

УДК [556.114+581.526.325](285.3)

В. И. Щербак, Н. Е. Семенюк, М. И. Линчук

**ЗИМНЕЕ ПОДЛЕДНОЕ «ЦВЕТЕНИЕ»
APHANIZOMENON GRACILE LEMMERMANN**

Установлен феномен зимнего подледного «цветения» популяции *Aphanizomenon gracile* с биомассой на мелководье 301,51 г/м², на глубоководье — 549,73—651,06 г/м² в большом пресноводном пруду, образовавшемся на месте бывшего торфяного карьера. Приведено пространственное распределение численности и биомассы по акватории, закономерности их прямой вертикальной стратификации в толще воды. Выполнено сравнение морфологических и размерных характеристик этой популяции с литературными данными, показавшее отсутствие существенных различий для *A. gracile* исследованной экосистемы и популяций водорослей из разнотипных водоемов мира. По результатам анализа исследованных абиотических факторов: климатических характеристик (включая температуру воздуха и воды зимой 2017—2018 гг.), значительного содержания биогенных элементов, органических веществ, их соотношения, концентрации кислорода, катионов кальция, магния, жесткости и рН воды, изложены возможные причины, объясняющие этот феномен в водоеме, находящемся на «пионерной» стадии сукцессии.

Ключевые слова: фитопланктон, подледное «цветение» воды, синезеленые водоросли, сукцессия, «пионерные» водоемы, азот, фосфор, органические вещества.

«Цветение» воды синезелеными водорослями является важной проблемой, представляющей угрозу для функционирования водных экосистем и приводящей к значительным изменениям окружающей среды. Обобщающий анализ многолетних литературных и собственных данных [9, 11—13] позволил установить, что в водотоках и водоемах Украины наиболее интенсивно процесс «цветения» воды регистрировался в первые годы после создания каждого из шести днепровских водохранилищ, формируясь представителями Cyanophyta из родов *Aphanizomenon*, *Anabaena* и *Microcystis*. Очевидно, это было обусловлено мощным эффектом евтрофирования после регулирования реки, затоплением значительных почвенных массивов, явившимся источником поступления в водную толщу вновь созданных водных акваторий соединений азота, фосфора, растворенных органических веществ. Аналогичные закономерности установлены и для водохранилищ Волги [6], водотоков северо-запада РФ [2] и водоема-охладителя ЧАЭС в первые годы его существования [3].

© В. И. Щербак, Н. Е. Семенюк, М. И. Линчук, 2019

В основном «цветение» воды синезелеными водорослями наблюдается в летний сезон. Так, общей закономерностью, установленной для искусственно созданных лентических экосистем, была четко выраженная сезонность «цветения» воды, при которой максимальная биомасса Cyanophyta регистрировалась в летний период с высокой температурой воды [4, 12]. Позитивная корреляционная зависимость между повышением температуры воды и интенсификацией развития представителей Cyanophyta из приведенных выше родов установлена при проведении многолетнего гидроэкологического мониторинга на Каневском водохранилище [17].

Однако в последние годы регистрируются случаи зимнего «цветения» воды, вызванного синезелеными водорослями, в частности представителями р. *Aphanizomenon*. Например, в олиго-мезотрофном оз. Стехлин (Германия) [18] биомасса *A. flos-aquae* в декабре 2009 г. — январе 2010 г. достигала 0,915—0,920 г/м³, что составляло 87—90% общей биомассы фитопланктона. Зимующие нити *A. flos-aquae* наблюдались и в евтрофном оз. Бива (Япония) [22], а зимнее «цветение» *Aphanizomenon gracile* отмечалось в евтрофированном озере в Западной Польше [21]. По данным [16], нижний предел оптимума температур для фотосинтеза *A. flos-aquae* — 4—10°C, но фотосинтез регистрировался и при 2,0°C.

Зимнее «цветения» воды видами р. *Aphanizomenon* является феноменом, который начал регистрироваться относительно недавно, поэтому изучение случаев массового развития этих водорослей в холодный период года имеет теоретическое и практическое значение с точки зрения установления его причин и прогнозирования последствий. Кроме того, известно, что представители р. *Aphanizomenon* вырабатывают целый ряд токсинов, которые могут представлять опасность для животных и людей.

Цель работы — изучить феномен подледного зимнего «цветения» популяции *Aphanizomenon gracile* Lemmermann (*Aphanizomenon flos-aquae* f. *gracile* (Lemmermann) Elenkin), ее количественное разнообразие, пространственное распределение, размерно-морфологические характеристики и основные абиотические факторы (морфологические, климатические, гидрохимические) исследуемого водоема.

Материал и методика исследований. Исследования проводили во второй половине февраля 2018 г. в большом пресноводном пруду, расположенном в левобережной пойме (≈ 50 м) р. Трубеж, которая своим руслом отделила его от окраины пгт. Барышевка (Киевская обл., Украина). Пруд образовался на месте карьера по добыче торфа, производящейся в 80—90-х гг. прошлого столетия. Это довольно глубоководный водоем, с максимальной глубиной до 13,5 м, средней — до 7,0 м и незначительным «поясом» прибрежных мелководий, частично заросших растительностью с доминированием рогаза узколистного и тростника. Пруд имеет форму прямоугольника длиной 640 м, шириной 450 м, с площадью акватории около 25 га. В северной части пруда имеется канал длиной около 50 м и шириной 12—15 м, по которому в период половодья в пруд может поступать вода из р. Трубеж. В настоящее время канал перегорожен плотиной, созданной живущими там бобрами. В южной части пруда находится второй канал, также ранее соединен-

ный с р. Трубеж, но в настоящее время сильно заиленный, так что водообмен в системе «пруд ↔ река» не происходит. После добычи торфа были открыты несколько подводных источников, поэтому основной водный баланс формируется подземными водами и осадками.

Для получения репрезентативных гидрохимических и альгологических данных были выбраны следующие станции: ст. 1 — мелководная на «входе» в пруд канала из р. Трубеж, $l \approx 2,2$ м; ст. 2 — глубоководная, $l \approx 9,5$ м; ст. 3 — глубоководная, $l \approx 9,0$ м; ст. 4 — глубоководная, $l \approx 11,2$ м. На мелководной станции пробы отбирали с поверхностного горизонта, а на глубоководных — с трех горизонтов: подледного поверхностного, среднего и придонного.

Пробы отбирали батометром Руттнера, температуру измеряли ртутным гидробиологическим термометром, рН воды оценивали с использованием окрашенных кислотно-основных индикаторов. Абсолютное содержание растворенного кислорода определяли на каждом горизонте методом Винклера, насыщение кислородом воды рассчитывали с учетом температуры воды. Определяли концентрацию катионов Ca^{2+} и Mg^{2+} , жесткость воды, содержание растворенного неорганического фосфора (PO_4^{3-}) и неорганических форм азота (аммонийного (NH_4^+), нитритного (NO_2^-) и нитратного (NO_3^-)), количество легко окисляемых органических веществ методом перманганатной окисляемости (ПО), а более сложных соединений — методом бихроматной окисляемости (БО), их соотношение (ПО/БО) [1].

Пробы фитопланктона объемом $1,0 \text{ дм}^3$ фиксировали формалином, сгущали методом седиментации. Видовой состав определяли в камере Нажотта ($V = 0,02 \text{ см}^3$, микроскоп МББ-1А). Биомассу рассчитывали по среднему объему клеток. Доминирующими считали виды с биомассой не менее 10% от общей биомассы пробы [14].

Результаты исследований и их обсуждение

Климатические характеристики, термический и гидрохимический режим. В зимний период для репрезентативной гидроэкологической оценки водной экосистемы важными абиотическими факторами являются климатические. Согласно интернет-ресурсам [10], а также собственным маршрутным исследованиям, в декабре — феврале 2018 г. район пгт Барышевка характеризовался следующими климатическими показателями (табл. 1).

Температура и рН воды. Температура воды в период исследований по акватории пруда колебалась от $0,4$ до $2,6^\circ\text{C}$. Установлена четко выраженная обратная вертикальная стратификация температуры, при которой в поверхностных горизонтах температура воды составляла $0,4$ — $0,9^\circ\text{C}$, в средних — $2,0$ — $2,1^\circ\text{C}$, в придонных — $1,8$ — $2,6^\circ\text{C}$. Положительные значения температуры, возрастающие от приповерхностных подледных горизонтов к придонным, свидетельствуют о том, что в зимний период вода в пруду не промерзает до дна.

1. Некоторые климатические показатели в зимний период 2018 г. [10]

Показатели	Декабрь	Январь	Февраль
Температура воздуха, °С			
максимальная	+ 10,0	+ 6,0	+ 4,0
минимальная	-6,0	-19,0	-20,0
средняя	+ 1,8	-3,1	-4,2
Суммарное количество осадков в виде снега, мл/мес	152,0	58,0	50,0
Толщина льда, см	×	×	6,0—9,5
Толщина снежного покрова, см	×	×	7,0—10,0

Пр и м е ч а н и е. «×» — не исследовали.

Измерения рН, проведенные непосредственно на водоеме в поверхностных, средних и придонных горизонтах и уточненные колориметрическим методом в лаборатории Института гидробиологии НАН Украины, показали достаточно близкие результаты (табл. 2). Полученные натурные результаты по величинам рН являются близкими к общепринятым данным для континентальных водоемов — 7,7.

Катионный состав и жесткость воды. Содержание катиона Ca^{2+} как по акватории, так и горизонтам водной толщи колебалось в достаточно близких пределах — 58,13—62,12 мг/дм³. Концентрация и пространственное распределение другого важного катиона — Mg^{2+} — также характеризовались близкими показателями (30,38—31,64 мг/дм³). При этом статистической достоверности различий в концентрациях этих катионов установлено не было.

Жесткость воды колебалась в пределах 5,4—5,6 мг-экв/дм³ и в пространственном распределении характеризовалась теми же закономерностями, что и катионы (см. табл. 2).

Биогенные элементы и их соотношение. В зимний период в пруду были обнаружены все три формы минерального азота. В наибольшем количестве (как по акватории, так и различным горизонтам водной толщи) был представлен аммонийный азот (NH_4^+) — 0,716—4,540 мг N/дм³. Установлена четкая вертикальная обратная стратификация, при которой наименьшим количеством характеризовались поверхностные горизонты, а наибольшим — придонные.

Содержание нитратного азота (NO_3^-) было значительно ниже. В отличие от NH_4^+ , в вертикальном распределении нитратов наблюдалась прямая стратификация: максимальное содержание было в поверхностных горизонтах, минимальное — в придонных. Содержание нитритного азота (NO_2^-) было самым низким и находилось в пределах ГДК_{рыбохоз} — 0,020 мг N/дм³.

2. Содержание катионов Ca^{2+} и Mg^{2+} , жесткость воды, концентрация неорганических соединений азота и фосфора в воде пруда в феврале 2018 г.

Показатели	Ст. 1			Ст. 2			Ст. 3			Ст. 4		
	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III
Жесткость, мг-экв/дм ³	5,5	5,5	5,6	5,4	5,4	5,6	5,6	5,4	5,5	5,6	5,5	5,5
Ca^{2+} , мг/дм ³	58,13	60,12	62,12	60,40	62,12	62,12	62,12	61,50	60,38	61,34	60,53	61,73
Mg^{2+} , мг/дм ³	31,59	30,38	30,11	31,01	30,11	30,11	30,38	31,22	30,71	30,59	31,03	31,64
Водородный показатель, рН	7,57	7,57	7,58	7,61	7,58	7,58	7,57	7,59	7,60	7,56	7,58	7,57
Азот аммонийный, мг N/дм ³	1,469	0,996	2,120	0,960	2,120	2,120	0,716	0,832	1,816	0,894	0,859	4,540
Азот нитратный, мг N/дм ³	0,118	0,123	0,044	0,117	0,044	0,044	0,134	0,117	0,085	0,122	0,099	0,062
Азот нитритный, мг N/дм ³	0,070	0,012	0,022	0,009	0,022	0,022	0,012	0,009	0,020	0,014	0,015	0,025
ΣN	1,66	1,13	2,19	1,09	2,19	2,19	0,86	0,96	1,92	1,03	0,97	4,63
Фосфаты, мг P/дм ³	0,588	0,752	1,064	0,724	1,064	1,064	0,680	0,736	0,836	0,648	0,704	1,304
N/P	2,92	1,50	2,06	1,51	2,06	2,06	1,26	1,30	2,29	1,59	1,38	3,55

П р и м е ч а н и е. Здесь и в табл. 3—6: I — поверхностный горизонт; II — срединный; III — придонный.

Содержание минерального растворенного фосфора в зимний период 2018 г. колебалось от 0,588 до 1,304 мг P/дм³. В вертикальном распределении прослеживается тенденция роста содержания фосфора от поверхностных горизонтов к придонным (см. табл. 2).

Соотношение между суммарным неорганическим азотом и фосфором характеризовалось невысокими близкими показателями (см. табл. 2).

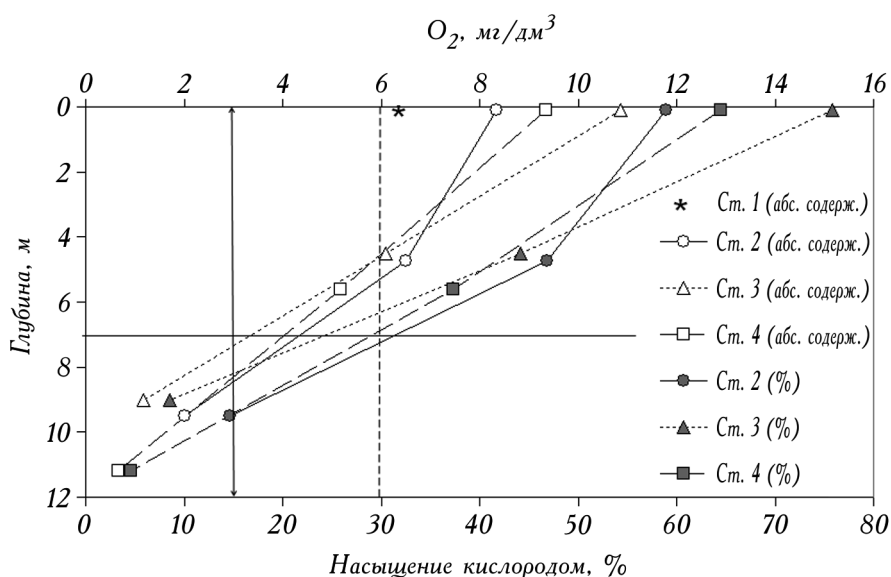
Органические вещества. Величины ПО колебались от 10,24 до 16,02 мг O/дм³. Установлена прямая вертикальная стратификация, при которой более высокое содержание органических веществ регистрировалось в поверхностном подледном горизонте. Показатели БО характеризовались более высокими величинами — 23,70—41,48 мг O/дм³, в вертикальном распределении была установлена та же закономерность. Приведенные значения ПО и БО также характерны для евтрофных водоемов.

Соотношение ПО/БО для исследуемого пруда и по акватории, и по горизонтам водной толщи менялось в близких пределах (меньше единицы), что указывает на определенную стабильность качественного состава растворенных органических веществ, которые были представлены цветными гумусовыми соединениями и легкоокисляемыми органическими веществами, в основном продуктами деструкции водорослевых сообществ планктона (табл. 3). Итак, содержание биогенных элементов, растворенных органических веществ в исследуемом пруду достаточно большое, что характерно для высокопродуктивных евтрофных водоемов.

Кислородный режим. В период проведения натурных исследований содержание растворенного в воде кислорода колебалось в широких пределах — от 0,67 до 10,86 мг O₂/дм³. Установлена четкая прямая вертикальная стратификация, при которой максимальным содержанием характеризовались подледные приповерхностные горизонты, а ми-

3. Концентрация растворенного кислорода и содержание органического вещества (по показателям перманганатной и бихроматной окисляемости) в воде пруда в феврале 2018 г.

Показатели	Ст. 1			Ст. 2			Ст. 3			Ст. 4		
	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III
O ₂ , мг/дм ³	6,18	8,35	6,51	10,86	6,1	1,17	10,86	6,1	1,17	9,35	5,18	0,67
O ₂ , % насыщения	43,25	58,93	46,83	75,78	44,14	8,51	75,78	44,14	8,51	64,53	37,37	4,62
ПО, мг O/дм ³	16,02	15,20	14,40	15,04	11,52	11,20	15,04	11,52	11,20	15,04	10,24	13,12
БО, мг O/дм ³	26,67	35,56	23,70	29,63	23,70	23,70	29,63	23,70	23,70	41,48	29,63	29,63
ПО/БО	0,60	0,43	0,61	0,51	0,49	0,47	0,51	0,49	0,47	0,36	0,35	0,44



1. Вертикальное распределение растворенного кислорода в водной толще пруда в феврале 2018 г.: — — — ГДК_{рыбоводств} для абсолютного содержания кислорода, * — пороговая концентрация в рыбоводстве (3,0 мг O_2 /дм³).

нимальным — придонные. Аналогичная закономерность была характерна и для кислородного насыщения водной толщи: максимальные показатели — в поверхностных горизонтах, минимальные — в придонных. Данные по пространственному распределению кислорода приведены и на рисунке 1.

Учитывая, что ГДК_{рыбоводств} для O_2 составляет 6,0 мг O_2 /дм³, можно утверждать, что в водной толще исследуемого пруда в зимний период на глубинах от 5—7 м и более начинает формироваться дефицит кислорода. А в придонных горизонтах его содержание даже ниже пороговой концентрации, принятой в рыбоводстве — 3,0 мг O_2 /дм³.

Важным феноменом является и то, что при отборе придонных проб на ст. 2 (глубина 9,5 м) чувствовался запах сероводорода, а содержание растворенного кислорода в придонном горизонте составляло всего 2,00 мг O_2 /дм³ (см. табл. 3).

В целом, температурный режим, содержание катионов Ca^{2+} и Mg^{2+} , жесткость воды, концентрация биогенных элементов (NH_4^+ , NO_2^- , NO_3^- , PO_4^{3-} раств.), соотношение $\Sigma N : P$, концентрация органических веществ, кислорода и кислородное насыщение воды в исследуемом пруду не ингибировали вегетацию планктонных водорослей.

Характеристика фитопланктона. Таксономическое разнообразие зимнего фитопланктона исследуемого пруда формировали водоросли из семи систематических отделов. В наибольшем количестве были представлены Ва-

4. Таксономическое разнообразие, структура и пространственное распределение фитопланктона пруда в феврале 2018 г.

Отделы	Ст. 1	Ст. 2			Ст. 3			Ст. 4		
	I	I	II	III	I	II	III	I	II	III
Cyanophyta	$\frac{5}{26}$	$\frac{3}{21}$	$\frac{4}{24}$	$\frac{3}{15}$	$\frac{6}{25}$	$\frac{6}{34}$	$\frac{5}{25}$	$\frac{2}{13}$	$\frac{5}{24}$	$\frac{6}{30}$
Euglenophyta	$\frac{1}{5}$	$\frac{1}{7}$	—	$\frac{1}{5}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{5}$	$\frac{2}{10}$	$\frac{1}{6}$	$\frac{1}{5}$	$\frac{1}{5}$
Dinophyta	$\frac{1}{5}$	$\frac{1}{7}$	$\frac{1}{6}$	$\frac{1}{5}$	$\frac{2}{8}$	—	—	$\frac{1}{6}$	$\frac{1}{5}$	—
Cryptophyta	$\frac{4}{21}$	$\frac{4}{29}$	$\frac{5}{29}$	$\frac{4}{20}$	$\frac{6}{25}$	$\frac{6}{34}$	$\frac{4}{20}$	$\frac{5}{31}$	$\frac{4}{19}$	$\frac{2}{10}$
Chrysophyta	$\frac{3}{16}$	$\frac{3}{21}$	$\frac{4}{24}$	$\frac{4}{20}$	$\frac{5}{20}$	$\frac{3}{17}$	$\frac{5}{25}$	$\frac{5}{31}$	$\frac{4}{19}$	$\frac{2}{10}$
Bacillariophyta	$\frac{2}{11}$	$\frac{1}{7}$	$\frac{1}{6}$	$\frac{6}{30}$	$\frac{3}{12}$	$\frac{1}{5}$	$\frac{2}{10}$	$\frac{1}{6}$	$\frac{4}{19}$	$\frac{8}{40}$
Chlorophyta	$\frac{3}{16}$	$\frac{1}{7}$	$\frac{2}{12}$	$\frac{1}{5}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{5}$	$\frac{2}{10}$	$\frac{1}{6}$	$\frac{2}{10}$	$\frac{1}{5}$

П р и м е ч а н и е. Над чертой — количество видов и внутривидовых таксонов, под чертой — доля от общего количества, %.

cillariophyta, Chrysophyta, Cyanophyta и Cryptophyta. Отмечены следующие эвритермные виды: *Stephanodiscus hantzschii* Grun. in Cl. et Grun., *Synedra acus* Kütz., *Nitzschia acicularis* (Kütz.) W. Sm., *Kephyrion inconstans* (Schmid) Bourr., *Ochromonas* sp., *Oscillatoria agardhii* Gom., *O. redekii* Van Goor, *Spirulina laxa* W. Sm., *Cryptomonas erosa* Ehr., *C. ovata* Ehr., *Rodomonas pusilla* (Bachm.) Javorn., *Chlamydomonas globosa* Snow, *Ch. monadina* Stein, но в наибольшем количестве в зимнем фитопланктоне был представлен *Aphanizomenon gracile* Lemmermann (*Aphanizomenon flos-aquae* f. *gracile* (Lemmermann) Elenkin) — вид, который способен вырабатывать токсины [20].

Всего в зимнем фитопланктоне было обнаружено 53 вида и внутривидовых таксона (в. в. т.), что позволяет утверждать об относительно высоком видовом богатстве, несмотря на ледовый и снежный покров водоема.

Важной особенностью таксономического разнообразия зимнего фитопланктона было относительно равномерное распределение как по акватории, так и по различным горизонтам водного столба. Необходимо отметить и относительно низкую представленность в фитопланктоне зеленых водорослей, особенно представителей порядка Chlorococcales (табл. 4).

Количественное развитие. Численность зимнего фитопланктона колебалась в пределах двух порядков — от 61 453 до 1 503 232 тыс. кл/дм³. На всех глубоководных станциях установлена четко выраженная вертикальная стра-

5. Численность фитопланктона, ее структура и пространственное распределение в пруду в феврале 2018 г.

Отделы	Ст. 1			Ст. 2			Ст. 3			Ст. 4		
	I	I	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III
Суанопhyta	1 342	131 1 374 477	273 453	1 401 382	328 024	140 260	1 437 041	217 985	59 924			
	99	99	100	99	97	87	99	100	97			
Euglenophyta	18	30	10	42	66	22	57	3	57			
	*	*	*	*	*	*	*	*	*			
Dinophyta	144	280	20	68	224	50	4	3	—			
	*	*	*	*	*	*	*	*	*			
Струтоphyta	1098	1680	220	1232	1868	1322	931	323	1140			
	*	*	*	*	1	11	*	*	*			
Хрысоphyta	236	336	78	316	420	280	612	97	114			
	*	*	*	*	*	*	*	*	*			
Василлариophyta	72	6	38	100	88	104	57	15	161			
	*	*	*	*	*	*	*	*	*			
Хлороphyta	84	28	16	92	86	52	4	6	57			
	*	*	*	*	*	*	*	*	*			

Примечание. Над чертой — численность, тыс. кл/дм³, под чертой — доля от общей численности, %, «*» — доля отдела < 1%.

тификация: максимальными показателями численности характеризовались поверхностные подледные горизонты, а наименьшими величинами — придонные. При этом необходимо отметить весьма близкие показатели численности фитопланктона в поверхностных подледных горизонтах (табл. 5).

Анализ структурной организации численности фитопланктона показал, что как по акватории пруда, так и по горизонтам водной толщи доминировали Cyanophyta — 87—99% от общей численности.

Сравнительный анализ полученных величин численности фитопланктона (особенно ее составляющих — синезеленых водорослей) показал, что такое массовое развитие характерно для первых лет существования высокоэвтрофных Кременчугского и Каховского водохранилищ — периода интенсивного «цветения» днепровских водохранилищ, но только в летний период и до начала осени [12].

Зарегистрированные в поверхностных горизонтах пруда значения биомассы (до 150,83 г/м³) были высокими не только для зимнего фитопланктона, но и в целом для фитопланктона континентальных водоемов Украины, даже в летний период — сезон максимальной вегетации.

Как и для численности, получена четкая стратификация с максимальными показателями в поверхностных горизонтах и минимальными — в придонных. Общей закономерностью по всем станциям наблюдений и горизонтам водной толщи было доминирование Cyanophyta. И только на станции № 4 в придонных горизонтах до 6% биомассы приходилось на представителей Ступтоphyta (табл. 6).

Величины численности и биомассы фитопланктона, согласно классификации водных объектов Украины [8], позволяют отнести исследуемый пруд к градации величин «предельно высокая» (с доминированием Cyanophyta — более 500 000 тыс. кл/дм³), что соответствует гипертрофным водным экосистемам. При этом необходимо подчеркнуть, что в классификации [8] приведены, как правило, величины численности и биомассы фитопланктона, полученные для континентальных водоемов Украины в летнее время, а не в зимний период, как в наших исследованиях.

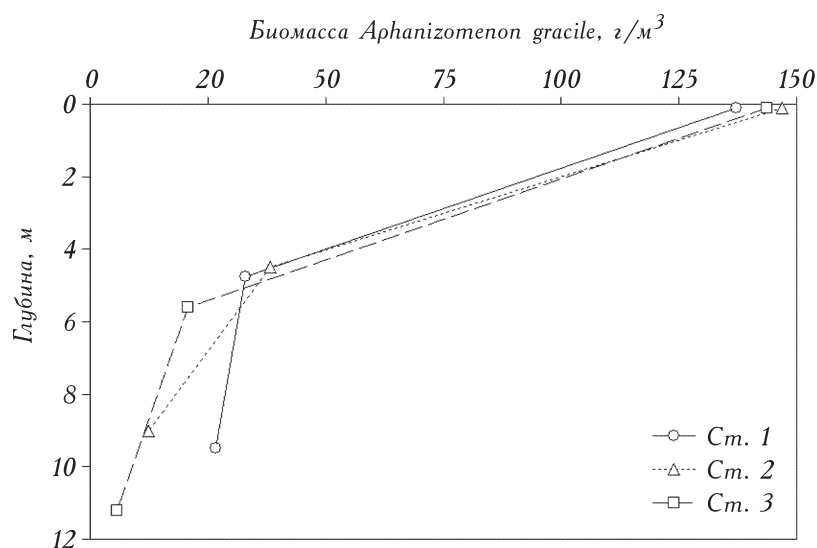
Интенсивное зимнее «цветение» воды с биомассой фитопланктона, характерной для гипертрофных водных экосистем, подтверждают и данные, рассчитанные для всего столба воды. Так, на мелководной станции биомасса зимнего фитопланктона составляла 301,51 г/м², а на глубоководных характеризовалась более высокими показателями — 549,73—651,06 г/м².

Доминирующий комплекс. Особенностью зимнего фитопланктона исследуемого пруда было то, что его доминирующий комплекс был представлен популяцией одного вида Cyanophyta — *Aphanizomenon gracile* Lemmermann, формирующей от 89 до 97% биомассы всего фитопланктона. Величины биомассы популяции *A. gracile* и ее пространственное распределение приведены на рисунке 2.

6. Биомасса фитопланктона, ее структура и пространственное распределение в пруду в феврале 2018 г.

Отделы	Ст. 1			Ст. 2			Ст. 3			Ст. 4		
	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III
Суанопhyta	133,82 99	137,24 97	26,80 97	148,92 98	32,95 98	26,80 97	148,92 98	35,28 87	11,84 89	143,64 96	20,94 97	5,66 90
Euglenophyta	0,07 *	0,06 *	0,02 *	0,04 *	—	0,02 *	0,04 *	0,07 *	—	0,11 *	0,01 *	0,02 *
Dinophyta	0,55 *	1,07 1	0,08 *	0,09 *	0,05 *	0,08 *	0,09 *	1,38 4,0	0,09 *	0,01 *	0,01 *	—
Cryptophyta	1,79 1	3,01 2	0,23 1	1,12 1	0,28 1	0,23 1	1,12 1	1,88 5	1,08 8	1,37 1	0,39 2	0,35 6
Chrysophyta	0,68 *	1,52 1	0,02 *	0,42 *	< 0,01 *	0,02 *	0,42 *	0,50 *	0,38 2	2,06 1	0,04 *	0,02 *
Bacillariophyta	0,10 *	0,01 *	0,03 *	0,04 *	< 0,01 *	0,03 *	0,04 *	0,03 *	0,05 *	0,02 *	0,01 *	0,14 2
Chlorophyta	0,03 *	0,01 *	0,01 *	0,20 *	0,02 *	0,01 *	0,20 *	0,14 *	0,01 *	0,03 *	0,03 *	0,03 *

Примечание. Над чертой — биомасса отдела, г/м³, под чертой — доля от общей биомассы, %, «*» — доля отдела < 1%.



2. Вертикальное распределение биомассы *Aphanizomenon gracile* на глубоководных станциях пруда зимой 2018 г.

Сравнительный анализ кривых вертикального распределения биомассы популяции *A. gracile* и абсолютного содержания кислорода (см. рис. 1) показывает их схожесть в характерах расположения максимумов и минимумов, а также обращает на себя внимание тот факт, что практически на средних горизонтах водной толщи регистрируется резкое снижение этих показателей.

Основные морфологические и размерные признаки, характеризующие популяцию *A. gracile*, обнаруженную в зимнем фитопланктоне исследуемого водоема, а также сравнительные данные других исследователей этого таксона [5, 15] приведены в таблице 7.

Сравнительный анализ литературных данных и результатов натурных исследований позволяет утверждать, что в зимних условиях существенных различий в морфологических и размерных показателях не обнаружено. Наличие хорошо выраженных газовых вакуолей в клетках *A. gracile*, отсутствие гетероцист указывает на то, что, несмотря на зимний период, вид характеризуется относительно благоприятным состоянием. Высокую жизнеспособность подтверждает и проведенный микроскопический анализ «живых» нефиксированных проб, в которых были обнаружены ярко-зеленые «пучки» из трихомов *A. gracile*. Наличие «пучков» является еще одним признаком активной жизнедеятельности данной популяции.

Подтверждением того, что популяция *A. gracile*, несмотря на зимний период, находится в состоянии активного роста, являются исследования циклов развития *Aphanizomenon flos-aquae* Н. В. Кондратьевой [5], которая установила следующие этапы: «прорастание спор; образование гомоцитных три-

7. Морфологические и размерные признаки *Aphanizomenon gracile* в пруду зимой 2018 г. и литературные данные

Морфологические и размерные характеристики	Литературные данные	Натурные данные ($n = 80$)
Клетки в середине трихома		
Форма	Цилиндрические до бочкообразных, клетки обязательно с газовыми вакуолями [5, 15]	Цилиндрические, с четкими газовыми вакуолями
Длина, мкм	$\frac{2,7 - 6,2}{-}$ [2]	$\frac{3,48 - 6,96}{4,78 \pm 0,12}$
Ширина, мкм	$\frac{2 - 3}{-}$ [5], $\frac{2,5 - 3,3}{-}$ [2]	$\frac{2,90 - 4,06}{3,49 \pm 0,04}$
Клетки в конце трихома		
Форма	Клетки в конце трихомов не удлинённые, притуплённые, не гиалиновые, и несколько уже клеток в середине трихома [15]	Клетки в конце трихомов не удлинённые, притуплённые, не гиалиновые, слегка уже клеток в середине трихома
Длина, мкм	$\frac{4,0 - 6,5}{-}$ [2]	$\frac{3,48 - 6,96}{5,18 \pm 0,27}$
Ширина, мкм	$\frac{2 - 3}{-}$ [5], $\frac{1,7 - 2,2}{-}$ [2]	$\frac{2,32 - 4,06}{3,13 \pm 0,11}$
Трихомы		
Форма	Трихомы обычно одиночные, реже собраны в пучки, форма прямая или слегка изогнутая [5, 15]	Трихомы одиночные, форма прямая или слегка изогнутая, редко встречаются пучки
Длина, мкм	$\frac{-}{\text{до } 60 \text{ [2], до } 254 \text{ [20]}}$	$\frac{15,75 - 367,50}{129,15 \pm 8,11}$
Количество клеток	$\frac{-}{-}$	$\frac{5 - 113}{40 \pm 2}$

П р и м е ч а н и е. Над чертой — пределы колебаний; под чертой — среднее значение; «—» — литературные данные отсутствуют; n — количество измерений клеток и трихомов.

хомов; молодые трихомы делятся, образуя пучки трихомов; позднее возникают гетероцисты».

В зимний период в пространственном распределении количественных показателей популяции *A. gracile* установлены следующие закономерности:

— максимальные величины численности и биомассы регистрировались в поверхностных подледных горизонтах;

— количественное развитие характеризовалось близкими величинами численности и биомассы на этом горизонте;

— четко выраженная прямая вертикальная стратификация с минимальными показателями численности и биомассы в придонном горизонте.

Проанализировав результаты проведенных комплексных натурных исследований, считаем, что зимнее подледное «цветение» популяции *A. gracile* было определено следующими факторами:

— исследованный гипертрофный пруд относится к «молодым» экосистемам, находящимся на пионерной стадии сукцессии, когда внутриводоемные процессы еще окончательно не сбалансированы;

— *Aphanizomenon gracile* характеризуется высокими адаптационными способностями к вегетации в различных условиях среды;

— несмотря на зимний период, в пруду были положительные температуры воды — от 0,4—0,9°C в поверхностных горизонтах до 1,8—2,6°C — в придонных;

— по климатическим показателям зиму 2017—2018 гг. можно характеризовать как аномальную (отсутствие ледового покрова в декабре), что также, вероятно, позитивно повлияло на вегетацию *A. gracile*;

— высокое содержание в толще воды минеральных форм азота и растворенного фосфора в исследуемом водоеме не является фактором, лимитирующим развитие водорослей;

— соотношение суммарного неорганического азота ΣN к PO_4^{3-} раств находилось в пределах 1,26—3,55. Показано [9], что такое соотношение биогенных элементов характерно для высокоэвтрофных водоемов и способствует вегетации;

— позитивным фактором, влияющим на интенсивное развитие популяции *A. gracile*, является высокое содержание легкоокисляемых (ПО) и более сложных (БО) растворенных веществ, так как показано [7, 19], что при низкой солнечной радиации и высоком содержании растворенных органических веществ виды р. *Aphanizomenon* способны к миксотрофному питанию. При этом считается, что неполное ингибирование фотосинтеза низкими температурами воды объясняется изменениями в пигментном составе и функций фотосистем [19];

— интенсивному развитию *A. gracile* способствовало и то, что в пруду отсутствуют растительноядные рыбы — белый толстолоб и его гибрид с пестрым, для которых *Cyanophyta* являются пищевым ресурсом.

Заключение

Анализ литературных данных о феномене зимнего «цветения» *A. gracile* в разнотипных водных экосистемах, отличающихся трофическим статусом (от олиго-мезотрофных до евтрофных), показывает, что этот вид характеризуется высокой способностью к вегетации под влиянием неблагоприятных факторов.

Приведенные результаты натурных исследований по подледному «цветению» воды в большом евтрофном пруду популяции *A. gracile*, ее количественное разнообразие, пространственное распределение, размерно-морфологические характеристики показывают, что водоросли находятся в состоянии активного роста. При этом температурный режим, содержание катионов Ca^{2+} и Mg^{2+} , жесткость воды, концентрация биогенных элементов (NH_4^+ , NO_2^- , NO_3^- , PO_4^{3-} раств), соотношение $\sum \text{N} : \text{P}$, концентрация органических веществ, кислорода и кислородное насыщение воды в исследуемом пруду не являются абиотическими факторами, которые могут вызывать ингибирование вегетации *A. gracile*.

В целом, интенсификация глобальных и локальных климатических изменений в Украине будет провоцировать все большее количество природных аномалий, в том числе и зимнее «цветение» воды, особенно представителями Cyanophyta.

**

*Встановлено феномен зимового підлідного «цвітіння» популяції Aphanizomenon gracile Lemmertaun з біомасою на мілководді 301,51 г/м², на глибоководді — 549,73—651,06 г/м² у великому прісноводному ставу, який утворився на місці колишнього торф'яного кар'єру. Наведено просторовий розподіл чисельності та біомаси по акваторії, закономірності їхньої прямої вертикальної стратифікації у товщі води. Порівняння морфологічних і розмірних характеристик цієї популяції з літературними даними показало відсутність суттєвих відмінностей для *A. gracile* досліджуваної екосистеми і популяцій водоростей з різнотипних водойм світу. На підставі результатів аналізу досліджених абиотичних чинників: кліматичних характеристик (включно із температурою повітря і води взимку 2017—2018 рр.), значного вмісту біогенних елементів, органічних речовин, їхнього співвідношення, концентрації кисню, катіонів кальцію, магнію, жорсткості і рН води з'ясовано можливі причини, що пояснюють цей феномен у водоймі, яка знаходиться на «піонерній» стадії сукцесії.*

**

*The paper deals with phenomenon of winter under-ice bloom of Aphanizomenon gracile Lemmertaun, with biomasses reaching 301,51 g/m² in shallow areas and 549,73—651,06 g/m² in deep-water areas in a large freshwater pond, which appeared at the site of the former peat quarry. Spatial distribution of algae number, biomass across the water area, patterns of their direct vertical stratification in the water column have been studied. The morphological and dimensional characteristics of this population were compared to the literary data, which did not show any significant differences between *A. gracile* in the ecosystem under study and its populations from various water-bodies of the world. Proceeding from the analysis of the abiotic factors under study: climate parameters (including air and water temperature in winter 2017—2018), considerably high content of nutrient, organic substances, their ratio, concentration of oxygen, calcium, magnesium, water hardness*

and pH, possible reasons are set forth explaining this phenomena in the water-body at the «pioneer» stage of its succession.

**

1. Алексин О.А., Семенов А.Д., Скопинцев Б.А. Руководство по химическому анализу вод суши. — Л.: Гидрометеиздат, 1973. — 267 с.
2. Белякова Р.Н. Род *Aphanizomenon* (Cyanoprokaryota) из водоемов Северо-Запада России // Новости систематики низших растений. — СПб., 2005. — Т. 38. — С. 22—32.
3. Виноградская Т.А. Фитопланктон // Гидробиология водоемов-охладителей ТЭС и АЭС Украины. — Киев: Наук. думка, 1991. — С. 57—76.
4. Жизнь растений. Т. 3. Водоросли, лишайники. — М.: Наука, 1977. — 461 с.
5. Кондратьева Н.В. Визначник прісноводних водоростей Української РСР. Вип. 1. Синьозелені водорості — Cyanophyta. Ч. 2. Клас Гормогонієві — Hormogoniophyceae. — К.: Наук. думка, 1968. — 523 с.
6. Корнева Л.Г., Соловьева В.В. Структура и распределение фитопланктона водохранилищ Волги // Эколого-физиологические исследования водорослей и их значение для оценки природных вод. — Ярославль: ЯГТУ, 1996. — С. 50—58.
7. Кузьменко М.И., Щербак В.И. Ассимиляция соединений углерода доминирующими видами фитопланктона // Круговорот вещества и энергии в водоёмах: V Всесоюз. лимнол. совещ., 2—4 сент. 1981 г., Лиственничное-на-Байкале: Тез. докл. — Иркутск, 1981. — Вып. 1. — С. 84—85.
8. Оксюк О.П., Жукинский В.Н., Брагинский Л.П. и др. Комплексная экологическая классификация качества поверхностных вод суши // Гидробиол. журн. — 1993. — Т. 29, № 4. — С. 62—76.
9. «Цветение» воды / Под ред. А. В. Топачевского. — Киев: Наук. думка, 1969. — Вып. 2. — 268 с.
10. Центральна геофізична обсерваторія — Київ. Офіційний сайт (режим доступу: www.cgo.kiev.ua).
11. Щербак В.И. Фитопланктон Днепра и его водохранилищ // Растительность и бактериальное население Днепра и его водохранилищ. — Киев: Наук. думка, 1989. — С. 77—91; 96—97; 109—113.
12. Щербак В.И. Многолетняя динамика «цветения» воды днепровских водохранилищ // Доп. НАН України. — 1998. — № 7. — С. 187—190.
13. Щербак В.І. Гідроекологічні аспекти вирішення проблеми оцінки та зменшення загроз біорізноманіттю континентальних водоемів України // Оцінка і напрямки зменшення загроз біорізноманіттю України. — К.: Хімджест, 2003. — С. 273—348.
14. Щербак В.И. Фитопланктон // Методи гідроекологічних досліджень поверхневих вод / За ред. В. Д. Романенка. — К.: ЛОГОС, 2006. — С. 8—27.
15. Komárek J., Komárková J. Diversity of *Aphanizomenon*-like cyanobacteria // Czech Phycology. — 2006. — N 6. — P. 1—32.

16. *Konopka A., Brock T.D.* Effect of temperature on blue-green algae (Cyanobacteria) in Lake Mendota // *Applied and Environmental Microbiology*. — 1978. — Vol. 36. — P. 572—576.
17. *Shcherbak V.I., Zadorozhnaya A.M.* Seasonal dynamics of phytoplankton of the Kiev section of the Kanev reservoir // *Hydrobiol. J.* — 2013. — Vol. 49, Iss. 4. — P. 26—36.
18. *Üveges V., Tapolczai K., Krienitz L., Padisák J.* Photosynthetic characteristics and physiological plasticity of an *Aphanizomenon flos-aquae* (Cyanobacteria, Nostocaceae) winter bloom in a deep oligo-mesotrophic lake (Lake Stechlin, Germany) // *Hydrobiologia*. — 2012. — Vol. 698. — P. 263—272.
19. *Vincent W.F.* Cyanobacterial dominance on Polar regions // *The Ecology of Cyanobacteria* / B.A. Whitton, M. Potts (eds). — Kluwer, Netherlands, 2000. — P. 321—340.
20. *Wejnerowski L., Cerbin S., Dziuba M.K.* Thicker filaments of *Aphanizomenon gracile* are more harmful to *Daphnia* than thinner *Cylindrospermopsis raciborskii* // *Zool. Studies*. — 2015. — N 54:2. — P. 1—13.
21. *Wejnerowski L., Rzymiski P., Kokociński M., Meriluoto J.* The Structure and toxicity of winter cyanobacterial bloom in a eutrophic lake of the temperate zone // *Ecotoxicology*. — <https://doi.org/10.1007/s10646-018-1957-x>.
22. *Yamamoto Y.* Environmental factors that determine the occurrence and seasonal dynamics of *Aphanizomenon flos-aquae* // *J. Limnol.* — 2009. — 68(1). — P. 122—132.