

Министерство образования и науки Российской Федерации  
Федеральное агентство по образованию  
Ярославский государственный университет им. П. Г. Демидова

**О. Г. Воропаева**

# **Экологическая альгология с основами биоиндикации**

*Текст лекций*

*Рекомендовано*

*Научно-методическим советом университета для студентов,  
обучающихся по специальности Биология*

Ярославль 2009

УДК 574+58  
ББК Е 082.3я73+ Е 591.2 я73  
В 75

*Рекомендовано  
Редакционно-издательским советом университета  
в качестве учебного издания. План 2009 года*

Рецензенты:

В. М. Степанова, канд. биол. наук, доцент кафедры  
защиты растений ЯГСХА;  
кафедра ботаники ЯГПУ им. К. Д. Ушинского

**Воропаева, О. Г. Экологическая альгология с основами  
биоиндикации:** текст лекций / О. Г. Воропаева; Яросл. гос.  
В 75 ун-т им. П. Г. Демидова. – Ярославль : ЯрГУ, 2009. – 84 с.

ISBN 978-5-8397-0669-9

В тексте лекций рассматриваются вопросы формирования и динамики фитопланктона, фитобентоса и фитоперифитона под влиянием экологических факторов, анализируются явление «цветения» пресных водоемов и факторы, его вызывающие. Затронута проблема первичного продуцирования, биоиндикации по альгофлоре.

Предназначено для студентов, обучающихся по специальности 020201 Биология (дисциплина «Экологическая альгология», блок ДС), очной формы обучения.

УДК 574+58  
ББК Е 082.3я73+ Е 591.2 я73

ISBN 978-5-8397-0669-9

© Ярославский государственный  
университет им. П. Г. Демидова,  
2009

## **Лекция 1. Экологические группировки водорослей пресных водоемов и факторы, определяющие их развитие**

В пресных водоемах в зависимости от экологических факторов (биотических и абиотических) формируются экологические группировки: фитопланктон, фитонейстон, фитобентос, фитоперифитон. Их еще называют альгоценозами. Фитопланктон, как правило, формируют водоросли микроскопические, они распределяются в толще воды. Фитонейстон – поверхностная пленка из микроскопических водорослей. Фитобентос – макро- и микроскопические формы, связанные в своем развитии с дном водоема. Фитоперифитон – водоросли обрастаний естественных и искусственно внесенных в воду предметов, не находящихся в придонном слое и не испытывающих на себе влияние дна.

На состав и распределение водорослей в экологических группировках оказывают влияние абиотические и биотические факторы. К абиотическим относятся физические и химические факторы среды, к биотическим – взаимоотношения водорослей в группировках между собой, а также с растениями и животными водоема. Адаптация водорослей, как и других живых организмов, к факторам среды может происходить как за счет уже имеющегося генофонда (физиологической адаптации), так и за счет изменения генофонда (генотипической адаптации).

Одним из главных абиотических факторов в водной среде является свет. Количество солнечной энергии, достигающее до поверхности воды, зависит от географической широты и изменяется в связи с погодными условиями. Сильнее всего поглощаются лучи длинноволновой части спектра, поэтому при достаточной толщине вода совсем не пропускает эти лучи. На тех глубинах, где водоросли ощущают недостаток красных лучей, а для нормального хода фотосинтеза необходим весь солнечный спектр, у них вырабатывается дополнительный красный пигмент.

Синезеленые водоросли, выращиваемые в культуре в условиях освещения зеленым светом, становились красновато-коричневыми, а в условиях освещения красным светом – синезелеными. Это объясняется изменениями соотношения вырабаты-

ваемых ими пигментов (фикоэритрина и фикоцианина) и называется хроматической адаптацией. Впервые это обнаружили Энгельман и Гайдуков.

Присутствие в воде водоема окрашенных примесей (гумусовых веществ), придающих ей желтоватую или коричневатую окраску, обуславливает дополнительное поглощение коротковолновой части спектра.

Мутность обуславливается наличием в воде взвешенных частиц органического и неорганического происхождения. В зависимости от прозрачности водоема распределения водорослей идет от поверхностного слоя до 10–15 м вглубь. Самые требовательные к свету – зеленые и синезеленые водоросли, диатомовые обычно опускаются до более глубоких слоев. Зеленые водоросли, живущие в эвфотической зоне на глубине, содержат больше хлорофилла *b*, чем живущие на мелководье. Уровень светового насыщения зависит от того, к какой интенсивности света адаптированы водоросли. Многие виды водорослей могут существовать в условиях низкой освещенности и даже в темноте, переходя на гетеротрофное питание. При слабом свете отмечено, что сумма всех хлорофиллов и отношение хлорофиллов  $b/a$  больше, чем при сильном свете, а при сильном свете отношение каротиноидов к хлорофиллу *a* больше, чем при слабом свете.

Важная характеристика эффективности работы фотосинтетического аппарата – ассимиляционное число (АЧ), выражающееся отношением ассимилированной за 1 час углекислоты к количеству хлорофилла. Эта величина зависит от таксономического положения водорослей.

Оптимизирует процесс фотосинтеза у водорослей способность хлоропластов к перемещению, а также изменение расположения тилакоидов. Светозащитную роль у синезеленых водорослей могут выполнять газовые вакуоли, которые при сильном освещении располагаются по периферии клетки, образуя защитный слой, а при слабом смещаются в толщу клетки. При слишком высокой интенсивности света у водорослей, адаптированных к меньшей освещенности, происходит инактивация молекул хлорофилла либо светозависимое накопление каротиноидов.

Многие водоросли обладают способностью расти и синтезировать хлорофилл и в темноте. Так, культура *Scenedesmus acutus* в течение восьми лет полной темноты сохранила зеленый цвет, а при перенесении на свет сохранила фотохимическую активность.

В настоящее время доказано, что у низших растений процесс образования хлорофилла может быть зависимым от света, а также может осуществляться специфическими ферментами без участия света, хотя детальный механизм последнего не установлен.

Факультативная гетеротрофность для многих водорослей признана обычным явлением. Способность к гетеротрофному росту является противоаварийным механизмом продукционного процесса, тем более, что в водоемах на всех глубинах присутствует растворенное органическое вещество, источником которого являются сами планктонные водоросли.

Солнечная ультрафиолетовая радиация является стрессовым фактором, который влияет на фотосинтез, ростовые процессы, накопление пигментов. Солнечная ультрафиолетовая радиация может вызывать как обратимое фотоингибирование, так и необратимое с повреждением клеточных структур и часто ДНК клетки, что приводит к появлению мутантных форм. Особо опасно хроническое фотоингибирование. Чтобы снизить эффект ультрафиолетовой радиации, в ходе эволюции у водорослей выработались приспособительные механизмы. Установлено, что фитопланктон в условиях ультрафиолетовой радиации продуцирует стрессовые белки, а также меняет аминокислотный состав.

Важным экологическим фактором, воздействующим на пресноводные водоросли, является температура. Ее влияние часто связано с прямым действием тепла, а также действием через термическую стратификацию водной массы. Расслоение водной массы приводит к тому, что обогащенные необходимыми для развития водорослей биогенными элементами глубинные воды изолируются от зоны, в которой происходят фотосинтетические процессы, тем самым развитие водорослей заметно снижается. Водоросли не одинаково относятся к температурному фактору: одни развиваются в широком температурном интервале, другие – в прохладное или теплое время года. Сезонная сукцессия видов водорослей в водоеме часто определяется изменением температуры. Однако

изучение водорослей в культуре показало, что «холодолобивость» некоторых форм обусловлена конкуренцией за элементы питания в теплое время года с другими формами, а холодоустойчивость позволяет развиваться в холодное время, когда конкуренты отсутствуют.

Адаптации водорослей к различным температурным условиям удивительно разнообразны. Термофильные синезеленые и диатомовые водоросли могут активно развиваться в горячих источниках при температуре до 85°C. Кримофильные водоросли развиваются на поверхности льда и снега, окрашивая их в зеленый, коричневый и красный цвета. Это чаще всего представители отдела Зеленые водоросли из порядков *Volvocales*, *Desmidiaceae*, *Ulothrixales*. Некоторые представители р. *Dunaliella* не теряют своей подвижности и при -15°C. Среди водорослей есть эвритермные виды, способные переносить колебания температуры, например диатомовая *Nitzschia putrida* (от -11 до +30°C). Чаще водоросли stenothermны и развиваются в узком диапазоне температур. Термоустойчивость организмов чаще связывают с термоустойчивостью их ферментных систем. Роль биологических антифризов при низких температурах могут выполнять внутриклеточные липиды. Защита от замораживания достигается также и спорообразованием, когда клетки теряют воду и вырабатывают плотную оболочку. При изучении тепловой акклиматизации диатомовой водоросли *Chaetoceros* при изменениях температуры от 6 до 15°C и от 15 до 25°C темп клеточного деления увеличивался с температурой. С повышением температуры увеличивалось и относительное обилие светопоглощающих пигментов, что отражалось на уменьшении отношения каротиноидов к хлорофиллу *a*.

При низких температурах скорость фиксации углерода уменьшается из-за снижения активности фотосинтетических энзимов. Для защиты от повреждения клеток низкой температурой многие водоросли накапливают глицерин, сахара, что противодействует образованию в клетках льда. Обычно накопление этих веществ начинается с похолоданием. Накопление липидов также защищает клетки от повреждения холодом.

Адаптация к высокой температуре происходит у термофилов – представителей синезеленых и диатомовых за счет физиологических изменений в клетках. Отмечено, что никаких особых морфологических изменений у них нет. Фотосинтез более чувствителен к высокой температуре, чем дыхание. Быстрое воздействие высокой температуры вызывает у водорослей тепловой шок, при котором замедляется процесс накопления АТФ, необходимой для ответа на стрессовый фактор. Однако этот процесс обратим, если воздействие краткосрочно.

Отмечена зависимость размеров клеток водорослей от температуры, при этом более мелкие клетки одного и того же вида встречаются в более холодных водах, а более крупные – в теплых. В литературе имеются сведения и о выработке стрессовых белков при воздействии тепловым или холодным шоком. Стресс-белки в митохондриях и хроматофорах могут составлять 20 % от общего белка. Они выполняют функцию шаперонов: транспортируют макромолекулы белков через мембраны, предотвращают образование неправильной конфигурации белков, препятствуют агрегации частично денатурированных белков.

Одним из главных защитных механизмов популяции является ее гетерогенность, позволяющая сохранить вид за счет выживших резистентных клеток. При этом возможны появления как модификационных изменений, так и генотипических.

Температура оказывает влияние и на вертикальное распределение планктонных, бентосных и перифитонных водорослей. С понижением температуры интенсивность дыхания ослабевает быстрее, чем интенсивность фотосинтеза. Условия, при которых эти функции уравниваются, определяют компенсационную точку для вида. В холодных водах она для многих видов находится на большей глубине, чем в умеренных или теплых водах.

Температурный режим влияет и на географическое распределение водорослей, поскольку при этом одни виды вытесняют другие, менее приспособленные к температурному режиму данного региона.

Кислотность среды имеет большое значение для распределения водорослей. По отношению к кислотности среды выделяют виды, живущие в щелочных водах, – алкалифилы, живущие в

кислых водах — ацидофилы. Алкалифилы могут хорошо развиваться при высоких значениях рН до 9–11. К ним относятся из синезеленых водорослей представители рода *Spirulina*, *Dunaliella*, некоторые из рода *Anabaena*. Они хорошо себя чувствуют и в условиях нейтральных вод. Ацидофилами является большинство представителей порядка *Desmidiiales*. Они богаты по видовому разнообразию в эвтрофных и мезотрофных болотах, где показатель рН всегда смещен в сторону кислотности. Считается, что ацидофильные водоросли в состоянии обеспечивать внутриклеточный рН, близкий к 7, даже при внешнем, близком к 1. При этом клетка затрачивает одну молекулу АТФ.

Среди многих факторов, определяющих интенсивность развития водорослей, важнейшее место занимают трофические условия, и главная роль, конечно, отводится азоту и фосфору. Азот является необходимым компонентом синтеза белка, а фосфор входит в состав ядерного вещества и участвует в процессах синтеза и дыхания.

Если в водоеме преобладают нитраты, то цветение *Microcystis aeruginosa* не наступает, т. к. этот вид не может конкурировать с зелеными водорослями в интенсивности восстановления нитратов и преимущество в развитии получают зеленые водоросли. Если преобладает азот в аммонийной форме, то, как правило, получают массовое развитие виды синезеленых, вызывающие «цветение». Потребность в азоте у представителей разных отделов водорослей различна. Наиболее требовательны к азоту зеленые водоросли, менее требовательны синезеленые и наименее требовательны диатомовые. Водоемы запасают азот по-разному. Так, в клетках зеленых содержится 2,5–8 % азота, у синезеленых не менее 9 %, а у диатомовых 1,5–3 %. В зависимости от условий питания водорослей меняется направленность их фотосинтеза. При азотном голодании водорослей снижается синтез белка и возрастает образование углеводов, а запас азота дает возможность водорослям выжить и размножиться в период нехватки этого элемента.

Синезеленые водоросли обладают еще способностью усвоения молекулярного азота. Сложный механизм аэробной азотфик-



сации регулируется особыми клетками – гетероцистами при участии фермента нитрогеназы.

Переход вегетативных клеток в гетероцисты осуществляется при нехватке азота, а при его добавлении в нитратной или аммонийной форме гетероцисты исчезают. Считается, что усвоение молекулярного азота у безгетероцистных штаммов происходит только в анаэробных условиях. Недостаток азота в среде приводит к подавлению фотосинтетической активности, уменьшению содержания хлорофилла, к повышению уровня каротиноидов, что является защитной реакцией от солнечной радиации в условиях азотного голодания. При хроническом азотном голодании фотосинтез падает до нуля. Кроме того, азотное голодание у водорослей является толчком к гаметообразованию, при котором, очевидно, активизируются гены, регулирующие этот процесс. Завершением этого процесса является образование зигот, которые устойчивы не только к изменению температурного режима, но и переживанию периода азотного голода (В. И. Ипатова, 2005). А внешним проявлением азотного голода у водорослей, так же, как и у высших растений, является хлороз.

Водоросли могут использовать все формы азота, встречающиеся в природе. Синезеленые водоросли обладают способностью усваивать азот из воздуха. Все водоросли усваивают аммонийный и нитратный азот, причем, как правило, быстрее усваивается аммонийная форма, поскольку аммонийный азот физиологически более активен и легко проникает через клеточные мембраны.

Изучение потребностей водорослей в элементах питания проводилось в условиях лабораторного культивирования. Показано, что потребность диатомовых в нитратном азоте составляет 0,01–0,8 мг/л, вольвоксовых – не ниже 2–5 мг/л, протококковых – около 5 мг/л (В. И. Успенская, 1966). Однако в природе часто наблюдается массовое развитие водорослей и при более низких концентрациях азота (Л. А. Сиренко, 1978).

Важнейший биогенный элемент – фосфор. Он усваивается водорослями в минеральной и органической форме, однако быстрее поступает в клетку минеральный фосфор. При высоком содержании фосфатов в среде водоросли запасают фосфор сверх потреб-

ностей нормального метаболизма. Эта особенность обеспечивает непрерывное развитие водорослей и при снижении количества фосфатов в среде (Гусева, 1966). Важность фосфора определяется тем, что он входит в состав белков, нуклеиновых кислот, фосфолипидов, участвует в регуляции внутриклеточного рН, выполняя роль буфера. В почве фосфор находится в форме фосфатов. В пресных водоемах его поступление возможно с береговой линии, а также за счет поступления фосфорных удобрений с полей и фосфоросодержащих детергентов.

Количество фосфора, необходимое для развития большинства водорослей, лежит в пределах десятых и даже сотых долей мг на литр. Так, синезеленым водорослям достаточно 0,03 мг/л (Гусева, 1966). Для них характерна аккумуляция фосфора из среды и использование тогда, когда в среде его содержание снижается. Чем меньше фосфора находится в среде, тем с большей интенсивностью он аккумулируется клетками водорослей.

Способность клеток запасать фосфор имеет физиологическое значение, поскольку поглощение фосфора и других минеральных и органических солей может идти с перерывами, а фотосинтез происходит непрерывно. При запасе фосфора в клетках сочетание этих процессов обеспечивает активное развитие водорослей, что и наблюдается в периоды «цветения» при казалось бы незначительном содержании фосфора в среде.

Голодные и неголодные по фосфору клетки имеют морфологические и цитологические различия. Клетки, обедненные фосфором, увеличиваются в объеме, меняют форму (из эллипсоидных становятся шарообразными), при этом возможны изменения числа хроматофоров, митохондрий. При отсутствии в среде фосфора количество хлорофилла снижается в 2–10 раз. Показано и ингибирование фотосинтеза клеток (В. И. Ипатова, 2005).

Кроме минеральных форм фосфора водоросли могут усваивать и фосфорорганические соединения (глицерофосфат, адениловую, гуаниновую, нуклеиновую и другие кислоты). В зависимости от видовой принадлежности и условий среды преобладает потребление фосфора минерального или органического. Но большинство водорослей хорошо развиваются, когда в среде присутствуют как минеральные соли, так и органические добав-

ки, которые служат источником питания, а также витаминов и физиологически активных веществ.

Не одинакова потребность у разных представителей водорослей к железу. В водах с высоким содержанием железа (1–3 мг/л) развиваются диатомовые, десмидиевые, улотриксковые, другие же представители в железистых водах погибают.

Кремний в больших концентрациях (до 25 мг/л) выдерживают харовые, кладофора. В количестве не менее 5 мг/л кремний необходим диатомовым водорослям при их интенсивном развитии в водоеме. Расходуют они его на построение своего панциря.

Микроэлементы необходимы водорослям, так как они входят в состав ферментов, а также влияют на ассимиляцию макроэлементов С, N и Р. Для фотосинтеза необходимы Mn, Fe, Cl, Zn, для азотного обмена – Fe, Mo, B, Co, для других метаболических функций – Mn, B, Co, Cu, Si (С. П. Вассер и др., 1989). Их недостаток, так же, как и избыток, при антропогенном загрязнении вод проточными приводит к нарушению фотосинтеза и других физиологических функций.

Кроме абиотических факторов на развитие водорослей в водоеме влияют и биотические факторы. Так, среди водорослей разных систематических групп постоянно происходит конкурентная борьба за элементы питания, субстрат, если это водоросли дна или обрастаний. Виды, размножающиеся быстро, вытесняют медленно размножающиеся. Кроме того, продукты метаболизма, выделяемые водорослями в окружающую среду, иногда оказывают неблагоприятное воздействие на соседние виды ценоза. Большое значение имеет и присутствие в ценозе организмов животного происхождения. Животные частично выедают водоросли, а также в результате экскреции выделяют биогенные элементы, оказывающие влияние на физиологическую активность водорослей. В отдельную категорию факторов выделяют антропогенные факторы. Их влияние на водоросли мы рассмотрим отдельно на примере пресноводного фитопланктона.

## Лекция 2. Фитопланктон пресных водоемов

Термин «планктон» впервые был введен в науку немецким ученым Гензом в 1887 г. и происходит от греческого «планктос», что означает «блуждающий вокруг». Гензен под планктоном понимал все, что несет вода, живое или мертвое, причем все, что пассивно увлечено водой, поэтому рыб он относил к планктону в стадии икры или молоди. Несколько позже Шретер оставил в качестве планктона его пассивность, но относил к нему только живые организмы. Кольквиц ввел понятие «сестон», относя к нему все живое и неживое в толще воды. Тогда планктон оказывался частью сестона. Кроме того, все, что активно плавает, Кольквиц предложил считать нектоном. Однако трудно разграничивать организмы, активно плавающие и пассивно увлекаемые течением. Так, среди водорослей можно указать на эвглени и синуры, которые увлечены течением, будут принадлежать к планктону, а в тихих заводях, самостоятельно плавающие, – к нектону. Деление на планктон и нектон носит условный характер.

В настоящее время к планктону относят организмы неподвижные или недостаточно подвижные, лишенные возможности противостоять даже слабому течению. К фитопланктону относят одноклеточные, колониальные и нитчатые водоросли толщи воды.

Существуют водоросли исключительно бентосные, развивающиеся только у дна, и есть планктонные, развивающиеся на всех стадиях в толще воды. Однако целый ряд водорослей может существовать в бентосе и в планктоне. Считая их факультативно-планктонными, их все-таки учитывают, поскольку их взаимодействие с другими обитателями водоема несомненно, и для характеристики планктона изучение степени их развития не менее важно, чем типичных планктонных водорослей (И. А. Киселев, 1969).

В настоящее время альгологи, изучая фитопланктон, учитывают все встречающиеся виды водорослей, оценивая их индикаторную значимость, обилие и жизненную форму. Все водоросли планктона участвуют в процессах самоочищения воды, а также могут быть показателями степени загрязнения того или иного участка водоема.

В ряде работ указано на родственные связи между планктонными и донными формами. Предполагается, что морфологические признаки настоящих планктонных водорослей могли возникнуть лишь постепенно, путем отбора в процессе эволюции бывших бентосных. Имеются примеры вхождения в планктон бентосных форм и активно в нем развивающихся. Так, культура водоросли *Asterionella* на агаризованной среде уже не образует свойственные для планктона звездчатые колонии, а растет зигзагообразными лентами. Аналогично ведет себя эта водоросль и в природе, развиваясь как в толще воды, так и у дна водоема. Это свойственно и ряду других водорослей, относящихся к зеленым и синезеленым. Преобладают в планктоне одноклеточные или колониальные организмы, состоящие из клеток с малым удельным весом. Отсутствуют здесь крупные водоросли, такие как харовые, бурые, красные, редко встречаются нитчатые зеленые. Развивается фитопланктон почти во всех пресных водоемах, будь то равнинная река, озеро, водохранилище, канава или лужа. В мелких и быстротекущих водоемах к планктону примешивается большое количество донных форм и обрастателей. Типичный планктон характерен для крупных рек, это так называемый реопланктон. Реопланктон характеризуется гетерогенностью. Автохтонный планктон – собственно речной планктон, аллохтонный – планктон, выносимый из стоячих водоемов, встречающихся на пути реки. Попадая в новые условия, он часто изменяется. Одни представители аллохтонного планктона в условиях проточной воды отмирают, другие приобретают новые черты. Видовое разнообразие фитопланктона обычно меняется от реки к устью. Фитопланктон равнинной реки пополняется фитопланктоном ее притоков, родниковых и болотных вод.

В порогах рек, а также при прохождении вод через гидротехнические сооружения, возможно разрушение некоторых форм и уменьшение числа клеток или полное выпадение. По составу планктон рек в разных участках в зависимости от сезона, глубины непостоянен. Глубина, на которой можно отметить развитие фитопланктона, обычно равняется глубине фотического слоя, определяемого по диску Секи (глубина предельной видимости диска). Эта глубина зависит от типа водоема и прозрачности воды в нем.

Фитопланктон озер, в отличие от фитопланктона рек, носит автохтонный характер, по составу он весьма отличается от речного.

Болота – особые водоемы, характеризующиеся высокой кислотностью вод, в которых не могут существовать формы с известковыми оболочками. Болота бедны по видовому разнообразию альгофлоры. Обычно здесь встречаются десмидиевые, диатомовые, золотистые водоросли.

Фитопланктон водохранилищ тоже имеет свои отличия от речного, поскольку его формирование связано с режимом искусственного водоема. В водохранилищах часты колебания уровня воды, прибрежные зоны высыхают и промерзают. Вегетация водорослей, как и других гидробионтов, зависит от объема водохранилища, годового стока, коэффициента водообмена. Чем выше коэффициент водообмена, тем проточнее водохранилище, тем ближе его режим к речному. При малом водообмене режим водохранилища приближается к озерному.

Водоросли планктона в ходе эволюции выработали ряд приспособлений, которые дают возможность им парить в толще воды, а не опускаться на дно. Многие планктонные водоросли имеют газовые вакуоли (*Microcystis*, *Aphanizomenon* и др.), представляющие собой полости в цитоплазме, заполненные газом. Это уменьшает удельную массу клетки и приводит к всплыванию на поверхность воды большого количества колоний синезеленых водорослей. Диатомовые водоросли накапливают в своих клетках капли масла, которые облегчают их. Образование слизистых оберток вокруг клетки или группы клеток также способствует облегчению ряда форм. Сама форма клеток у некоторых представителей планктона игловидная, что служит хорошим приспособлением для целей парения. Выросты, шипы на оболочке также способствуют этому.

Примером могут быть виды родов *Ceratium*, *Stephanodiscus*, *Chaetoceros*, *Pediastrum*, *Scenedesmus*. У некоторых колоний расположение клеток напоминает парашютную систему (*Asterionella*) или зигзаг (*Tabellaria*), что также способствует парению. Выросты, именуемые рогами, у представителей рода *Ceratium* меняют свои размеры у особей одного и того же вида в

зависимости от сезона года, что связано с изменением вязкости воды и необходимостью противостоять оседанию на дно в те периоды, когда она снижается.

Пресноводный фитопланктон представлен богато и разнообразно синезелеными, диатомовыми, зелеными, золотистыми, пиррофитовыми, евгленовыми водорослями.

В планктоне пресных водоемов обычны представители класса *Bacillariophyceae* (виды родов *Asterionella*, *Navicula*, *Tabellaria*, *Fragilaria* и др.). Диатомовые водоросли планктона начинают вегетировать ранней весной, а иногда развиваются и в зимние месяцы подо льдом. Виды родов *Melosira* и *Diatoma* начинают активно размножаться уже при температуре +6°C. *Asterionella*, *Fragilaria*, *Tabellaria* более теплолюбивы и развиваются при +15°C. В большинстве водоемов летом диатомовый комплекс теснят зеленые и синезеленые водоросли, однако теплолюбивые *Melosira granulata* и *Fragilaria crotonensis* очень часто входят в состав летнего фитопланктона. Осенью в большинстве пресных водоемов наблюдается вновь массовое развитие диатомей, хотя синезеленые все еще составляют большую часть биомассы. Таким образом, двухвершинная кривая в развитии диатомовых водорослей говорит о низком температурном оптимуме представителей этого класса.

Для своего развития диатомовые водоросли нуждаются в нитратах, фосфатах, кремнии. Часто лимитирующим фактором для них является содержание в воде кремния. По мнению большинства исследователей, для того чтобы наступило «цветение» водоема за счет бурного развития диатомовых, необходимо содержание кремния в воде не менее 4–5 мг/л. Однако в природе часто и при меньших концентрациях кремния диатомовые водоросли продолжают развиваться. По отношению к кислотности среды диатомовые больше приурочены в своем интенсивном развитии к кислым водам.

В целом сукцессия видов фитопланктона зависит не от одного, а от ряда факторов. В связи с этим, изучая динамику диатомовых водорослей в природе, исследователи отмечают зависимость развития видов от температуры, света, биогенных элементов, выедания зоопланктоном, межвидовых отношений. Однако

влияние одного из факторов может оказаться определяющим. Сукцессия видов контролируется сообществом.

В планктоне пресных водоемов значительную роль играют представители золотистых водорослей. Некоторые из них вызывают «цветение» воды желто-бурой окраски. Весной, часто на поверхности водоемов, развивается *Chromulina rosanoffii*, образующая золотистые пленки. Эти поверхностные пленки в гидробиологии называют нейстоном. Другой представитель золотистых водорослей планктона – р. *Mallomonas*. Практическое значение имеет вид *Prymnesium parvum*, выделяющий токсин, губительный для рыб. Из колониальных золотистых в планктоне рек, прудов, озер весной и осенью вегетируют колонии р. *Synedera* и *Dynobryon*.

Представители отдела *Dinophyta*, как правило, развиваются в пресных водоемах весной и осенью. Это виды р. *Ceratium* и *Peridinium*. Некоторые из них в небольших водоемах вызывают «цветение» воды.

В небольших пресноводных водоемах, а также в прибрежной зоне рек, в местах, богатых органическим веществом, в составе планктона встречаются представители отдела *Euglenophyta* (виды родов *Euglena*, *Trachelomonas*). В чистых водах развивается *Phacus*. В планктоне пресных водоемов большую роль играют представители отдела *Chlorophyta* (р. *Volvox*, *Eudorina*, *Pandorina*, *Gonium*). В маленьких, часто пересыхающих водоемах или на мелководье рек в массовом количестве обычны р. *Chlamydomonas*. Из хлорококковых водорослей распространены виды родов *Pediastrum*, *Scenedecmus*, *Ankistrodesmus*, а также *Chlorella* из класса *Trebouxiophyceae*. Много в планктоне конъюгантов, особенно из порядка *Desmidiiales*. Десмидиевые водоросли характерны для дистрофных водоемов с высоким содержанием гуминовых веществ, а также участков, где есть подтоки с болот. Синезеленые водоросли довольно редки в морском планктоне, а в пресноводном представлены одноклеточными, нитчатыми и колониальными формами. Самыми распространенными в планктоне пресных вод являются виды родов *Microcystis*, *Aphanizomenon*, *Anabaena*, *Oscillatoria*, *Gloeotrichia*, *Merismopedia*, которые развиваются в очень широком диапазоне климатических и геоло-



гических условий. Однако температурный оптимум у большинства синезеленых в пределах 20–30°C, поэтому своего максимального развития они достигают в летние месяцы. Но не только температура лимитирует развитие синезеленых водорослей планктона. Их численность снижает такой фактор, как мутность. При этом наиболее чувствительными к помутнению воды оказались виды родов *Anabaena* и *Microcystis*, а более устойчивыми *Aphanizomenon flos-aquae*. Турбулентное перемешивание воды также снижает численность синезеленых, они предпочитают реки со спокойным течением, заводи и озера. В летнее время при достаточно высоких температурах массовое развитие синезеленых водорослей может лимитироваться азотом и фосфором. Опыты, проведенные Валентайном в Канаде, показали, что опытные озера, удобренные азотом и фосфором, «зацвели» от массового развития синезеленых, в то время как неудобренные озера оставались визуально с прозрачной водой. Однако синезеленые, а особенно представители гормогониевых, обладают удивительной способностью накапливать фосфор, а потому «цветение» водоемов может наступить и при недостатке этого элемента в среде. Отмечено, что синезеленые водоросли планктона развиваются при нейтрально-щелочном показателе pH (7–8). При своем интенсивном размножении они вытесняют представителей других отделов из состава фитопланктона. Возможно, их продукты метаболизма оказывают ингибирующее действие на другие водоросли. Это можно отнести к аллелопатическим явлениям, распространенным в растительном мире. При отмирании биомассы синезеленых водорослей в водоеме в результате действия аутоксина, вирусов или фагов начинают размножаться представители других отделов.

Явление «цветения», вызванное синезелеными водорослями, в настоящее время привлекает внимание ученых, поскольку остается актуальной проблема уничтожения или хотя бы снижения развития водорослей, причиняющих существенный вред народному хозяйству (Л. А. Сиренко, М. Я. Гавриленко, 1978).

Из синезеленых токсичными могут быть виды *Microcystis aeruginosa*, *M. toxica*, *M. flos-aquae*, *Anabaena variabilis*, *An. limmermanii*, *Gloeotrichia echinulata*, *G. pisum*, *Rivularia fluitans*, *Coelos-*

*paerium dubium*, *Lyngbya majuscula*, *Nostoc rivulare*, *Hapalasiphon fontinalis*. Некоторые из них были изучены в культуре. Так, канадские исследователи Бишоп и Аннет показали, что *Microcystis aeruginosa* содержит эндотоксин, выделяющийся в среду только при старении или разрушении клеток. У животных под влиянием этого токсина развивался паралич конечностей, наблюдались патологические изменения в печени. Некоторые штаммы синезеленой водоросли *Anabaena flos-aquae* продуцировали экзотоксины. Симптомы отравления, вызываемые им при введении животным, сходны с симптомами ботулизма. Установлено, что количество токсина, выделяемое водорослью, зависит от температуры, условий освещения, возраста культуры.

Штаммы *Aphanizomenon flos-aquae* продуцируют эндотоксин, который, освобождаясь после разрушения водоросли, оказывает губительное действие на рыб, в то время как простейшие к нему оказались нечувствительны (С. В. Горюнова, Н. С. Демина, 1974).

Токсические виды встречаются и среди динофитовых, золотистых и зеленых водорослей. Среди динофитовых большинство токсичных видов относится к морским, которые вызывают гибель рыбы и других морских животных, у людей – раздражение кожи, глаз, слизистых оболочек. Употребление в пищу моллюсков и рыбы, в которых накопились токсины водорослей, вызывают отравления у людей, сопровождающиеся нарушением дыхания, судорогами, параличом, изменениями в составе крови. Из пресноводных динофитовых токсическим видом считается *Peridinium polonicum*. Из золотистых водорослей пресных вод можно назвать довольно распространенным вид *Prymnesium parvum*. Из зеленых водорослей – некоторые штаммы *Scenedesmus quadricauda* и *S. obliquus* оказались также продуцентами токсинов (С. В. Горюнова, 1974).

Явление «цветения» водоемов порой приобретает бедственные размеры, особенно в южных районах. В целях изучения этого явления и разработки методов снижения его активности в настоящее время объединены усилия ученых разных специальностей. Перед исследователями стоит задача – ослабить развитие синезеленых за счет стимуляции развития других отделов водорослей, не токсичных и легко утилизирующихся в трофических

цепях. Для этого необходимо изучать биологию синезеленых в связи с гидрохимическими и метеорологическими условиями, взаимоотношения их с другими гидробионтами.

Исследования в натуральных условиях должны сочетаться с лабораторными исследованиями на чистых культурах и модельных биоценозах. Такие исследования помогут разобраться в природных закономерностях, кроме того, расширят период изучения, поскольку вспышка развития синезеленых в природе происходит лишь в течение нескольких месяцев.

В ходе исследований выяснилось, что даже систематическое положение видов, вызывающих «цветение» воды, не достаточно определено, поскольку в различных экологических условиях даже такие распространенные виды, как *Microcystis aeruginosa*, *Aphanizomenon flos-aquae* обладают значительной изменчивостью. Предстоит изучить, является она фенотипической или генотипической.

Широко проводятся исследования и в физиолого-биохимическом направлении, без которых невозможно разобраться в сложных природных явлениях. А такие исследования требуют разработки довольно трудных методик выделения водорослей из природы и введения их в культуру. Часто в условиях лабораторного культивирования вид значительно меняется как морфологически, так и биохимически. Все это необходимо связать с его природным состоянием.

Особое значение приобретает постановка многофакторных экспериментов, а также выделение взаимосвязи планктонных видов, вызывающих цветение, с другими ценотическими группировками. Так, установлена связь между донной и планктонной фазой развития *Microcystis aeruginosa*. Ранее считалось, что в осенний период колонии этого вида опускаются на дно и в условиях низких температур и отсутствия света переходят в покоящуюся стадию перезимовки. Однако теперь доказано, что бентосная форма *Microcystis* – это один из этапов его жизненного цикла. В илах водоема в зимний период продолжается, хотя и замедленное, деление клеток.

Летом в период активной его вегетации вся эта масса водорослевых клеток, собранная в бесформенные слизистые колонии,

поднимается со дна. При благоприятных экологических условиях перезимовавшая масса водорослей начинает делиться и поэтому процесс «цветения» в пресных водоемах развивается так стремительно. На больших глубинах в реках и водохранилищах у зимующих на дне водорослей условия значительно лучше, чем у водорослей прибрежных мелководных зон. Диатомовые так же, как и синезеленые, зимуют на дне, а иногда и активно вегетируют в толще воды водоема в подледный период. Весной они первыми всплывают, за ними покидают дно зеленые, затем синезеленые.

Альгологи, изучая биологию водорослей «цветения», прослеживают весь цикл развития их от бентосной фазы к планктонной и далее к фазе отмирания и утилизации их микроорганизмами. В процессе утилизации принимают участие бактерии и вирусы водоема. Развиваясь в массе на отмерших водорослевых скоплениях они осуществляют процесс брожения, гниения и уничтожения растительных остатков.

Массовое развитие водорослей создает значительные помехи в работе предприятий водоснабжения, оборудования электростанций, трудности в эксплуатации каналов. Разработаны механический, физический, химический и биологический методы борьбы с «цветением» водоемов. Механическая фильтрация – очень трудоемкий процесс, требующий частой замены фильтров при интенсивном «цветении». Физические методы борьбы основаны на применении ультразвука и электрического оборудования. Но эти методы требуют больших затрат электроэнергии, а потому дорогостоящи и ограничены в применении.

Биологический метод борьбы с водорослями используется в каналах и оросительных системах, где возможно выращивание растительноядных рыб, таких как белый амур, толстолобик. Используется и метод биологической фильтрации, разработанный Скадовским. Этот метод предполагает несколько этапов. Первый – очистка воды с помощью биологических фильтров, ими могут быть двустворчатые моллюски, например унии. При плотности 70 000 особей на 1 м дна канала они отфильтровывают 200 литров воды в сутки. На втором этапе высевают высшие водные растения, такие как бекмания, канареечник и другие, из-

влекующие из воды или сводящие до минимума азот, фосфор, железо и другие элементы. Обеднение воды биогенами замедляет развитие водорослей. На третьем этапе в каналах устанавливают систему биопоглотителей из пластмассовых решеток, на поверхности которых оседает много водорослей и довольно быстро формируется ценоз обрастаний. Такие решетки обрастаний снижают количество клеток в воде до 70 %. Однако требуется их периодическая (через 5–7 дней) замена новыми.

Наиболее распространенными является сочетание механического извлечения водорослевой массы с химическими методами борьбы. Альгицидов, применяемых на водоемах, довольно много. Это хлорорганические соединения, хлористые, медные. Самый распространенный альгицид – медный купорос, менее распространенные – фригон, гексиловый эфир, гексохлорбутадиен, монурон, диурон. Для борьбы с водорослями используют вещества, легко проникающие в цитоплазму клеток, токсичные для водорослей и стойкие к химическим соединениям, находящимся в водоеме. Водоемы, где идет водозабор для питьевых целей, альгициды используют в дозах, безвредных для животных и человека.

### Лекция 3. Первичная продукция фитопланктона

Биотический круговорот веществ в водоеме осуществляется через взаимодействие тесно связанных между собой процессов продуцирования органического вещества, его трансформации и минерализации. Продуцирование органического вещества, или первичная продукция, осуществляется в водоеме за счет фотосинтеза фитопланктона, фитобентоса, фитоперифитона и макрофитов. Но поскольку фитопланктон заполняет весь объем водной массы, то первичное продуцирование этого альгоценоза в водоеме лежит в основе формирования качества вод и процессов самоочищения, особенно если водоем подвергается антропогенному загрязнению.

Мерой первичной продукции служит скорость новообразования органического вещества и выделения кислорода за счет протекаемого процесса фотосинтеза при участии хлорофилла. Скорость поступления в водную среду кислорода определяет скорость процессов минерализации и трансформации органического вещества, поскольку эти процессы идут с использованием кислорода. Пополнение кислородом водной среды осуществляется за счет поступления его из атмосферы и за счет фотосинтетической аэрации.

В быстротекущих холодных реках, где почти отсутствует растительность, поступление кислорода в основном определяется процессом газообмена с атмосферой. В медленно текущих и стоячих водах фотосинтетическая аэрация занимает ведущее положение. И только в случае накопления большого количества фитогенной массы может ухудшиться газовый режим водоема, когда процессы разложения погибших растений снижают содержание кислорода в воде и приводят к так называемому вторичному загрязнению водоема.

Наиболее употребительной единицей измерения первичной продукции вообще и первичной продукции фитопланктона в частности принято считать количество выделенного кислорода или поглощенной углекислоты при фотосинтезе. Эти единицы измерения взаимозаменяемы.

Наиболее распространенные методы определения первичной продукции фитопланктона в настоящее время – скляночный (в его кислородной и радиоуглеродной модификациях) и хлорофилльный. Удобным, особенно в условиях экспедиции, является скляночный метод в кислородной модификации, позволяющий оценить как продукционные процессы в водоеме, так и деструкционные, связанные с тратой кислорода на дыхание водорослей, бактерий и зоопланктона.

Различают валовую и чистую (или эффективную) первичную продукцию. Валовая первичная продукция является мерой количества вновь созданного органического вещества в результате фотосинтетического процесса. Часть валовой продукции несомненно расходуется на жизненные процессы гидробионтов, связанные с потерей органического вещества в водоеме. Чистая продукция представляет собой разность между валовой продукцией и деструкцией, связанной с тратами на дыхание. Валовую первичную продукцию принято обозначать символом  $A$ , чистую (или эффективную) продукцию –  $P$ , а деструкцию –  $R$ . Тогда  $A = P + R$ . Чистая, или эффективная, продукция – реальная основа всех последующих процессов трансформации веществ в водоеме, это то количество органического вещества, которое может быть использовано животными водоема.

Определение первичной продукции водоема, отнесенное к данному объему воды или площади поверхности водоема, основано на измерении фотосинтеза фитопланктона. Скляночным методом определение фотосинтеза проводят в изолированных пробах воды, которые экспонируются на той же глубине, где взяты, либо в инкубаторе с искусственным освещением в течение определенного промежутка времени.

Измерение фотосинтеза методом склянок впервые было предложено Руудом в 1926 году. Этот метод был применен в 1932 году Винбенгом для определения первичной продукции. Кислородный метод определения первичной продукции прост и позволяет измерить не только величину продукции, но и деструкции в данном объеме воды, а следовательно, рассчитать как валовую, так и чистую продукцию.

Валовая первичная продукция определяется как разность между содержанием кислорода в светлых склянках и темных за определенный период времени:

$$A = \frac{V_c - V_t}{t} \text{ мг } O_2 / \text{л. час},$$

где  $A$  – валовая первичная продукция,  $V_c$  – количество кислорода в светлых склянках после экспонирования,  $V_t$  – количество кислорода в темных склянках после экспонирования,  $t$  – время экспозиции (в часах).

Чистая продукция  $P$  будет выражаться так:

$$P = \frac{V_c - V_c^h}{t} \text{ мг } O_2 / \text{л. час},$$

где введен показатель  $V_c^h$  – количество кислорода в светлых склянках до экспонирования.

Тогда деструкцию можно рассчитывать по формуле

$$R = \frac{V_c^h - V_t}{t} \text{ мг } O_2 / \text{л. час} \text{ или } R = A - P \text{ мг } O_2 / \text{л. час}.$$

В полевых условиях часто первичную продукцию определяют при суточной экспозиции склянок, тогда величины выражаются в мг  $O_2 \text{ м}^3 / \text{сутки}$ , мг  $O_2 \text{ м}^3 / \text{час}$  и т. д.

Концентрация кислорода, растворенного в воде, рассчитывается по методу Винклера по формуле

$$O_2 \text{ мг/л} = (n \times k \times 0,08 \times 1000) / (V - V_1),$$

где  $n$  – количество гипосульфита, пошедшего на титрование пробы,  $k$  – поправка на нормальность гипосульфита,  $V$  – объем пробы,  $V_1$  – объем прибавленных в склянку реактивов для фиксации кислорода (объем утерянной части пробы), 0,08 – эквивалентный вес кислорода на 1 мл 0,01 нормального раствора, 1000 – пересчет на 1 литр.

Радиоуглеродный метод, предложенный Стиманом-Нильсоном в 1951 году, предполагает введение шприцем в склянки раствора радиоактивного карбоната  $Na$  (2 склянки). В третьей склянке определяют общее количество углерода (в бикарбонате и в свободной углекислоте). Склянки с изотопом экспонируют в определенных условиях. Затем пробы фиксируют формалином и фильтруют на мембранном фильтре № 5. По радиоактивности фитопланктона на фильтре судят об интенсивности фотосинтеза. Этот метод имеет



очень большую точность и может быть использован в водах, где очень небольшая биомасса фитопланктона. Однако этим методом нельзя рассчитать валовую и чистую продукцию, поскольку связывание радиоактивного углерода ( $C^{14}$ ) может происходить как на свету, так и гетеротрофно. Погрешность определения первичной продукции с помощью радиоуглеродного метода связана в основном с выделением фитопланктоном растворенного органического вещества (РОВ) прижизненно или при отмирании клеток, а также с механическим разрушением оболочек клеток и потерей их содержимого при фильтрации проб. При всех ограничениях радиоуглеродный метод имеет неоспоримое преимущество перед кислородным благодаря тому, что улавливает ничтожно малую скорость фотосинтеза и, таким образом, остается единственным, позволяющим определить первичную продукцию планктона в условиях олиготрофных водоемов или их зон (В. В. Бульон, 1983).

Существует еще и хлорофилльный метод определения первичной продукции, основанный на учете первичного продуцирования и содержания пигментов в клетках фитопланктона, а также метод по изменению биомассы фитопланктона, но они используются гораздо реже.

Изучение первичной продукции водоемов дает возможность оценить функциональное состояние фитопланктона, полнее понять причины нарушения баланса в экосистеме для того, чтобы оказывать на нее активное воздействие. Первичная продукция фитопланктона зависит прежде всего от биомассы. Продукционные процессы нарастают по мере нарастания биомассы водорослей, но до определенного предела, пока физико-химические условия в водоеме не нарушают нормального хода фотосинтеза. Содержание хлорофилла в клетках водорослей планктона, от которого зависит фотосинтетический процесс, значительно колеблется в водах разного типа.

Винберг, изучая фотосинтетическую активность фитопланктона разных озер, предложил делить их на 4 типа:

1. Наиболее продуктивные, олиготрофные, характеризующиеся высокими величинами фотосинтеза: 5–10 и более мг  $O_2$ /л в сутки в летнее время в поверхностном слое.

2. Озера эвтрофные, обычно мелководные, где величина фотосинтеза в поверхностном слое 1–5 мг  $O_2$ /л в сутки.

3. Озера мезотрофные, где колебания первичной продукции в поверхностном слое летом в пределах 0,5–1 мг  $O_2$ /л в сутки. В этих озерах биомасса фитопланктона невелика, а потому низка первичная продукция. Однако в них большая прозрачность и довольно глубоко заходит эвфотическая зона, а потому в столбе воды продукционные процессы протекают активно.

4. Озера малопродуктивные. В них из-за слабого развития планктона величины продукции в пределах 0,1–0,5 мг  $O_2$  /л в сутки (Г. Г. Винберг, 1960).

Такое же деление можно отнести к рекам, водохранилищам и прудам биологической очистки промышленных стоков. В последних, из-за большого количества биогенов, первичная продукция может достигать 60 мг  $O_2$  /л в сутки при условии, если промышленные стоки не токсичны для фитопланктона.

Удельную скорость фотосинтеза или так называемый коэффициент фотосинтетической активности можно определить как отношение валовой первичной продукции на оптимальной глубине к биомассе фитопланктона. Удельная скорость фотосинтеза фитопланктона зависит от интенсивности света, температуры, наличия биогенных элементов, систематической принадлежности клеток, их физиологического состояния и взаимоотношений с зоопланктоном и бактериопланктоном.

Для характеристики продукционных процессов используют такой показатель, как Р/В коэффициент (отношение максимальной интенсивности фотосинтеза к биомассе водорослей) или отношение ассимилированной за час углекислоты к концентрации хлорофилла – «а» (ассимиляционное число АЧ).

Анализ сукцессии фитопланктонного сообщества показывает, что и продукционные характеристики водоема следует получать в динамике. Такой подход позволяет проследить сменяющиеся фазы единого природного цикла первичного продуцирования, аналогичные фазам цикла численности клеток водорослей. При изучении первичной продукции важны круглогодичные наблюдения с учетом изменения параметров размножения, смертности, изменчивости размеров клеток и т. д.

Лабораторные исследования продукционно-деструкционного процесса на примере альгокультур одного или нескольких видов дают возможность оценить влияние различных факторов (температуры, освещенности, биогенных элементов и т. д.) на водоросли планктона. Однако результаты их весьма осторожно следует переносить на процессы в природе, так как природа ставит многофакторный эксперимент. Да и в модельных экспериментах не всегда учитываются сложные внутрибиоценотические взаимоотношения видов.

Исследования первичной продукции призваны не только оценить скорость ее образования, но и выяснить причины, определяющие тот или иной ее уровень в водоеме. Только понимая эти причины, можно найти пути активного воздействия на первичную продукцию и повысить эффективность ее использования.

Одним из биотических факторов, определяющих величину первичной продукции, является биомасса фитопланктона. В литературе имеются противоречивые сведения относительно скорости продукционных процессов при разных биомассах фитопланктона. Есть сведения о прямой зависимости между интенсивностью фотосинтетического процесса и биомассой фитопланктона. Но большинство авторов утверждает, что скорость фотосинтеза не всегда пропорциональна количеству фитопланктона. Очевидно, что фотосинтез возрастает только до определенной биомассы, далее идет угнетение фотосинтетической активности клеток водорослей, поскольку больший эффект продукционной деятельности зависит от общих условий в водоеме (концентрации питательных веществ, состава фитопланктона, температуры, количества выделенных продуктов метаболизма и т. д.).

Отношение продукции к биомассе – не что иное, как удельная скорость фотосинтеза фитопланктона. Считается, что в естественных незагрязненных водах суточное отношение продукции к биомассе на оптимальной глубине редко выходит за значение 2 или 3. В местах загрязненных, в особенности в биологических прудах доочистки стоков, этот показатель значительно более высокий (до 15 и более за сутки).

## **Лекция 4. Влияние антропогенных факторов на пресноводный фитопланктон**

В эпоху научно-технической революции все больше возрастают масштабы антропогенного воздействия на окружающую нас природу. Строительство водохранилищ, сбросы в водоемы подогретых вод тепловых электростанций, загрязнение водоемов стоками промышленных предприятий, сельского хозяйства, бытовыми стоками влияют на перестройку экологических систем, и чаще всего эта перестройка оказывается неблагоприятной.

В связи с этим в настоящее время уделяется большое внимание исследованиям, посвященным воздействию антропогенных факторов на различные организмы экосистем.

Особо важное значение антропогенный фактор имеет на водоемах питьевого назначения, где изменения в физико-химическом режиме могут привести к вспышкам развития тех или иных гидробионтов, изменить органолептические свойства воды и ее качество.

### ***Влияние зарегулирования стока рек на пресноводный фитопланктон***

Зарегулирование стока рек и эвтрофикация пресных вод в результате хозяйственной деятельности человека способствуют созданию во внутренних водоемах условий для интенсивной вегетации отдельных представителей альгофлоры – «цветения» воды.

До зарегулирования стока в реке нет условий для накопления ни минеральных, ни избыточного количества органических веществ, приносимых со стоком или создаваемых в процессе биологического продуцирования. В реке существует транзитный тип круговорота веществ. При зарегулировании стока замедляется и останавливается течение, происходит оседание на дно, аккумуляция значительного количества биогенных и органических веществ. Вода в зоне подпора разливается, возникает обширная зона затопления. При выщелачивании из почвы и разложении затопленной растительности вода обогащается дополнительно

биогенными и органическими веществами. Возникают зоны мелководья с режимом, отличным от остальной водной толщи водохранилища. При становлении водохранилища резко изменяются его биоценозы. Прибрежное мелководье начинает быстро зарастать макрофитами и зелеными нитчатыми водорослями, тогда как в пелагиали накапливается снесенный планктон, и создаются благоприятные условия для развития отдельных компонентов планктона. Чаще всего массовое развитие получают синезеленые водоросли.

Находясь в планктоне, синезеленые водоросли в период массового развития подвержены явлению агрегации, в результате чего возникают пленки, шаровидные скопления и «пятна цветения». В это время они покрывают поверхность воды сплошной массой, гонимой ветром и волнами, выбрасываемой на берег и частично подвергающейся микробиологическому и вирусному разрушению. Скопления их насыщены продуктами распада, в том числе токсическими. Выброшенные на берег они не погибают, а превращаются в гелевидную массу, а затем в сухие корки. При отмокании они переходят в активное состояние.

Дополнительным источником заражения могут быть также пойменные водоемы и притоки водохранилища, прежде всего зарегулированные малые реки со своим собственным биофондом синезеленых водорослей. Отмирание синезеленых водорослей представляет собой особенно важный этап круговорота органического вещества. Разложение синезеленой массы осуществляется в результате автолиза, брожения и гниения. Выделяющиеся при этом продукты утилизируются представителями микроорганизмов, которые размножаются на разлагающейся массе водорослей. Возвращая в процессе разложения органическое вещество в водную массу, синезеленые водоросли, таким образом, замыкают цикл круговорота.

Очень большое значение имеет изучение планктона водоемов на трассах строительства будущих водохранилищ. При строительстве водохранилища значительно повышается уровень воды, что приводит к изменению гидрохимического режима реки, на которой строятся водохранилища. Значительно изменяются состав и распределение фитопланктона вновь образованного водоема. Ис-

следователям-альгологам необходимо составлять прогноз альгологического режима водохранилища в связи с актуальной проблемой «цветения» воды в нем.

Исследования по изменению состава фитопланктона при регулировании стока проводились на Волге при строительстве Шекснинского, Ивановского, Чебоксарского и других водохранилищ Волжского каскада, а также на Дону. Проведено сопоставление флористических списков по фитопланктону на период строительства Ивановского водохранилища с данными по фитопланктону тридцать лет спустя. Оказалось, что за годы эксплуатации водохранилища исчезло 67 видов и разновидностей, характерных для фитопланктона реки Волги. Это подтверждает положение о том, что в процессе становления фитопланктон Ивановского водохранилища прошел, по всей вероятности, несколько этапов формирования. Аналогичное явление наблюдалось и на Шекснинском водохранилище. Изменение состава фитопланктона и его распределения отмечалось не только на Волге, но и в водохранилищах, образованных в результате регулирования других равнинных рек.

Влияние зарегулирования на состав фитопланктона выражается в появлении ряда новых видов и родов синезеленых, диатомовых, золотистых, евгленовых и зеленых водорослей, характерных для озер и водохранилищ. Число представителей синезеленых при зарегулировании часто возрастает за счет поступления из вышележащего водохранилища. Так, для Нижнего Дона отмечено увеличение числа видов *Anabaena*, *Anabaenopsis*, *Oscillatoria*, *Merismopedia*. Массовыми стали такие виды, как *Anabaena scheremetievi*, *Microcystis pulvereae*, *Pseudoanabaena catenata*, *Oscillatoria limnetica*, не отмеченные ни одним из исследователей в Дону при естественном режиме. Резко увеличилось разнообразие хлорококковых, среди которых появились общие с Цимлянским водохранилищем виды родов *Treubaria*, *Micractinium*, *Schroederia*. Из евгленовых появились виды р. *Strombomonas*, *Lepocinclis*, из диатомовых *Stephanodiscus*, *Coscinodiscus*, ранее отсутствовавшие. Общее количество видов и внутривидовых токсонов водорослей в Нижнем Дону оказалось в два с лишним раза больше, чем до зарегулирования.

Массовое развитие синезеленых при зарегулировании стока опасно и возможностью появления токсических форм. Сейчас установлено, что из синезеленых токсичными могут быть представители родов *Microcystis*, *Aphanizomenon*, *Anabaena*, *Rivularia*, *Gloeotrichia*, *Nostoc*, *Coelosphaerium* и др. (С. В. Горюнова, Н. С. Демина, 1974), (С. П. Вассер и др., 1989). Биохимическая природа токсинов сейчас интенсивно изучается, особенно тех видов водорослей, которые развиваются в пресноводных водоемах питьевого назначения. *Coelosphaerium dubium* был выделен из воды Рыбинского водохранилища и изучен на токсичность в культуре. В эксперименте было установлено, что эта культура выделяет токсин, безвредный для большинства беспозвоночных и губительный для молоди рыб. Явление отравления рыб имело место в Каховском, Кременчугском и других водохранилищах, где наблюдалось «цветение» воды *Aphanizomenon floe-aquae* и *Microcystis aeruginosa*. Причины гибели рыбы: недостаток кислорода, накопление в воде аммиака, который, проникая в кровь, снижает ее рН. Природа токсических веществ многообразна. Среди продуктов распада обнаружены фенолы в количестве 14–16 мг на 1 кг сырого веса. Альготоксины обнаружены у различных представителей синезеленых, динофитовых, зеленых и золотистых водорослей.

Таким образом, интенсивное развитие синезеленых, которое наблюдается при зарегулировании стока, может принести несомненный вред человеку. Косвенный вред синезеленые могут принести, стимулируя развитие других вредных организмов. Предполагают, что вспышки холеры приурочены к тем периодам, когда наблюдается «цветение» водоемов синезелеными. Холерный вибрион быстро развивается в щелочной среде, а синезеленые вызывают при своем развитии значительное подщелачивание, доводя рН до 10–12.

### **Влияние на фитопланктон подогрева вод**

В связи со всевозрастающей ролью тепловых электростанций в энергетическом балансе Российской Федерации большой научный и практический интерес приобретает изучение гидробиологии водохранилищ-охладителей ГРЭС.

В водохранилищах этих типов вода находится в постоянном движении. Самая высокая температура воды сохраняется в течение всего года в районе устья сбросного канала, по мере удаления от него она понижается. В различные периоды года средняя температура воды превышает температуру естественных водоемов на 4–6°C. Этот фактор подробно изучался на Иваньковском водохранилище, находящемся под влиянием сброса подогретых вод Конаковской ГРЭС. Исследования показали, что умеренный подогрев вод в условиях данного географического района способствует эвтрофикации водоемов. С одной стороны, повышение температуры ускоряет деятельность микроорганизмов и темпы минерализации органических веществ, а с другой – повышает жизнедеятельность и продуктивность большинства видов животного и растительного населения водоемов, поскольку их температурный оптимум лежит несколько выше средних летних температур водоемов умеренной зоны.

Одним из проявлений отрицательной реакции водорослей на поступление дополнительного тепла может быть ослабление их фотосинтеза и, как следствие того, – нарушение фотосинтетической аэрации водных масс, которое при высоких температурах становится особенно значимым. Усиленное развитие фитопланктона в месте сброса тепловых электростанций особенно заметно в зимнее время и осенью, когда температура является лимитирующим фактором. Доказано, что кратковременный, хотя и весьма сильный подогрев (на 8–10°C) в агрегатах электростанций, а также в потоке отработанной воды на протяжении всего пути ее следования до водоема, не оказывает заметного влияния на водоросли. Термический эффект хорошо прослеживается на участке водоема, прилегающего к месту сброса тепловых вод, и выражается в увеличении биомассы фитопланктона и изменении соотношения составляющих его видов водорослей. Экспериментальным путем было установлено, что подогрев в пределах 10°C не оказывает сильного влияния на жизнедеятельность фитопланктона в целом. Только в летнее время, когда нагревается вода с температурой выше 25°C, возможен отрицательный эффект.

Следует отметить стимулирующее влияние тепла на развитие зеленых водорослей. Следствием их появления и усиленного раз-



вития может быть ускоренный процесс эвтрофирования водоема. В отдельных случаях, когда в водохранилища сбрасываются сточные воды больших городов, они превращаются в очистные биологические пруды и в их верховьях растительность практически отсутствует. С приближением к плотине вода очищается, и здесь начинает интенсивно развиваться высшая и низшая водная растительность.

Фитопланктон водохранилищ-охладителей по качественному составу чрезвычайно разнообразен. Это, очевидно, связано с более продолжительным гидрологическим летом и достаточным количеством биогенных веществ, которые несут сюда сточные воды. Установлена определенная периодичность развития фитопланктона в водохранилищах-охладителях: весной и поздней осенью он крайне разнообразен, но количественно беден, летом в большом числе развиваются водоросли, вызывающие «цветение» воды, продолжающееся и в начале осени. Обычно «цветение» воды вызывают синезеленые водоросли рр. *Aphanizomenon*, *Microcystis*, *Anabaena*. В значительном количестве развиваются хлорококковые, их численность заметно увеличивается после отмирания части синезеленых.

При интенсивном развитии фитопланктона усиливается обрастание трубок конденсаторов ГРЭС. Это приводит к снижению коэффициента их полезного действия и, как следствие, к снижению вакуума (в отдельных случаях на 0,5–1,0 %). Учитывая, что снижение вакуума на 0,5 % соответствует снижению мощности на такую же величину, подсчитано, что электростанции мощностью 100 000 кВт при прочих равных условиях недодают за три летних месяца около 1,08 млн кВт/ч электроэнергии, что приносит значительный материальный ущерб.

Кроме того, в результате жизнедеятельности фитопланктона резко снижается содержание углекислоты в воде (в дневные часы), что способствует распаду бикарбонатов и образованию накипи на внутренних поверхностях трубок конденсаторов.

В период массового развития водорослей планктона (так называемого цветения) в воде увеличивается содержание органических веществ. При массовом отмирании водорослей содержание органических веществ в водоеме остается высоким, но постепен-

но уменьшается в связи с интенсивным развитием бактерий. Резкое возрастание количества углеводоподобных соединений отмечается при массовом отмирании водорослей, что свидетельствует о преобладании процесса поступления этих веществ в воду в результате разложения фитопланктона. Когда же возрастает биомасса и продукция бактерий, увеличивается содержание свободных сахаров.

За счет интенсивного развития зеленых водорослей увеличивается содержание сложных эфиров и органических кислот. При массовом развитии синезеленых, диатомовых и жгутиковых водорослей в воде повышается содержание карбоксильных соединений. Зная закономерность накопления тех или иных соединений в водоеме в зависимости от развития водорослей, можно прогнозировать изменение гидрохимического режима водоема.

Проведены исследования влияния подогретых вод тепловых электростанций на реках Белоруссии и Украины (Днепр, Северный Донец). Интенсивность фотосинтеза планктона, которую определяли скляночным методом, оказалась в прямой зависимости от температуры, количество же ассимилированной углекислоты, отнесенное к единице веса хлорофилла, находилось в обратной зависимости от температуры. Отмечено также, что при высоких температурах, порядка 29°C, происходит угнетение фотосинтетической деятельности несмотря на более интенсивное количественное развитие фитопланктона.

На основании проведенных многолетних исследований на водоемах-охладителях тепловых электростанций изучен гидрохимический и альгологический режим этих водоемов особого типа, где за счет многократного прохождения воды через ТЭЦ происходит значительное ее нагревание. Разработана классификация водоемов-охладителей ТЭЦ:

1) слабо нагреваемые (повышение температуры лежит в пределах установленной санитарной нормы);

2) умеренно нагреваемые (повышение температуры воды в 1,5–2 раза больше нормы);

3) сильно нагреваемые (температура воды в три и более раз выше допустимого по санитарным нормам). При сильном подогреве нарушается баланс между первичной и вторичной продук-

цией, что приводит к биологическому загрязнению водоемов, ухудшению качества воды и угнетению развития гидробионтов.

### **Влияние промышленных сбросов на фитопланктон пресных водоемов**

Проблема оценки воздействий различного рода загрязнителей на продуктивность природных систем стала особенно острой в связи с задачей отыскания эффективных способов предотвращения ситуаций, способных необратимо изменить или даже разрушить трофическую структуру биоценозов.

К одним из наиболее опасных загрязнителей относятся промышленные стоки различных предприятий, особенно содержащие тяжелые металлы. Повышенные концентрации тяжелых металлов снижают биопродуктивность водных экосистем, что приводит иногда к исчезновению ценных кормовых объектов.

Металлы могут попадать в водоемы в результате речного выноса с горных пород, а также за счет антропогенного загрязнения водостоков и атмосферы и поступления с осадками. В водоемы попадают такие металлы, как свинец, кадмий, хром, никель, медь, железо, цинк, олово, мышьяк. Металлы вовлекаются в круговорот, накапливаются в донных отложениях, сохраняя на всех этапах токсичность, поскольку не разрушаются микроорганизмами. Металлы поступают в водную среду в результате промышленных сбросов сталеплавильных производств, атомных электростанций, предприятий целлюлозно-бумажной промышленности, производства красок, а также в результате переработки нефти и нефтепродуктов. По мере удаления от источника загрязнения содержание металлов в водной среде снижается, однако и малые концентрации могут быть токсичны для водорослей в зависимости от формы соединения металла, температуры, содержания кислорода в воде, pH, освещенности, скорости течения. Установлено, что дефицит кислорода, снижение pH, повышение температуры увеличивает токсичность металлов.

Водоросли обладают способностью накапливать в своем теле металлы, а бурые водоросли *Fucus vesiculosus* и *Ascochylium*

*nodosum* даже используются в качестве индикаторов на цинк, медь, свинец, ртуть, железо.

Изучена аккумуляция свинца микроскопической водорослью *Platimonas subcordioformis*. Доказано, что безжгутиковые мутанты, или клетки с отрезанными жгутиками, не извлекают свинцовую соль из питательной среды. Возможно, поступление свинца происходит не через оболочку клетки, а через жгутик. Ион цинка в концентрации 4 мг/л подавляет рост альгологически чистой культуры *Chlorella vulgaris* на 50 %.

Экспериментально изучены изменения фито- и бактериопланктона, а также первичной продукции под влиянием различных загрязнителей, характерных для Учинского и Рыбинского водохранилищ. В числе ожидаемых загрязнителей были отобраны: нитратный азот, фосфаты, марганец, хлор, цинк, хром и кадмий. При этом цинк и хром были отобраны как реальные загрязнители, поступающие в водоем (сточные воды Череповецкого металлургического комбината и др.), а кадмий как один из наиболее распространенных и токсичных загрязнителей, встречающихся в промышленных сточных водах. Наибольшее отрицательное действие цинка и кадмия наблюдалось в экспериментах при максимальных значениях первичной продукции, когда в водоеме было отмечено значительное увеличение численности синезеленых водорослей. С уменьшением численности фитопланктона отрицательное действие этих металлов ослабевало.

Показано также, что токсичность металла сильно коррелирует с рН или положительно, или отрицательно. При низких значениях рН (когда водорослей мало) металлы имеют тенденцию существовать в виде более токсичных свободных ионов, в то время как при нейтральной реакции среды они могут быть осаждены как нерастворимые соединения.

В лабораторном эксперименте было установлено, что синезеленая водоросль *Anabaena spiroides* более чувствительна к добавкам цинка, чем к добавкам хрома, а совместное присутствие в среде этих металлов приводит к некоторому ослаблению их отрицательного действия.

Изучена токсичность соединения меди ( $\text{CuSO}_4$ ) при разных начальных плотностях суспензии водорослей. Во всех вариантах

медь оказалась токсичной для водорослей. Незначительные колебания токсичности неорганических солей меди объясняются небольшими отличиями проницаемости мембран клеток водорослей для ионов  $\text{Cu}^{++}$ . Ион меди является ядовитым для водорослей, а степень его токсического действия зависит от pH среды. Установлено, что медный купорос наиболее токсичен в кислой среде. Полиметаллические руды, содержащие медь, цинк, свинец, олово, также оказались токсичными для водорослей. Эти химические элементы выщелачиваются из руд и накапливаются в теле водорослей до 1 % на сухой вес.

В опытах с хлорококковыми водорослями за критерий токсичности принимали нарушение репродуктивной функции, интенсивности фотосинтеза и дыхания, а также изменение содержания хлорофилла «а» и «в». Наибольшее токсическое влияние оказали полиметаллические руды: сульфидный концентрат, содержащий медь, цинк и свинец в концентрации 4,0–4,5 мг/л. Эти руды снижали численность клеток водорослей за 28 дней на 95–99 % от контроля. Под влиянием полиметаллических руд в первые 2–3 дня наблюдалась стимуляция фотосинтеза, а затем резкое снижение его до 0. Нарушение процесса фотосинтеза у хлорококковых водорослей под действием полиметаллических руд сопровождалось усилением интенсивности дыхания до 12 % по сравнению с контролем.

Считается, что при взаимодействии растительных клеток с токсическим веществом в организме возникают защитные физиологические реакции: повышается интенсивность дыхания и активизируются другие процессы жизнедеятельности, в результате которых происходит детоксикация ядовитых веществ.

Об угнетающем действии полиметаллических руд можно судить и по содержанию хлорофилла, которое снижается тем быстрее, чем длительнее воздействие, а на 30-е сутки хлорофилл разрушается и водоросли обесцвечиваются. Комбинированное влияние таких элементов, как медь, цинк, свинец, олово на водоросли при соблюдении одинаковых условий освещенности, температуры и кислотности является более губительным.

При кратковременном воздействии (до 8–10 дней) полиметаллических руд на микроскопические водоросли нарушения в

процессах фотосинтеза и дыхания обратимы, хроническое же воздействие приводит к гибели организмов.

С развитием индустрии и водного транспорта значительную долю загрязнений наших пресных вод составляет нефть и нефтепродукты. Влияние нефти и нефтепродуктов на морские водоросли, главным образом на диатомовые, изучено довольно хорошо. Гораздо меньше работ по выявлению действия нефти и нефтепродуктов на пресноводные водоросли.

Проведено наблюдение за ростом микроводорослей *Chlorella vulgaris*, *Scenedesmus obliquus* в водах стока тракторного завода после нефтеловушек. Эти водоросли выдерживали содержание нефтепродуктов до 40 г/л. Другие авторы указывают на нарушение репродуктивной функции у микроводорослей при более низких концентрациях нефтепродуктов. Установлено, что при концентрации нефтепродуктов выше 5 мг/л угнетающее действие на культуры хлорококковых водорослей отмечалось на вторые сутки. В последующие сутки действие их ослабевало, на пятые – при концентрации 5 мг/л было отмечено уже увеличение количества генераций по сравнению с контролем. Это стимулирующее действие исследователи объясняли тем, что вносимые нефтепродукты были сильно загрязнены побочными органическими веществами, которые при температуре постановки опыта (20–25°C) быстро минерализовались, что способствовало развитию водорослей. Синезеленые водоросли оказались более чувствительными к нефтепродуктам. Они угнетались через сутки при концентрации более 0,5 мг/л, а на пятые сутки полностью лизировались даже при самых малых концентрациях.

Испытаны альгологически чистые культуры *Melosira italica*, *Stephanodiscus hantzchii*, *Anabaena spiroides*, *Scenedesmus quadricauda* на среде Чу 10 с добавлением мазута и соляра. опыты показали, что испытанные водоросли на соляр реагировали быстрее, чем на мазут. *Melosira italica* при внесении 1 мг/л соляра полностью погибала через сутки, а *Anabaena spiroides* – через трое суток. На седьмые сутки погибала от соляра и мазута и *Scenedesmus quadricauda*. Однако следует отметить, что, возможно, далеко не все водоросли одинаково реагируют на соляр и мазут, о чем свидетельствует интенсивное развитие *Chlamydomonas sp.*, случайно зане-

сенного в исходный фильтрат, оставшийся после постановки опытов.

Результаты опытов по использованию двух нефтепродуктов дизельного топлива и моторного масла – на фитопланктон показали, что на четвертые сутки экспозиции в стеклянных бутылках емкостью 20 л в зависимости от добавленных комбинаций указанных веществ устанавливались существенно различные соотношения численности видов, входивших в состав фитопланктонного сообщества. В результате эксперимента отмечался парадоксальный факт: в опытах с одновременной добавкой двух нефтепродуктов общая численность водорослей оказалась выше, чем при добавке каждого из них в отдельности. Одновременное присутствие обоих нефтепродуктов влияет на численность диатомовых примерно так же, как и каждый из них в отдельности. Кроме того, добавки нефтепродуктов указывали явно стимулирующее действие на синезеленые водоросли. В наших экспериментах были использованы культуры водорослей *Scenedesmus acutus* и *Chlorella pyrenoidosa* как тест-объекты для изучения влияния растворимой густой фракции отходов нефтепереработки на некоторые физиологические показатели данных видов.

В экспресс-анализе на термолюминесцирующей установке было показано, что при концентрации в среде отходов 6,25–40 мг/л происходит угнетение репродуктивной функции в 1,4–3 раза по отношению к контролю. При этом рассчитанные коэффициенты токсичности (КТ)  $> 0,2$  во всех вариантах опыта, что говорит об ингибирующем действии отходов на водоросли в исследованных концентрациях. И только концентрация 3,12 мг/л не оказала токсического действия на культуры. В хроническом эксперименте (15 суток) ингибирующее действие на репродукцию оказала и концентрация 3,12 мг/л. Снижается и фотосинтетическая функция водорослей, а при 50 мг/л она полностью блокируется; при этом увеличиваются траты кислорода в среде на дыхательный процесс.

Полученные данные по этому вопросу указывают на значимость загрязнения вод нефтепродуктами как одного из факторов, способных регулировать численность альгофлоры водоема, что особенно существенно для водоемов питьевого назначения.

Большой ущерб альгоценозам причиняют сбросы сточных вод целлюлозно-бумажных производств. Современные очистные сооружения рассчитаны лишь на 90–95 % очистки. Оставшиеся 5–10 % представляют значительную опасность, так как в состав сбросов целлюлозно-бумажного производства входят такие стойкие соединения, как лигносульфонаты. Большую опасность представляют также накопления в донных отложениях реки отходов целлюлозно-бумажного производства, встречающиеся на всем протяжении реки. Наши гидробиологические исследования на Северной Двине в районе промстока Архангельского целлюлозно-бумажного комбината показали, что сток оказывает отрицательное влияние на альгоценозы. В зоне значительного загрязнения реки доминирующее положение занимают водоросли полисапробных зон, в основном это синезеленые пр. *Phormidium* и *Oscillatoria*. На станциях, находящихся вне зоны непосредственного влияния стока (на противоположном берегу, а также выше промстока), ценоз представлен видами, характерными для умеренно загрязненных и чистых вод.

Важное значение имеет изучение влияния на гидробионтов промышленных сточных вод флотационного обогащения руд, когда в качестве флотореагентов применяются сульфатные мыла и мыла таллового масла. Поскольку в этих флотореагентах содержится до 50 % ненасыщенных кислот, являющихся основными поглотителями кислорода, то в опытных сосудах скоро создается дефицит его, при котором гидробионты, и в том числе водоросли, гибнут.

Тревожные выводы сделали латвийские исследователи, изучая фитопланктон реки Даугавы и Рижского залива, где имеют место сбросы неочищенных сточных вод. Здесь, в наиболее загрязненной части устьевой области реки Даугавы, наблюдается угнетающее действие промышленных и бытовых стоков города Риги на фитопланктон. Исследования показали, что в районе стока и до 100 метров ниже биомасса фитопланктона практически равнялась 1 мг/м<sup>3</sup>. Этот участок реки по типу фитопланктона характеризовался как полимезосапробный. Биохимическая потребность кислорода (БПК) доходила до 10 мг/л. Интересно отметить, что количество индифферентных водорослей в фитопланктоне



всех участков реки составляло 30–40 %, что говорит о вынужденной адаптации биоценоза к значительному антропогенному загрязнению.

### ***Влияние пестицидов на фитопланктон пресных водоемов***

Применяемые в настоящее время химические средства защиты растений – пестициды – накапливаются в почве, водоемах, влияя на биоценозы, приводя к нежелательным, а порой и непоправимым последствиям. Усиленное поступление в водоемы синтетических химических средств, которых раньше природа не знала и к защите от которых водные микроорганизмы оказались не приспособленными, приводят к такому нарушению установившихся в водной среде условий, когда становится невозможным существование гидробионтов, участвующих в формировании воды хорошего качества. Отказ от применения пестицидов как наиболее радикальное средство в настоящее время вряд ли возможен, поэтому требуется строжайший контроль за применением этих препаратов, а также всестороннее изучение их действия на живые организмы (Л. П. Брагинский, 1987).

Мировое производство пестицидов в настоящее время превысило 1,5 млн тонн в год, а площадь их применения – 4 млрд га, 4/5 мирового производства пестицидов приходится на США, Великобританию, Италию, Японию, Германию, Францию и Россию. Довольно широко применяются, в частности, гербициды в борьбе с зарастанием водоемов, где их используют для борьбы с так называемыми водными сорняками. Механические методы борьбы с зарастанием не всегда доступны, поэтому чаще применяются химические препараты. Литература, в которой изложены результаты применения гербицидов на водоемах, довольно обширна, но в большинстве работ подчеркивается эффективность и экономичность применения гербицидов и слишком мало внимания уделяется оценке их отрицательного действия на гидробионтов.

Широко применяются и альгициды как химические средства борьбы с водорослями, приносящими порой значительный вред и являющимися «биопомехами» во многих отраслях промышлен-

ности, здравоохранении, энергетике и рыбном хозяйстве. Целый ряд работ зарубежных и отечественных авторов посвящен действию альгицидов общего и избирательного действия на водоросли. Показано, что эффект внесения самого распространенного альгицида – медного купороса в «цветущие» водоемы носит временный характер и превращается, в конечном итоге, в свою противоположность, поскольку при разложении клеток водорослей, аккумуляровавших медь, она вновь возвращается в круговорот веществ, но уже не в альгицидных, а в стимулирующих развитие водорослей концентрациях, что приводит к новым вспышкам «цветения».

Проблеме применения гербицидов на водохозяйственных объектах посвящены работы токсикологов-гигиенистов. Авторы этих работ пытаются вскрыть закономерности круговорота пестицидов в системе «почва – вода – человек». Это большая и сложная проблема и решается она по звеньям учеными разных специальностей. Если биолога-рыбохозяйственника интересует как следствие применения пестицидов снижение продуктивности и вымирания рыб, то гидробиологу и альгологу важно знать, как влияют пестициды на низшие организмы, затрагивают ли они важнейшие процессы, ответственные за круговорот веществ в водоеме (фотосинтез, азотфиксацию, процессы минерализации и т. д.), угнетаются или усиливаются процессы самоочищения воды.

Водоросли являются первичным звеном трофических цепей, создающим материальную основу для всей дальнейшей трансформации вещества и энергии водных экосистем, и исследования токсических эффектов, производимых пестицидами, следует начинать с них. Эксперименты показали, что пестициды обладают многогранным биологическим действием и зачастую не убивают, а наоборот, активизируют жизнедеятельность водорослевой клетки (особенно в малых концентрациях). Работы этого направления в основном выполнены в условиях лабораторной культуры, а для получения более истинной картины необходимо изучение влияния гербицидов на водоросли в природных ассоциациях, где действуют более сложные закономерности.

Для защиты растений от вредителей и болезней используется большое количество различных ядохимикатов, которые смываются осадками с растений и почвы и попадают в водоемы, создавая «пестицидные загрязнения». Проведены сезонные исследования на реке Северный Донец по количеству водорослей на различных станциях, выявлена закономерная зависимость их распределения от интенсивности загрязнения ядохимикатами реки. Наименьшее количество водорослей (0,05–0,04 мг/л) отмечалось в устье реки, где загрязнение было максимальным (концентрация эфирорастворимых веществ в воде колебалась от 120–180 мг/л). В Дону, ниже впадения С. Донца, биомасса фитопланктона поднялась до 0,089 мг/л и почти на том же уровне оставалась до устья. Среди 128 обнаруженных в Нижнем Дону индикаторных форм фитопланктона 79–83 % относится к бетамезосапробным и олиго-сапробным, являющимся показателями чистоты речной воды. Присутствие в планктоне альфамезосапробных (12–15 %) и полисапробных (3 %) рассматривается как фактор загрязнения реки. Самоочищение воды реки Дон от пестицидов неполное. Концентрация ядохимикатов в устье реки равнялась 0,008 мг/л, что считается довольно высоким показателем.

Опытами на пойменных водоемах Тясминского полуострова выявлено действие монурона на фитопланктон в водоеме, где отмечается ингибирование фотосинтеза, быстрое нарастание деструкционных процессов, сдвиг pH в щелочную сторону, уменьшение связывания кальция и увеличение его содержания в воде. Через некоторое время после внесения монурона наблюдалось выпадение большинства видов синезеленых водорослей из планктона с постепенной заменой их хлорококковыми. Эти явления сопровождала «бактериальная вспышка», обусловленная быстрым размножением бактерий-сапротрофов. Показано, что чем выше биомасса фитопланктона, тем длиннее и глубже кислородный дефицит, возникающий под влиянием монурона.

Испытан был и диурон, где эффект оказался очень четким: в одном из водоемов численность диатомовых за два дня снизилась на 57 %, хлорококковых – на 87 %, в другом водоеме на шестой день после внесения диурона фитопланктон полностью исчез и

восстановления его не произошло до конца вегетационного периода. В первом же водоеме произошло восстановление фитопланктона на шестнадцатый день.

Атразин действовал на фитопланктон водоемов также губительно, исчезли сначала синезеленые водоросли, а затем и весь остальной фитопланктон. Осенью же наблюдалось бурное рецидивирующее «цветение» воды. Монулон, диурон и атразин предназначаются как селективные гербициды для зерновых культур, зона их распространения довольно обширная. Все три препарата ингибируют фотосинтез планктона и вызывают длительное нарушение процессов питания водорослей, приводящее к их постепенному отмиранию. Монулон действует мягче диурона, который вызывает у водорослей быстрые нарушения, заканчивающиеся распадом биомассы. Атразин может длительно ингибировать фотосинтез без последующего распада биомассы водорослей.

Анализ реакции различных групп водорослей на воздействие гербицидов в лабораторных условиях и в условиях обработанных водоемов показывает, что наряду с видами высокочувствительными имеются виды очень устойчивые к токсинам. Среди них первое место принадлежит видам р. *Oscillatoria* (*O. planctonica*, *O. tenuis*, *O. agardii*), которые хорошо выживают при воздействии гербицидов. К числу устойчивых форм относятся виды *Spirulina* и ряд диатомовых.

В лабораторных экспериментах показано, что малые дозы пестицидов, и в частности альгицидов (остаточные после обработки воды для водозабора на питьевые нужды), дают стимуляцию развития водорослей, в том числе и вызывающих «цветение».

Таким образом, альгофлора по отношению к пестицидам, как, впрочем, и по отношению к любым другим токсическим агентам, может быть разделена на формы резистентные, безразличные и способные усваивать эти вещества как источники питания.

## Лекция 5. Фитобентос пресных водоемов

Фитобентос составляют водоросли, приспособившиеся к существованию на дне водоема. Субстрат, на котором они развиваются, может быть самым разнообразным. Различают водоросли: эпилиты, поселяющиеся на твердом каменистом грунте; эндолиты, сверлящие грунт, входящие в субстрат (в камни, раковины моллюсков, панцыри ракообразных); эпипелиты, развивающиеся в рыхлом грунте (песок, ил); эндофиты, развивающиеся на слоевищах других донных водорослей, и паразиты, утратившие хлорофилл и паразитирующие на высших растениях и более крупных водорослях у дна.

До недавнего времени к фитобентосу относили и водоросли обрастаний различных естественных и искусственно внесенных в воду человеком предметов. Но в настоящее время водоросли обрастаний выделены в особую группировку-фитоперифитон, поскольку эти организмы изолированы от дна и не испытывают его непосредственного влияния. Фитобентосу посвящено гораздо меньше работ, чем фитопланктону. Нет и унифицированной методики изучения бентосных организмов.

Дно пресных водоемов далеко не однородно. Прежде всего разнообразен сам грунт. Один участок может быть песчаным, другой илистым или каменистым, и каждому участку соответствуют свои формы водорослей. Кроме того, участки водоема различаются по глубинам, скорости течения и другим экологическим факторам. Водорослевые зачатки в виде спор, гамет, цист заносятся везде, но не везде приживаются.

На песке и иле трудно прикрепиться крупным формам, здесь обычны микроскопические водоросли или микрофитобентос. Из крупных водорослей дна можно назвать представителей харовых, которые образуют заросли в мелководных зонах, – это макрофитобентос. Скопление нитчатых на дне водоема или крупные колонии хлорококковых относят к мезофитобентосу. Эти скопления и колонии при хорошей погоде и активном процессе фотосинтеза всплывают часто на поверхность водоема и формируют так называемую тину.

Многие водоросли дна интенсивно размножаются в условиях быстрого движения воды. Интенсивно вода движется на перекатах рек, в зоне прибоя в водохранилищах. Движение воды обеспечивает благоприятные условия для развития бентосных форм. Благодаря движению воды происходит непрерывный приток биогенных веществ, усиливаются физиологические процессы (фотосинтез и дыхание), удаляются частицы ила и животные-альгофаги. В связи с этим у водорослей дна в ходе эволюции выработались приспособления, позволяющие им закрепиться и выжить. Такими приспособлениями являются ризоиды у некоторых представителей улотриковых или слизистые шнуры типа шнуров *Hydrurus*. Способствует развитию бентосных водорослей и умеренное поступление в водоем или его часть биогенных элементов. Биогены особенно застаиваются на мелководьях озер, прудов, водохранилищ, а также в тихих заводях рек. Источником биогенов чаще бывают береговые стоки, которые аккумулируются в донных отложениях. В илах, торфянистых участках дна пресного водоема особенно много поселяется водных грибов и бактерий. Благодаря им идут сложнейшие процессы минерализации органических веществ, превращение их в неорганические формы, доступные для усвоения альгофлорой.

На формирование водорослевого ценоза и его изменение оказывают влияние и животные организмы (ракообразные, моллюски, отдельные виды рыб), которые питаются водорослями. Кроме того, водоросли дна, находясь на одной территории, вступают между собой в сложные межвидовые отношения, приводящие к вымиранию одних и активному размножению других. Вот почему в бентосных ценозах так же, как в планктоне и перифитоне, постоянно наблюдается сукцессия видов.

Одним из важнейших экологических факторов для бентосных организмов является свет, поэтому заселение грунтов на глубинах десятка метров возможно лишь при большой прозрачности воды только в чистых водоемах. В замутненных, текущих водоемах фитобентос обычно развивается в прибрежных зонах. Глубже других проникают бентосные диатомовые, довольствуясь незначительным количеством солнечного света на глубинах до 60 м. Некоторые формы диатомовых приспособились к сапро-

трофному способу питания. Чрезмерная солнечная инсоляция губительна для мезофитобентосных форм, всплывающих скоплениями на поверхность водоема. В этих условиях происходит побурение и отмирание таллома, массовое образование спор и цист, переход в пальмеллоидное состояние с образованием большого количества слизи.

Температурный фактор определяет скорость роста, закладку органов размножения, формирование клубеньков на ризоидах у харовых. Температура может оказывать влияние и на проникновение водорослей в глубину. При понижении температуры интенсивность дыхания ослабевает быстрее, чем интенсивность фотосинтеза. Равновесие этих процессов, так называемая компенсационная точка, устанавливается при меньшей освещенности, то есть на большей глубине.

Гидрохимический режим водоема оказывает сильное влияние на изменение бентосного ценоза. Большое количество железа в истоках рек (до 7 мг/л) тормозит размножение водорослей, здесь развиваются только железобактерии. Придонные разрастания *Cladophora* и *Oedogonium* начинаются при концентрации Fe 0,5 мг/л и ниже. Азот и фосфор требуются всем бентосным формам в дозах не менее 0,02 мг/л. Если же их содержание повышается, как правило, за счет антропогенного воздействия на водоем, то становятся массовыми мезофитобентосные виды рода *Spirogyra*, азотолюбивые синезеленые, а из хлорококковых – *Hydrodictyon reticulatum*.

Изменение состава фитобентоса как следствие антропогенных воздействий на водоем лишь в недавнее время стало привлекать внимание исследователей. Установлено, что фитобентос под влиянием антропогенного загрязнения очень быстро меняет свой состав, поскольку дно аккумулирует химические соединения, попавшие в водоем и вызвавшие нарушение в экосистеме. Часто наблюдается уменьшение количества или полное исчезновение харовых водорослей из типично «харовых» водоемов (мелководных с жесткими водами), что объясняется непереносимостью ими повышенных концентраций, питательных веществ, особенно фосфора.

По отношению к кислотности среды пресноводный фитобентос предпочитает нейтрально-щелочные воды. Там, где сказывается влияние болот, развиваются в основном представители десмидиевых и некоторые диатомовые.

По флористическому составу фитобентос пресных водоемов очень разнообразен. Его формируют представители отделов *Chlorophyta*, *Cyanophyta*, *Ochrophyta*, *Euglenophyta*, *Rhodophyta*. Ведущую роль в формировании мезофитобентоса занимает кладофора, в проточных водах чаще *Cladophora glomerata*, в стоячих – *Cl. fracta*, *Cl. carnuta*, *Cl. glomerata*. Она распространена в равнинных реках, в мезотрофных водохранилищах и эвтрофных озерах, встречается в горных озерах Средней Азии, Кавказа и в озере Байкал. Начинает свое развитие она как прикрепленная форма, а далее становится неприкрепленной, переносимой ветром и течением. В скоплениях кладофоры поселяются мелкие животные водоемов и их личинки, а также водные грибы. На нитях кладофоры часто развивается большое количество перифитонных водорослей. Скопление и отмирание нитей кладофоры на мелководной зоне водохранилищ часто приводит к нарушению продукционных процессов в зоне, к ухудшению санитарного состояния водоема.

Обычным в мезофитобентосе является *Ulothrix*, разрастающийся на каменистом дне и берегах. Дерновинки улотрикса – нежные, ярко-зеленые, состоят из неветвящихся нитей. При недостатке азота и подщелачивании воды он переходит в пальмеллоидное состояние.

Роды *Stigeoclonium* и *Chaetorhiza* образуют на дне кустики из нитей, заканчивающихся волоском. Виды этих родов при неблагоприятных условиях также переходят в пальмеллоидное состояние.

В медленно текущих и стоящих водах распространены виды *Oedogonium* с яркоокрашенными оогониями. В быстро текущих водах *Oedogonium* обычно стерилен и, только попав в тихую заводь, формирует половые органы. В водоемах, содержащих большое количество азотистых веществ, у дна формируются колонии *Hydrodictyon reticulatum*. Колонии очень крупные и неж-



ные, состоящие из клеток, соединенных углами в сеточку, иногда достигают одного метра в длину.

Представитель отдела *Ochrophyta Vaucheria* часто развивается в бентосе быстро текущих вод, формируя плотные темно-зеленые дерновинки. В условиях медленно текущих вод дерновинки становятся рыхлыми, ватообразными и формируются оогонии и антеридии. Распространены в различных экологических условиях и виды рода *Tribonema*.

Из нитчатых зеленых водорослей бентоса очень распространены *Spirogyra Mougeotia*, *Zygnema*. Они часто развиваются вместе. Скопления их зеленого цвета и на ощупь слизистые.

Из харовых водорослей в мелких, а иногда и в глубоких (до 30 м) водоемах развивается обильно *Chara crinita*. Водоросль раздельнополая, но чаще встречаются женские экземпляры. Среди харовых распространен партеногенез. Есть и особая диплоидная раса женских особей. Яйцеклетка у них диплоидна по набору хромосом. Харовые предпочитают илистые грунты, кальцинированные чистые воды.

Очень обильны и разнообразны в бентосе диатомовые водоросли. У них выработались приспособления к бентосному образу жизни. Многие представители класса перистых диатомей обладают подвижностью за счет слизи, выделяемой из шва створки. Это им дает возможность не быть захороненными в песке, иле. У некоторых имеются слизистые ножки, которыми они прикрепляются к субстрату и выдвигаются над ним в условиях лучшего освещения. У некоторых диатомовых образуются длинные слизистые чехлы, внутри которых располагаются одна за другой клетки (*Epithemia*, *Navicula* и др.). Другие, размножаясь в массе, образуют слизистые скопления бурого цвета. Такие слизистые образования часто покрывают поверхность дна в виде плотной пленки. Эти пленки скрепляют песок и ил. Некоторые диатомовые эволюционировали в сторону усложнения структуры своих панцирей (утолщение и образование диафрагм), что делает клетки тяжелее и дает им возможность существовать в придонном слое (*Ropalodia*, *Pinnularia*, *Surirella*, *Pleurosygma*).

Плотно покрывают дно и синезеленые водоросли, образуя дерновинки, слизистые колонии или конгломераты, сформиро-

ванные представителями разных родов и видов. Типично донной формой в начальных стадиях своего развития является *Nostoc*. Представители этого рода могут образовывать аморфные скопления, сферические колонии размером с яйцо, которые днем при активном фотосинтезе и образовании пузырьков кислорода внутри колонии поднимаются и плавают на поверхности водоема. Ночью же опускаются на дно.

Нитчатые *Cyanophyta* из родов *Oscillatoria*, *Lyngbya*, *Phormidium* покрывают дно темной пленкой. Многие из синезеленых приурочены в своем развитии к загрязненным местам, а потому обильно развиваются в водоемах у промышленных выбросов, стоков с животноводческих ферм и бытовых стоков.

Водоросли бентоса как стационарные ценозы, испытывающие хроническое загрязнение в районах промвыбросов, являются индикаторными организмами при оценке степени загрязнения водоема или зоны.

Размножение водорослей бентоса – важный момент в общем процессе самоочищения водоема, поскольку они продуцируют у дна кислород, необходимый для процесса минерализации органических веществ. Но массовое развитие водорослей дна и их отмирание усиливают траты кислорода на процессы деструкции.

Интенсивному развитию фитобентоса, а с ним и эвтрофированию водоема благоприятствуют ослабленное течение, высокая прозрачность, большое количество органических веществ, большие зоны мелководья.

Для формирования ценозов фитомикробентоса определяющее значение имеет динамика водных масс. При большой динамичности водных масс бентические ценозы разрушаются. Более стабильны ценозы микробентоса в пойменных водоемах, водохранилищах.

Во вновь образованных водохранилищах развитие этого ценоза проходит несколько стадий. Первая стадия начинается с момента заполнения водохранилища, когда в бентосе встречаются представители различных экологических групп, и вегетация бентосных водорослей задерживается. Многие из бентосных форм, существовавших в реке до затопления ложа водохранилища, отмирают или угнетены. Вторая стадия начинается с момента за-

полнения водохранилища водой до проектного уровня. В начале на дне в массе развиваются диатомовые и синезеленые, причем на мелководных участках этот процесс происходит быстрее, чем на глубоководных. Третья стадия – стадия образования постоянных ценозов – происходит в мелководных водохранилищах на втором году, в глубоководных – на третьем. Процесс этот, очевидно, заканчивается после минерализации затопленного растительного покрова.

Повышенные биомассы бентосных водорослей, особенно на мелководных зонах, приводят к так называемому вторичному загрязнению водоема. При этом увеличивается биологическое потребление кислорода, растет бихроматная окисляемость, увеличивается содержание органических веществ, появляются фенолы в концентрациях, во много раз превышающих допустимые нормы. Продукты метаболизма массовых видов оказываются часто ингибиторами роста для других видов.

Процесс антропогенного эвтрофирования водоемов за счет бурного развития бентосных форм в настоящее время принял угрожающие масштабы, особенно в южных регионах. Так, в малых реках Краснодарского края биомасса бентосных видов *Spirogyra* и *Cladophora* достигает до 5 кг/кв. м сырого веса.

Проблема изучения донных фитоценозов продолжает в настоящее время привлекать внимание исследователей-альгологов в связи с комплексным рациональным использованием водоемов, предполагающим увеличение строительства гидротехнических сооружений, орошением полей, развитием рыбного хозяйства.

## Лекция 6. Фитообрастания пресных водоемов

Фитообрастания, или фитоперифитон, – это водоросли, которые обитают на твердом субстрате за пределами специфического придонного слоя. Субстраты, на которых формируется этот альгоценоз, могут быть естественными (камни, высшие водные растения, коряги, раковины живых моллюсков), а также искусственно внесенными в воду человеком (металлические и деревянные конструкции, сваи, бакены, водный транспорт). До 1905 года водоросли обрастаний и водоросли дна относили к фитобентосу. С 1905 года из состава бентоса был выделен ценоз обрастаний. Сначала к обрастаниям относили только водоросли на субстратах, внесенных в воду человеком, а с 1933 года стали относить все сообщества как на естественных, так и на искусственно внесенных в воду субстратах. Правда, и в настоящее время некоторые исследователи считают, что различия между составом бентоса и перифитона при одинаковых экологических условиях незначительны и все сообщества, жизнь которых проходит на субстрате, следует относить к бентосу.

Среди водорослей, формирующих перифитон, есть типичные обрастатели, но сюда попадают и планктонные виды и виды, ведущие, как правило, донный образ жизни. Однако условия существования сообществ на различных субстратах у уреза воды или на некоторой глубине, не достигающей дна, отличаются от таковых на дне, где водоросли находятся под его влиянием. Конечно, на мелководье эти условия близки, поскольку соприкасаются границы мест обитания перифитона и бентоса.

Изучение перифитона имеет большое научное значение. Так, наблюдая в природе состав и распределение перифитона, легче решить ряд теоретических вопросов, посвященных биоценотическим отношениям организмов, чем при изучении планктона и бентоса. Эксперимент в данном случае можно ставить не в лаборатории, а в природе. Изучая перифитон, можно проследить его формирование в динамике, начиная с чистого субстрата. Такие исследования сейчас широко проводятся на водоемах различного

типа с использованием пластин обрастаний из разнообразных материалов (стекло, дерево, металл, пластмассы, бетон и т. д.).

Изучение фитоперифитона имеет и большое практическое значение, поскольку водоросли-обрастатели, поселяясь на поверхностях гидротехнических сооружений и приборов, приводят к их повреждению и разрушению. Биологическая коррозия опасна для транспортных средств и тем, что обрастатели снижают скорость передвижения. При изучении санитарного состояния водоемов водоросли обрастаний могут быть использованы как хорошие показатели сапробности вод. По соотношению индикаторных организмов перифитона рассчитываются индексы сапробности, а при комплексном гидробиологическом исследовании водоема с включением данных по гидрохимическому, микробиологическому анализу и состоянию фауны и флоры, данные по перифитону пополняют общую картину.

В состав фитообрастаний пресных водоемов входят представители отделов *Chlorophyta*, *Cyanophyta*, *Euglenophyta*. Типичным представителем обрастаний можно считать род *Ulothrix*, образующий пышные бордюры у уреза воды, где течение довольно быстрое. Виды этого рода (*U. zonnta* и *U. tenerrima*) крепко прикрепляются к каменистому субстрату при помощи лапчатого ризоида. Размножение улотрикса осуществляется с помощью зооспор и гамет, которые при наступлении неблагоприятных условий в водоеме формируются в большом количестве клеток, следующих друг за другом, и тогда содержимое клеток становится зернистым и темноокрашенным. Основным признаком этой нитчатой неветвящейся водоросли является хромагофор в виде незамкнутого пояса.

Интенсивно в обрастаниях развиваются и виды рода *Claadophora* с обильноветвящимся нитчатым талломом, который зеленым ковром покрывает различные субстраты. При достаточности биогенов и высоких температурах она развивается в очень больших количествах и ее прикрепленные к субстрату формы становятся плавающими. Скопления кладофоры можно легко узнать визуально по правильной зеленой окраске, достаточной жесткости нитей, не выделяющих вокруг себя слизь.

В тех же условиях, что и *Cladophora*, развивается в обрастаниях другая нитчатая водоросль – *Stigeoclonium*, у которой приспособлением для обрастания является подошва в нижней части таллома, состоящая из группы клеток, плотно прилегающих к субстрату. От пластинки идет нитчатая часть таллома, которую под микроскопом легко узнать по тонким волоскам на конце ветвей. Водоросль на ощупь слизистая.

Представители рода *Oedogonium* в обрастаниях также довольно распространены и в общей массе нитчатых зеленых водорослей их легко отличить по наличию на некоторых клетках особых выступов-колпачков. Нитчатые спирогира, зигнема, мужоция хотя и не имеют специальных приспособлений для закрепления на субстрате, однако часто встречаются в обрастаниях. Их талломы выделяют слизь.

Из синезеленых водорослей очень часты в обрастаниях представители родов *Oscillatoria*, *Phormidium*, *Lyngbya*, *Spirulina*, образующие плотные темно-зеленые дерновинки на субстратах, обильно развивающиеся особенно в местах загрязненных. Скопления синезеленых слизисты, а некоторые из них, за счет выделения слизи, обладают активным движением нити по субстрату. Эта способность обеспечивает расселение вида. Кроме того, в конце вегетации, а также при неблагоприятных условиях развития, нити распадаются на отдельные участки-гормогонии, которые легко переносятся водными потоками в новые места.

К типичным обрастателям из синезеленых можно отнести *Tolypothrix*, формирующий зелено-бурые налеты на поверхности камней, бакенов, коряг, а также колониальные формы *Gloeotrichia* и *Rivularia*, развивающиеся чаще в мелководных, хорошо прогреваемых зонах озер, рек и водохранилищ и формирующие свои колонии на листьях и стеблях высшей водной растительности. Причем субстратом для развития этих колоний могут быть как живые, так и погибшие растения. В рисовых чеках как водоемах особого типа эти водоросли развиваются особенно хорошо на стеблях риса. Их развитие в чеках положительно сказывается на возделываемом человеком растении, поскольку они относятся к фиксаторам атмосферного азота и при отмирании обогащают им воду и почву. Обильны в обрастаниях на скали-

стых берегах, на галечнике, на деревянных сваях слизистые колонии *Gloeocapsa* и *Gloeothecsea*, а колонии *Merismopedia* образуют пластиночки яркого сине-зеленого цвета. *Microcystis aeruginosa*, вызывающий «цветение» воды в водоемах и развивающийся активно в бентосе, довольно часто отмечается и в перифитоне.

Из диатомовых водорослей типичными обрастателями считаются представители родов: *Cocconeis*, *Cymbella*, *Gomphonema*, *Denticula*, *Eunotia*, *Synedra* *Ropalodia* и некоторые виды родов *Fragilaria* и *Tabellaria*. В составе фитообрастаний довольно много видов, обычно развивающихся в планктоне, но большинство из них встречаются в небольшом количестве. При анализе ценозов обрастаний в Онежском озере обнаружено до 17 % и более планктонных организмов, это прежде всего виды родов *Melosira*, *Fragilaria* и *Tabellaria*. По биомассе, образуемой этими диатомовыми на субстратах, они чаще доминируют в ценозе над другими водорослями.

По данным некоторых исследователей, *Tabellaria fenestrata* имеет стадии перифитонного и планктонного организмов, причем перифитонное состояние преобладает. Очевидно, то же можно сказать и о представителях рода *Fragilaria*. На формирование ценозов обрастаний существенное влияние оказывают субстрат, волнение, температура, химизм, прозрачность, глубина и наличие в обрастаниях животных-альгофагов.

Альгоценоз, состоящий в основном из *Ulothrix zonata* и эпифитных диатомей *Gomphonema* и *Navicula*, развивается хорошо только в условиях течения, волнения. Таким образом, механический фактор в формировании этого ценоза имеет решающее значение, а у видов, его составляющих, выработались специальные приспособления: ризоиды, слизистые ножки и шнуры.

Влияние субстрата на формирование фитоперифитона рядом авторов отрицается. Другие считают, что субстрат играет немаловажную роль, и не столько в качественном составе ценоза, сколько в количественном соотношении видов, его формирующих. Так, в эксперименте с пластинами обрастаний из различных материалов показано, что биомассы всех отделов водорослей на деревянных пластинах гораздо выше, чем на стеклянных. Фито-

обрастания на высших водных растениях также отличаются по составу и биомассе в зависимости от видовой принадлежности высшего растения. Ценозы водорослей, взятые на одной станции с разных субстратов, различны (тростник, ситняг, кубышка, рдест, свай). Достоверные различия в ценозах обнаружены как в качественном, так и в количественном отношении. Это утверждение подтвердилось и в наших исследованиях на озере Плещеево.

Исследованиями на природном материале, а также опытами в природе и лаборатории установлено, что формирование ценозов обрастаний зависит от гидрохимического режима водоема, от наличия в нем биогенных элементов. Ритм смены групп водорослей в водоеме обуславливается периодическими изменениями химического состава воды, а также состоянием перезимовки.

Биоценозы обрастаний в своем развитии проходят несколько стадий. Первая стадия – это стадии механического прилипания и закрепления. Сначала на субстратах поселяются бактерии, они пионеры в составе обрастаний. Часты в обрастаниях так называемые зооглейные бактерии, образующие студенистые скопления из клеток, одетых капсулой. Весьма обычны в составе обрастаний нитчатые бактерии рода *Sphaerotilis*. Эти бактерии встречаются в виде изолированных нитей или формируют сплошной налет на субстратах. Следующими за бактериями на субстратах появляются водоросли, которые вместе с ними вскоре вступают в стадию усиленного размножения. Весной в перифитоне первыми начинают активно вегетировать диатомовые, представители других отделов продолжают оставаться в стадии покоя (в цистах и спорах). Летний перифитон характеризуется появлением в его составе зеленых, а за ними синезеленых водорослей. Обилие диатомовых летом, как правило, падает. Осенний перифитон представлен угасающими представителями летнего перифитона и пресноводными диатомовыми, достигающими осенью второго пика своего развития. Причем такая закономерность свойственна водоемам различного типа. Зимой активной вегетации водорослей перифитона не наблюдается. Однако в последние десятилетия в результате антропогенного воздействия (сброса подогретых вод, внесения дополнительного количества биогенов и др.) отмечается усиленное развитие перифитона,



так же, как планктона и бентоса, и зимой. Так, с наступлением последнего «цветения» зимой, вызванного массовым развитием *Melosira*, эта же водоросль активно развивалась в перифитоне, доминируя в ценозе Рыбинского водохранилища.

Немаловажным фактором, влияющим на формирование фитоперифитона, является и поселение на тех же субстратах фитфильной фауны, здесь находят убежище и пищу представители олигохет, гидрокарин, хирономид, ракообразных. Их обильное размножение происходит обычно в местах, где ослаблено течение и достаточная прогреваемость воды. Зооперифитон выедает водоросли и только со снижением численности фитофагов начинается увеличение биомассы фитообрастателей.

Водоросли обрастаний оказывают большое влияние на качество воды в водоеме. Особое значение это приобретает в реках и каналах, где осуществляется забор воды для питьевых целей. Увеличение фитообрастаний особенно активно идет в каналах, где облицованные стены и твердое ложе способствуют этому процессу. Эксплуатация каналов часто не сразу достигает проектной мощности. Водозабор в начале эксплуатации канала занижен в 3–4 раза по сравнению с проектируемым, что приводит к снижению скорости течения и нарушению гидробиологического режима.

Водоросли перифитона принимают активное участие в продукционных процессах в водоеме, их развитие повышает трофность водоема, чрезмерное же количество водорослей служит процессу эвтрофирования. Избыточное эвтрофирование приводит к выпадению форм, развивающихся в чистых водах, и нарастанию биомассы немногих стойких к загрязнению видов. Естественные альгоценозы заменяются новыми, бедными в видовом отношении. Отмирание большого количества фитообрастателей приводит к ухудшению качества воды. Задача заключается в том, чтобы научиться регулировать процесс размножения водорослей и активно бороться в случае массовых вспышек их развития. Особенно важны меры борьбы с водорослями обрастаний в системе питьевого водоснабжения.

В начале каналов, из которых идет водозабор, по показателям БПК идет процесс самоочищения вод, но далее по каналам обна-

руживается вторичное загрязнение в результате отмирания и распада водорослевых масс по всему руслу канала. Для борьбы с водорослями строят так называемые угловые западни, где скапливаются водорослевые массы и их легко удалять. Кроме того, по руслу ставят щиты обрастаний и подсевают хозяйственно полезную водную растительность, используемую впоследствии на корм. Высшие водные растения снижают содержание биогенов в воде. В русле каналов для лучшей аэрации делают перекаты, что способствует очищению воды. На металлических и бетонированных конструкциях гидротехнических сооружений, а также судах, обрастания удаляют механическим способом. Кроме того, поверхности покрывают составом, содержащим антисептические вещества.

В целом задача борьбы с обрастаниями сложна, и для удачного решения необходимо знать все условия, при которых возникает и развивается указанный процесс.

## Лекция 7.

# **Биологическое самоочищение водоемов и роль водорослей в этом процессе. Биологическая индикация вод по водорослям**

В континентальные водоемы, как природные, так и искусственные, в результате хозяйственной деятельности человека попадают органические вещества в виде промышленных, сельскохозяйственных и бытовых стоков. Однако в водоемах постоянно совершается процесс самоочищения, ведущая роль в котором отводится гидробионтам. Они минерализуют органические соединения, накапливают в своем теле вредные вещества и осаждают их на дно.

В процессе минерализации органических соединений участвуют бактерии, водоросли, водные грибы. Вода из загрязненной превращается в чистую, благодаря переводу сложных органических соединений в простые формы (углекислый газ, азотная кислота, аммиак и др.). Чем больше в водоеме гидробионтов, тем скорее вода минерализуется и очищается.

Степень минерализации органического вещества характеризуется величиной БПК (биохимическое потребление кислорода) – количеством кислорода в мг, которое потребляется организмами в процессе окисления всей органики, содержащейся в 1 л воды. Этот показатель берут при сильном загрязнении вод за сутки, двое, трое. Но чаще используют показатель БПК<sub>5</sub> (за пятеро суток). В водах незагрязненных БПК<sub>5</sub> составляет 0,5–1 мг/л, в водах загрязненных он может достигать до 30–40 мг/л. Кроме минерализационной способности гидробионты обладают способностью накапливать в своем теле вредные вещества (радиоактивные изотопы, ДДТ, медь и др.). Процесс минерализации органических веществ проходит поэтапно.

Кольквитцем Марсоном (1912 г.), а позже Пантле-Букк в модификации Сладечека (V. Sladecsek, 1967, 1973; А. В. Макрушин,

1974) предложено деление вод на 4 зоны в зависимости от того, как далеко зашел процесс самоочищения.

Полисапробная зона характеризуется значительным загрязнением. Здесь много свежей органики в форме белков, условия анаэробные, вода загнивает, много свободной углекислоты, бактерий очень много (в  $1 \text{ см}^3$  миллионы клеток). Кроме бактерий в полисапробной зоне развиваются бесцветные жгутиковые, инфузории, из водорослей могут быть эвглены, чаще бесхлорофилльные, некоторые формы синезеленых водорослей. Общий характер населения этой зоны – много особей и мало видов.

$\alpha$ -мезосапробная зона характеризуется более слабым загрязнением, самоочищение уже прошло первую стадию. Кислородные условия стали полуанаэробными. Азотные соединения – в форме аминокислот, амидов, довольно много углекислоты. Содержание бактерий в  $1 \text{ см}^3$  – сотни тысяч, вода все еще загнивает. Из гидробионтов в этой воде встречаются, кроме бактерий, водные грибы, инфузории, синезеленые водоросли, некоторые зеленые и диатомовые. Общий характер населения – много особей и сравнительно немного видов.

В  $\beta$ -мезосапробной зоне еще дальше пошел процесс самоочищения и воду можно считать умеренно загрязненной. Здесь нет большого количества белков, азот представлен в форме солей азотной и азотистой кислот. Условия в зоне аэробные, углекислоты мало, вода не загнивает. Бактерий в воде – десятки тысяч на  $1 \text{ см}^3$ . Очень разнообразна альгофлора, доминируют зеленые, диатомовые, встречаются и синезеленые, характерные для чистых вод. Большое количество ракообразных, есть инфузории, рыбы. Общий характер населения характеризуется разнообразием видов.

Олигосапробная зона – это зона чистых вод. Здесь азот представлен в форме солей азотной кислоты, много кислорода и мало углекислоты. Вода не загнивает, бактерий содержится сотни-десятки в  $1 \text{ см}^3$ . Доминируют зеленые, диатомовые, динофитовые, золотистые. Из животных много ракообразных, рыбы. Общий характер населения – много видов и мало особей. В олигосапробной зоне органические загрязнения отсутствуют, процесс самоочищения завершен.

Иногда выделяют еще зону катаробионтов, которая характеризуется полным отсутствием органических загрязнений, но в ней отсутствуют почти и минеральные соли. Кроме того, эта зона характеризуется большим насыщением воды кислородом, население гидробионтов очень скудно, обычно к катаробионтным водам относят воды горных холодных рек и ручьев.

Сейчас составлен довольно обширный список организмов, способных развиваться в водах различной степени загрязнения.

Понятие сапробность включает комплекс физиолого-биохимических свойств организма, обуславливающий его способность обитать в воде с тем или иным содержанием органических веществ, то есть с той или иной степенью загрязнения. При изучении способностей организмов жить в водах, загрязненных токсическими веществами, содержащимися в основном в промышленных и сельскохозяйственных стоках, вводят термин «токсобность». Различают «первичное» и «вторичное» загрязнение водоемов. Первичным считается загрязнение за счет попадания в него органических и токсических веществ. Вторичным считается загрязнение, возникающее за счет отмирания большого количества водных растений и разложения их, что имеет место при «цветении» водоемов и эвтрофировании.

К органическим нетоксичным веществам относят фекальные стоки, погибшую и разлагающуюся древесину, остающуюся на дне водохранилищ при их затоплении или накапливающуюся в реках при лесосплаве, волокна целлюлозы в районе промстоков целлюлозно-бумажных предприятий.

Органическими токсичными соединениями считаются моющие средства, фенол и его производные, крезол, нефть и продукты ее переработки. Загрязнение континентальных водоемов нефтепродуктами является самым распространенным и опасным из-за медленной утилизации их бактериями.

Почти не разрушаются синтетические вещества, поскольку природа не знала их и в ходе эволюции не возникли деструкторы этих соединений.

Из минеральных веществ наиболее токсичны для гидробионтов тяжелые металлы (медь, мышьяк, ртуть, свинец). Токсичными оказались и радиоактивные вещества. Чаще в водоемах

встречаются и минеральные, и органические соединения, а эффект их действия зависит от дозировки и сочетания разных веществ.

Степень загрязнения водоема или его зоны можно определить по составу населения, обитающего в нем. Метод биологического анализа вод в настоящее время хорошо разработан, однако он требует комплексности исследований и достаточно высокой квалификации специалистов. Список организмов-индикаторов степени загрязнения вод или, как их еще называют, показательных организмов, значительно расширился со времен составления его Кольквитцем и Марсоном и опубликован в ряде руководств по методам биологического анализа вод (Унифицированные методы, 1977). Этот список включает много водорослей. Однако требуются еще дополнительные исследования по корректировке и расширению этого списка. При массовом развитии некоторых видов в зонах водоема, так называемых руководящих видов, можно дать оценку состояния зоны, если известна сапробность этих видов. В случае разнообразной альгофлоры следует провести учет всех видов, определить степень их развития. По соотношению индикаторных организмов дается заключение о состоянии водоема на данном участке.

Оценка качества воды может быть проведена с помощью бактериологического, химического и биологического методов. Наиболее полная оценка гидробиологического режима водоема будет произведена при сочетании всех трех методов исследования. В зависимости от целей, поставленных перед исследователями, может быть выбран один из методов, наиболее отвечающий по своим результатам поставленной цели. Так, при необходимости оценки степени воздействия на водоем аварийного выброса производства в зоне выброса необходимо провести полный гидрохимический анализ. Несколько позднее потребуется оценка его воздействия на гидробионтов в планктоне, бентосе и перифитоне и повторение гидрохимических исследований.

Если требуется оценить степень загрязнения озера или искусственного водоема в рекреационной зоне после выходного дня, то в данном случае наибольшие преимущества на стороне бактерио-

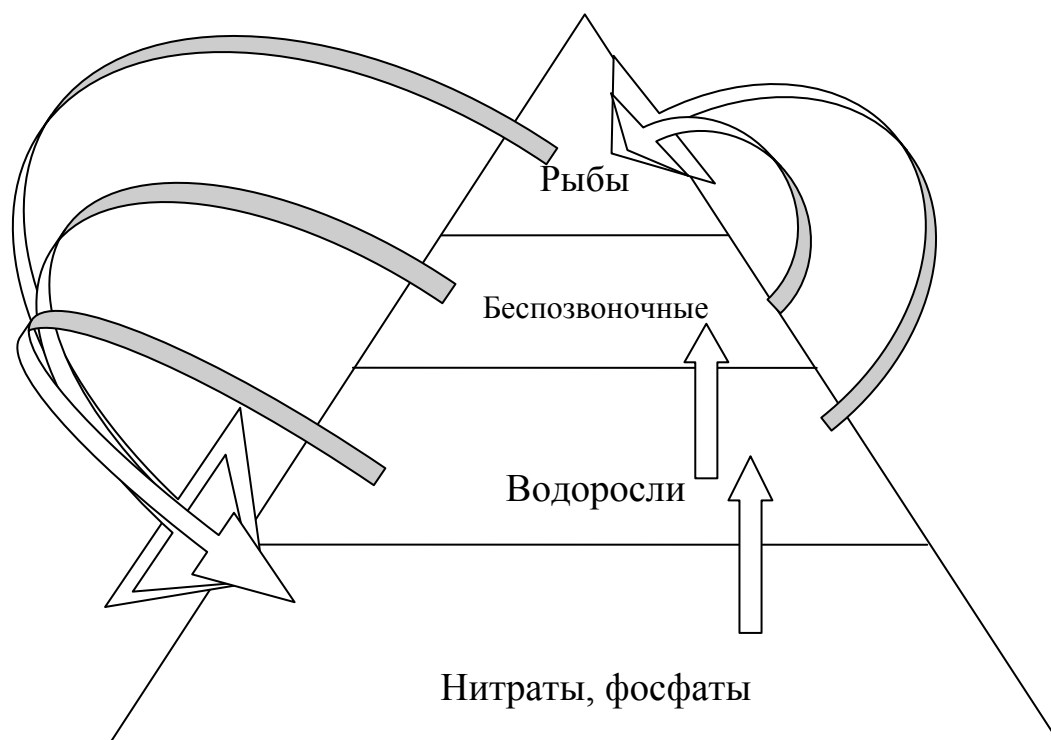
логического метода. Этот же метод чаще всего используют при обнаружении признаков хозяйственно-фекального загрязнения.

Химический и бактериологический методы оценивают ситуацию в данный момент, метод же биологического анализа позволяет оценить ситуацию в водоеме или зоне за предшествующий взятию проб промежуток времени.

Биологический метод предполагает изучение видового состава гидробионтов, оценки их степени развития по количеству особей или биомассе, а также изменению морфологических и физиолого-биохимических показателей. Особенно важен этот метод при незначительном, казалось бы, загрязнении, но хроническом. Лучшие результаты по гидробиологическому режиму водоема будут получены при многолетнем мониторинге с применением всех методов оценки качества вод.

Водоросли относятся к первому трофическому звену в цепи сложных пищевых взаимоотношений и зависимостей в водоеме. Они первые принимают на себя удар при антропогенном загрязнении водоема или его участков, а потому являются хорошим индикатором качества вод, их способности к самоочищению. Многими альгологами, изучавшими состояние альгоценозов в районе промышленных, бытовых и сельскохозяйственных стоков, показано, что количество водорослей и видовой состав ценозов меняются под влиянием загрязнений. Это явление было положено в основу методов оценки сапробности вод по водорослям, относящихся к методам биологического анализа.

Биотическая часть экосистемы организована в виде трофической пирамиды, основу которой составляют первичные продуценты. В водной экосистеме это водоросли, которые дают органическое вещество для формирования второго трофического уровня – беспозвоночных консументов, которые, в свою очередь, являются базисом для рыб – верхнего звена трофической пирамиды в водных объектах, что отражено в общем виде на рис. 1.



*Рис. 1. Модель трофической пирамиды в водной экосистеме (Sladecsek, 1973)*

При антропогенном воздействии на водоем с поступлением в него (или отдельной его зоны) органических соединений изменяется видовой состав водорослей и их обилие. Те виды, которые своей численностью, морфологией, физиологическими функциями реагируют на изменение среды, относятся к видам-индикаторам. В пресных водоемах России обитают около 10 тысяч видов микроскопических водорослей, индикаторами считаются около 1000 видов (С. С. Барина, 2000), которые относятся к самым распространенным и часто массовым видам. Изменение численности и видового состава водорослей используют для биоиндикационной оценки пресных вод. Этот метод чаще бывает экспресс-методом, поскольку реакция водорослей на изменение среды может произойти за очень короткий период (иногда за несколько часов).

Биоиндикационные оценки по водорослям используются довольно широко (А. В. Макрушин, 1974, Унифицированные методы изучения вод. Индикаторы способности, 1977; Sladecsek, 1973). В справочной литературе приводится довольно много методических подходов для определения степени загрязнения изучаемого водоема, некоторые из которых требуют достаточно высокой



квалификации исследователей-альгологов. Но если считать, что система биологического анализа должна быть предназначена для широкого применения, то основными методами должны быть те, которые учитывают видовое разнообразие и показательное значение таксонов.

Для оценки уровня загрязнения могут быть использованы индексы сходства населения различных участков в изучаемом водоеме. Наиболее распространенным является оценка степени флористического сходства между двумя участками по Жаккару (цит. по А. В. Макрушину, 1974) по формуле:

$$K = \frac{c}{a+b} \cdot 100,$$

где  $c$  – число видов общих для обоих участков,  
 $a$ ,  $b$  – соответственно число видов, обнаруженных на участках А и В.

Серенсен использует в некотором видоизменении коэффициент Жаккара:

$$K = \frac{2j}{a+b},$$

где  $j$  – число видов, общих для сравниваемых участков,  
 $a$  и  $b$  – число видов на участках А и В.

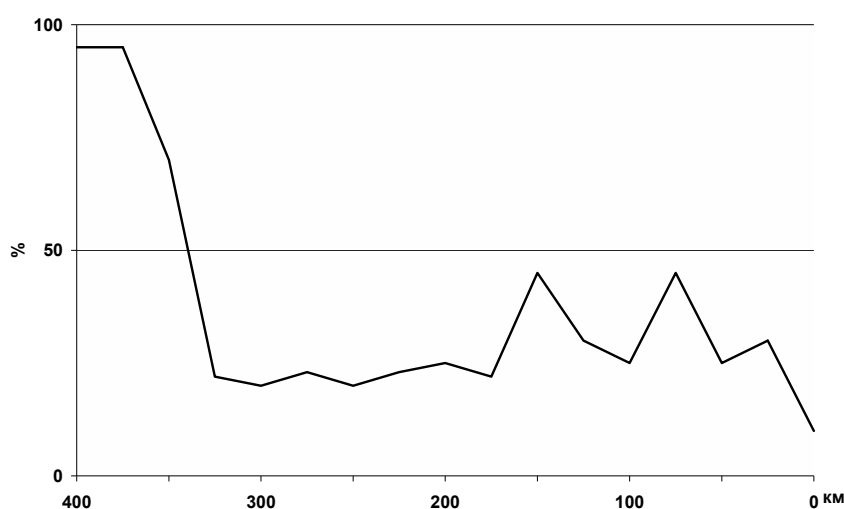
Общая закономерность влияния загрязнений на видовой состав, число видов и их численность установлены на примере одних только диатомовых водорослей. При экспозиции стекол обростания на различных станциях водоема было показано, что слабое загрязнение ведет к увеличению численности отдельных видов, сильное – к снижению общего числа видов, а очень сильное – к исчезновению диатомей.

По графическому методу, предложенному Кнеппом (цит. по А. В. Макрушину, 1974), проводится вычисление средней сапробности по видам, встреченным на данном участке и относящимся к разным зонам сапробности. Количественная характеристика видам-индикаторам дается визуально по семибалльной шкале (1 – единично, 2 – мало, 3 – от мало до средне, 4 – средне, 5 – от средне до много, 6 – много, 7 – массово). На вертикальной оси откладываются суммы баллов, набранные олигосапробными,  $\beta$ -мезосапробными,  $\alpha$ -мезосапробными и полисапробными видами. Причем суммы баллов олигосапробных и  $\beta$ -мезосапробных

видов принимаются за положительные, а  $\alpha$ -мезосапробных и полисапробных – за отрицательные величины. На горизонтальной оси откладывают расстояния между станциями. При соединении точек на графике получается фигура, показывающая соотношение видов – индикаторов для каждой станции.

Графически можно изобразить и процентное отношение суммы баллов, набранных видами олигосапробов и  $\beta$ -мезосапробов, к сумме баллов всех показательных организмов:

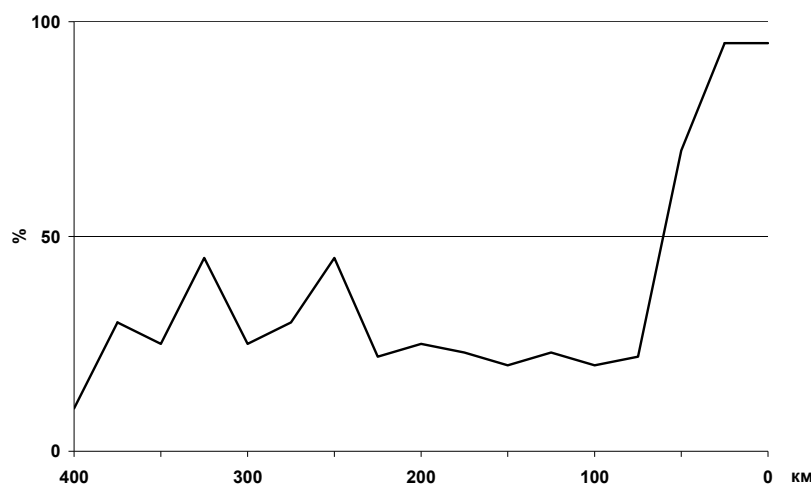
$$\frac{\sum o + \beta}{\sum o + \beta + \alpha + \rho} \%$$



*Рис. 2. Линия относительной чистоты реки. Отношение суммы баллов олиго- и  $\beta$ -мезосапробов к сумме баллов всех показательных организмов в процентах (по Кнеппу, цит. по А. В. Макрушину, 1974)*

На вертикальной оси графика откладывают процентное отношение суммы баллов, а на горизонтальной оси – расстояние между станциями. Эту кривую называют кривой относительной чистоты. Если взять процентное отношение суммы баллов видов-индикаторов загрязненных вод к сумме баллов видов индикаторов чистых вод, то получится зеркальное отражение кривой относительной чистоты. Таковую кривую называют кривой относительной загрязненности. Она выражается отношением

$$(\sum \alpha + \rho) / (\sum \alpha + \beta + 0 + \rho) \%$$



*Рис. 3. Линия относительной загрязненности реки.  
Отношение суммы баллов  $\alpha$ -мезо- и полисапробов к сумме баллов  
всех показательных организмов*

По методу Пантле и Букк вычисляют индекс сапробности (S) по формуле

$$S = \frac{\sum \alpha h}{\sum h},$$

где  $h$  – относительное количество особей, которое оценивается в баллах: 1 – единичные особи, 3 – частая встречаемость, 5 – масса,  $\alpha$ -индикаторная значимость видов, олигосапробов – 1,  $\beta$ -мезосапробов – 2,  $\alpha$ -мезосапробов – 3, полисапробов – 4. Индекс сапробности в полисапробной зоне оказывается в интервале 4,0–3,5, в  $\alpha$ -мезосапробной: 3,5–2,5, в  $\beta$ -мезосапробной: 2,5–1,5, в олигосапробной: 1,5–1.

Подробно наименование зон сапробности по индексу сапробности дают В. Д. Романенко и О. П. Оксьюк (табл. 1).

При вычислении индекса загрязнения с использованием организмов, различных по характеру питания, берется отношение количества видов продуцентов к сумме видов консументов и редуцентов:

$$J = P/(C+R),$$

где  $J$  – индекс загрязнения,  $P$  – число продуцентов,  $C$  – число консументов,  $R$  – число редуцентов.

Таблица 1

**Эколого-санитарная классификация качеств поверхностных вод суши (Романенко В. Д., Окснюк О. П. и др., 1990)**

Трофические показатели	
Биоиндикация сапробности по водорослям	
Индекс сапробности S	Наименование зон сапробности
0-0,5	Ксеносапробная
0,5-1,0	β-олигосапробная
1,1-1,5	α-олигосапробная
1,6-2,0	β'-бета-мезосапробная
2,1-2,5	β''-бета-мезосапробная
2,6-3,0	α'-альфа-мезосапробная
3,1-3,5	α''-альфа-мезосапробная
3,6-4,0	β-полисапробная
>4,0	α-полисапробная

Иногда расчет ведут по биомассе организмов, используя формулу:

$$J = B/(A+B),$$

где J – индекс загрязнения, B – биомасса организмов без хлорофилла, A – биомасса организмов, содержащих хлорофилл.

Процесс минерализации органического вещества, поступившего в водоем, разрушается при участии всех гидробионтов, но водоросли как фотосинтезирующие организмы ускоряют этот процесс. Одновременно водоросли являются и показателями степени загрязнения водоемов. Для примера можно указать некоторые пресноводные водоросли, приуроченные в своем развитии к тем или иным зонам сапробности.

р-сапробные: *Euglena viridis*, *Euglena deses*, *Chlorella pyrenoidosa*, *Oscillatoria chlorina*, *Oscillatoria putrida*, *Spirulina maxima*, *Spirulina jennori*, *Oscillatoria tenerrima*, *O. tenuis*.

α-мезосапробные: *Oscillatoria princeps*, *Ghلامydomonas erenbergii*, *Navicula viridula*, *Nitzschia tryblionella*, *Nitzschia acicularis*, *Cocconeis pediculus*, *Gomphonema acuminatum*, *Spirogyra crassa*, *Synedra ulna*, *Vaucheria dichotoma* и др.

β-мезосапробные: *Cladophora glomerata*, *Scenedesmus quadricauda*, *Pediastrum duplex*, *Nostoc linckia*, *Melosira varians*, *Diatoma*

*vulgare*, *Cymbella ventricosa*, *Gyrosigma attenuatum*, *Cladophora fracta*, *Spirogyra weberi*, *Stigeoclonium tenue*, *Ulothrix zonata*, *Zygnema stellenum*, *Gomphonema olivaceum*, *Nitzschia linearis*, *Fragilaria virescens*, *Navicula radiosa*, *Cymbella ehrenbergi*.

о-сапробные: *Nostoc verrucosum*, *Oscillatoria rubescens*, *Pleurococcus mucosum*, *Ceratium cornutum*, *Hydrurus foetidus*, *Mallomonos coronifera*, *Ulothrix tenuissima*, *Trachelomonas planctonica*, *Volvox globator*, *V. aureus*, *Phacus planctonica*.

У некоторых видов более широкий диапазон встречаемости: так, для  $\alpha$ - $\beta$ -мезосапробных вод характерны: *Closterium acutum*, *Oscillatoria limosa*, *Phormidium autumnale*, *Synedra parasitica*, *Nitzschia recta*; для  $\alpha$ -р-сапробных – *Oscillatoria tenuis*.

Для многих видов водорослей не установлена приуроченность к водам различной степени загрязнения, другие не являются индикаторными и имеют довольно широкий диапазон встречаемости. Работа по уточнению принадлежности видов к тем или иным водам должна продолжаться как в природных условиях, так и в модельных экспериментах. Изучение морфологии и физиологии видов в культуре с использованием физико-химических методов, которое проводится в настоящее время, безусловно, дает богатый материал для экологической альгологии. Однако следует помнить, что как бы детальны ни были исследования, проведенные в лаборатории на монокультурах, они не будут полностью соответствовать ситуации в природе, где те же виды водорослей могут быть менее устойчивы к антропогенному воздействию, чем в монокультуре.

Так, многолетние альгологические наблюдения на Десне показали, что в пробах фитопланктона при обильном органическом загрязнении в районе промышленных и бытовых стоков постоянно присутствовали виды *Spirulina laxa* и *Spirulina laxissima*, относящиеся к организмам-показателям  $\alpha$ -мезосапробных вод. В те годы, когда загрязнение не было круглогодичным, появление указанных видов было связано с периодом загрязнений. В незначительных количествах виды *Spirulina laxa* и *Spirulina laxissima* развивались в участках реки, умеренно загрязненных.

Наши исследования на р. Северной Двине в зоне промышленного стока целлюлозно-бумажного комбината показали, что

*Anabaena variabilis* – вид с неустановленной сапробностью – довольно обильно встречался на станциях, где по соотношению индикаторных организмов условия оценены как  $\alpha$ -мезосапробные. Эксперименты в условиях лаборатории на альгологически чистой культуре *Anabaena variabilis* показали также его устойчивость к промышленным стокам ряда производств, фенольному загрязнению и загрязнению растворимыми фракциями нефтепродуктов. Возможно, следует отнести этот вид к организмам-показателям довольно высокой степени загрязнения вод либо выделенный нами вид оказался мутантным, возникшим в результате хронического загрязнения среды отходами данного производства.

Интересные наблюдения в природе получены и в отношении *Ulothrix zonata*. Этот вид по спискам индикаторов сапробности относится к развивающимся в чистых и умеренно загрязненных водах. Однако латвийскими исследователями, изучавшими альгофлору в районе целлюлозно-бумажных комбинатов, и нами при изучении планктона и перифитона Северной Двины установлено, что *Ulothrix zonata* может достаточно хорошо развиваться и на станциях, приближенных к выбросам ЦБК. Очевидно, и здесь исследователи имеют дело с видом, приспособившимся к существованию в условиях хронического загрязнения. Это можно сказать и о *Cladophora glomerata*.

Интересным является и тот факт, что интенсивность обрастания нитей *Cladophora glomerata* эпифитным организмом *Cocconeis pediculus* зависит от степени загрязнения вод. В участках большего загрязнения эпифитов значительно больше, чем в участках, где прошли процессы самоочищения или где нет влияния промстока. Ряд авторов предполагает, что перифитонное сообщество этого вида, да и некоторых других, можно использовать для биоиндикации.

Водоросль *Tribonema vulgare*, которая относится к видам, приуроченным к чистым водам, оказалась постоянно присутствующей в ценозах обрастаний в прудах доочистки Ярославского нефтеперерабатывающего завода. Наши опыты на альгологически чистой культуре также показали ее устойчивость к растворимым фракциям нефтепродуктов. Очевидно, и здесь мы имеем дело с видом, устойчивым к загрязнению. Подобные наблюдения

накапливают данные, которые пополняют сведения об устойчивости видов к химическим загрязнителям водной среды и, возможно, приведут и пересмотру положения некоторых видов в списке индикаторов сапробности.

Микроскопические водоросли могут быть показателями степени загрязнения водоема за счет антропогенного воздействия, а также использоваться как тест-объекты при определении качества очистки промстоков различных промышленных и сельскохозяйственных предприятий. Данные токсикологических экспериментов на водорослевых культурах или модельных ценозах могут дополнить данные химических анализов при решении вопроса о качестве работы очистных сооружений.

Биологическое тестирование с использованием водорослей проводится на альгологически чистых культурах, чаще это водоросли родов *Chlorella* и *Scenedesmus*. Для возможности сравнения результатов по биотестированию отработанных вод различных промышленных предприятий эксперименты часто ведут на одном виде *Scenedesmus quadricauda* или *Chlorella vulgaris*.

Синезеленые водоросли родов *Microcystis* и *Aphanizomenon* используются в токсикологических экспериментах значительно реже, поскольку в альгологически чистых культурах они трудно удаются, часто меняют морфологическую структуру колоний. Эти водоросли, конечно, были бы предпочтительны в ряде испытаний, так как именно они вызывают «цветение» водоемов. Иногда испытания проводят на водорослях, выделенных из того водоема, гидробиологический режим которого изучается в связи с выбросом в него промышленных вод, прошедших через очистные сооружения предприятия.

Культура водоросли хранится в лаборатории на агаризованной или жидкой среде в люминоостате при освещении 3–5 тыс. люкс лампами ЛДС-40 и  $t - 18-25^{\circ}\text{C}$ , с периодическим пересевом или в холодильнике при круглосуточном освещении лампочкой в 10 Вт, тогда при подготовке инокулята для опыта водоросли пересевают на жидкую питательную среду в колбочки Эрленмейера и ставят на восьмичасовое или круглосуточное, в зависимости от задач последующего эксперимента, освещение в люминоостат с освещенностью 3–5 тыс. люкс лампами ЛДС-40. Состав наиболее

употребительных сред для культивирования водорослей:  
Среда Прата

$\text{KNO}_3 - 0,1 \text{ г}$

$\text{K}_2\text{HPO}_4 - 0,01 \text{ г}$

$\text{MgSO}_4 - 0,01 \text{ г}$

$\text{FeCl}_3 - 0,001 \text{ г}$

или цитрат железа – 0,05 г

$\text{H}_2\text{O}$  (водопроводная) – 1 л

Среда Успенского

$\text{KNO}_3 - 0,025 \text{ г}$

$\text{MgSO}_4 - 0,025 \text{ г}$

$\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 - 0,1 \text{ г}$

$\text{KH}_2\text{PO}_4 - 0,025 \text{ г}$

$\text{K}_2\text{CO}_3 - 0,0345 \text{ г}$

$\text{H}_2\text{O}$  (водопроводная) – 1 л

Температура, при которой обычно выращивают водоросли, равна 18–25°C. Перемешивание периодическое. Опыты могут быть краткосрочными (1–7 суток) и хроническими – до 30 суток.

При продолжительном выращивании водорослей в среде, содержащей токсические вещества, происходит разложение токсиканта и ослабление его действия. Для определения степени воздействия токсического вещества или промышленного стока, его содержащего, в хроническом эксперименте проводят смену среды каждые 5–7 дней.

Состояние культуры водоросли определяют по изменению окраски культуры, пожелтению или побурению, снижению или увеличению прироста клеток, изменению размеров вегетативных клеток, образованию покоящихся стадий в виде спор, изменению строения колоний, образованию пальмеллоидной стадии. Состояние культуры можно оценивать и с использованием цитологических методов, а также метода люминесцентной микроскопии, определяющего количество живых и мертвых клеток по свечению их в ультрафиолетовых лучах. При этом живые клетки светятся ярко-красным светом, угнетенные – оранжево-красным, а мертвые – желтовато-зеленым. Обычно рассчитывают процентное соотношение клеток, находящихся в различном состоянии, от общей численности клеток и полученные результаты выражают графически.



Метод люминесцентной микроскопии позволяет в короткие сроки дать характеристику культуры, находящейся под воздействием токсиканта. Если эксперимент, проводимый на водорослях, хронический, то данные можно получать в течение всего периода через определенные промежутки времени.

Опыты также могут быть поставлены на смешанных культурах или на природном сообществе, состоящем из нескольких видов. Тогда можно проследить динамику токсического действия на каждый отдельный вид и на сообщество в целом. Стимулирующим или угнетающим воздействием на культуру принято считать такое воздействие, при котором отношение в численности живых и мертвых клеток от контроля составляет более  $\pm 25\%$ , хотя значимыми могут быть и меньшие отклонения.

Для изучения максимальных безвредных концентраций токсических веществ для водорослей ставят хронические опыты на 15–30, а иногда и более суток с использованием физиологических и биохимических показателей. Этими показателями могут быть интенсивность дыхания и фотосинтеза, соотношение пигментов. Изменения показателей в пределах  $\pm 5$ – $15\%$  по сравнению с контролем считаются безвредными, а концентрации, при которых наблюдаются эти изменения, – максимально безвредными.

Из морфологических изменений часто пользуются изменением линейных размеров клеток с обработкой результатов по критерию Стьюдента или Вилкоксона, который не требует гипотез о законе распределения случайных величин.

В научно-исследовательском институте биологии при Иркутском университете разработан ряд методик, позволяющих определить степень токсичности промышленных стоков с использованием водорослей. Тест-объектами взяты водоросли хара и дуналиелла. Критериями токсичности являются изменение движения протоплазмы, плазмолиза и деплазмолиза, накопление клетками прижизненных красителей. Используя эти биотесты, удалось получить результаты по токсичности фенольных соединений. Показано, что токсичны не только фенолы, но и продукты их трансформации, образующиеся в процессе разрушения фенольных соединений.

Для более детальной оценки действия токсических веществ на первичнопродуценты водоемов – водоросли – используют метод изучения изменения первичной продукции, деструкции и их соотношения. От соотношения продукционных и деструкционных процессов зависит скорость и эффективность самоочищения загрязненных вод, показатель этого соотношения может служить биологическим тестом на токсичность загрязнителя водной среды.

При изучении продукционных процессов в водоеме параллельно проводят изучение видового состава водорослей фитопланктона и его физиологического состояния.

На Кременчугском и Киевском водохранилищах также проведены опыты по изучению первичного продуцирования природных ценозов фитопланктона в различные сезоны года. В опытные склянки помещали пробы фитопланктона и добавляли различные концентрации токсических веществ. Склянки с периодом экспозиции от 6 до 16 часов закрепляли в поверхностном слое воды в заливе, испытаны такие токсиканты, как соли меди, цинка, марганца, фенол, хиноны, СПАВ. Результаты экспериментов показали, что медь в концентрации  $10^{-2}$ ,  $10^{-1}$ ,  $5 \times 10^{-1}$  мг/л резко снижает продукционные процессы в пробе и одновременно отрицательно сказывается на деструкционных процессах. Цинк в концентрации  $10^{-3}$ –1,0 мг/л угнетает фотосинтез, но гораздо больше сказывается на деструкции, повышая ее на 450–500 %. Хром и марганец в этих же концентрациях ингибируют фотосинтез и усиливают деструкцию. Фенол в концентрации  $10^{-3}$  мг/л, ингибируя фотосинтез, стимулирует деструкцию, а в более высоких концентрациях  $10^{-2}$ –1,0 мг/л оказывает губительное действие на сопутствующие бактерии и как бы консервирует пробу, деструкционные процессы при этом сводятся к нулевому показателю. Поверхностно активные вещества в малых концентрациях ( $10^{-1}$  мг/л) стимулируют фотосинтетический процесс, несколько занижая деструкцию, в более высоких концентрациях (1,0–10,0 мг/л) ингибируют фотосинтез, также несколько снижая деструкционные процессы.

Отмечено также, что характер действия токсических веществ на первичную продукцию и деструкцию в пробах зависит от видового состава, который меняется по сезонам года. Так, в весен-

ний период при нарастающем «цветении», вызванном диатомовыми водорослями, наблюдается большая ранимость фотосинтетической функции, чем при отмирании диатомей.

Изменение валовой первичной продукции синезеленых водорослей под воздействием токсикантов в период их активного вегетирования (июнь – июль) заключается в снижении ее показателей, в то время как в осенние месяцы при разложении водорослевой массы токсические вещества практически не действуют на фотосинтетическую функцию фитопланктона. В период разложения водорослевых масс в водоеме преобладают траты кислорода на деструкционные процессы.

При оценке качества вод по первичной продукции и деструкции следует учитывать и флористический состав фитопланктона, меняющийся по сезонам года, поскольку результаты токсического действия одних и тех же концентраций химических веществ на фитопланктон в целом могут резко отличаться друг от друга.

В Ярославском государственном университете им. П. Г. Демидова также проводятся натурные эксперименты с изолированием проб и помещением их для экспозиции в поверхностном слое воды озера Неро. Эта методика использована при изучении влияния биодобавок на интенсивность развития водорослей, повышающих трофность этого уже политрофного водоема.

Таким образом, в качестве тестовых показателей на неблагоприятное воздействие различных загрязнителей среды на водоросли могут быть использованы показатели репродуктивной функции, продукционных и деструкционных процессов, их соотношение, а также отношение фотосинтетической активности фитопланктона к биомассе водорослей. Проводя оценку степени токсичности химических веществ, а также стоков промышленных предприятий по составу фитопланктона, первичной продукции и деструкции в непроточных водоемах, получают показатели ближе к истине, отображающие суть происходящего. В проточных водоемах, реках, при выдерживании опытных склянок в течение нескольких часов или суток при постоянной концентрации загрязняющих веществ происходит отступление от природных явлений, когда фитопланктон как транзитный ценоз лишь короткое

время испытывает на себе влияние высокого уровня загрязнения. Однако состояние водоема в данном месте по составу водорослевых ценозов, интенсивности продукционных и деструкционных процессов может быть охарактеризовано достаточно наглядно.

Биологическое тестирование качества вод является важнейшим звеном охраны вод. Биологический контроль (мониторинг) водных объектов в настоящее время проводится по всей территории России, накапливается большой фактический материал, характеризующий биологическое состояние внутренних водоемов страны.

Познание закономерностей жизни вод требует сочетания полевых и лабораторных исследований с привлечением методов физиологии, биохимии, микробиологии, генетики и других дисциплин.

## Лекция 8. Водоросли и биологическая очистка сточных вод

Среди существующих методов очистки промышленных вод наиболее эффективным считается биологическая очистка. Она является завершающим этапом в очистке стоков, после которого степень очистки вод по показателям биологического потребления кислорода достигает 90–95 %. Однако довольно часто этот показатель бывает заниженным, да и оставшиеся после биологической очистки 5–10 % при хроническом воздействии на водоем могут принести непоправимый вред экосистеме.

Биологическая очистка сточных вод складывается из бактериальной очистки и доочистки с помощью микроскопических водорослей. Работы в этом направлении ведутся в разных климатических зонах на очистных сооружениях различных производств.

Основная роль в очистке сточных вод отводится окислительным микробиологическим процессам, которые требуют затрат кислорода. Взаимоотношения между микроорганизмами и водорослями в прудах доочистки, как и в природных водоемах, могут быть разные. Бывает, что большому количеству водорослей соответствует и большое количество бактерий, но иногда при максимальном развитии водорослей встречается малое количество бактерий. Возможно, бактерии не выдерживают значительного подщелачивания среды, которое происходит при массовом развитии водорослей, а рН среды в местах скопления водорослей достигает 10–11.

Кроме подщелачивания среды водоросли способны выделять в окружающую среду антибиотические вещества. Установлено, что фильтрат фитопланктона, содержащий водоросли родов *Chlorella*, *Pediastrum*, *Anabaena*, *Oscillatoria* обладает антибиотической активностью. При контакте тест-культуры микроорганизмов с этими видами на агаризованной среде в чашках Петри вокруг водорослевой колонии возникают стерильные зоны.

Фундаментальные работы по применению водорослей в биологической очистке вод проводятся в южных регионах России, а также странах СНГ. В последнее время получена новая биотех-

нология очистки вод, в основу которой положено превращение загрязнителя в органическое вещество водорослей. Для повышения эффективности очистки стоков в буферные биологические пруды вносятся альгологический инокулят. Чаще это водоросли, выделенные из этих же прудов доочистки и размноженные в культиваторах. Наиболее употребительными видами являются водоросли *Chlorella* и *Scenedesmus*. Но иногда используют смесь представителей разных родов зеленых, синезеленых и диатомовых водорослей (Л. И. Леонова, 1990).

Основная цель, которую преследуют при внесении инокулята, – повышение фотосинтетической аэрации воды за счет выделения кислорода водорослями в результате усвоения углекислоты.

Быстрое развитие водорослей в прудах происходит, если стоки не токсичны или малотоксичны. Так, сточные воды пищевой промышленности содержат много взвешенных органических веществ, характеризуются низкой прозрачностью, большой цветностью, значительной окисляемостью, они не токсичны. Исследования, проведенные на Днепровском водохранилище в районе выпуска сточных вод пищевого комбината, показали, что разбавленные сточные воды стимулировали развитие альгофлоры.

Установлена удивительная приспособляемость водорослей к условиям значительного загрязнения, а потому и способность выживать в прудах доочистки.

Одним из приспособительных механизмов водорослей в условиях значительного загрязнения является изменение морфологии. Так, *Scenedesmus* в прудах доочистки часто из 4–8-клеточных ценобиев превращается в 1–2-клеточные, изменяются также линейные размеры клеток, нарушаются привычные циклы развития, когда апланоспоры долго сохраняются под защитой материнской оболочки и не выходят в окружающую среду. Нарушение синхронизации клеточных циклов способствует, очевидно, выживанию и приспособлению осуществления метаболизма в условиях загрязнения.

Установлено, что, как правило, изменение морфологии водорослей в условиях загрязнения является фенотипическим и при

перенесении водорослевых клеток в нормальные условия эти изменения ликвидируются.

Нами проводились лабораторные исследования в этом направлении, когда размеры клеток *Scenedesmus* и *Chlorella*, выращенные в среде с добавлением фенола и нефтепродуктов, достоверно меняли свои размерные характеристики (обработка данных проводилась по критерию Вилкоксона). Но при пересеве испытуемого материала на чистые питательные среды культуры приобретали исходные размеры. Это говорит о модификационной изменчивости изучаемых видов в условиях данного загрязнения, хотя ряд исследователей отмечали и мутационные изменения видов.

Выращивание хлореллы на сточных водах животноводческого комплекса доказало, что клетки водоросли выносят из среды органическое вещество, снижая содержание органики в водах в 2,5 раза, а  $\text{NH}_4^+$  – в 4 раза. Водоросли в процессе своего развития извлекают из среды биогены – азот и фосфор.

Содержание аммонийного азота является санитарным показателем, характеризующим работу очистных сооружений. В присутствии водорослей снижение концентрации аммиачного азота в сточных водах в теплый период года составляет 80–90 %, по данным разных авторов.

Особое место занимает биологическая очистка вод от отходов химической и текстильной промышленности. Установлено, что некоторые водоросли и высшие водные растения утилизируют из сточных вод красители двух различных классов – трифенилметановых и прямых азокрасителей. Наиболее высокую поглонительную способность оказала элодея канадская, за ней следовали уруть колосистая и зеленая водоросль нителла.

При использовании дополнительных инокулятов водорослей в очистке бытовых и животноводческих сточных вод получен явный обеззараживающий эффект. Концентрация клеток кишечной палочки снижается на 99,9 %. Если коли-титр неразведенной сточной жидкости городской канализации, поступающей в биологические пруды, составляет 0,000004 мл, то через 7–10 дней пребывания в прудах, где обильно развивались зеленые водоросли, он достигает 0,004 мл и выше.

Очень эффективно применение различных микроводорослей в очистке смешанных промышленных стоков. Так, при испытании смешанных культур водорослей при доочистке сточных вод текстильного комбината в пятиступенчатом биологическом пруде была получена полная очистка от нефтепродуктов, фенола, повышено содержание кислорода.

Предполагают, что ускорение окисления нефти в присутствии водорослей заключается в их способности продуцировать стимуляторы и потреблять ингибиторы роста углеводородокисляющих бактерий.

А применение *Chlorella vulgaris*, выделенной из биологического пруда, в моделях контактного пруда ускоряет процессы очищения воды от нефтепродуктов и других органических соединений в 2 раза и более.

При направленном воздействии на биологические пруды можно стимулировать в них развитие дикорастущих водорослей и поддерживать в прудах те или иные биоценозы, что будет способствовать процессу очистки вод и обеззараживанию от патогенных микроорганизмов. Широкое использование природных процессов самоочищения в биологических прудах не исключает, а в ряде случаев выгодно дополняет промышленные способы очистки, а поэтому актуальной задачей сегодняшнего дня остается интенсификация процесса развития водорослей в прудах очистных сооружений, что может существенно увеличить их пропускную способность.



## Рекомендуемая литература

1. Абакумов, В. А. К истории контроля качества вод по гидробиологическим показателям. Научные основы контроля качества вод по гидробиологическим показателям / В. А. Абакумов // Тр. Всес. конф., Москва, 1–3 нояб. 1978 г. – Л.: Гидрометеиздат, 1981. – 207 с.
2. Баринова, С. С. Экологические и географические характеристики водорослей-индикаторов. Водоросли-индикаторы в оценке качества окружающей среды / С. С. Баринова, Л. А. Медведева, О. В. Анисимова. – М.: ВНИИ природы, 2000. – С. 60–150.
3. Брагинский, Л. П. Пресноводный планктон в токсичной среде / Л. П. Брагинский, И. М. Величко, Э. П. Щербань. – Киев: Наукова думка, 1987. – 179 с.
4. Бульон, В. В. Первичная продукция планктона внутренних водоемов / В. В. Бульон. – Л., 1983. – 260 с.
5. Вассер, С. П. Водоросли. Справочник / С. П. Вассер, Н. В. Кондратьева, Н. П. Масюк и др. – Киев: Наукова думка, 1989. – 608 с.
6. Винберг, Г. Г. Первичная продукция водоемов / Г. Г. Винберг. – Минск: Изд-во АН БССР, 1960. – 320 с.
7. Горюнова, С. В. Водоросли – продуценты токсических веществ / С. В. Горюнова, Н. С. Демина. – М.: Наука, 1974. – 256 с.
8. Ипатова, В. И. Адаптация водных растений к стрессовым абиотическим факторам среды / В. И. Ипатова. – М.: Графикон-принт, 2005. – 224 с.
9. Киселев, И. А. Планктон морей и континентальных водоемов / И. А. Киселев. – Л.: Наука, 1969. – Т. 1. Вводные и общие вопросы планктологии. – 658 с.
10. Левич, А. П. Теоретическая и экспериментальная экология планктонных водорослей. Управление структурой и функциями сообществ: учеб. пособие / А. П. Левич, В. Н. Максимов, Н. Г. Булгаков. – М.: Изд-во НИЛ, 1997. – 184 с.

11. Ленова, Л. И. Водоросли в доочистке сточных вод / Л. И. Ленова, В. В. Ступина. – Киев: Наукова думка, 1990. – 184 с.
12. Макрушин, А. В. Биологический анализ качества вод / А. В. Макрушин; под ред. Г. Г. Винберга. – Л.: Изд-во ЗИН АН СССР, 1974. – 60 с.
13. Методические вопросы изучения первичной продукции планктона внутренних водоемов. – СПб.: Гидрометеиздат, 1993. – 167 с.
14. Романенко, В. Д. Экологическая оценка воздействия гидротехнического строительства на водные объекты / В. Д. Романенко, О. П. Окснюк, В. Н. Жукинский и др. – Киев: Наукова думка, 1990. – 256 с.
15. Сиренко, Л. А. «Цветение» воды и эвтрофирование / Л. А. Сиренко, М. Я. Гавриленко. – Киев: Наукова думка, 1978. – 232 с.
16. Унифицированные методы изучения вод. Индикаторы сапробности. – М.: Изд-во СЭВ, 1977. – 42 с.
17. Успенская, В. И. Экология и физиология питания пресноводных водорослей / В. И. Успенская. – М.: МГУ, 1966. – 124 с.
18. Федоров, В. Д. Исследование физиологической активности моно- и смешанных культур некоторых синезеленых водорослей / В. Д. Федоров, Г. А. Карауш // Актуальные проблемы биологии синезеленых водорослей. – М.: Наука, 1974. – С. 90–98.
19. Sladeczek, V. System of water quality from the biological point of view / V. Sladeczek // Arch. Hydrobiol. 60: 1973. – P. 241–243.

## *Оглавление*

Лекция 1. Экологические группировки водорослей пресных водоемов и факторы, определяющие их развитие .....	3
Лекция 2. Фитопланктон пресных водоемов.....	12
Лекция 3. Первичная продукция фитопланктона .....	22
Лекция 4. Влияние антропогенных факторов на пресноводный фитопланктон.....	28
Лекция 5. Фитобентос пресных водоемов .....	45
Лекция 6. Фитообрастания пресных водоемов .....	52
Лекция 7. Биологическое самоочищение водоемов и роль водорослей в этом процессе. Биологическая индикация вод по водорослям.....	59
Лекция 8. Водоросли и биологическая очистка сточных вод .....	77
Рекомендуемая литература.....	81

Учебное издание

**Воропаева Ольга Георгиевна**

**Экологическая альгология  
с основами биоиндикации**

*Текст лекций*

Редактор, корректор И. В. Бунакова  
Компьютерная верстка Е. Л. Шелеховой

Подписано в печать 20.07.09. Формат 60×84 <sup>1</sup>/<sub>16</sub>.  
Бум. офсетная. Гарнитура "Times New Roman".  
Усл. печ. л. 4,88. Уч.-изд. л. 3,98.  
Тираж 100 экз. Заказ

Оригинал-макет подготовлен  
в редакционно-издательском отделе Ярославского  
государственного университета им. П. Г. Демидова.

Отпечатано на ризографе.

Ярославский государственный университет  
им. П. Г. Демидова.  
150000, Ярославль, ул. Советская, 14.



**О. Г. Воропаева**

**Экологическая альгология  
с основами биоиндикации**