of ecology*. Philadelphia : Saunders Co, 1953. 384 p.
19. Reynolds C. S. Algae. In: *River Biota. Diversity and Dynamics*. Oxford : Black. Sci., 1996. P. 6–26.
20. Shcherbak V. I. Photosynthetic activity of dominant species of the Dnieper River phytoplankton. *Hydrobiological Journal*. 2000. Vol. 36, Issue 2. P. 71–84. <https://doi.org/10.1615/HydrobJ.v36.i2.60>.
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. Shcherbak V. I., Semeniuk N. Ye., Lutsenko D. A. Diversity and ecological characteristics of algae in the water column in the subbasin of the large Danube lakes during the autumn-winter period (Ukraine). *International Journal on Algae*. 2023. Vol. 25, Issue 1. P. 71–94. <http://doi.org/10.1615/InterJAlgae.v25.i1.50>.
- 44 ISSN 2078-2357. Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту. Сер. Біол., 2024, Т. 84, № 3–4

23. Shcherbak V., Sherman I., Semeniuk N., Kutishchev P. Autotrophic communities' diversity in natural and artificial water-bodies of a river estuary – A case-study of the Dnieper–Bug Estuary, Ukraine. *Ecohydrology and Hydrobiology*. Vol. 20. P. 112–122. <https://doi.org/10.1016/j.ecohyd.2019.07.001>.
24. Sørensen T. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content and its application to analyses of the vegetation of Danish commons. *Kongelige Danske Videnskabernes Selskab Biologiske Skrifter*. 1948. Vol. 5, Issue 4. 1–46.
25. Starmach K. Metody badania planktonu. Warszawa: PWN, 1955. 135 s.
26. 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>.

V. I. Shcherbak, N. Ye. Semeniuk, O. A. Davydov, E. Sh. Koziychuk

Institute of Hydrobiology of the NAS of Ukraine, Kyiv, Ukraine

DOMINANT SPECIES COMPLEXES IN PLANKTONIC, BENTHIC AND PERIPHYTIC ALGAL METACOMMUNITIES

This paper proposes a systematic methodological approach to identifying dominant species complexes in algal metacommunities. The approach was applied during comprehensive studies of plankton, benthos, and periphyton in various lotic and lentic continental ecosystems. The algorithm of the proposed approach consists of the following steps:

- Selecting the dominant species complex based on both cell count and biomass, as algal communities comprise species that vary significantly in cell volume (ranging from a few cubic micrometers to several tens of thousands of cubic micrometers).
- Using relative abundance rather than absolute cell count or biomass to determine dominance, due to the high variability in algal abundance caused by abiotic, biotic, climatic, and anthropogenic factors.
- Differentiating between dominant species ($\geq 10\%$ of the total cell count or biomass) and subdominant species (5-9.9% of the total cell count or biomass).
- Analyzing the spatial dynamics of dominant species complexes within a metacommunity framework, considering their distribution and interactions across three-dimensional space - i.e., among phytoplankton, benthic, and periphytic algal communities.

The dominant species complexes in lotic and lentic ecosystems may be classified into:

- Monodominant complexes, primarily composed of Bacillariophyta.
- Oligodominant complexes, such as Bacillariophyta-Cyanobacteria and Bacillariophyta-Chlorophyta associations.
- Polydominant complexes, involving Bacillariophyta - Cyanobacteria -Chlorophyta assemblages.

The presence of planktonic Cyanobacteria in periphytic algal communities is attributed to the mass effect - a process in which species sediment from the water column, where they are abundant, onto an atypical habitat, such as hard substrata. Conversely, species may also transition from the substrata into the water column, further supporting the concept of a unified autotrophic network in aquatic ecosystems.

Thus, analyzing the structure of dominant species complexes - while accounting for dominant and subdominant species in planktonic and periphytic algal metacommunities - is a crucial aspect of hydrobiological research in lotic and lentic continental ecosystems of Ukraine.

Key words: dominant species complex, dominants, subdominants, metacommunities, phytoplankton, benthic algae, periphytic algae, cell count, biomass.

Надійшла 6.08.2024.