

УДК 547.587:581.526.3 (58.072:581.55)

**О. М. Усенко, И. Н. Коновец, О. С. Таращук,  
З. Н. Горбунова**

**ФЕНОЛКАРБОНОВЫЕ КИСЛОТЫ ПОГРУЖЕННЫХ  
ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ И ИХ ВЛИЯНИЕ НА  
СТРУКТУРУ ФИТОЭПИФИТОНА<sup>1</sup>**

Исследовали количественный состав фенолкарбоновых кислот в фитомассе погруженных высших водных растений *Ceratophyllum demersum* L., *Potamogeton perfoliatus* L. и *Myriophyllum spicatum* L. Анализ RDA позволил выявить три группы фенолкарбоновых кислот по их влиянию на развитие фитоэпифитона исследуемых макрофитов. Установлено, что среди эпифитных водорослей наиболее выраженной связью с содержанием фенолкарбоновых кислот характеризуются *Melosira varians* Agardh, *Cocconeis placentula* Ehrenb., *Oedogonium* sp. st. и *Cymbella tumida* (Bréb. ex Kütz.) Grun.

**Ключевые слова:** высшие водные растения, фенолкарбоновые кислоты, фитоэпифитон, HPLC, RDA-анализ.

Известно, что в процессе жизнедеятельности водных растений в воду выделяются разнообразные соединения, в том числе такие, которые характеризуются биологической активностью. Они способны стимулировать или ингибировать физиологические процессы гидробионтов и тем самым, наряду с другими факторами, влиять на формирование биоценозов [5].

Большинство исследований биологически активных соединений касаются их содержания в биомассе растений. Однако для выяснения механизмов аллелопатических взаимодействий макрофитов с микроводорослями важно знать закономерности формирования пула этих веществ в водной среде. Сведения о соотношении концентраций и динамике накопления метаболитов высших водных растений являются очень важными с точки зрения аллелопатии, поскольку соединения, характеризующиеся фитотоксичными свойствами, отличаются спецификой выделения во внешнюю среду [22].

Существует точка зрения, что состав экзогенных метаболитов водных растений в основном отвечает их внутриклеточному содержанию [6]. Тем не

---

<sup>1</sup> Работа выполнена за счет бюджетной программы «Поддержка развития приоритетных направлений научных исследований» (КПКВК 6541230).

менее, относительно высших водных растений этот факт нуждается в экспериментальном подтверждении. Кроме того, следует учитывать, что выделенные метаболиты могут подвергаться химической (за счет компонентов растворенного органического вещества) или биологической (при участии микроорганизмов и других растений) трансформации.

В гидробиологии одной из основных задач является исследование аллелопатического взаимодействия высших водных растений и водорослей. Известно, что интенсивное развитие макрофитов может существенно ограничивать вегетацию видов — возбудителей «цветения» воды [28, 29], а также других планктонных водорослей [19, 24, 25]. Показано, что высшие водные растения могут оказывать негативное влияние на микроперифитон [11] и эпифитные водоросли [13, 23]. Установлено, что в ценозах макрофитов происходит снижение видового богатства и степени развития эпифитона с увеличением густоты зарослей макрофитов. Это четко проявляется на изолированных мелководьях со слабым водообменом [1, 12, 27].

Среди аллелопатически активных веществ, которые влияют на формирование фитоценозов, одно из важных мест принадлежит фенольным соединениям. Наибольшее их количество выявлено у высших водных растений, причем их содержание на порядок выше, чем у водорослей [8]. Известно также, что количество и состав фенольных соединений в значительной мере зависят от сезона и стадии развития растительных организмов [7]. В связи с этим представляют интерес дальнейшие исследования особенностей формирования состава и количественных характеристик фенольных соединений — важного аллелопатического потенциала макрофитов.

Целью исследований было определение содержания фенолкарбоновых кислот (ФКК) в фитомассе погруженных высших водных растений, а также установление связи между составом этих веществ и развитием эпифитных водорослей.

**Материал и методика исследований.** Объектами исследований служили погруженные высшие водные растения: роголистник погруженный (*Ceratophyllum demersum* L.), рдест пронзеннолистный (*Potamogeton perfoliatus* L.) и уруть колосистая (*Mutriophyllum spicatum* L.). Пробы отбирали в июле 2012 г. в Каневском водохранилище (заливы Собачье Гирло и Верблюд). Сбор и обработку проб фитоэпифитона проводили с использованием методов, принятых в гидробиологической практике [2]. Численность водорослей определяли на счетной пластинке в капле объемом 0,1 см<sup>3</sup>, отобранный при помощи штемпель-пипетки. При расчете биомассы использовали метод геометрического подобия. К числу доминантов относили виды, вклад которых в общую биомассу фитоэпифитона в пробе составлял ≥ 25%, а субдоминантов — от 10 до ≥ 24%. Частоту встречаемости вида определяли, как отношение числа проб, в которых данный вид присутствовал, к общему количеству проб. Названия и объем таксонов приведены согласно системе, приведенной в [4, 10].

Для анализов использовали 3 г сухой массы макрофитов. Экстракцию ФКК из их фитомассы проводили 90%-м метанолом. Затем экстракт пропускали через ионообменные смолы КУ-2 та ЭДЭ-10П [3, 36].

Определение состава ФКК и их содержания проводили с помощью метода высокоэффективной жидкостной хроматографии-масс-спектрометрии в Центре коллективного пользования приборами Института гидробиологии НАН Украины. При этом использовали прибор Agilent 1200/Quadrupole 6130 (США) (условия хроматографического анализа: колонка Zorbax Eclipse XDB-C18 Narrow-Bore 2,1×150 мм; система растворителей: вода — ацетонитрил с добавлением муравьиной кислоты до 0,1 об. %; скорость потока — 1 см<sup>3</sup>/мин, инъекция — 100 мкм<sup>3</sup>; источник ионизации — ESI(+)). Для установления состава и количества фенолкарбоновых кислот использовали стандарты фирмы Sigma-Aldrich (Германия). Статистическую обработку результатов проводили с помощью программы Statistica 6.0 и XLSTAT.

### ***Результаты исследований и их обсуждение***

Хроматографический анализ содержания фенолкарбоновых кислот, выделенных из фитомассы погруженных высших водных растений, показал, что их состав характеризуется как общими признаками, так и существенными различиями (табл. 1). Так, общее содержание ФКК у *C. demersum* было в среднем в 5 раз меньше, чем у *M. spicatum* и *P. perfoliatus*. Обнаружена группа ФКК, содержание которых достигает высоких значений на обоих станциях отбора макрофитов. В ее состав входили: бензойная, *n*-оксибензойная, салициловая, ванилиновая и галловая кислоты. Количество коричной, протокатеховой,  $\alpha$ - и  $\beta$ -резорциловой, кофейной, феруловой и синаповой кислот намного ниже. Содержание протокатеховой и галловой кислот у *P. perfoliatus* было соответственно в 5 и 10 раз выше, чем у *M. spicatum* и *C. demersum*. Концентрация сиреневой кислоты оказалась наибольшей у *M. spicatum*, а ванилиновой и салициловой — у *M. spicatum* и *P. perfoliatus*. Анализ количественных показателей ФКК свидетельствует о специфичности их состава у исследованных макрофитов.

Видоспецифичность фенольных соединений была установлена и у наземных растений, что объясняется различиями ферментативных систем, которые принимают участие в их биосинтезе [14].

Следует также отметить более высокие значения общего содержания ФКК в биомассе изучаемых высших водных растений в заливе Верблюд по сравнению с зал. Собачье Гирло. Так, например, у *M. spicatum* оно было выше на 198,6 мкг/г, у *P. perfoliatus* — на 217,2 и у *C. demersum* — на 60,8 мкг/г.

Установлено, что содержание *n*-оксибензойной кислоты в фитомассе *C. demersum*, отобранного в зал. Верблюд, было в 2 раза раза больше, чем в зал. Собачье Гирло. Кофейная кислота отсутствовала в фитомассе *M. spicatum* из зал. Собачье Гирло, в то время как в зал. Верблюд ее концентрация составляла 3,2 мкг/г. Синаповая кислота в фитомассе *C. demersum* и *P. perfoliatus* из зал. Собачье Гирло не выявлена, а у этих макрофитов из зал. Верб-

**1. Содержание фенолкарбоновых кислот (мкг/г) в фитомассе погруженных высших водных растений**

Фенолкарбоновые кислоты	<i>Myriophyllum spicatum</i>		<i>Potamogeton perfoliatus</i>		<i>Ceratophyllum demersum</i>	
	зал. Собачье Гирло	зал. Верблюд	зал. Собачье Гирло	зал. Верблюд	зал. Собачье Гирло	зал. Верблюд
Бензойная	975,6	1120,3	824,8	910,4	192,1	204,8
<i>n</i> -Оксибензойная	165,6	178,4	232,0	250,2	34,1	60,6
Салициловая	188,0	196,6	196,8	201,4	17,8	21,2
Коричная	43,2	34,2	31,2	33,1	22,4	24,2
Протокатеховая	3,2	3,8	59,8	68,8	10,1	14,6
$\alpha$ -Резорциловая	44,8	38,2	46,8	49,0	—	0,6
$\beta$ -Резорциловая	следы	3,2	—	1,4	—	0,2
Кумаровая	12,8	16,8	20,4	22,8	6,6	7,2
Ванилиновая	308,8	324,4	257,0	264,4	14,6	18,2
Галловая	60,0	82,1	491,0	580,6	62,8	67,3
Кофейная	—	3,2	59,8	63,2	16,7	18,5
Феруловая	24,0	19,6	37,6	30,6	12,0	14,2
Сиреневая	158,8	162,2	23,0	21,1	8,0	6,2
Синаповая	9,6	10,2	—	0,4	—	0,2
Общая сумма	1994,6	2193,2	2280,2	2497,4	397,2	458,0

П р и м е ч а н и е. «—» — ниже предела обнаружения.

люд ее содержание составляло соответственно 0,2 и 0,4 мкг/г. Также наблюдалась следовые количества или отсутствие  $\beta$ -резорциловой кислоты в исследованных высших водных растениях из зал. Собачье Гирло, в то время как у макрофитов из зал. Верблюд ее содержание находилось в пределах 0,2—3,2 мкг/г. Заметным содержанием  $\alpha$ -резорциловой кислоты характеризовались только у *M. spicatum* и *P. perfoliatus*.

Следует также отметить, что макрофиты из зал. Верблюд отличались более высоким содержанием галловой, протокатеховой, бензойной, *n*-оксибензойной и кофейной кислот, характеризующихся большим аллелопатическим потенциалом.

Учитывая повышенное содержание некоторых ФКК в фитомассе макрофитов, можно ожидать существенного выделения их в водную среду и возможного влияния на водоросли, развивающиеся в обрастании высших водных растений. С целью установления связи между составом ФКК и развитием эпифитных водорослей был изучен их видовой состав на трех вышеуказанных макрофитах в заливах Собачье Гирло и Верблюд.

Всего в фитоэпифитоне изученных погруженных растений найдено 75 видов водорослей, представленных 77 внутривидовыми таксонами (ввт), включая те, которые содержат номенклатурный тип вида. Основную часть видового богатства составляли Bacillariophyta — 50 видов (52 ввт), Chlorophyta — 16 и Charophyta — 6 видов. Полученные сведения согласуются с данными других авторов [16, 18], указывающими на тот факт, что основу видового богатства фитоэпифитона придают сетя Каневского водохранилища формируют представители диатомовых, зеленых и харофитовых водорослей.

Видовой состав эпифитных водорослей на трех видах исследованных погруженных растений из заливов Собачье Гирло и Верблюд насчитывал соответственно 53 и 62 вида. Коэффициент флористического сходства Серенсена фитоэпифитона изученных растений между двумя станциями составлял 68%.

Чаще всего в эпифитоне встречались диатомовые водоросли *Melosira varians* Agardh, *Aulacoseira granulata* (Ehrenb.) Sim., *Ctenophora pulchella* (Ralfs) Will. et Round, *Staurosira construens* Ehrenb., *Synedra ulna* (Nitzsch.) Ehrenb., *Rhoicosphenia abbreviata* (Agardh) L.-B., *Cymbella cistula* (Hemp. in Hemp. et Ehrenb.) Kirchn., *C. lanceolata* (Ehrenb.) Kirchn., *C. tumida* (Bréb. ex Kütz.) Grun., *Encyonema caespitosa* Kütz., *Gomphonema acuminatum* var. *coronatum* (Ehrenb.) Rabenh., *G. gracile* Ehrenb., *G. truncatum* Ehrenb., *Planothidium lanceolatum* (Bréb. ex Kütz.) Round et Bukht., *Cocconeis pediculus* Ehrenb., *C. placentula* Ehrenb., *Navicula cryptoccephala* Kütz., *N. tripunctata* (O.F. Müll.) Bory, *N. viridula* Kütz., *Amphora ovalis* Kütz. и *A. veneta* Kütz. Среди зеленых водорослей самая высокая частота встречаемости была у *Pediastrum boryanum* (Turp.) Menegh., *Desmodesmus brasiliensis* (Bohl.) Hegew. и *Oedogonium* sp. st., а среди харофитовых — у *Closterium leibleinii* Kütz. и *Cosmarium botrytis* Menegh.

Численность фитоэпифитона в обоих заливах колебалась от 2,050 до 30,938 млн. кл/г сухой массы растения, а биомасса находилась в пределах 4,227—67,996 мг/г сухой массы (табл. 2). В зал. Собачье Гирло показатели численности и биомассы были меньшими, чем в зал. Верблюд. Самые низкие значения численности и биомассы эпифитных водорослей в обоих заливах отмечены на *P. perfoliatus* (2,050 и 10,562 млн. кл/г и 4,227 и 33,568 мг/г), а самые высокие — на *C. demersum* (17,686 и 30,938 млн. кл/г и 22,282 и 67,996 мг/г). В фитоэпифитоне по численности и биомассе доминировали диатомовые и зеленые водоросли.

Изменения вклада доминантов и субдоминантов, а также видов, которые часто встречались в обрасти исследованных макрофитов представлены в таблице 3.

Известно, что формирование структуры фитоэпифитона зависит от ряда факторов, в частности от особенностей морфологического строения макрофитов [34], принадлежности высших водных растений к определенной экологической группе [17, 18], типа субстрата [31, 35, 37], прочности прикрепле-

**2. Численность и биомасса фитоэпифитона погруженных водных растений в заливах речного участка Каневского водохранилища**

Отделы	Зал. Собачье Гирло			Зал. Верблюд		
	<i>P. perfoliatus</i>	<i>M. spicatum</i>	<i>C. demersum</i>	<i>P. perfoliatus</i>	<i>M. spicatum</i>	<i>C. demersum</i>
Cyanoprokaryota	—	—	—	1,051 0,053	+	0,448 0,024
Bacillariophyta	1,991 3,756	2,676 5,410	17,422 19,034	8,595 18,751	14,932 30,850	29,845 59,507
Chlorophyta	0,055 0,260	0,249 2,154	0,248 2,953	0,913 14,563	0,953 11,234	0,590 7,154
Charophyta	0,002 0,183	— 0,295	0,016 0,201	0,003 0,126	0,006 0,126	0,015 1,311
Dinophyta	0,002 0,028	— —	— —	— —	— —	— —
Всего	2,050 4,227	2,925 7,564	17,686 22,282	10,562 33,568	18,891 42,210	30,938 67,996

П р и м е ч а н и е. Над чертой — численность, млн. кл/г, под чертой — биомасса, мг/г сухой массы растения-субстрата, + — численность и биомасса  $\leq 0,001$ , — представители отдела не выявлены.

ния к нему водорослей [26], химического состава воды [32], интенсивности освещения [9, 20], динамики водных масс [33] и типа водоема [15].

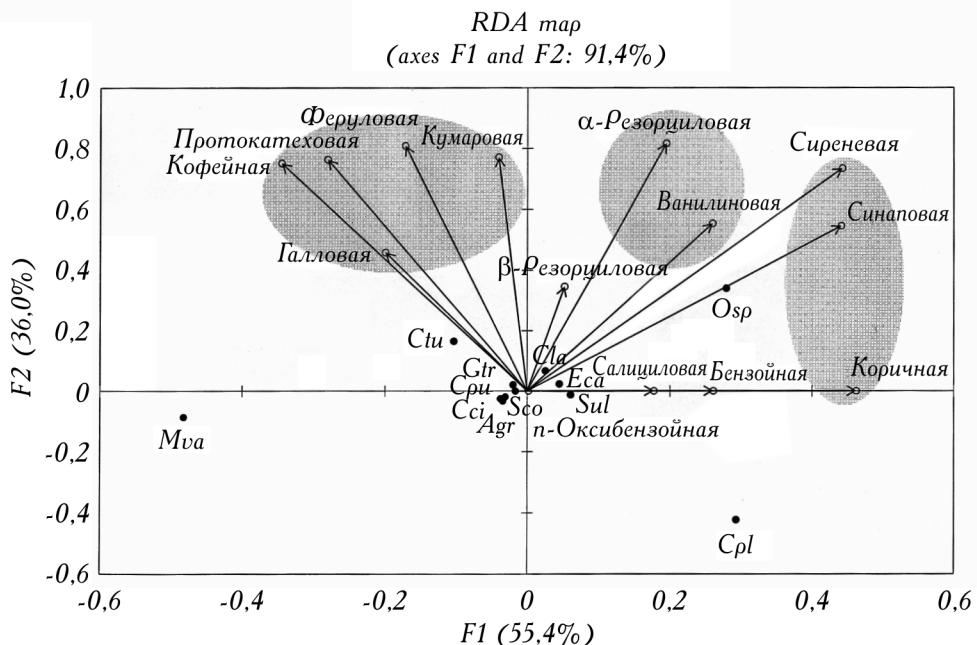
На наш взгляд, нельзя исключать из перечня факторов и такой, как метаболиты высших водных растений, в частности фенолкарбоновые кислоты, воздействие которых было продемонстрировано на примере планктонных водорослей [30].

Для изучения влияния ФКК на структуру эпифитона была осуществлена процедура канонической ординации, известная как анализ избыточности (redundancy analysis, RDA) [21]. Результаты данного анализа позволяют выделить три группы ФКК, оказывающих возможное влияние на фитоэпифитон. Вклад в первую главную компоненту (55,4%, ось абсцисс) вносят, в первую очередь, сиреневая, синаповая и коричневая кислоты (группа 1), расположившиеся в положительной области диаграммы с наибольшими величинами факториальной нагрузки по этой оси (рисунок). Вторая главная компонента (36,0%, ось ординат) представлена восемью кислотами, которые можно разделить на две группы по их отношению к первой компоненте: в отрицательной области находятся кофейная, протокатеховая, феруловая, кумаровая и галловая (группа 2); в положительной —  $\alpha$ -резорциловая и ванилиновая (группа 3).

**3. Вклад (%) доминирующих и наиболее часто встречающихся видов в общую биомассу эпифитных водорослей исследованных макрофитов**

Виды водорослей	<i>P. perfoliatus</i>		<i>C. demersum</i>		<i>M. spicatum</i>	
	Зал. Собачье гирло	Зал. Верблюда	Зал. Собачье гирло	Зал. Верблюда	Зал. Собачье гирло	Зал. Верблюда
<i>Melosira varians</i>	30,00 (A)	8,00	11,00 (CA)	38,00 (A)	0	17,00 (CA)
<i>Cymbella lanceolata</i>	14,00 (CA)	10,00 (CA)	6,00	4,00	13,00 (CA)	11,00 (CA)
<i>Cymbella tumida</i>	25,00 (A)	25,00 (A)	10,00 (CA)	16,00 (CA)	12,00 (CA)	17,00 (CA)
<i>Cocconeis placentula</i>	0,60	0,02	34,00 (A)	2,35	18,00 (CA)	0,45
<i>Oedogonium</i> sp. st.	6,00	37,00 (A)	13,00 (CA)	10,00 (CA)	28,00 (A)	27,00 (A)
<i>Staurosira construens</i>	8,40	4,64	7,01	5,47	2,97	4,71
<i>Aulacoseira granulata</i>	1,96	0,42	2,73	4,43	0,28	3,69
<i>Cymbella cistula</i>	4,80	0,60	2,06	5,21	4,92	3,25
<i>Gomphonema truncatum</i>	1,06	4,85	2,10	5,31	1,15	1,73
<i>Encyonema caespitosa</i>	0,66	0,17	0,94	0,14	6,15	6,47
<i>Synedra ulna</i>	1,28	1,63	2,77	1,99	7,92	2,60
<i>Ctenophora pulchella</i>	0,71	0,04	0,39	1,03	0,26	0,45

Причесаные А — доминант, CA — субдоминант.



Биплот анализа избыточности (RDA) для ординации видовой структуры эпифитонных водорослей (*Melosira varians* — *Mva*, *Cymbella lanceolata* — *Cla*, *C. tumida* — *Ctu*, *Cocconeis placentula* — *Cpl*, *Oedogonium* sp. — *Osp*, *Staurosira construens* — *Sco*, *Aulacoseira granulata* — *Agr*, *Cymbella cistula* — *Cci*, *Gomphonema truncatum* — *Gtr*, *Encyonema caespitosa* — *Eca*, *Synedra ulna* — *Sul*, *Ctenophora pulchella* — *Cpu*) по содержанию фенолкарбоновых кислот в биомассе трех видов погруженных высших водных растений (*Ceratophyllum demersum*, *Myriophyllum spicatum* и *Potamogeton perfoliatus*).

Среди выявленных в эпифитоне водорослей наиболее выраженной связью с содержанием ФКК в биомассе ВВР характеризуются такие виды, как *Melosira varians*, *Cocconeis placentula*, *Oedogonium* sp. st. и *C. tumida*, являющиеся доминантами и субдоминантами в обрасти исследованных макрофитов. Расположение точек этих видов в разных четвертях диаграммы свидетельствует об их разнонаправленной реакции на изменение состава ФКК. Повышенное содержание кислот первой группы в биомассе ВВР способствует развитию *Oedogonium* sp. st., однако оказывает существенное противоположное влияние на *Melosira varians*. Увеличение содержания ФКК второй группы отрицательно связано с биомассой *C. placentula* и положительно — с биомассой *C. tumida*. Что касается третьей группы ФКК, то их влияние на структуру эпифитона выражено слабее. Еще менее значимым влиянием характеризовалась *n*-оксибензойная,  $\beta$ -резорциловая, салициловая и бензойная кислоты.

Показатели биомассы других видов эпифитных водорослей, проекция которых находится в центре диаграммы, указывают на слабую зависимость их развития от содержания ФКК в биомассе высших водных растений.

Из вышеизложенного следует, что состав доминирующего комплекса эпифитных водорослей погруженных водных растений формируется под

влиянием главным образом фенолкарбоновых кислот первой и второй групп.

### **Заключение**

Исследованные погруженные высшие водные растения содержат широкий спектр ФКК, количество и соотношение которых является видоспецифической чертой. В зал. Собачье Гирло и зал. Верблюд общее содержание фенолкарбоновых кислот в фитомассе *Ceratophyllum demersum* составляло 397,2 и 458,0 мкг/г, у *Potamogeton perfoliatus* — 2280,2 и 2497,4, а у *Myriophyllum spicatum* — 1994,6 и 2193,2 мкг/г.

Наиболее высоким содержанием в фитомассе погруженных высших водных растений характеризуются бензойная, *п*-оксибензойная, салициловая, ванилиновая и галловая кислоты, что свидетельствует о преобладании оксибензойных кислот. Доля их участия у *Ceratophyllum demersum* составляет около 85%. Установлено большее содержание галловой и кофейной кислот у *Potamogeton perfoliatus* и сиреневой — у *Myriophyllum spicatum*.

Анализ RDA позволил выявить три группы ФКК в фитомассе ВВР, оказывающих возможное влияние на структуру фитоэпифитона. В первую группу вошли сиреневая, синаповая и коричная кислоты, во вторую — кофейная, протокатеховая, феруловая, кумаровая и галловая кислоты, а в третью —  $\alpha$ -резорциловая и ванилиновая кислоты. Влияние других идентифицированных ФКК на развитие фитоэпифитона было менее значимым.

Установлено также, что среди эпифитных водорослей наиболее выраженной связью с содержанием фенолкарбоновых кислот характеризуются *Melosira varians*, *Cocconeis placentula*, *Oedogonium sp. st.* и *Cymbella tumida*.

\*\*

Досліджено кількісний склад фенолкарбонових кислот у фітомасі занурених вищих водних рослин *Ceratophyllum demersum* L., *Potamogeton perfoliatus* L. і *Myriophyllum spicatum* L. Аналіз RDA дозволив виявити три групи фенолкарбонових кислот по їхньому впливу на розвиток фітоепіфітону досліджуваних макрофітів. Встановлено, що серед епіфітических водоростей найбільш вираженим зв'язком з вмістом фенолкарбонових кислот характеризуються *Melosira varians* Agardh, *Cocconeis placentula* Ehrenb., *Oedogonium sp. st.* і *Cymbella tumida* (Bréb. ex Kütz.) Grun.

\*\*

*Quantitative composition of phenolcarboxylic acids in phytomass of immersed aquatic plants Ceratophyllum demersum L., Potamogeton perfoliatus L. and Myriophyllum spicatum L. was studied. Redundancy analysis revealed three groups of phenolcarboxylic acids according to its effect on phyto-epiphyton development. Among epiphytic algae registered the most apparent relation with phenolcarboxylic acids content demonstrated Melosira varians Agardh, Cocconeis placentula Ehrenb., Oedogonium sp. st. and Cymbella tumida (Bréb. ex Kütz.) Grun.*

\*\*

1. Костикова Л.Е. Особенности состава и развития перифитона высших растений днепровских водохранилищ // Гидробиол. журн. — 1980. — Т. 16, № 5. — С. 127—129.
2. Методи гідроекологічних досліджень поверхневих вод / За ред. В. Д. Романенка. — К.: Логос, 2006. — 408 с.
3. Патент №103091 МПК51 B01D 15/30, B01D 15/32, G01N 33/18, Україна. Спосіб визначення якісного складу фенолкарбонових кислот у біомасі вищих водяних рослин за допомогою хромато-мас-спектрофотометра / Усенко О.М., Коновець І.М., заявник та патентовласник Інститут гідробіології НАН України; опубл. 10.09.2013, Бюл. № 17.
4. Разнообразие водорослей Украины // Альгология. — 2000. — Т. 10, № 4. — 309 с.
5. Сакевич О.Й., Усенко О.М. Алелопатія в гідроекосистемах. — К.: Логос, 2008. — 342 с.
6. Сиренко Л.А., Козицкая В.Н. Биологические активные вещества водорослей и качество воды. — Киев: Наук. думка, 1988. — 254 с.
7. Усенко О.М., Кирленко Н.І., Коновець І.М. Сезонна динаміка фенолкарбонових кислот у заростях *Phragmites communis* Trin. // Современные проблемы гидроэкологии. Перспективы, пути и методы решений: Материалы III междунауч. конф. — Херсон, 2012. — С. 128—131.
8. Усенко О.М., Сакевич А.И., Паламарчук В.Д. Влияние фенольных кислот гидрофитов на развитие планктонных водорослей // Альгология. — 2003. — Т. 13, № 1. — С. 26—33.
9. Bourassa N., Cattaneo A. Responses of a lake outlet community to light and nutrient manipulation: effects on periphyton and invertebrate biomass and composition // Freshwater Biol. — 2000. — Vol. 44. — P. 629—639.
10. Bukhtiyarova L.M. Diatoms of Ukraine. Inland waters. — Kyiv, 1999. — 133 p.
11. Bykova S.N., Garin E.V. Influence of *Stratiotes aloides* L. on the microperiphyton communities in model ecosystems // Hydrobiol. J. — 2018. — Vol. 54, N 3. — P. 36—45.
12. Cairns J.J. Biological monitoring — concept and scope / Environ. Biomonitor., Assses., Predict., and Manag. — Cartain Case Stud. And Relat. Quant. Assuses. — Fairland, Md. — 1979. — P. 3—20.
13. Erhard D., Gross E.M. Allelopathic activity of *Elodea canadensis* and *Elodea muttallii* against epiphytes and phytoplankton // Aquatic Bot. — 2006. — Vol. 85, N 3. — P. 203—211.
14. Kirpenko N.I., Usenko O.M. Influence of higher aquatic plants on microalgae (a review) // J. Hydrobiological. — 2013. — Vol. 49, N 2. — P. 57—74.
15. Kharchenko G. V., Shevchenko T. F., Klochenko P. D. Comparative characteristics of phytoepiphyton of water bodies of Kiev // Hydrobiol. J. — 2009. — Vol. 45, N 5. — P. 15—23.
16. Klochenko P. D., Shevchenko T.F. Phytoepiphyton of macrophytes of various ecological groups of the Kiev Reservoir // Ibid. — 2016. — Vol. 52, N 6. — P. 3—16.
17. Klochenko P., Shevchenko T. Distribution of epiphytic algae on macrophytes of various ecological groups (the case study of water bodies in the Dnieper

- River basin) // Oceanol. Hydrobiol. St. — 2017. — Vol. 46, Iss. 3. — P. 283—293.
18. Klochenko P.D., Shevchenko T.F., Tarashchuk O.S. Phytoepiphyton of the additional net of the Kanev Reservoir // Hydrobiol. J. — 2016. — Vol. 52, N 3. — P. 22—37.
19. Kufel L., Pasztaleniec A., Czapla G., Strzalek M. Constitutive allelochemicals from *Stratiotes aloides* L. affect both biomass and community structure of phytoplankton // Pol. J. Ecol. — 2007. — Vol. 55, N 2. — P. 387—393.
20. Liboriussen L., Jeppesen E. Temporal dynamics in epipelagic, pelagic and epiphytic algal production in a clear and turbid shallow lake // Freshwater Biol. — 2003. — Vol. 48, N 3. — P. 418—431.
21. Lipkovich I., Smith E.P. BiPlot and singular value decomposition macros for Excel // J. Stat. Software. — 2002. — Vol. 7. — P. 1—15.
22. Macías F.A., Molinillo J.M.G., Varela R.M. et al. Allelopathy — a natural alternative for weed control // Pest Manag. Sci. — 2007. — Vol. 63. — P. 327—348.
23. Mohamed Z.A., Al-Sheri A.M. Differential responses of epiphytic and planktonic toxic cyanobacteria to allelopathic substances of the submerged macrophyte *Stratiotes aloides* // Intern. Rev. Hydrobiol. — 2010. — Vol. 95, N 3. — P. 224—234.
24. Mulderij G., Mooij W.M., Smolders A.J.P., Van Donk E. Allelopathic inhibition of phytoplankton by exudates from *Stratiotes aloides* // Aquatic Bot. — 2005. — Vol. 82, N 4. — P. 284—296.
25. Mulderij G., Mau B., Smolders A.J.P., Van Donk E. Allelopathic effect of the aquatic macrophyte *Stratiotes aloides* on natural phytoplankton // Freshwater Biol. — 2006. — Vol. 51, N 3. — P. 554—561.
26. Passy S.I. Diatom ecological guilds display distinct and predictable behavior along nutrient and disturbance gradients in running waters // Aquat. Bot. — 2007. — Vol. 86, N 2. — P. 171—178.
27. Pasztaleniec A. Phytoplankton communities in oxbow lakes with free-floating plant dominance (the middle Bug river valley, Poland) // Актуальні проблеми ботаніки та екології: Матеріали міжнар. конф. молодих учених-ботаніків. — К.: Фітосоціоцентр, 2007. — С. 32.
28. Romanenko V.D., Sakevich A.I., Usenko O.M. Metabolic mechanisms of interaction of higher aquatic plants and Cyanobacteria that cause water blooming // Hydrobiol. J. — 2005. — Vol. 41, N 3. — P. 45—57.
29. Romanenko V.D., Sakevich A.I., Usenko O.M. Higher aquatic plants as the factor limiting water bloom caused by Cyanobacteria // Dopovidi NAN Ukrayiny — 2005. — Vol. 8. — P. 174—178.
30. Sakevich A.I., Usenko O.M. Exometabolites of aquatic macrophytes of phenol nature and their influence on the vital activity of plankton algae // Hydrobiol. J. — 2003. — Vol. 39, N 3. — P. 36—44.
31. Shevchenko T. F. Distribution of periphyton algae of the Dnieper reservoirs depending on the type of substratum // Hydrobiol. J. — 2011. — Vol. 47, N 3. — P. 3—13.

32. Shevchenko T. F., Klochenko P.D., Bilous O.P. Response of epiphytic algae to heavy pollution of water bodies // Water Environ. Res. — 2018. — Vol. 90, N 8. — P. 706—718.
33. Shevchenko T.F., Klochenko P.D., Timchenko V.M., Dubnyak S.S. Epiphyton of a cascade plain reservoir under different hydrodynamic conditions // Eco-hydrol. & Hydrobiol. — 2019. — Vol. 19, Iss. 3. — P. 407—416.
34. Toporowska M., Pawlik-Skowrońska B., Wojtal A.Z. Epiphytic algae on *Stratiotes aloides* L., *Potamogeton lucens* L., *Ceratophyllum demersum* L. and *Chara* spp. in a macrophyte-dominated lake // Oceanol. Hydrobiol. St. — 2008. — Vol. 37, N 2. — P. 51—63.
35. Trbojević I., Jovanović J., Kostić D. et al. Structure and succession of periphyton in an urban reservoir: artificial substrate specificity // Oceanol. Hydrobiol. St. — 2017. — Vol. 46, N 4. — P. 379—392.
36. Usenko O.M., Konovets I.N. Analysis of phenolcarboxylic acids content in phytomass of higher aquatic plants // Hydrobiol. J. — 2014. — Vol. 50, N 5. — P. 47—60.
37. Zhang N., Li H., Jeppesen E., Li W. Influence of substrate type on periphyton biomass and nutrient state at contrasting high nutrient levels in a subtropical shallow lake // Hydrobiologia. — 2013. — Vol. 710, N 1. — P. 129—141.

Институт гидробиологии НАН Украины, Киев

Поступила 01.06.18