

МІНІЧЕВА Г.Г. (<https://orcid.org/0000-0002-2550-5369>)

ГАРКУША О.П. (<https://orcid.org/0000-0002-3148-7996>)

КАЛАШНІК К.С. (<https://orcid.org/0000-0002-1845-249X>)

МАРИНЕЦЬ Г.В. (<https://orcid.org/0009-0007-5740-9308>)

СОКОЛОВ Є.В. (<https://orcid.org/0000-0002-1342-1109>)

*Інститут морської біології НАН України,
вул. Пушкінська, 37, Одеса 65048, Україна
minicheva@ukr.net*

РЕАКЦІЯ ВОДОРОСТЕЙ ПЛАНКТОНУ ТА БЕНТОСУ ЧОРНОГО МОРЯ НА НАСЛІДКИ РУЙНУВАННЯ ГРЕБЛІ КАХОВСЬКОГО ВОДОСХОВИЩА НА Р. ДНІПРО (УКРАЇНА)

Реферат. Представлено результати досліджень впливу наслідків руйнування греблі Каховського вдсх на водорості планктону та бентосу Чорного моря, яке створило умови безпрецедентного за масштабами інциденту, пов'язаного із залповим потраплянням до морської екосистеми прісних вод із високою концентрацією поживних та забруднюючих речовин. Польові спостереження проводили в прибережній зоні Одеської затоки та у відкритій частині північно-західної частини Чорного моря (ПЗЧМ) з використанням супутникових технологій у період з червня до серпня 2023 р. Об'єктом досліджень були угруповання фітопланктону, мікро- і макрофітобентосу. В роботі застосовані методи оцінки класичних показників морських водоростей, аналіз геоінформаційних даних та цілісний підхід із використанням універсальних морфофункціональних індикаторів. Встановлено, що найбільш висока концентрація хлорофілу *a* та відсоток площі «цвітіння» від загальної площі українського сектору ПЗЧМ спостерігалися із середини до кінця липня 2023 р. Для прибережного фітопланктону максимальні значення розвитку діатомових водоростей зареєстровані

Надійшла до редакції 18.04.2024. Після доопрацювання 06.05.2024. Підписана до друку 29.05.2024.
Опублікована 20.06.2024

Цитування. Мінічева Г.Г., Гаркуша О.П., Калашнік К.С., Маринець Г.В., Соколов Є.В. 2024. Реакція водоростей планктону та бентосу Чорного моря на наслідки руйнування греблі Каховського водосховища на р. Дніпро (Україна). *Альгологія*. 34(2): 104–129. <https://doi.org/10.15407/alg34.02.104>

This is open access article under the CC BY license (<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>)

через тиждень після катастрофи, ціанопрокаріот – через два тижні. Функціонування водоростей з різною екологічною активністю (S/W фітопланктону – 964,9, мікроепіфітону – 542,6, макрофіту – 80,9 ($\text{м}^2 \cdot \text{кг}^{-1}$) оптимізує механізм повернення водної екосистеми до регіонального стану після потрапляння великих об'ємів алохтонної речовини за рахунок почергового розвитку різних життєвих форм водоростей. Встановлено часові хвилеподібні реакції розвитку планктонних і бентосних водоростей в умовах безлімітної наявності поживних речовин у морському середовищі. Півперіод хвилі розвитку фітопланктону за значенням індексу поверхні (ІП, од.) досягається приблизно через 3 тижні. В максимальній фазі «цвітіння» відбувається пригнічення макрофітобентосу. Після спаду «цвітіння» відновлюються умови для подальшого розвитку бентосних макроводоростей, півперіод хвилі розвитку яких, за значенням ІП, становить приблизно 5 тижнів.

Ключові слова: фітопланктон, епіфітні мікроводорості, макрофітобентос, «цвітіння», морфофункціональні показники, Каховська катастрофа, Чорне море, Україна

Вступ

Вночі 6 червня 2023 р. внаслідок руйнування греблі Каховської ГЕС російськими військами на суходолі нижньої частині р. Дніпро та на прилеглий морській акваторії Чорного моря сталася масштабна екологічна катастрофа. За шість наступних діб з Каховського вдсх у пониззя Дніпра зійшло та потрапило до морської екосистеми близько 14 км^3 води, що становило 72% об'єму накопичених у ньому вод до моменту руйнування греблі (Tuchkovenko, Stepanenko, 2023).

В період з 7 до 24 червня в море надійшло 31% середньобагаторічного об'єму стоку Дніпра. В перший тиждень аномалія об'єму річкового стоку, який потрапив до екосистеми північно-західної частини Чорного моря (ПЗЧМ), склала + 650% (Minicheva et al., 2023).

Руйнування греблі Каховського вдсх створило умови безпрецедентного за масштабами антропогенного впливу, пов'язаного із залповим потраплянням до морської екосистеми прісних вод із високою концентрацією забруднюючих та поживних речовин. Незважаючи на трагічність гуманітарної ситуації, виникла необхідність використати такий унікальний природний експеримент у наукових цілях для фіксування *in situ* реакції морської екосистеми на ударний антропогенний вплив гігантського масштабу.

У морських екосистемах різні життєві форми одноклітинних та багатоклітинних водоростей є основним компонентом автотрофної ланки, з якої починається екологічний ланцюг продукування та трансформації органічної речовини та енергії. Набагато коротший життєвий цикл

водоростей планктону та бентосу, у порівнянні з вищими рослинами наземних екосистем, дозволяє альгоугрупованням водних екосистем дуже швидко реагувати на надходження у водне середовище додаткової кількості поживних речовин або інших видів енергії у вигляді тепла та світла й швидко збільшувати темп росту та інтенсивність первинно-продукційного процесу. Термодинамічний аналіз рослинного угруповання є базовим підходом у макроекології, де важлива не лише структура рослинних угруповань, але й обмін речовини та енергії (Wu et al., 2022). У зв'язку з цим ситуація надходження в екосистему ПЗЧМ із водами Каховського вдсх аномального, порівняно з регіональною нормою, обсягу розчиненої органічної та мінеральної речовини, дає змогу зафіксувати механізм послідовних реакцій різних життєвих форм водоростей планктону та бентосу на нелімітований поживний ресурс. При оцінці цієї конкретної ситуації необхідно враховувати відомі реакції водної рослинності, і насамперед фітопланктону, на високий трофічний рівень екосистеми, пов'язаний із впливом високої концентрації сполук мінерального й органічного азоту (N) та фосфору (P), а також співвідношенням N : P, що впливає на продукційний процес (Moschonas et al., 2017; Jiang, Nakano, 2022; Lee et al., 2022).

Важливим дослідницьким моментом фіксування реакцій водоростей планктону та бентосу на штучне залпове підвищення трофічного статусу морської екосистеми, яка опинилася під впливом водних мас Каховського вдсх, є необхідність цілісної оцінки всієї автотрофної ланки, включаючи всі життєві форми альгоугруповань у районі впливу. У зв'язку з цим для порівняльної оцінки об'єктом досліджень було обрано угруповання фітопланктону, мікро- і макроводоростей бентосу. Відомо, що спільне функціонування фітопланктону та макрофітів у тривимірному просторі водної екосистеми, яка має пелагіаль та бенталь, пов'язане з різними видами взаємовпливу, включаючи аллопатію, зміну видової структури фітопланктону під впливом заростей макрофітів, ефект затінення бентосних фітоценозів за умови інтенсивного «цвітіння» фітопланктону, а також спільний вплив на якість і прозорість водного середовища (Minicheva et al., 2009; Hilt, 2015; Plus et al., 2015; Aubry et al., 2020; Zhang et al., 2022).

Оцінюючи різні життєві форми альгоугруповання певного району досліджень, незалежно від цільового завдання, необхідно спиратися на відомі дані про флористичну структуру та особливості функціонування водоростей, включно з процесами «цвітіння» водоростей у регіональних умовах. Видовий склад, показники чисельності й біомаси, сезонна динаміка та просторовий розподіл фітопланктону достатньо вивчені у

ПЗЧМ (Nesterova, 2006). У зв'язку з особливістю регіону дослідження, який перебуває під постійним впливом трьох великих європейських річок – Дунаю, Дністра та Дніпра, явища «цвітіння» водоростей докладно описані в літературі. У ПЗЧМ «цвітіння» фітопланктону почали реєструвати на початку ХХ ст. У 70-ті роки під дією евтрофікації вперше для Чорного моря відмічено явище «червоного припливу», викликане «цвітінням» дінофітової водорісті *Prorocentrum cordatum* (Ostenfeld) J.D.Dodge (Nesterova, 2001). У період 1995–2005 рр. у прибережній зоні ПЗЧМ спостерігалось збільшення числа видів дінофітових водоростей – збудників цього явища та поява нових токсичних мікроводоростей (Terenko, Terenko, 2008). З 2010 р. у зв'язку з аномальними кліматичними умовами, пов'язаними з великим об'ємом річкового стоку внаслідок інтенсивних опадів та високої температури, у ПЗЧМ почали реєструвати «цвітіння» води, викликані токсичними видами ціанопрокаріот. Перший у Чорному морі випадок «цвітіння» *Nodularia spumigena* Mert. ex Born. et Flah., біомаса якої сягала $6200 \text{ г} \cdot \text{м}^{-3}$, був відмічений у липні 2010 р. (Alexandrov et al., 2012). У серпні 2010 р. в Одеській затоці вперше спостерігалось «цвітіння» *Aphanizomenon flos-aquae* Ralfs ex Bornet & Flahault (Terenko, Nesterova, 2015).

При аналізі реакцій автотрофних угруповань на зміну трофічного статусу екосистеми, як це було у випадку залпового надходження водних мас Каховського вдсх до ПЗЧМ, доцільно використовувати індикаторні властивості водоростей, які показово характеризують зміну екологічного статусу екосистеми. Функціональні індикатори макрофітів визнані чутливими показниками екологічного статусу класу водних екосистем за стандартами Морської рамкової директиви ЄС (MSFD) (DIRECTIVE 2008/56/EC; Berov et al., 2010; Dencheva, 2010; Minicheva, 2013). Доведено, що структурні й функціональні показники епіфітних мікроводоростей є чутливими до антропогенного навантаження й можуть використовуватися для оцінки екологічного стану водойм (Shcherbak, Semenyuk, 2011). Еколого-флористичні підходи альгоіндикації дозволили провести біоіндикацію водних об'єктів України (Barinova et al., 2019).

Цілісний підхід передбачає оцінку реакцій усіх життєвих форм водоростей на зміну зовнішніх умов екосистеми й вимагає використання універсальних функціональних індикаторів, які можна було б одночасно застосовувати до планктонних і бентосних угруповань водоростей. Таким універсальним інструментом порівняльної оцінки структурно-функціональної організації одноклітинних, багатоклітинних, планктонних, бентосних і перифітонних водоростей є комплекс морфо-функціональних показників, що базується на активних поверхнях водної

рослинності (Minicheva, 1998). Морфофункціональні показники макро-фітобентосу, фітопланктону та альгосистеми базифіт–епіфіт були використані як функціональні індикатори для оцінки екологічного статусу класу ПЗЧМ і лиманів північного Причорномор'я відповідно до вимог MSFD (Minicheva, 2013; Minicheva et al., 2015; Zotov, 2016; Kalashnik, 2018). Оцінка специфічної реакції різних типів угруповань водоростей в умовах різкої зміни солоності та підвищення трофічного статусу у зв'язку з потраплянням до морської екосистеми водних мас Каховського вдсх проводилася також з використанням морфофункціональних показників: індексу поверхні (П) угруповання, що відображає інтенсивність продукційного процесу, пов'язаного зі зростанням чи зниженням швидкості росту водоростей та питомої поверхні (S/W) популяції, яка кількісно характеризує екологічну активність видів. Можливість фіксувати часові коливання інтенсивності функціонування П водоростей планктону та бентосу, що характеризуються істотною різницею екологічної активності (S/W), дала змогу розглядати підвищення та зниження розвитку планктонних і бентосних водоростей як різнофазовий і різноперіодний хвильовий процес, широко відомий у загальній екології як експонентний ріст популяцій в умовах нелімітованого ресурсу (Gotelli, 2008; Vandermeer, 2010; Hadjibiros, 2013; Nathout, 2013) або зміна чисельності популяцій при конкурентних взаємовідносинах у системі хижак–жертва (Hadjibiros, 2013).

Нам необхідно було вирішити цільове завдання, пов'язане з оцінкою реакції водоростей планктону та бентосу Чорного моря на наслідки руйнування греблі Каховського вдсх на р. Дніпро, враховуючи принципи методології цілісної оцінки автотрофної ланки водних екосистем та сучасні методи, що ґрунтуються на морфофункціональних індикаторах різних життєвих форм водоростей. Тому метою даної роботи було вирішення двох взаємопов'язаних завдань:

- зафіксувати з використанням класичних показників морських водоростей (флористичний склад, чисельність, біомаса) просторово-часову реакцію розвитку планктонних, макро- та мікробентосних угруповань водоростей на залпове потрапляння до ПЗЧМ прісних вод, насичених поживними речовинами, після руйнування греблі Каховського вдсх на р. Дніпро;

- описати з використанням універсальних морфофункціональних індикаторів водної рослинності загальну картину хвилеподібної реакції планктонних і бентосних водоростей ПЗЧМ за наявності нелімітованої поживної речовини та оцінити часові періоди хвильової реакції, характерні для регіону дослідження, для життєвих форм водоростей з різною екологічною активністю.

Матеріали та методи

Дослідження проводили в прибережній зоні Одеської затоки ПЗЧМ з 07.06.2023 до 24.08.2023. Об'єктом досліджень слугували угруповання фітопланктону та фітобентосу, який складався з макроводоростей і епіфітних мікроводоростей. Відбір проб фітобентосу проводили на багаторічному моніторинговому полігоні «Біостанція», розташованому в районі мису Малий Фонтан (рис. 1). За період досліджень з твердого субстрату на глибині від 1 до 5 м було відібрано 84 кількісних проб макроводоростей та епіфітних мікроводоростей. Проби фітопланктону відбирали на полігоні «Біостанція» й додатково в акваторії пляжу Ланжерон (див. рис. 1). За досліджуваний період з поверхневого шару води було зібрано 32 проби фітопланктону.

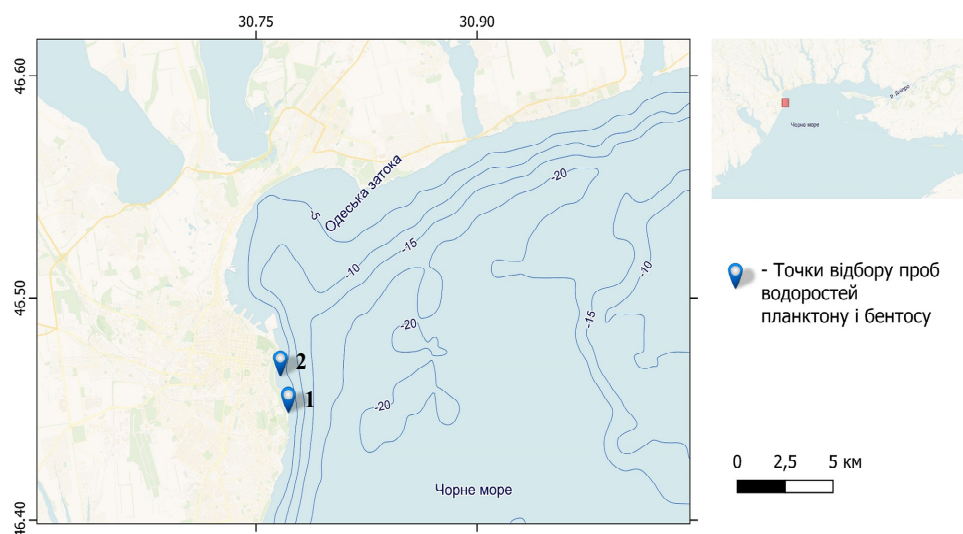


Рис. 1. Точки відбору проб водоростей фітопланктону та бентосу: 1 – полігон «Біостанція»; 2 – акваторія пляжу Ланжерон

При відборі та аналізі проб застосовували класичні методи обліку (Eremenko, 1980; Guslakov, 1980; Nesterova, 1988; Bryantseva et al, 2005; Moncheva, Papp, 2010). Для ідентифікації водоростей використовували визначники (Proshkina-Lavrenko, 1955; Zinova, 1967; Kondratyeva, 1968; Tsarenko, 1990; Guslakov et al., 1992; Hoppenrath et al., 2009; Kovalenko, 2009). Номенклатура водоростей наведена за міжнародним електронним каталогом *AlgaeBase* (Guiry, Guiry, 2024), імена авторів таксонів представлені у стандартному скороченні (IPNI, 2024). Розрахунок універсальних морфофункціональних показників для різних життєвих форм водоростей, якими є питома поверхня ($S/W, m^2 \cdot kg^{-1}$) та індекс

поверхні (III, од.), здійснювали за методиками, описаними в літературі (Minicheva et al., 2003; Kalashnik, 2013).

Геоінформаційні поверхні розподілу концентрацій хлорофілу *a* були отримані для ПЗЧМ на основі міжнародних платформ: Copernicus Marine Service – CMEMS (<https://marine.copernicus.eu/>) та безпосередньої обробки даних супутника Sentinel 3 (OLCI) з використанням біооптичного процесора Case 2 Regional Coast Colour (C2RCC). Процесор C2RCC є програмним забезпеченням для обробки даних кольору океану з різних супутникових інструментів, наприклад OLI, MERIS, MODIS, SeaWiFS, MSI і OLCI (Brockmann et al., 2016). Обробку супутникових даних за процесором C2RCC виконували із застосуванням набору нейронних мереж, які генеруються для кожного датчика з використанням підмножини його смуг. Точність та репрезентативність визначення дистанційних значень концентрацій хлорофілу *a* за допомогою C2RCC була перевірена для Українського сектору ПЗЧМ за щільністю кореляційного зв'язку з даними *in situ* (Vaičiūtė, et al., 2024).

Результати та обговорення

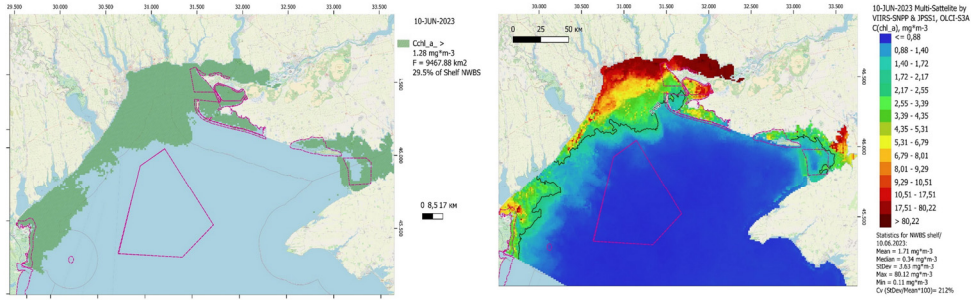
Супутникові дані «цвітіння» фітопланктону

Супутникові дані, отримані з Sentinel 3 (300 м/1 піксель) та VIIRS-SNPP (колишній MODIS6 1 km/1 піксель), дозволили оцінити просторову динаміку та часові тенденції динаміки «цвітіння» за показником концентрації хлорофілу *a*, який віддзеркалює інтенсивність «цвітіння» та є індикатором біомаси фітопланктону в морському середовищі (Boyer et al., 2009).

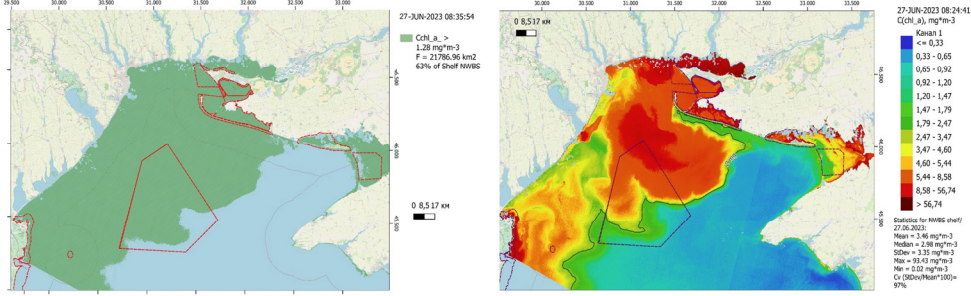
Оперативний моніторинг за впливом алохтонної речовини внаслідок підриву греблі Каховського водосховища та, як наслідок цього, евтрофікації дозволили оцінити просторову динаміку та тенденції «цвітіння» фітопланктону за показником концентрацій хлорофілу *a* в період 10.06.2023–24.08.2023 (рис. 2).

У першій половині червня основні площі «цвітіння» спостерігалися в Дніпровсько-Бузькому лимані та в прибережній частині Дунай-Дніпровського межиріччя, куди безпосередньо потрапили водні маси Каховського водосховища. В подальшому відбувалися процеси перемішування завдяки змінно-нагінним явищам, які призвели до поширення забруднених водних мас практично на весь північно-західний шельф. Ці процеси спостерігалися з кінця червня до кінця липня. В кінці серпня зафіксовано суттєве зниження інтенсивності «цвітіння» фітопланктону та повернення показника концентрації хлорофілу *a* до регіональних норм.

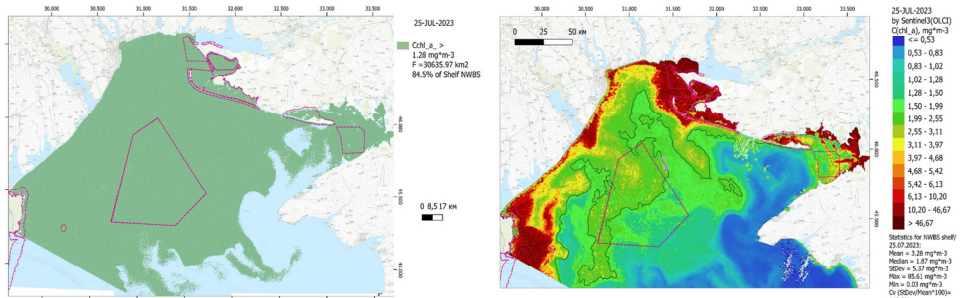
10 червня 2023



27 червня 2023



5 липня 2023



24 серпня 2023

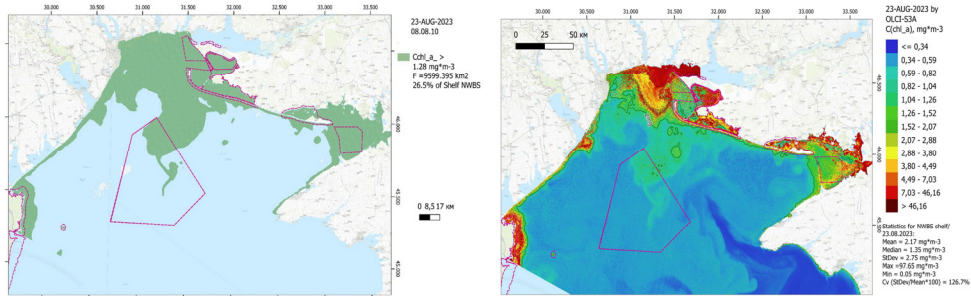


Рис. 2. Динаміка зміни загальної площі «цвітіння» (лівий вертикальний ряд) і концентрації хлорофілу *a* (правий вертикальний ряд) в ПЗЧМ у період з червня до серпня 2023 р.

Найвищий відсоток площі «цвітіння» фітопланктону загальної площі українського сектору ПЗЧМ зафіксовано з середини до кінця липня (рис. 3). Але вже до кінця серпня цей показник повернувся до рівня, який спостерігався до руйнування греблі.

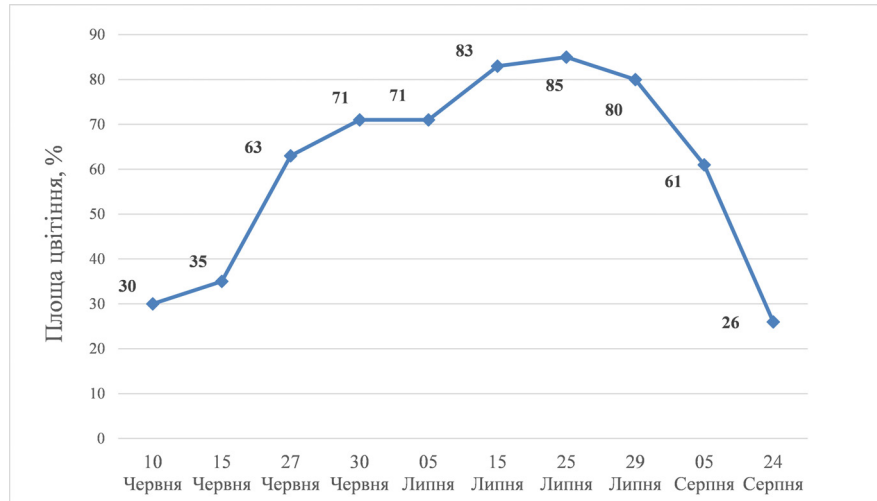


Рис. 3. Динаміка відсотка площі «цвітіння» фітопланктону в північно-західній частині Чорного моря в період з червня до серпня 2023 р.

Реакція угруповань фітопланктону

З червня до серпня 2023 р. на полігоні «Біостанція» у складі угруповання фітопланктону було виявлено 25 видів мікродоростей, які належали до 5 відділів: *Bacillariophyta* – 11, *Dinophyta* – 6, *Cyanoprokaryota* – 4, *Chlorophyta* – 3 та *Haptophyta* – 1. Середнє значення екологічної активності популяцій різних видів водоростей, які увійшли до угруповань фітопланктону, становило $964,9 \pm 41,3$ ($\text{м}^2 \cdot \text{кг}^{-1}$) (табл. 1). У складі фітопланктону домінували ціанобактерія *Jaaginema kisselevii* (Anisimova) Anagnostidis & Komárek, діатомові *Cylindrotheca closterium* (Ehrenberg) Reimann & J.C.Lewin, *Skeletonema costatum* (Greville) Cleve, *Pseudonitzschia delicatissima* (Cleve) Heiden, дінофітові *Prorocentrum cordatum* (Ostenfeld) J.D.Dodge, *P. micans* Ehrenberg та кокколитофорида *Gephyrocapsa huxleyi* (Lohmann) P.Reinhardt.

Упродовж 6–11 червня 2023 р. в Одеській затоці (пляж Ланжерон) фіксувалася перша фаза «цвітіння» води. Воно було «підготовлене» умовами опріснення, яке спостерігалось ще до руйнування греблі Каховського вдсх та відбувалося завдяки видам, що вже були присутні в затоці.

Таблиця 1. Мінливість видового складу й екологічної активності фітопланктону в Одеській затоці в період 07.06.2023–24.08.2023

Таксон	S/W (м ² ·кг ⁻¹)*	07.06.	29.06	15.07	28.07	24.08
<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> Ralfs ex Bornet & Flahault	1601,36±117,0	+	-	-	-	-
<i>Glaucospira laxissima</i> (G.S.West) Simic, Komárek & Dordevic	1007,15±43,18	-	-	-	+	+
<i>Jaaginema kisselevii</i> (Anisimova) Anagnostidis & Komárek	1114,12±51,93	D	+	-	D	D
<i>Snowella lacustris</i> (Chodat) Komárek & Hindák	1917,56±135,99	-	+	-	-	-
<i>Monoraphidium arcuatum</i> (Korshikov) Hindák	1148,61±4,91	+	-	-	+	+
<i>Monoraphidium contortum</i> (Thuret) Komárková- Legnerová	2037,21±3,10	-	-	-	-	+
<i>Oocystis lacustris</i> Chodat	709,53±2,59	+	-	-	-	-
<i>Ardissonea crystallina</i> (C.Agardh) Grunow	1008,54±63,78	+	-	-	-	-
<i>Cerataulina pelagica</i> (Cleve) Hendey	510,16±15,68	-	-	+	-	-
<i>Cocconeis scutellum</i> Ehrenberg	507,21±23,06	-	-	-	+	+
<i>Cyclotella caspia</i> Grunow	727,5±38,52	-	-	-	-	D
<i>Cylindrotheca closterium</i> (Ehrenberg) Reimann & J.C.Lewin	2209,11±109,39	D	-	-	+	+
<i>Navicula</i> sp.	732,72±28,63	-	-	-	+	D
<i>Nitzschia longissima</i> (Brébisson ex Kützing) Grunow	2325,12±128,21	-	+	-	-	-
<i>Proboscia alata</i> (Brightwell) Sundström	282,58±11,42	-	-	-	-	D
<i>Pseudo-nitzschia</i> <i>delicatissima</i> (Cleve) Heiden	1758,28±68,83	-	D	D	-	-

<i>Pseudosolenia calcar-avis</i> (Schultze) B.G.Sundström	362,15±12,59	-	-	-	+	-
<i>Skeletonema costatum</i> (Greville) Cleve	1416,71±34,94	D	-	-	+	+
<i>Diplopsalis lenticula</i> Bergh	274,69±11,62	+	-	-	+	-
<i>Kryptoperidinium triquetrum</i> (Ehrenberg) Tillmann, Gottschling, Elbrächter, Kusber & Hoppenrath	386±22,01	-	-	-	+	-
<i>Prorocentrum cordatum</i> (Ostenfeld) J.D.Dodge	469,06±34,88	+	D	+	+	+
<i>P. micans</i> Ehrenberg	290,35±9,30	-	-	+	D	-
<i>Peridinium</i> sp.	351,16±18,19	-	+	+	-	-
<i>Scrippsiella trochoidea</i> (F.Stein) A.R.Loeblich	375,25±17,64	+	-	-	-	-
<i>Gephyrocapsa huxleyi</i> (Lohmann) P.Reinhardt	601,43±24,58	-	D	D	D	-
Середнє значення	964,94±41,28	Загальна кількість видів				
		10	6	6	13	10

Позначення. Тут і в табл. 2, 3: D – домінантні види; * – значення S/W водоростей фітопланктону за: Minicheva et al., 2003.

При надходженні прісної води ціанобактерія *J. kisselevii* та діатомові *C. closterium* і *S. costatum* почали інтенсивно розвиватися, досягнувши рівня «цвітіння» $1,6\text{--}3,3 \cdot 10^6$ кл.·л⁻¹. Максимальні значення *Vacillariophyta* зареєстровані 11 червня, чисельність *S. costatum* збільшилася у 80 разів, *C. closterium* – у 50 (рис. 4).

Приблизно через два тижні почалася друга фаза «цвітіння» у прибережному фітопланктоні за участі ціанопрокаріот. Пік розвитку прийшовся на 18 червня. Так, чисельність *Aphanizomenon flosaquae* Ralfs ex Bornet & Flahault зросла в 2000 разів, *J. kisselevii* – в 70 разів.

Згодом під дією північно-західного вітру в результаті апвелінгу до берега прийшла холодна, солоня й прозора придонна вода. На 29.06.2023 на полігоні «Біостанція» кількісні показники фітопланктону вже були невисокими (цвітіння не відмічено) і домінувала кокколитофоріда *G. huxleyi* (чисельність $0,4 \cdot 10^6$ кл.·л⁻¹, біомаса $0,141 \text{ г} \cdot \text{м}^{-3}$) та діатомея *P. delicatissima* (чисельність $0,006 \cdot 10^6$ кл.·л⁻¹, біомаса $0,001 \text{ г} \cdot \text{м}^{-3}$).

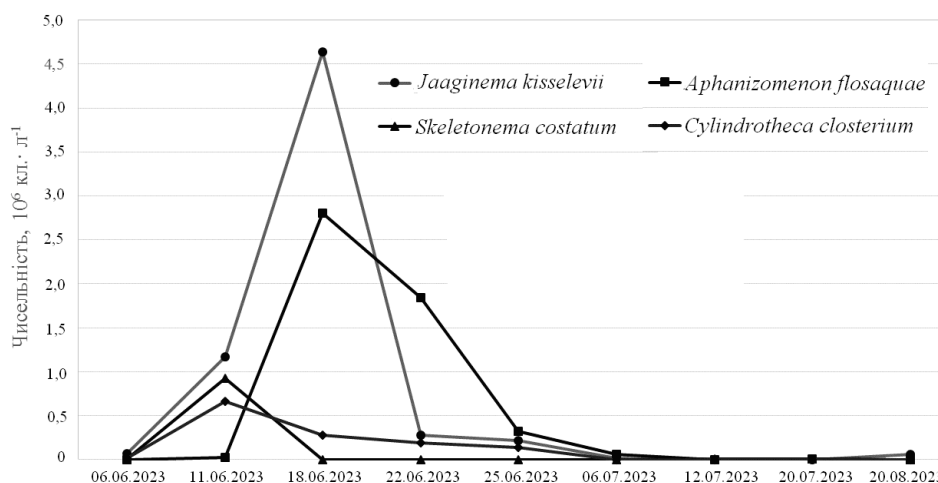


Рис. 4. Динаміка чисельності домінуючих видів фітопланктону в Одеській затоці в період з червня до серпня 2023 р.

З початку липня й до кінця серпня стан прибережного фітопланктону в основному стабілізувався (див. рис. 2) у зв'язку з гідрологічними умовами (солоність 14–16‰, температура води близько 20 °С). В акваторії пляжів у цей період загальна чисельність мікроводоростей коливалася в межах $0,02\text{--}0,1 \cdot 10^6$ кл. \cdot л $^{-1}$, біомаса – $0,09\text{--}0,3$ г \cdot м $^{-3}$. Домінували діатомові *S. costatum* (чисельність $0,04 \cdot 10^6$ кл. \cdot л $^{-1}$, біомаса $0,001$ г \cdot м $^{-3}$) та *P. delicatissima* (чисельність $0,01 \cdot 10^6$ кл. \cdot л $^{-1}$, біомаса $0,02$ г \cdot м $^{-3}$).

При порівнянні часової динаміки розвитку прибережного фітопланктону (див. рис. 4) з даними розподілу концентрації хлорофілу *a* по площі ПЗЧМ (див. рис. 2) спостерігався крок запізнення майже на місяць між піком чисельності фітопланктону в мілководній прибережній зоні Одеського узбережжя та максимальним відсотком площ «цвітіння» загалом для ПЗЧМ, з урахуванням офшорної глибинної частини шельфу. Пояснюється це тим, що для всієї акваторії, яка опинилася під впливом дії екологічної катастрофи, асиміляційні процеси, які переважно спостерігаються в поверхневому шарі, мають більшу масштабність та тривалість у порівнянні з прибережною зоною, де наслідки гідрологічного згинно-нагонного явища більш виражені та сприяють швидшій переробці поживних речовин планктонними водоростями. При певному напрямку вітру в прибережну зону надходять глибинні холодні солоні та чисті води, як це відбувалося наприкінці червня 2023 р. Таким чином, при сприятливих вітрових умовах, за рахунок розведення та перемішування

водних мас «цвітіння» фітопланктону швидше завершується в прибережній зоні, порівняно з віддаленими районами, де внаслідок вертикальної стагнації процеси асиміляції фітопланктоном мінеральних та органічних сполук азоту та фосфору можуть уповільнюватися.

Реакція угруповань макрофітобентосу

У період з червня до серпня 2023 р. на полігоні «Біостанція» у складі угруповань макрофітобентосу зафіксовано 13 видів водоростей, серед яких переважали *Chlorophyta* та *Rhodophyta* (табл. 2). Протягом усього періоду досліджень в макрофітобентосі були присутні *Cladophora vagabunda* (Linnaeus) Hoek, *Chaetomorpha linum* (O.Mull) Kütz. та *Ceramium siliquosum* var. *elegans* (Roth) G.Furnari. Домінантами угруповань фітобентосу з червня до серпня були 7 видів водоростей – 5 видів *Chlorophyta* та 2 види *Rhodophyta*. Середнє значення екологічної активності популяцій різних видів макроводоростей, які увійшли до угруповань фітобентосу в період з червня до серпня 2023 р., становило $80,95 \pm 4,6$ ($\text{м}^2 \cdot \text{кг}^{-1}$) (див. табл. 2), що майже на порядок нижче порівняно з фітопланктоном (див. табл. 1).

Таблиця 2. Мінливість видового складу та екологічної активності макрофітобентосу в Одеській затоці в період 07.06.2023–24.08.2023

Таксон	S/W ($\text{м}^2 \cdot \text{кг}^{-1}$)	07.06	29.06	15.07	28.07	24.08
<i>Bryopsis plumosa</i> (Huds.) Ag.	49,7 \pm 3,75	D	–	+	D	–
<i>Chaetomorpha linum</i> (O.Mull) Kütz.	20,17 \pm 0,55	+	+	+	+	+
<i>Cladophora vagabunda</i> (Linnaeus) Hoek	45,64 \pm 2,13	D	D	D	D	D
<i>Ulva intestinalis</i> Linnaeus	35,15 \pm 1,04	+	+	–	+	D
<i>Ulva linza</i> Linnaeus	45,52 \pm 1,79	+	+	D	–	–
<i>Ulva prolifera</i> O.Müller	42,05 \pm 2,04	–	D	+	+	–
<i>Acrochaetium secundatum</i> (Lyngb.) Nägeli	468,8 \pm 28,65	+	–	–	–	–
<i>Carradoriella denudata</i> (Dillwyn) A.M.Savoie & G.W.Saunders	43,68 \pm 2,55	+	–	–	+	+
<i>Carradoriella elongata</i> (Hudson) A.M.Savoie & G.W.Saunders	38,95 \pm 3,52	–	–	–	–	+

<i>Ceramium siliquosum</i> var. <i>elegans</i> (Roth) G.Furnari	24,86±1,47	D	D	D	+	+
<i>Ceramium virgatum</i> Roth	21,73±1,12	+	-	-	D	D
<i>Lomentaria clavellosa</i> (Lightfoot ex Turner) Gaillon	13,0±1,17	+	-	-	+	-
<i>Ectocarpus siliculosus</i> (Dillw.) Lyngb.	203,1±9,84	+	-	-	-	-
Середнє значення	80,95±4,59	Загальна кількість видів				
		11	6	6	9	7

Наприкінці липня зафіксовано найменше значення біомаси макрофітобентосу. Це пояснюється тим, що «цвітіння» фітопланктону пригнічує розвиток багатоклітинних водоростей за рахунок екранування фотосинтетично активної радіації, яка не досягає поверхні бенталі (рис. 5).

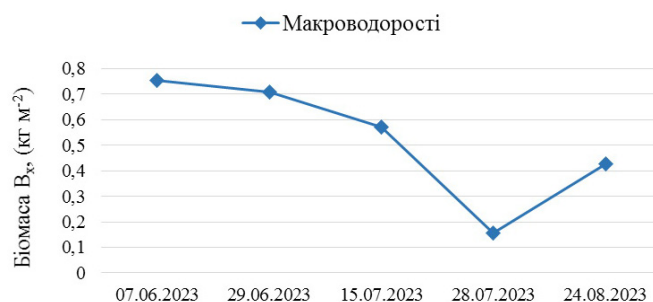


Рис. 5. Динаміка біомаси макрофітобентосу в Одеській затоці в період з червня до серпня 2023 р.

Реакція угруповань епіфітних мікробіот

Під час досліджень угруповань епіфітних мікробіот виявлено 12 видів, серед яких переважали *Bacillariophyta* (табл. 3). Протягом усього часу досліджень епіфітону були присутні *Cocconeis scutellum* var. *scutellum* Ehrenb., *Rhoicosphenia abbreviata* (C.Agardh) Lange-Bert. та *Tabularia fasciculata* (C.Agardh) D.M.Williams & Round. Середнє значення екологічної активності популяцій різних видів епіфітних мікробіот, які увійшли до угруповань фітобентосу в період з червня до серпня 2023 р., становило $542,68 \pm 18,2$ (м²·кг⁻¹) (див. табл. 3).

Таблиця 3. Мінливість видового складу та екологічної активності епіфітних мікроводоростей в Одеській затоці в період 07.06.2023–24.08.2023

Таксон	S/W (м ² ·кг ⁻¹)	07.06	29.06	15.07	28.07	24.08
<i>Achnanthes brevipes</i> C.Agardh	394,14±16,74	+	+	+	+	+
<i>Achnanthes longipes</i> C.Agardh	342,87±18,22	-	-	+	-	-
<i>Berkeleya rutilans</i> (Trentep. ex Roth) Grunow	204,61±8,24	-	-	+	-	-
<i>Cocconeis scutellum</i> var. <i>scutellum</i> Ehrenb.	571,38±14,85	+	-	D	D	D
<i>Grammatophora marina</i> (Lyngb.) Kütz.	502,41±31,68	-	D	D	D	D
<i>Melosira moniliformis</i> (O.Müll.) C.Agardh	295,17±21,08	-	+	-	-	-
<i>Melosira moniliformis</i> var. <i>subglobosa</i> (Grunow) Hust.	341,75±19,07	-	-	+	+	-
<i>Navicula</i> sp.	698,33±23,67	-	-	+	-	-
<i>Rhoicosphenia abbreviata</i> (C.Agardh) Lange-Bert.	998,54±7,48	+	D	D	D	-
<i>Tabularia fasciculata</i> (C.Agardh) D.M.Williams & Round	684,52±25,12	+	D	+	+	D
<i>Diatoma elongata</i> (Lyngb.) C.Agardh	820,65±17,40	-	+	-	-	-
<i>Phormidium nigroviride</i> (Thw. ex Gomont) Anagn. & Komárek	657,84±21,19	-	-	-	-	+
Середнє значення	542,68±18,24	Загальна кількість видів				
		4	6	8	6	4

Найбільша чисельність епіфітних мікроводоростей зафіксована 29 червня та 15 липня – 475 тис. кл.·см⁻¹ і 320 тис. кл.·см⁻¹ відповідно (рис. 6). Такі високі значення чисельності не характерні для кінця червня й середини липня, коли вже немає весняної інтенсифікації продукційного процесу, яка триває до середини червня. Інтенсивний кількісний розвиток

епіфітних мікроводоростей є результатом підвищення трофності водного середовища (Kalashnik, 2018).



Рис. 6. Динаміка чисельності епіфітних мікроводоростей в Одеській затоці в період з червня до серпня 2023 р.

Співвідношення реакцій планктонних і бентосних водоростей

В залежності від екологічної активності різних життєвих форм водоростей при зміні трофічних умов у водній екосистемі спостерігається різна за швидкістю реакція зміни показників розвитку альгогруповань. Індикатор екологічної активності виду пов'язаний із його участю в автотрофному процесі й може вимірюватися розмірами, формою клітин чи таломів, тривалістю життєвого циклу, питомою продуктивністю виду (Minicheva, 1997). Дрібні короткоциклічні форми одноклітинних водоростей, до яких належить фітопланктон та мікроепіфітон, представляють найбільш лабільний компонент автотрофної ланки, здатний дуже швидко реагувати на додатковий енергетичний ресурс природнього чи антропогенного походження. І навпаки, крупні багаторічні форми багатоклітинних водоростей, які представляють макрофітобентос, є стабільним компонентом автотрофної ланки, що накопичує енергію в рослинній біомасі та має більш тривалий цикл кругообігу синтезу й розкладу рослинної речовини порівняно з лабільним компонентом. Наявність лабільного та стабільного рослинного компонента у водних екосистемах за рахунок різних життєвих форм водоростей оптимізує механізм природної рівноваги, який при зовнішніх впливах, таких як Каховська екологічна катастрофа, забезпечує достатньо швидке

повернення системи в попередній стан, притаманний середньо-регіональним показникам структурно-функціональної організації рослинних угруповань. При невеликих потоках речовини та енергії, які проходять через водну екосистему, в оліго- та мезотрофних умовах перевагу функціонування в автотрофній ланці отримують водорості макрофітобентосу з низькою екологічною активністю. При природному чи антропогенному зростанні енергетично речовинних потоків, які впливають на трофічний стан водного середовища, до переробки речовини та енергії найшвидше підключаються лабільні водорості фітопланктону й мікроепіфітону. Хвилеподібні реакції зростання та спаду показників розвитку лабільного та стабільного компонента автотрофної ланки доповнюють одна одну, створюючи систему оптимального природного кругообігу речовини та енергії, яка повертає систему у вихідний регіональний стан. Розподіл та функціонування різних форм альгоугруповань у тривимірному просторі водної екосистеми також спрямовано на ефективність роботи механізму повернення екосистеми в рівноважний стан. Потрапляння в екосистему додаткових поживних речовин чи підвищення рівня фотосинтетично активної радіації та температури водного середовища викликає швидку реакцію лабільного компонента автотрофної ланки. «Цвітіння» фітопланктону, який має високу екологічну активність, починає екранувати макрофітобентос, угруповання якого має нижчу екологічну активність і в таких умовах не є ефективним порівняно з фітопланктоном. Процес «цвітіння» фітопланктону у водній екосистемі за екологічним сенсом спрямований на переробку розчиненої органічної речовини й на суходолі має аналог у вигляді пожежі, яка також трансформує мертву органічну речовину сухостою до мінеральної сполуки (Minicheva et al., 2014). Згодом процес «цвітіння» сходить нанівець, знижуючи трофічний рівень водойми, і відкриває шлях до пріоритетного розвитку макрофітобентосу.

Таким чином, підтримується принцип доцільності, який ефективно забезпечує екологічну рівновагу. Він пов'язаний із пріоритетом функції альтернативних елементів автотрофної системи залежно від особливостей та якості водного середовища та спрямований на якнайшвидше повернення екосистеми до стану, притаманному середньорегіональним показникам.

Універсальність морфофункціональних показників, які можна застосувати до будь якої життєвої форми водоростей та різного флористичного складу альгоугруповань, дозволяє провести кількісну оцінку взаємодії лабільного та стабільного компонентів автотрофної ланки й отримати цілісну картину реакції водної рослинності на ударні

антропогенні впливи, як у випадку з Каховською катастрофою. Значення показника питомої поверхні (S/W) окремого виду чи середнє значення для всього видового складу угруповання віддзеркалює екологічну активність елементів на різних ієрархічних рівнях організації. Індекс поверхні (ІП) характеризує загальну зовнішню метаболічну активну площу планктонного чи бентосного альгоценозу та показує інтенсивність його функції, яка реалізується шляхом зростання показників розвитку – чисельність, біомаса, покриття.

В табл. 1–3 відображено кількісні значення екологічної активності для кожного виду водоростей різних життєвих форм, які були зафіксовані в районі дослідження в тримісячний період після руйнування греблі Каховського вдсх. Видно, що значення екологічної активності лабільного компонента (S/W фітопланктону – $964,98 \text{ м}^2 \cdot \text{кг}^{-1}$, див. табл. 1; S/W мікроепіфітону – $542,68 \text{ м}^2 \cdot \text{кг}^{-1}$, див. табл. 2) на порядок вищі значень відповідного індикатора стабільного компонента (S/W макрофітобентосу – $80,95 \text{ м}^2 \cdot \text{кг}^{-1}$, див. табл. 3).

Відповідно, швидкість та сила реакції планктонних і бентосних водоростей, одночасно оцінена за допомогою ІП, дає можливість отримати загальну картину співвідношення динаміки лабільного й стабільного компонентів водної рослинності, яка реалізовувалася в пелагіалі та бенталі ПЗЧМ в умовах безлімітної наявності поживних речовин, які були принесені з водними масами Каховського вдсх. Якщо екологічна активність фітопланктону на порядок вища, ніж у макрофітобентосу, то в сприятливих умовах інтенсивність функціонування планктонних водоростей перевищує багатоклітинні бентосні водорості на два порядки. Наприкінці червня значення ІП для фітопланктону становили 2000–2500 од., для макрофітобентосу – 25–20 од. У водоростей планктону спостерігалася швидка реакція зростання інтенсивності функціонування. Півперіод хвилі зростання ІП фітопланктону було досягнуто вже приблизно через 3 тижні (рис. 7). Згідно з принципом доцільності взаємозв'язку лабільного та стабільного компонентів автотрофної ланки, за умов високої трофності водного середовища «цвітіння» фітопланктону в пелагіалі та екранування фотосинтетично активної радіації лише погіршило умови розвитку макрофітів в бенталі й призвело до пригнічення стабільного компонента рослинності, який є нефективним, коли необхідно швидко асимілювати великі потоки алохтонної речовини. Відповідно, показники розвитку ценозів макрофітобентосу повільно почали знижуватися й півперіод хвилі падіння ІП макрофітобентосу був досягнутий приблизно лише за 5 тижнів (див. рис. 7).

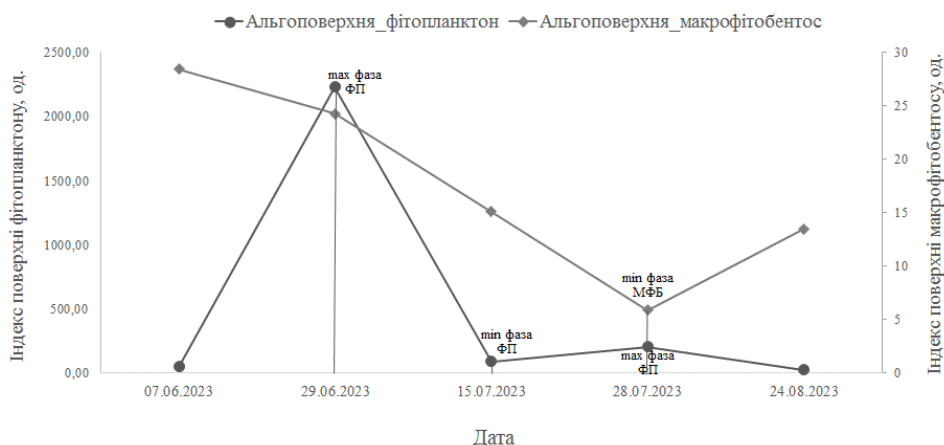


Рис. 7. Співвідношення хвилеподібної динаміки інтенсивності автотрофного процесу для фітопланктону та макрофітобентосу в тримісячний період після руйнування греблі Каховського водосховища на р. Дніпро

Таким чином, емпірична оцінка інтенсивності розвитку планктонних і бентосних водоростей за допомогою універсальних морфофункціональних показників дозволили оцінити та співвіднести масштаб швидкості й сили реакцій лабільного та стабільного компонентів автотрофів для умов безлімітної концентрації поживних речовин, які потрапили до ПЗЧМ із водами Каховського водосховища. Отримана інформація щодо часу та сили реакції автотрофних угруповань, яка прив'язана до певної регіональної екосистеми, є основою для подальших прогнозів зміни в структурно-функціональній організації угруповань різних життєвих форм водоростей та інтенсивності первинно-продукційного процесу не тільки при можливих техногенних катастрофах, подібних Каховській, але й внаслідок аномальної зміни клімату, що впливає на об'єм річкового стоку, який несе поживні речовини, та температурний режим.

Висновки

За даними супутникових спостережень, найбільш висока концентрація хлорофілу *a* та відсоток площі «цвітіння» фітопланктону від загальної площі українського сектору ПЗЧМ був зафіксований з середини до кінця липня 2023 р. З кінця серпня, приблизно через три місяці після руйнування Каховської греблі, ці показники повернулися до середньорегіонального рівня.

У прибережному фітопланктоні максимальні значення діатомових водоростей зареєстровані через тиждень після катастрофи – 11 червня. В цей період чисельність *S. costatum* збільшилась у 80 разів, *C. closterium* –

у 50. Пік розвитку ціанопрокаріот зафіксовано через два тижні після підриву Каховської греблі – 18 червня. Чисельність *A. flosaquae* зростає у 2000 разів, *J. kisselevii* – у 70 разів.

Між піком чисельності фітопланктону в прибережній зоні Одеського узбережжя та максимальним відсотком площ «цвітіння» загалом для ПЗЧМ спостерігався крок запізнення на місяць. Це пояснюється тим, що асиміляційні процеси, які проходять у поверхневому шарі глибоководної зони, мають більшу тривалість за рахунок стабільних гідрологічних умов. У мілководній прибережній зоні під впливом згінно-нагонного явища, яке приносить чисті води глибинного шару, розбавлення та перемішування прискорює швидкість переробки поживних речовин планктонними водоростями й час «цвітіння» скорочується.

«Цвітіння» фітопланктону в прибережній зоні та пов'язане з цим зменшення прозорості води пригнітило розвиток макрофітобентосу, біомаса якого наприкінці липня зменшилася більш як у 4 рази порівняно з такою до катастрофи. В кінці серпня, після закінчення «цвітіння» фітопланктону, відбулося поступове відновлення стану бентосних угруповань макроводоростей.

Найбільш високі показники розвитку епіфітних мікроводоростей відмічені через три тижні після руйнування греблі Каховського вдсх. Чисельність водоростей мікроепіфітону з кінця червня до середини липня в 3-4 рази перевищувала регіональні показники для літнього сезону. З кінця липня відмічено зменшення значень чисельності епіфітних мікроводоростей і в кінці серпня відбулося повернення показників розвитку до регіональних норм.

Різниця між значеннями екологічної активності лабільного (S/W фітопланктону – $964,9 \text{ м}^2 \cdot \text{кг}^{-1}$, мікроепіфітону – $542,6 \text{ м}^2 \cdot \text{кг}^{-1}$) і стабільного (S/W макрофітів – $80,9 \text{ м}^2 \cdot \text{кг}^{-1}$) компонентів автотрофної ланки становить один порядок величин. Це оптимізує механізм повернення водної екосистеми до регіонального стану після потрапляння великих об'ємів алохтонної речовини за рахунок почергового розвитку різних життєвих форм водоростей. При високій концентрації поживних речовин пріоритет розвитку належить одноклітинним водоростям. Зниження концентрації поживних речовин в екосистемі і збільшення прозорості водного середовища, після «цвітіння» створює умови подальшого розвитку багатоклітинних водоростей бенталі.

На підставі штучного експерименту, пов'язаного з Каховською екологічною катастрофою, для ПЗЧМ встановлені часові реакції розвитку планктонних і бентосних водоростей в умовах безлімітної наявності поживних речовин у морському середовищі. Півперіод хвилі розвитку

фітопланктону за значенням індексу поверхні (П, од.) досягається приблизно через 3 тижні. У максимальній фазі «цвітіння» відбувається пригнічення макрофітобентосу. Після спаду «цвітіння» повертаються умови для подальшого розвитку бентосних макроводоростей, півперіод хвилі розвитку яких, за значенням П, становить приблизно 5 тижнів.

Список літератури

- Alexandrov B.G., Terenko L.M., Nesterova D.A. 2012. The first case of a water bloom by *Nodularia spumigena* Mert. ex Bom. et Flah. (Cyanoprokaryota) in the Black Sea. *Algologia*. 22(2): 152–164. [Александров Б.Г., Теренко Л.М., Нестерова Д.А. 2012. Первый случай «цветения» в Черном море *Nodularia spumigena* Mert. ex Bom. et Flah. (Cyanoprokaryota). *Альгология*. 22(2): 152–164]. <https://old.algologia.co.ua/archive/22/2>
- Aubry F.B., Acri F., Scarpa G.M., Braga F. 2020. Phytoplankton – Macrophyte Interaction in the Lagoon of Venice (Northern Adriatic Sea, Italy). *Water*. 12: 2810.
- Barinova S.S., Belous O.P., Tsarenko P.M. 2019. *Algal indication of water bodies in Ukraine: methods and perspectives*. Haifa, Kyiv: Univ. Haifa Publ. 367 p. [Баринова С.С., Белоус Е.П., Царенко П.М. 2019. *Альгоиндикация водных объектов Украины: методы и перспективы*. Хайфа, Киев: Изд-во Ун-та Хайфы. 367 с.].
- Berov D., Karamfilov V., Vasilev V., Hiebaum G. 2010. Benthic macroalgal communities as Ecological Quality Indicator of Bulgarian Black Sea coastal water. *J. Balkan Ecol.* 13(2): 161–171.
- Boyer J.N., Kelble C.R., Ortner P.B., Rudnick D.T. 2009. Phytoplankton bloom status: Chlorophyll a biomass as an indicator of water quality condition in the southern estuaries of Florida, USA. *Ecological Indicators*. 9(6): 56–67.
- Brockmann C., Doerffer R., Peters M., Kerstin S., Embacher S., Ruescas A. 2016. Evolution of the C2RCC neural network for Sentinel 2 and 3 for the retrieval of ocean colour products in normal and extreme optically complex waters. In: *Proceedings of the Living Planet Symposium* (Prague, 9–13 May, 2016). P. 54.
- Bryantseva Yu.V., Lyakh A.M., Sergeeva O.V. 2005. *Calculation of biovolumes and surface areas of Black Sea microalgae*. Sevastopol: Inst. Biol. South. Seas. Preprint. 25 p. [Брянцева Ю.В., Лях А.М., Сергеева А.В. 2005. *Расчет объемов и площадей поверхности одноклеточных водорослей Черного моря*. Севастополь: ИнБЮМ. Препринт. 25 с.].
- Copernicus Marine Service. URL: <https://marine.copernicus.eu/>
- Dencheva K. 2010. Application of morpho-functional parameters of macrophytes for European water framework directive purposes. *CR Acad. Bulg. Sci.* 63(6): 893–900.
- Directive 2008/56/EC of the European Parliament and of the Council establishing a framework for Community action in the field of marine environmental policy, 17 June 2008 (MSFD, 2008/56/EC).

- Eremenko T.I. 1980. Macrophytobenthos. In: *Guide to methods of biological analysis of sea water and bottom sediments*. Leningrad: Gidrometeoizdat. Pp. 170–177. [Еременко Т.И. 1980. Макрофитобентос. В кн.: *Руководство по методам биологического анализа морской воды и донных отложений*. Ленинград: Гидрометеоиздат. С. 170–177].
- Gotelli N.J. 2008. *A Primer of Ecology*. Sinauer Assoc. Inc., Sunderland, Massachusetts. 314 p.
- Guiry M.D., Guiry G.M. 2024. *AlgaeBase*. World-wide electron. publ. Nat. Univ. Ireland, Galway. <https://www.algaebase.org> (accessed 29 February 2024)
- Guslakov N.E. 1980. Microphytobenthos. In: *Guide to methods of biological analysis of sea water and bottom sediments*. Leningrad: Gidrometeoizdat. Pp. 166–170. [Гусляков Н.Е. 1980. Микрофитобентос. В кн.: *Руководство по методам биологического анализа морской воды и донных отложений*. Ленинград: Гидрометеоиздат. С. 166–170].
- Guslakov N.E., Zakordonets O.A., Gerasimiuk V.P. 1992. *Atlas of diatoms of benthos of the north-western part of the Black Sea and adjoining reservoirs*. Kyiv: Nauk. Dumka. 109 p. [Гусляков Н.Е., Закардонец О.А., Герасимюк В.П. 1992. *Атлас диатомовых водорослей бентоса северо-западной части Чёрного моря и прилегающих водоёмов*. Киев: Наук. думка. 109 с.].
- Hadjibiros K. 2013. *Ecology and Applied Environmental Science*. 1th ed. Boca Raton, FL: CRC Press. 290 p.
- Hathout D. 2013. Modeling population growth: exponential and hyperbolic modeling. *Appl. Mat.* 4: 299–304.
- Hilt S. 2015. Regime shifts between macrophytes and phytoplankton – concepts beyond shallow lakes, unravelling stabilizing mechanisms and practical consequences. *Limnetica*. 34(2): 467–480.
- Hoppenrath M., Elbrachter M., Drebes G. 2009. *Marine phytoplankton*. Kleine Senckenberg Reihe. Stuttgart: Schweizer. Verlag. 264 p.
- IPNI. 2024. *International Plant Names Index*. Publ. Int. <http://www.ipni.org>. Roy. Bot. Gardens Kew, Harvard Univ. Herbaria & Librar. and Austral. Nat. Herbar. (accessed Retrieved 29 February 2024)
- Jiang M., Nakano S. 2022. The crucial influence of trophic status on the relative requirement of nitrogen to phosphorus for phytoplankton growth. *Water Res.* 222(6): 118868.
- Kalashnik E.S. 2013. Principles for calculating the surface indices of the epiphytic component of the basiphyte – epiphyte algosystem. In: *Materials of the VIII International scientific and practical work conference*. Sevastopol. Pp. 67–69. [Калашник Е.С. 2013. Принципы расчета индексов поверхности эпифитного компонента альгосистемы «базифит-эпифит». В кн: *Тезисы VIII Международной научно-практической конференции*. Севастополь. С. 67–69].
- Kalashnik E.S. 2018. Indices of the basiphyte–epiphyte algosystem as indicators of the ecological status of marine coastal ecosystems. *Int. J. Algae*. 20(3): 265–276.
- Kalugina-Gutnik A.A. 1975. *Phytobenthos of the Black Sea*. Kyiv: Nauk. Dumka. 248 p. [Калугина-Гутник А.А. 1975. *Фитобентос Черного моря*. Киев: Наук. думка. 248 с.].

- Kondratyeva N.V. 1968. *Hormogoniophyceae*. In: *Identification manual of freshwater algae of the Ukrainian SSR*. Issue. 1. *Blue-green algae – Cyanophyta*. Pt. 2. Kyiv: Nauk. Dumka. 523 p. [Кондратьєва Н.В. 1968. *Hormogoniophyceae*. В кн.: *Визначник прісноводних водоростей Української РСР*. Вип. 1. *Синьозелені водорості – Cyanophyta*. Ч. 2. Київ: Наук. думка. 523 с.].
- Kovalenko O.V. 2009. *Flora algae of Ukraine*. Vol. 1, issue 1. *Chroococcales*. Kyiv. 397 p. [Коваленко О.В. 2009. *Флора водоростей України*. Т. 1, вип. 1. *Chroococcales*. Київ. 397 с.].
- Lee S.H., Bhavya P.S., Kim B.K. 2022. Marine Nitrogen Fixation and Phytoplankton Ecology. *Water*. 14(10): 1638.
- Minicheva G.G. 1997. Morphofunctional aspects of algae body shape diversity. *Algologia*. 7(3): 241–250. [Мінічева Г.Г. 1997. Морфофункціональні аспекти різноманітності форми тіла водоростей. *Альгологія*. 7(3): 241–250].
- Minicheva G.G. 1998. *Morphofunctional basis of the formation of marine phyto-benthos*: Dr. Sci. (Biol.) Abstract. Sevastopol. 32 p. [Мінічева Г.Г. 1998. *Морфофункціональні основи формування морського фітобентосу*: Автореф. дис... д-ра біол. наук. Севастополь. 32 с.].
- Minicheva G.G. 2013. Use of the macrophytes morphofunctional parameters to assess ecological status class in accordance with the EU WFD. *Mar. Ecol. J.* 3: 5–21.
- Minicheva G.G., Zotov A.B., Kosenko M.N. 2003. *Methodical recommendations on the morphofunctional indices defined for unicellular and multicellular forms of aquatic vegetation*. Odessa. 32 p. [Мінічева Г.Г., Зотов А.Б., Косенко М.Н. 2003. *Методическі рекомендації по определению морфофункціональних показателів одноклітинних і багатоклітинних форм водної рослинності*. Одеса. 32 с.].
- Minicheva G.G., Kosenko M.N., Shvets A.V. 2009. Phyto-benthos of the large and small Phyllophora fields, as a reflection of the current ecological state of the northwestern part of the Black Sea. *Mar. Ecol. J.* 4(8): 24–40. [Мінічева Г.Г., Косенко М.Н., Швець А.В. 2009. Фітобентос великого і малого Філлофорних полів як відображення сучасного екологічного стану північно-західної частини Чорного моря. *Мор. екол. журн.* 4(8): 24–40].
- Minicheva G.G., Zotov A.B., Kalashnik E.S. 2014. Comparison of «bloom» and fire on the example of algae system phytoplankton-macrophytes. *Int. J. Algae*. 16(3): 263–270.
- Minicheva G.G., Zotov A.B., Bolshakov V.M., Kalashnik K.S., Marinets G.V., Shvets G.V. 2015. Autotrophic surfaces – a phytoindication tool for monitoring aquatic ecosystems. *Nauk. zap. Ternop. nats. ped. univ. Ser. Biol.* 64(3–4): 470–473. [Мінічева Г.Г., Зотов А.Б., Большаков В.М., Калашнік К.С., Маринець Г.В., Швець Г.В. 2015. Автотрофні поверхні – інструмент фітоіндикації для моніторингу водних екосистем. В кн: *Наук. зап. Терноп. нац. пед. уні-ту. Сер. Біол.* 3–4(64): 470–473].
- Minicheva G.G., Bondarenko O.S., Bogatova Yu.I., Bolshakov V.M., Bushuiev S.G., Garkusha O.P., Dyatlov S.Ye., Kalashnik E.S., Koshelev O.V., Kudrenko S.A., Kulakova I.I., Marinets A.V., Migas R.V., Martynyuk M.O., Nikonova S.Ye., Rybalko O.A., Synyogub I.O., Sokolov Ye.V., Stadnichenko S.V., Khutornoi S.O., Vinogradov O.K.,

- Kvach Yu.V., Demchenko V.O., Son M.O. 2023. Reaction of the marine ecosystem to the consequences of destruction of the Kakhovka Reservoir dam. *Mar. Ecol. J.* 1–2: 52–68. [Мінічева Г.Г., Бондаренко О.С., Богатова Ю.І., Большаков В.М., Бушуєв С.Г., Гаркуша О.П., Дятлов С.Є., Калашнік К.С., Кошелєв О.В., Кудренко С.А., Кулакова І.І., Маринєць Г.В., Мігас Р.В., Мартинюк М.О., Ніконова С.Є., Рибалко О.А., Синьогуб І.О., Соколов Є.В., Стадніченко С.В., Хуторной С.О., Виноградов О.К., Квач Ю.В., Демченко В.О., Сон М.О. 2023. Реакція морської екосистеми на наслідки руйнування греблі Каховського водосховища. *Мор. екол. журн.* 1–2: 52–68].
- Moncheva S., Part B. 2010. *Manual for Phytoplankton Sampling and Analysis in the Black Sea*. Istanbul. 68 p.
- Moschonas G., Gowen R.J., Paterson R.F., Gowen R.J., Paterson R.F., Mitchell E., Stewart B.M., McNeill S., Gibert P.M., Davidson K. 2017. Nitrogen dynamics and phytoplankton community structure: the role of organic nutrients. *Biogeochemistry*. 134(1): 125–145.
- Nesterova D.A. 1988. *Methodological recommendations for the collection and processing of marine phytoplankton*. Odessa: IBSS. 19 p. [Нестерова Д.А. 1988. *Методические рекомендации по сбору и обработке морского фитопланктона*. Одесса: ИнБИОМ. 19 с.].
- Nesterova D.A. 2001. Bloom of water in the northwestern part of the Black Sea (Review). *Algologia*. 11(4): 502–513. [Нестерова Д.А. «Цветение» воды в северо-западной части Чёрного моря (Обзор). *Альгология*. 11(4): 502–513].
- Nesterova D.A. 2006. Phytoplankton. In: *Northwestern part of the Black Sea: Biology and ecology*. Kyiv: Nauk. Dumka. Pp. 175–184. [Нестерова Д.А. 2006. Фитопланктон. В кн: *Северо-западная часть Чёрного моря: биология и экология*. Киев: Наук. думка. С. 175–184].
- Plus M., Auby I., Maurer D., Trut G., Amo Y., Dumas F., Thouvenin B. 2015. Phytoplankton versus macrophyte contribution to primary production and biogeochemical cycles of a coastal mesotidal system. A modelling approach. *Estuar., Coastal Shelf Sci.* 165: 52–60.
- Proshkina-Lavrenko A.I. 1955. *Diatoms of plankton of the Black Sea*. Moscow, Leningrad: AN SSSR Publ. 222 p. [Прошкина-Лавренко А.И. 1955. Диатомовые водоросли планктона Черного моря. М., Л.: Изд-во АН СССР. 222 с.].
- Shcherbak V.I., Semenyuk N.Ye. 2011. The use of phytomicroperiphyton to assess the ecological status of anthropogenically altered aquatic ecosystems. *Hydrobiol. J.* 47(2): 27–42. [Щербак В.И., Семенюк Н.Е. 2011. Использование фитомикроперифитона для оценки экологического состояния антропогенно измененных водных экосистем. *Гидробиол. журн.* 47(2): 27–42].
- Terenko L.M., Terenko G.V. 2008. Long-term dynamics of blooms microalgae in the coastal zone of the Odessa Bay (Black Sea). *Mar. Ecol. J.* 2(7): 76–86. [Теренько Л.М., Теренько Г.В. 2008. Многолетняя динамика «цветений» микроводорослей в прибрежной зоне Одесского залива (Чёрное море). *Мор. екол. журн.* 2(7): 76–86].
- Terenko L.M., Nesterova D.A. 2015. *Cyanoprokaryota* of the plankton of the Northwestern Black Sea (Ukraine). *Algologia*. 25(3): 278–296. [Теренько Л.М., Нестерова Д.А. 2015. *Суанопрокариота* планктона северо-западной части Черного моря (Украина). *Альгология*. 25(3): 278–296].

- Tsarenko P.M. 1990. *Brief identification manual of chlorococcal algae of Ukrainian SSR*. Kyiv: Nauk. Dumka. 208 p. [Царенко П.М. 1990. *Краткий определитель хлорококковых водорослей Украинской ССР*. Київ: Наук. думка. 208 с.].
- Tuchkovenko Yu., Stepanenko S. 2023. The impact of destruction of the Kakhovka dam on the environmental status of the Odesa area of the Black Sea. *Probl. water suppl., sewer. hydraul.* 44: 71–80. [Тучковенко Ю.С., Степаненко С.М. 2023. Вплив руйнування греблі Каховської ГЕС на екологічний стан Одеського району Чорного моря. *Проблеми водопостачання, водовідведення та гідравліки*. 44: 71–80].
- Vaičiūtė D., Sokolov Y., Bučas M., Dabulevičienė T., Zotova O. 2024. Earth Observation-Based Cyanobacterial Bloom Index Testing for Ecological Status Assessment in the Open, Coastal and Transitional Waters of the Baltic and Black Seas. *Rem. Sens.* 16(4): 696.
- Vandermeer J. 2010. How Populations Grow: The Exponential and Logistic Equations. *Nat. Educat. Know.* 3(10): 15.
- Wu Z., Chen M., Fu X., Ouyang L., Wu X. 2022. Thermodynamic analysis of an ecologically restored plant community: Ecological niche. *Ecol. Mod.* 464.
- Zhang Y., Xu D, Li T, Qiao L, Xu N. 2022. Effects of large-scale Sargassum fusiforme culture on phytoplankton community structure and water quality. *Front. Mar. Sci.* Vol. 9.
- Zinova A.D. 1967. *Identification manual of green, brown and red algae of the Southern seas of the USSR*. Moscow; Leningrad: Nauka Press. 397 p. [Зинова А.Д. *Определитель зелёных, бурых и красных водорослей южных морей СССР*. М.; Л.: Наука. 397 с.].
- Zotov A. B. 2016. Possibility of use of phytoplankton surface characteristics as indicator, which meets EU Water Framework Directive provisions. *Hydrobiol. J.* 52(2): 3–14. [Зотов А.Б. 2016. Возможности использования показателей поверхности фитопланктона в качестве фитоиндикаторов водной директивы ЕС. *Гидробиол. журн.* 52(2): 3–14].

Minicheva G.G. (<https://orcid.org/0000-0002-2550-5369>)

Garkusha O.P. (<https://orcid.org/0000-0002-3148-7996>)

Kalashnik K.S. (<https://orcid.org/0000-0002-1845-249X>)

Marinets G.V. (<https://orcid.org/0009-0007-5740-9308>)

Sokolov Y.V. (<https://orcid.org/0000-0002-1342-1109>)

Institute of Marine Biology, NAS of Ukraine,
37 Pushkinska Str., Odesa 65048, Ukraine

Reaction of planktonic and benthic algae in the Black Sea to the consequences of the destruction of the Kakhovska Reservoir dam on the Dnipro River (Ukraine)

The paper presents the results of study of the effects of the destruction of the Kakhovka dam on the Black Sea phytoplankton and phytobenthos. As a result of dam blast, unprecedented event took place: a huge volume of fresh water with a high concentration of nutrients and pollutants was dumped into the marine ecosystem. Field observations were conducted in the coastal zone of the

Odesa Bay and in the open part of the northwestern part of the Black Sea (NWPB) using satellite technologies, in the period of June–August 2023. The object of research were communities of phytoplankton, micro- and macrophytobenthos. The methods include classical indices of marine algae assessment, analysis of satellite data and a holistic approach using universal morpho-functional indicators. The highest values both of chlorophyll *a* concentration and the ratio of water bloom area to the total area of the Ukrainian sector of the NWPB were recorded from the middle to the end of July 2023. For coastal phytoplankton, the maximum values of quantitative indicators of diatoms were noted one week after the catastrophe, of cyanoprokaryotes – two weeks later. Functioning of algae with different ecological activity (S/W of phytoplankton – 964.9, microepiphyton – 542.6, macrophytes – 80.9 (m²·kg⁻¹) optimizes the mechanism of restoration of the marine ecosystem to the state before the disaster. Temporary wave-like outbreaks of the development of planktonic and benthic algae in conditions of unlimited availability of nutrients in the marine environment were revealed. The half-period of the wave of phytoplankton growth according to the value of the Surface Index (SI, unit) is reached in approximately 3 weeks. In the maximum phase of water bloom the development of macrophytobenthos is inhibited. As the intensity of the bloom fades, the conditions for the further development of benthic macroalgae are restored. The half-period of the wave of phytobenthos development (according to the IP value) is approximately 5 weeks.

Key words: phytoplankton, epiphytic microalgae, macrophytobenthos, water bloom, morphofunctional indicators, Kakhovka catastrophe, Black Sea, Ukraine

Citation. Minicheva G.G, Garkusha O.P., Kalashnik K.S., Marinets G.V., Sokolov Y.V. 2024. Reaction of planktonic and benthic algae in the Black Sea to the consequences of the destruction of the Kakhovska Reservoir dam on the Dnipro River (Ukraine). *Algologia*. 34(2): 104–129. <https://doi.org/10.15407/alg34.02.104>