

ТЕОРІЯ МЕТАУГРУПОВАНЬ В ОЦІНЦІ РІЗНОМАНІТТЯ АЛЬГОУГРУПОВАНЬ НПП «НИЖНЬОСУЛЬСЬКИЙ»

Володимир ЩЕРБАК, Наталія СЕМЕНЮК

На основі підходів теорії метаугруповань оцінено вплив просторового чинника на різноманіття локальних угруповань фітопланктону та фітоепіфітону НПП «Нижньосулський». Таксономічне різноманіття локальних угруповань фітопланктону змінювалось від 9 до 73 ввт, і в середньому складало 38 ± 3 ввт; фітоепіфітону – від 4 до 48 ввт, у середньому 31 ± 1 ввт. Аналіз просторової динаміки локальних альгоугруповань показав, що на річковій та річково-озерній ділянках фітоепіфітон характеризувався вищим таксономічним різноманіттям, ніж фітопланктон, а на озерно-острівній ділянці, навпаки, таксономічне різноманіття фітопланктону було вищим. При цьому спостерігається тенденція до зростання різноманіття фітопланктону по поздовжньому профілю гідроекосистеми, а для фітоепіфітону такої тенденції не виявлено. Встановлено обернену залежність коефіцієнтів видової подібності Серенсена для локальних водоростевих угруповань від географічної (евклідової) відстані між локалітетами (станціями спостереження). Це свідчить про те, що просторовий чинник відіграє важливу роль у формуванні різноманіття альгоугруповань, і зі збільшенням географічної відстані зменшуються можливості для розселення видів. Коефіцієнти лінійної регресії, які відображають швидкість зниження подібності локальних угруповань з відстанню, були значно вищими для фітопланктону, ніж для фітоепіфітону, що притаманно евтрофним водним екосистемам.

Ключові слова: фітопланктон, фітоепіфітон, просторовий чинник, зниження подібності з відстанню.

Інститут гідробіології НАН України, просп. Володимира Івасюка 12, Київ, 04210, Україна; e-mail: ek424nat@ukr.net, natasemenyuk@gmail.com

Щербак В.: <https://orcid.org/0000-0002-1237-6465>

Семенюк Н.: <https://orcid.org/0000-0003-4447-3507>

Metacommunity theory in assessing the algal communities diversity of the “Nyzhniosulskyi” National Natural Park Shcherbak V., Semeniuk N.

The paper assesses the effect of spatial factor upon the diversity of local communities of phytoplankton and epiphytic algae in the “Nyzhniosulskyi” National Natural Park. The taxonomic diversity of phytoplankton local communities varied between 9 and 73 species (38 ± 3 species at an average); the taxonomic diversity of epiphytic algal communities varied within 4–48 species (31 ± 1 species at an average). Analysis of the spatial dynamics of the local algal communities has shown that in the river section and the river-lake section the epiphytic algal communities were marked by higher taxonomic diversity, than phytoplankton, and on the lake-island section, on the contrary, the phytoplankton taxonomic diversity was higher. The diversity of phytoplankton tends to increase downstream, while that of epiphytic algal communities does not. The Sørensen species similarity indices for local algal communities have been proven to be inversely related to the geographic (Euclidean) distance between the localities (observation sites). It shows that the spatial factor plays an important role in structuring the algal communities, and with geographic distance increasing the dispersal abilities of species decrease. The linear regression coefficients, representing the speed of distance decay of similarity, were much higher for phytoplankton, than for phytoepiphyton, which is typical for eutrophic ecosystems.

Key words: phytoplankton, phytoepiphyton, spatial factor, distance decay of similarity.

Institute of Hydrobiology of the NAS of Ukraine, 12, Volodymyra Ivasyuka Ave., Kyiv, 04210, Ukraine; e-mail: ek424nat@ukr.net, natasemenyuk@gmail.com

Shcherbak V.: <https://orcid.org/0000-0002-1237-6465>

Semeniuk N.: <https://orcid.org/0000-0003-4447-3507>

Вступ

Одним із сучасних підходів до вивчення різноманіття альгоугруповань є теорія метаугруповань, суть якої полягає в дослідженні набору

локальних угруповань, пов'язаних між собою шляхом розселення ряду потенційно взаємодіючих видів (Leibold et al. 2004; Semeniuk et al. 2024a; Semeniuk et al. 2004b; Shcherbak et al. 2024).

З точки зору теорії метаугруповань різноманіття, просторова динаміка, кількісний розвиток живих організмів розглядаються у двох просторових масштабах: локальному (масштабі локалітету, що містить локальне угруповання) та регіональному (масштабі регіону, що містить метаугруповання) (Leibold et al. 2004; Yuryshynets et al. 2024). Згідно з цією теорією розрізняють два типи чинників, що визначають біорізноманіття:

- локальні (або детерміністичні), які включають абіотичні умови та біотичні взаємодії між видами;

- регіональні (або стохастичні) – процеси розселення організмів (Cauvy-Fraunie et al. 2015; Jamoneau et al. 2018; Leibold et al. 2004; Vanormelingen et al. 2008). У цьому контексті також вживається термін «просторовий чинник» (*spatial factor*), тобто відстань між локалітетами та існування певних обмежень у розселенні організмів.

Особливо доцільно застосування методологічних підходів теорії метаугруповань при дослідженні біорізноманіття у водних екосистемах з різним ступенем сполученості локалітетів (наприклад, акваторії, які відрізняються за абіотичними складовими, окремі ізольовані водойми, річка і допливи, основне русло річки і затока, русло річки і заплавні озера тощо). Адже відомо, що сполученість/ізольованість між водними об'єктами чи їхніми частинами впливає на можливість обміну живих організмів між локальними угрупованнями і, відповідно, визначає їхню структуру (Devercelli et al. 2016; Jamoneau et al. 2018; Soininen et al. 2007; Vilmi et al. 2017; Yuryshynets et al. 2024).

Вважаємо, що акваторія Нижньої Сули та Сульської затоки Кременчуцького водосховища в межах Національного природного парку «Нижньосульський» може слугувати типовим прикладом водної екосистеми з різним ступенем сполученості локалітетів та неоднорідними гідрологічними умовами. Вона являє собою просторовий гідрологічний континуум (Shcherbak et al. 2014), що складається з різнотипних ділянок:

- Річкова – від північної межі парку до с. Горошино (49°38'35" пн. ш. 32°42'45" с. д.);

- Річково-озерна – від с. Старий Мохнач (49°38'28" пн. ш. 32°42'24" с. д.) до траверзу сіл Мирони – Велика Буримка (49°35'55" пн. ш. 32°43'04" с. д.), де вже починає спостерігатись підпір Кременчуцького водосховища та русло річки починає розгалужуватись на рукави;

- Озерно-острівна – це затока водосховища з добре вираженою проточно-острівною запла-

вою, від урочища Чубарів ліс (49°34'31" пн. ш. 32°44'12" с. д.) і до південної межі парку.

Авторами проводились багаторічні дослідження фітопланктону та фітоепіфітону акваторії НПП «Нижньосульський», і основні результати викладені в монографії та статтях (Shcherbak et al. 2012; Shcherbak et al. 2014; Shcherbak, Semeniuk 2016; Semenyuk, Shcherbak 2017). Проте невивченим питанням лишається залежність різноманіття водоростевих угруповань акваторії парку від просторового чинника, який є одним із ключових понять теорії метаугруповань.

З огляду на це, мета нашої роботи – на основі підходів теорії метаугруповань оцінити вплив просторового чинника на різноманіття локальних альгоугруповань НПП «Нижньосульський».

Методи і матеріали

Польові дослідження фітопланктону та фітоепіфітону акваторії НПП «Нижньосульський» проводились на 11 локалітетах (станціях спостереження), які охоплювали річкову, річково-озерну та озерно-острівну ділянки акваторії, упродовж різних вегетаційних сезонів. Методи відбору та камерального опрацювання проб детально описані в наших попередніх публікаціях.

Для оцінки впливу просторового чинника на різноманіття локальних угруповань фітопланктону та фітоепіфітону застосовували підхід «зниження подібності з відстанню» (*distance decay of similarity, DDS*). Метод DDS дозволяє визначити, чи зменшується подібність між локальними угрупованнями водоростей при збільшенні географічної відстані між локалітетами (Goldenberg Vilar et al. 2014; Wetzel et al. 2012). З цієї метою було побудовано матрицю географічних (евклідових) відстаней між усіма можливими парами досліджуваних локалітетів, а також матрицю коефіцієнтів Серенсена (Sørensen, 1948) між усіма можливими парами локальних водоростевих угруповань у різні вегетаційні сезони. Важливим методичним підходом було те, що розрахунки проводились окремо для фітопланктону і фітоепіфітону. Після цього було розраховано коефіцієнт кореляції між матрицею географічних відстаней та матрицею коефіцієнтів Серенсена, який фактично і відображає, наскільки залежить різноманіття водоростей від просторового чинника. Для оцінки швидкості зниження подібності з відстанню використовувався коефіцієнт лінійної регресії.

Результати та обговорення

У цілому, за даними наших попередніх досліджень (Shcherbak et al. 2012; Shcherbak et al. 2014;

Shcherbak, Semeniuk 2016; Semenyuk, Shcherbak 2017) таксономічне різноманіття альгометаугруповань НПП «Ни́зньосульський» нараховує 362 види водоростей (376 внутрішньовидових таксонів включно з номенклатурним типом виду – ввт). При цьому метаугруповання фітопланктону представлено 281 ввт, а метаугруповання фітоепіфітону – 261 ввт водоростей (Shcherbak et al. 2014).

Таксономічне різноманіття локальних угруповань фітопланктону змінювалось від 9 до 73 ввт, і в середньому складало 38 ± 3 ввт; фітоепіфітону – від 4 до 48 ввт, у середньому 31 ± 1 ввт.

Аналіз просторової динаміки локальних альгоугруповань показав, що на річковій та річково-озерній ділянках фітоепіфітон характеризувався вищим таксономічним різноманіттям, ніж фітопланктон, а на озерно-острівній ділянці, навпаки, таксономічне різноманіття фітопланктону було вищим (Рис. 1). При цьому спостерігається тенденція до зростання різноманіття фітопланктону по поздовжньому профілю гідроекосистеми, а для фітоепіфітону такої тенденції не виявлено.

Для фітопланктону встановлено достовірну обернену кореляцію між матрицею географічних відстаней та матрицею коефіцієнтів Серенсена (Табл. 1, Рис. 2а). При цьому така достовірна кореляція

спостерігалась в усі вегетаційні сезони. Це свідчить про те, що просторовий чинник відіграє важливу роль у формуванні різноманіття фітопланктону. Тобто зі збільшенням географічної відстані між локалітетами зменшуються можливості для обміну видами між локальними угрупованнями.

Для фітоепіфітону також встановлено обернену кореляцію між географічною відстанню та видовою подібністю локальних угруповань. Проте звертає на себе увагу, що коефіцієнти кореляції у весняний і осінній сезон були недостовірними (див. Табл. 1). На нашу думку, це може бути пов'язано з тим, що поряд з просторовим чинником на різноманіття фітоепіфітону впливає характер субстрату, проективне покриття вищих водних рослин, інтенсивність розвитку фітопланктону, рівневий режим. Цікаво, що найнижчий коефіцієнт кореляції для фітоепіфітону було зареєстровано в листопаді, коли на акваторії НПП «Ни́зньосульський» спостерігалось значне спрацювання рівня води. Зокрема, на річковій ділянці відмічено спрацювання рівня води нижче кореневої системи вищих водних рослин (Shcherbak et al. 2014).

Аналіз коефіцієнтів лінійної регресії, які відображають швидкість зниження подібності локальних угруповань з відстанню, показав, що в цілому для фітопланктону такі коефіцієнти були значно

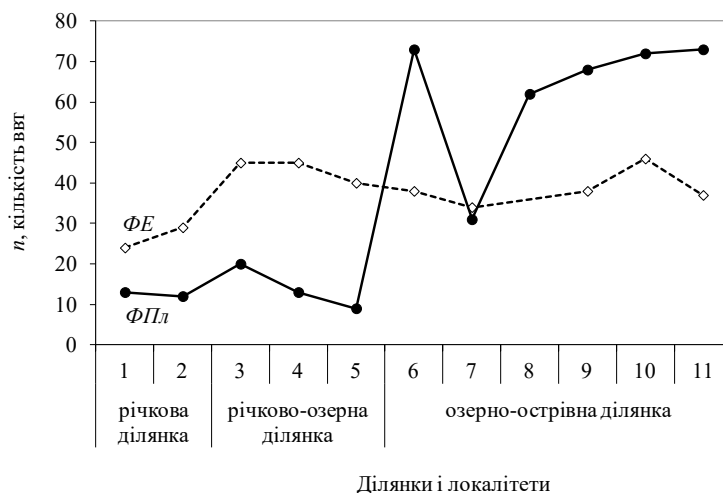


Рис. 1. Просторова динаміка таксономічного різноманіття локальних угруповань фітопланктону (ФПл) та фітоепіфітону (ФЕ) на акваторії НПП «Ни́зньосульський» у літній сезон на різних станціях (локалітетах):

1 – вище с. Горошино, 2 – с. Горошино, 3 – с. Старий Мохнач, 4 – с. Мохнач, 5 – с. Мирони – В. Буримка, 6 – «Чубарів ліс», 7 – с. Погребняки, 8 – верхня частина о. Високий, 9 – с. Лящівка, 10 – с. Дем'янівка, 11 – траверз насосної станції

Fig. 1. Spatial dynamics of taxonomic diversity of local communities of phytoplankton (ФПл) and phytoepiphyton (ФЕ) in the water area of the “Nyzhniosulskyi” NNP at different localities (observation sites) in summer:

1 – upstream of Horoshyno village, 2 – Horoshyno village, 3 – Staryi Mokhnach village, 4 – Mokhnach village, 5 – Myrony village – Velyka Buryinka village, 6 – “Chubariv Lis”, 7 – Pohrebniaky village, 8 – upper part of Vysoky Island, 9 – Liashchivka village, 10 – Demianivka village, 11 – traverse of the pumping station

Таблиця 1. Коефіцієнти кореляції між матрицею географічних відстаней і матрицею коефіцієнтів Серенсена для локальних альгоугруповань НПП «Нижньосулський»

Table 1. Correlation coefficients between the geographic distances matrix and the Sørensen species similarity matrix for local algal communities of the “Nyzhniosulskyi” NNP

Період досліджень	Фітопланктон		Фітоепіфітон	
	<i>r</i>	<i>a</i>	<i>r</i>	<i>a</i>
Квітень	<i>r</i> = -0,59; <i>p</i> < 0,001	-0,016	<i>r</i> = -0,19; <i>p</i> = 0,16	-0,004
Липень	<i>r</i> = -0,70; <i>p</i> < 0,001	-0,035	<i>r</i> = -0,60; <i>p</i> < 0,001	-0,020
Серпень	<i>r</i> = -0,79; <i>p</i> < 0,001	-0,044	<i>r</i> = -0,61; <i>p</i> < 0,001	-0,020
Вересень	<i>r</i> = -0,77; <i>p</i> < 0,001	-0,044	<i>r</i> = -0,31; <i>p</i> = 0,10	-0,012
Листопад	<i>r</i> = -0,72; <i>p</i> < 0,001	-0,031	<i>r</i> = -0,02; <i>p</i> = 0,89	-0,0006

Примітки: *r* – коефіцієнт кореляції, *p* – рівень значимості, *a* – коефіцієнт лінійної регресії. Достовірну кореляцію позначено жирним шрифтом

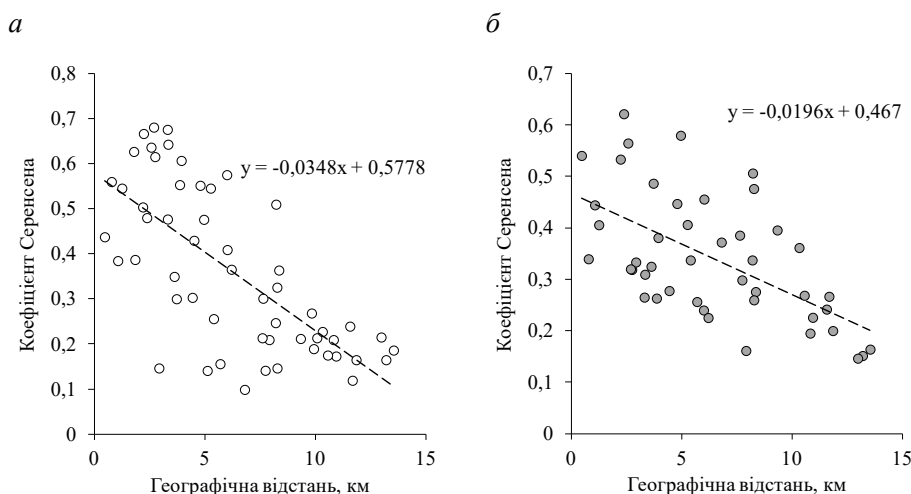


Рис. 2. Зниження видової подібності локальних водоростевих угруповань акваторії НПП «Нижньосулський» за коефіцієнтом Серенсена зі збільшенням географічної відстані між локалітетами (липень): *a* – фітопланктон (***r* = -0,70; *p* < 0,001**), *б* – фітоепіфітон (***r* = -0,60; *p* < 0,001**)

Fig. 2. Distance decay of similarity of local algal communities in the water area of the “Nyzhniosulskyi” NNP (July): *a* – phytoplankton (***r* = -0.70; *p* < 0.001**), *б* – phytoepiphyton (***r* = -0.60; *p* < 0.001**)

вищими, ніж для фітоепіфітону. Важливо, що отримані нами результати узгоджуються з літературними даними. Показано (Goldenberg Vilar et al. 2014), що на зниження подібності з відстанню для прикріплених діатомових водоростей (основного компоненту фітоепіфітону) може значною мірою впливати евтрофування. Автор цитованої публікації стверджує, що в мезотрофних водних екосистемах провідну роль у формуванні структури угруповань діатомових водоростей відіграє просторовий чинник, а в евтрофних умовах відбувається явище гомогенізації контурних угруповань і значення просторового чинника зменшується.

Висновки

На великому масиві натурних даних доведено, що теорія метаугруповань може бути застосована для оцінки різноманіття альгоугруповань НПП «Нижньосулський». Обернена кореляція між матрицею географічних відстаней та матрицею коефіцієнтів Серенсена свідчить про те, що просторовий чинник відіграє важливу роль у формуванні різноманіття альгоугруповань, і зі збільшенням географічної відстані зменшуються можливості для розселення видів. Швидкість зниження подібності з відстанню була значно вищою для фітопланктону, ніж для фітоепіфітону, що притаманно евтрофним водним екосистемам.

- CAUVY-FRAUNIE, S., ESPINOSA, R., ANDINO, P., JACOBSEN, D., DANGLES, O. (2015) Invertebrate metacommunity structure and dynamics in an Andean glacial stream network facing climate change. *PLoS ONE*, 10(8), e0136793. DOI: 10.1371/journal.pone.0136793
- DEVERCELLI, M., SCARABOTTI, P., MAYORA, G., SCHNEIDER, B., GIRI, F. (2016) Unravelling the role of determinism and stochasticity in structuring the phytoplanktonic metacommunity of the Paraná River floodplain. *Hydrobiologia*, 764(1), 139–156. DOI: 10.1007/s10750-015-2363-5
- GOLDENBERG VILAR, A., VAN DAM, H., VAN LOON, E., VONK, J. A., VAN DER GEEST, H. G., ADMIRAAL, W. (2014) Eutrophication decreases distance decay of similarity in diatom communities. *Freshwater Biology*, 59(7), 1522–1531. DOI: 10.1111/fwb.12363
- JAMONEAU, A., PASSY, S. I., SOININEN, J., LEBOUCHER, T., TISON-ROSEBERY, J. (2018) Beta diversity of diatom species and ecological guilds: Response to environmental and spatial mechanisms along the stream watercourse. *Freshwater Biology*, 63, 62–73. DOI: 10.1111/fwb.12980
- LEIBOLD, M. A., HOYOAK, M., MOUQUET, N., AMARASEKARE, P., CHAS, J. M., HOOPE, M. F., HOLT, R. D., SHURIN, J. B., LAW, R., TILMAN, D., LOREAU, M., GONZALEZ, A. (2004) The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, 7, 601–613. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2004.00608.x
- SEMENYUK, N. Ye., SHCHERBAK, V. I. (2017) Structural and functional organization of phytoepiphyton of the Dnieper Reservoirs and factors influencing its development. Report 2. Role of hydrological and hydrochemical factors. *Hydrobiological Journal*, 53(2), 3–15. DOI: 10.1615/HydrobJ.v53.i2.10
- SEMENIUK, N. Ye., SHCHERBAK, V. I., DAVYDOV, O. A., KOZIYCHUK, E. Sh. (2024 a) Zastosuvannia teorii metauhropovan dla kharakterystyky fitoplanktonu, mikrofitobentosu, fitoperifitonu yak yedynoi avtotrofnoi lanky ekosystem [Application of metacommunity theory for characterizing phytoplankton, microphytobenthos, phytoperiphyton as a pooled autotrophic link of ecosystems]. *Prospects of Hydroecological Research in the Context of Local and Global Consequences of Military Operations: Proceedings of the 9th Congress of the Hydroecological Society of Ukraine*. Dnipro, Ukraine, September 18–20, 2024, pp. 62–64. (in Ukrainian).
- SEMENIUK, N. Ye., SHCHERBAK, V. I., DAVYDOV, O. A., KOZIYCHUK, E. Sh., YURYSHNETS, V. I. (2024 b) Prostorova dynamika planktonnykh i konturnykh alhometauhropovan lotychnykh i lentychnykh ekosystem [Spatial dynamics of planktonic and contour algal metacommunities in lotic and lentic ecosystems]. *Scientific Issue Ternopil Volodymyr Hnatiuk National Pedagogical University. Series: Biology*, 84(2), 40–50. DOI: 10.25128/2078-2357.24.2.5 (in Ukrainian).
- SHCHERBAK, V. I., MAISTROVA, N. V., SEMENIUK, N. Ye. (2012) Metodolohiia raionuvannia hidroekosystem pryrodno-zapovidnoho fondu za yikhnimy abiotychnymy i biotychnymy kharakterystykamy [Methodology of regionalizing of aquatic ecosystems within protected areas according to abiotic and biotic characteristics]. *Hydrology, Hydrochemistry, and Hydroecology*, 1(26), 125–134. (in Ukrainian).
- SHCHERBAK, V. I., SEMENIUK, N. Ye., RUDYK-LEUSKA, N. Ya. (2014) Aqualandscape and biological diversity of the “Nyzhniosulskyi” National Natural Park. Kyiv: Fitosociotsentr.
- SHCHERBAK, V. I., SEMENIUK, N. Ye. (2016) Suchasni antropohenni ta biolohichni zahrozy akvalandshaftnomu i biolohichnomu riznomanittiu Natsionalnoho pryrodnoho parku „Nyzhniosulskyi” [Current anthropogenic and biological hazards to aqualandscape and biological diversity of the “Nyzhniosulskyi” National Natural Park]. *Scientific Bulletin of the “Nyzhniosulskyi” NNP*, 1, 88–102. (in Ukrainian).
- SHCHERBAK, V. I., SEMENIUK, N. Ye., DAVYDOV, O. A., KOZIYCHUK, E. Sh. (2024) Dominuiuchi kompleksy vydiv u metauhropovanniakh vodorostei planktonu, bentosu, peryfitonu [Dominant species complexes in planktonic, benthic and periphytic algal metacommunities] Домінуючі комплекси видів у метаугрупованнях водоростей планктону, бентосу, перифітону. *Scientific Issue Ternopil Volodymyr Hnatiuk National Pedagogical University. Series: Biology*, 84(3–4), 25–36. DOI: 10.25128/2078-2357.24.3–4.5 (in Ukrainian).
- SOININEN, J., MCDONALD, R., HILLEBRAND, H. (2007) The distance decay of similarity in ecological communities. *Ecography*, 30, 3–12. DOI: 10.1111/j.2006.0906-7590.04817.x
- SØRENSEN, T. (1948) 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 Videnskaberne Selskab Biologiske Skrifter*, 5(4), 1–46.
- VANORMELINGEN, P., COTTENIE, K., MICHELS, E., MUYLAERT, K., VYVERMAN, W., DE MEESTER, L. (2008) The relative importance of dispersal and local process in structuring phytoplankton communities in a set of highly interconnected ponds. *Freshwater Biology*, 53, 2170–2183. DOI: 10.1111/j.1365-2427.2008.02040.x
- VILMI, A., TOLONEN, K. T., KARJALAINEN S. M., HEINO J. (2017) Metacommunity structuring in a highly-connected aquatic system: effects of dispersal, abiotic environment and grazing pressure on microalgal guilds. *Hydrobiologia*, 790, 125–140. DOI: 10.1007/s10750-016-3024-z
- WETZEL, C. E., BICUDO, D. DE C., ECTOR, L., LOBO, E. A., SOININEN, J., LANDEIRO, V. L., BINI, L. M. (2012) Distance decay of similarity in neotropical diatom communities. *PLoS ONE*, 7(9), e45071. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0045071>.

YURYSHYNETS V. I., SEMENIUK N. Ye.,
SHCHERBAK V. I., DAVYDOV O. A.,
KOZIYCHUK E. Sh., SHELYUK Yu. S. (2024)
Deiaki aktualni problemy zastosuvannya teorii metauh-
rupovan pry kompleksnomu vyvchenni fitoplanktonu,
mikrofitobentosu, fitoperyfitonu kontynentalnykh

vodnykh ekosystem [Some issues and challenges of
applying metacommunity theory in complex studies
of phytoplankton, phytobenthos and phytoperiphy-
ton of continental aquatic ecosystems]. *Ukrainian
Journal of Natural Sciences*, 9, 56–73. DOI: [https://doi.
org/10.32782/naturaljournal.9.2024.6](https://doi.org/10.32782/naturaljournal.9.2024.6) (in Ukrainian).

Дата надходження статті: 05.10.2025

Дата прийняття статті: 28.11.2025

Опубліковано: 17.11.2025