

УДК (581.526.3:581.526.325) 581.524.13

Н. И. Кирпенко, О. М. Усенко

ВЛИЯНИЕ ВЫСШИХ ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ НА МИКРОВОДОРОСЛИ (ОБЗОР)

Представлен обзор отечественной и зарубежной литературы по вопросу аллелопатического взаимодействия макрофитов и водорослей. Анализируются сведения о природе аллелопатически активных веществ, особое внимание уделено органическим кислотам.

Ключевые слова: высшие водные растения, водоросли, аллелопатия, метаболиты, органические кислоты.

Высшие водные растения (ВВР) составляют многочисленную группу гидробионтов, которая оказывает разностороннее влияние на жизнь водоемов и водотоков — от создания пастбищ, убежищ и нерестилищ для различных представителей водной фауны до усиления процессов самоочищения-самозагрязнения и формирования качества воды. Многочисленные данные свидетельствуют об активной средообазующей роли этих растений. Они снижают концентрацию и изменяют соотношение азота и фосфора, уменьшают содержание тяжелых металлов, ускоряют снижение концентрации в воде ряда органических токсикантов [33, 36, 59, 87, 95, 97, 115]. В связи с высокой очистительной способностью водных растений, их рекомендуют использовать для биологической очистки загрязненных поверхностных вод [8, 39].

ВВР регулируют соотношение фауны и флоры водоемов [9, 29]. Известно, например, что в зарослях макрофитов уменьшается содержание микрофлоры [53]. Экзометаболиты некоторых видов вызывают изменение численности и активности нефтеокисляющих бактерий [114].

Различные виды растений оказывают разное влияние на бактерий, фитопланктон и зоопланктон. Так, в оз. Байкал в зарослях элодеи количественные показатели развития беспозвоночных значительно отличаются по сравнению с зарослями *Myriophyllum spicatum* L. [23]. В то же время в оз. Санди (Пенсильвания, США) плотность, биомасса и видовое богатство макробеспозвоночных, развивающихся на *M. spicatum* — этом евразийском инвазивном водном растении со сложной архитектурой и высоким содержанием за-

© Н. И. Кирпенко, О. М. Усенко, 2012

щитных соединений, и на других макрофитах, — существенно не различались [68].

Значительное внимание в литературе уделяется влиянию ВВР на видовой состав и количественные показатели развития альгофлоры. Установлено, что структура и функциональные особенности группировок водорослей во многом зависят от того, развиваются они самостоятельно или с высшими водными растениями [35]. В частности, в мезокосмах без макрофитов и с низким содержанием азота в течение всего вегетационного сезона доминировали зеленые водоросли, а при наличии *Typha angustifolia* L. — диатомовые. Внесение азота (400 мг/дм³) в биотопах без макрофитов вызывало интенсивное развитие синезеленых водорослей с доминированием *Oscillatoria planctonica* Wolosz. В то же время в биотопах с макрофитами отмечалось лишь временное усиление развития зеленых водорослей с последующим возобновлением доминирования диатомовых на фоне почти полного изъятия азота (до 2,3 мг/дм³) [115]. Таким образом, ВВР существенно влияют как на гидрохимический режим водоемов, так и на альгосообщества.

Интенсивное развитие макрофитов может значительно ограничивать вегетацию планктонных водорослей и, что особенно важно, снижать интенсивность «цветения» воды синезелеными водорослями [9, 20, 28, 42, 43, 50, 62, 86]. В то же время влиянию ВВР подвержены не только планктонные водоросли, но и фитобентос и эпифитон. Так, эпифитон на *Sagittaria sagittifolia* L. характеризовался более низкими показателями развития — биомассы, содержания органических веществ и хлорофилла *a*, чем перифитон на инертном субстрате [45]. Видовой состав и интенсивность развития эпифитных водорослей значительно отличаются в зависимости от вида и экологической группы макрофитов, наиболее высоки они на погруженных растениях [57, 58]. Показано, например, что на *Elodea canadensis* Michx. формируется сообщество эпифитона, отличное по структурным характеристикам от такового на коренной растительности оз. Байкал [23].

В пределах одного типа растительных ценозов происходит закономерное снижение видового разнообразия и степени развития эпифитона с увеличением густоты зарослей макрофитов. Максимально это проявляется на изолированных мелководьях со слабым водообменом, а на участках с более подвижными водными массами угнетение развития водорослей в зависимости от густоты зарослей заметно слабее [21]. Относительно меньшие количественные показатели развития микроводорослей зафиксированы и в центре зарослей макрофитов по сравнению с периферическими участками [41].

Под влиянием макрофитов может кардинально изменяться структура водорослевых сообществ. Например, в некоторых озерах Польши при низком содержании в воде кислорода и интенсивном развитии ряски и спироделлы в альгосообществах доминировали флагаеллы или колониальные синезеленые водоросли, а увеличение концентрации растворенного кислорода и уменьшение обилия ВВР сопровождалось выходом на доминирующие позиции диатомовых и зеленых водорослей [110]. Следовательно, прогнозируемое при глобальном потеплении увеличение интенсивности развития во-

дных растений (например, ряски [84]), может привести к существенным изменениям структуры альгосообществ.

Взаимовлияние ВВР и водорослей нельзя рассматривать как однозначно негативное. В литературе имеются сведения, что на участках с разреженными зарослями макрофитов выше, по сравнению с чистоводьем, биомасса фитопланктона, а в плотных зарослях увеличивается его видовое разнообразие [40]. Более того, удаление из озера *Vallisneria americana* привело к снижению обилия эвгленовых водорослей [106]. Не исключено, что водоросли могут получать от сосудистых растений в качестве питательного субстрата некоторые органические соединения [52]. Хотя нет бесспорных доказательств непосредственного перемещения веществ, об этом могут свидетельствовать некоторые косвенные данные, например увеличение активности ферментов (в частности, фосфатазы), ответственных за трансформацию и ассимиляцию этих соединений.

К механизмам ограничения роста водорослей макрофитами в первую очередь относят удаление ими из воды азота и фосфора. Однако, возможно, здесь играет роль не только уменьшение концентрации биогенных элементов, но и нарушение их соотношения, что может иметь решающее значение в регуляции развития водорослей [26]. Как уже упоминалось, водные растения значительно снижают концентрацию растворенного фосфора, а лимитирование роста альгофлоры часто вызывает недостаток именно этого элемента [75]. Немаловажное значение имеет также затенение. Так, мелководное городское тропическое евтрофное водохранилище в течение ряда лет зарастало водным гиацинтом *Eichhornia crassipes* от 20%-ного до 40—70%-ного покрытия поверхности. Вначале в фитопланктоне доминировал *Sphaerocavum brasiliense*, с увеличением зарослей гиацинта на доминирующее положение вышли виды родов *Cryptomonas* и *Trachelomonas*, а также *Peridinium* spp., *Aphanocapsa* spp., *Aphanothece* spp. После механического удаления гиацинта резко изменилась динамика биогенных элементов и снизилась прозрачность воды, увеличилась первичная продукция и биомасса фитопланктона, в котором стали доминировать *Aphanizomenon flos-aquae* f. *gracile* (Lemm.) Elenk., *Microcystis aeruginosa* (Kütz.) Kütz., *M. panniformis*, *Cylindropermopsis raciborskii*, *Planctothrix agardhii* [78].

Аллелопатическое взаимовлияние высших водных растений и водорослей. Установление механизмов и действующих начал аллелопатических взаимодействий ВВР и водорослей может способствовать разработке эффективных и экологически безвредных способов управления гидробиоценозами. Перспектива подобных разработок не ограничивается водными экосистемами, поскольку их результаты можно было бы применять в сельском хозяйстве для получения эффективных и экологически чистых гербицидов [86, 101].

Аллелопатическое взаимодействие гидробионтов — явление широко распространенное, наблюдающееся между представителями разных трофических уровней [15, 50, 76]. Взаимодействие видов — это обмен веществ и информации за счет выделения метаболитов, которые прямо или опосредованно могут влиять на рост и развитие других организмов [32]. Взаимодей-

ствие отдельных составляющих гидробиоценозов, обусловленное их экзо-метаболитами, может разнонаправлено регулировать интенсивность развития представителей альгофлоры [46, 49, 50, 64]. С одной стороны, растворенные в воде органические соединения (РОВ) могут способствовать развитию водорослей, ибо для многих из них характерна фотогетеротрофия [74], а также наличие активных механизмов транспорта органических веществ, что позволяет им питаться за счет низких природных концентраций РОВ [72].

С другой стороны, именно метаболитное взаимодействие во многом определяет неблагоприятное влияние ВВР на микроводоросли, особенно синезеленые [53]. Интересно, что может наблюдаться и обратная реакция. Например, установлено, что токсические вещества синезеленых водорослей негативно влияют на элодею и ряску [11]. Микроцистин в концентрации $0,5 \text{ мкг/см}^3$ и выше ингибирует активность протеин-фосфатаз *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., вызывая изменение роста и морфологии корней макрофита [103]. Негативное влияние микроцистина, проявляющееся в существенном угнетении фотосинтеза, очевидно, вследствие уменьшения содержания хлорофилла *a*, отмечено и в отношении других водных растений — микроводоросли *Cladophora* sp., сосудистых *Myriophyllum spicatum*, *Phr. australis*, *Eloдея canadensis* и *Ceratophyllum demersum* L. [112].

Последствия взаимодействия отмечаются как для микроводорослей, так и для водных растений. *Lemna japonica* Land. угнетает рост *Microcystis aeruginosa*, но вызывает усиление образования им микроцистина и выделения его в водную среду, в то же время накопление фитомассы ряски также снижается под влиянием водоросли [92].

В качестве побудительной причины аллелопатического взаимовлияния растительных организмов часто рассматривают конкуренцию за питательные вещества. В то же время установлено, что недостаток фосфора и калия в большинстве случаев не усиливал, а снижал чувствительность *Synechococcus elongatus* (Nägeli) Nägeli и *Scenedesmus obliquus* (Turp.) Kütz. к экзогенным биологически активным соединениям [107].

ВВР отличаются высоким аллелопатическим потенциалом, который проявляется даже внутри этой группы гидробионтов. Их продукция в случае совместного выращивания отличается от таковой отдельных популяций. Установлено, что *M. spicatum* оказывает ингибирующее влияние на другие макрофиты, например *Najas marina* L. [65]. Приводятся сведения, что водные вытяжки из молодых листьев и корневищ *Stratiotes aloides* L., *Hippuris vulgaris* L., *Hydrocharis morsus* ингибируют движение хлоропластов листа элодеи, хотя к осени это влияние ослабевает [22].

В литературе, посвященной изучению аллелопатических свойств ВВР, как правило, упоминаются одни и те же виды растений или, как минимум, представители одних и тех же родов, независимо от географического положения исследуемых водоемов. Эти виды обычно занимают доминирующее положение в континентальных водоемах разных географических зон, а их ценозы формируют обширные заросли. Так, в Днестре и Дубоссарском во-

дохранилище наиболее часто встречаются представители родов *Potamogeton*, *Myriophyllum*, *Ceratophyllum*, *Elodea* [71], в водоемах-охладителях Сибири и Дальнего Востока — *Myriophyllum*, *Potamogeton*, *Lemna*, *Vallisneria*, *Phragmites* [10]. Эти же растения, — роды *Potamogeton*, *Elodea*, *Myriophyllum*, *Ceratophyllum*, *Vallisneria*, наряду с видами растений с плавающими листьями роды *Nymphoides* и *Trapa* доминируют и в Китае, в оз. Тайху [97]. Это позволяет предположить, что в комплексе факторов, определяющих интенсивность развития макрофитов, определенное место занимает и их аллелопатический потенциал.

Активность в отношении водорослей присуща многим видам растений, но взаимодействие высших и низших представителей автотрофного звена гидробиоценозов отличается высокой видоспецифичностью. Установлено, что культуральная среда *Potamogeton malaianus* подавляла рост *Microcystis aeruginosa*, *Scenedesmus quadricauda* (Turp.) Breb., *Chlamydomonas sajabo*, *Chlorella pyrenoidosa* Chik и не влияла на *Phormidium tenue* (Menegh.) Gom. Среда *Vallisneria asiatica* ингибировала рост *Ch. sajabo*, *Ph. tenue* и *Ch. pyrenoidosa*, ускоряла рост *Sc. quadricauda*, но не влияла на *M. aeruginosa*. Среда, в которой рос *M. spicatum*, ингибировала рост *Ch. sajabo* и *Ch. pyrenoidosa*, стимулировала *M. aeruginosa* и не влияла на *Ph. tenue* и *S. quadricauda* [124]. Очевидно, это объясняется тем, что аллелопатическая активность растений обусловлена, как правило, не одним, специфическим для данного вида соединением, а совокупностью веществ разной природы [38]. Поэтому для оценки экологической роли аллелопатически активных выделений необходимо знать как их химический состав, так и общую активность по отношению к другим организмам [37].

Высоким биотическим потенциалом характеризуется *Ceratophyllum demersum*. Как при совместном выращивании с ним, так и при использовании его отфильтрованной культуральной среды наблюдается подавление роста зеленых водорослей *Chlorella vulgaris* Beijer и *Scenedesmus obliquus* [131]. Чувствительность к влиянию этого макрофита проявляет также *Anabaenopsis intermedia*, тогда как *Anabaena robusta* к нему более устойчива [19]. Негативное влияние *C. demersum* зафиксировано и по отношению к *Microcystis aeruginosa*, причем первичным, по мнению исследователей, является не истощение питательных элементов, в частности $\text{NH}_4\text{-N}$ и $\text{PO}_4\text{-P}$, а действие полярных аллелопатически активных веществ, количество которых возрастает в совместной культуре этих двух видов [128].

Высокой биологической активностью отличается *Nuphar lutea* L. Smith [82]. В зарослях кубышки, по сравнению с другими макрофитами, наиболее выражен эффект снижения численности микрофлоры [53]. Представители кувшинковых содержат вещества, активные по отношению к различным биотестам. Так, водные экстракты из листьев с почками и корней с ризомами *N. lutea* ингибировали прорастание салата и вызывали гибель ряски, причем были намного активнее, чем экстракты 16 других гидрофитов [82]. Водные вытяжки из цветков (1:5) *N. lutea* и *Nymphaea candida* J. et C. Prest стимулировали, а из листьев и, особенно, корневищ угнетали прорастание семян редиса [22]. Высокая активность *N. lutea* зафиксирована по отношению к водорослям [2, 17]. При этом, хотя активны все вегетативные части водных

растений [27], метаболиты их корневищ отличаются более высокой альгицидной активностью [31, 88]. Так, корни водяного ореха оказывали незначительное влияние на развитие водорослей, в отличие от мощного корневища кубышки [14]. Корневые выделения некоторых воздушно-водных макрофитов и растений с плавающими листьями (*Phragmites australis*, *Carex dispalata* и *Typha domingensis*), а также погруженного макрофита *Potamogeton pusillus* L. ингибировали рост *Microcystis aeruginosa* [121, 122].

Природа аллелопатически активных метаболитов ВВР. ВВР можно рассматривать как экологический фактор, играющий важную роль в формировании гидробиоценозов и влияющий на различных гидробионтов. Однако в области изучения механизмов этих взаимоотношений пока имеются лишь фрагментарные данные. Не вызывает сомнения, что в регуляции таких взаимоотношений принимают участие экзогенные метаболиты макрофитов, но их роль пока выяснена недостаточно.

Внимание исследователей давно привлекает вопрос о природе действующих веществ макрофитов, влияющих на функциональную активность водорослей. Показано, что степень влияния метаболитов значительно варьирует и зависит от вида растения — продуцента экзометаболитов, химической природы веществ и чувствительности к ним водорослей [12, 50, 63]. Экстрагированные эндо- и экзогенные аллелопатически активные вещества *Stratiotes aloides* могут оказывать на фитопланктон либо стимулирующее, либо угнетающее влияние, причем разные виды фитопланктона проявляют неодинаковую чувствительность к этим экстрактам — синезеленые водоросли угнетаются сильнее, чем зеленые [107].

С активностью в отношении других организмов связывают различные соединения, чаще летучие низкомолекулярные вещества [25]. В качестве аллелопатически активных веществ (в зарубежной литературе используют термины «аллелохимикаты» или «аллелохемики») рассматривают фенолы, алкалоиды, терпены, эфирные масла. Следует отметить, что при анализе действия этих веществ и возможностей выполнения ими аллелопатической роли, встает вопрос о количествах, в которых они могут поступать в окружающую среду в процессе жизнедеятельности растительных организмов, и насколько достаточны эти количества для проявления аллелопатической активности в природе. Однако в последнее время появились гипотезы об информационных взаимодействиях, запускающих каскад защитных реакций растительных организмов [34]. Сигнал о неблагоприятном «соседстве» может быть получен через посредство сигнальных молекул, например метилжасмоната, через рецепторы на мембранах растительных клеток [86]. Кроме того, согласно гипотезе Н. И. Воробьева с соавторами [6] сигнал может передаваться путем репликации спин-поляризационных портретов при столкновении сигнальных молекул практически без перемещения самих молекул, причем в информационной репликации могут быть задействованы также молекулы воды и органические молекулы, находящиеся в межорганизменном пространстве. Следовательно, для проявления аллелопатического эффекта совсем не обязательны высокие концентрации действующих веществ, хотя, может быть, и действующие вещества совсем не те, которым традиционно отводится эта роль. С другой стороны, к числу сигнальных мо-

лекул, переносящих закодированную информацию, относят и фенольные соединения, в частности флавоноиды [6].

Экспериментально установлено, что биологической активностью по отношению к водорослям отличаются алкалоиды [7]. Ингибирование роста *Chlorella vulgaris* и *Scenedesmus obliquus* водным растением *Ceratophyllum demersum* объясняют влиянием именно алкалоидов [131], причем вещества, экстрагированные из культуральной среды макрофита, ингибировали *Sc. obliquus* более сильно, чем нативные растения, а кипяченая среда была эффективнее, чем некипяченая.

Реакция на вещества алкалоидной природы, выделенные из макрофитов, отличается у разных водорослей [3, 18]. Специфичность отклика синезеленых водорослей, относящихся к возбудителям «цветения» воды, может быть связана с их прокариотическим строением и особенностями антиоксидантной системы. Известно, что *Microcystis aeruginosa* отличается самой низкой среди исследованных видов активностью одного из ферментов антиоксидантной системы — каталазы [30].

Ингибиторная активность растворимых метаболитов *Ceratophyllum demersum* и *Vallisneria spiralis* L. в отношении *M. aeruginosa* положительно коррелирует с концентрацией эфирных масел. При их высоком содержании (100 мг/дм³), вегетативная масса обоих макрофитов характеризовались близкой альгицидной активностью. При высушивании эта активность снижалась, причем более сильно у *V. spiralis*. Эссенциальные масла составляли жирные компоненты, терпеноиды, фенольные вещества, фталаты и некоторые неизвестные соединения. Более 40% эфирных масел из сырых макрофитов составляли фталаты, тогда как около 70% таковых из сухих макрофитов — липидные компоненты и терпеноиды. Около 20% эфирных масел из свежих макрофитов составляли неизвестные вещества, не сохранявшиеся и не определявшиеся в сухой фитомассе [129].

Эфирные масла достаточно подробно исследованы для наземных растений, тогда как для водных и болотных растений они исследованы значительно меньше, а практическое применение нашло только масло аира *Acorus calamus* L. Количество эфирных масел в его фитомассе может достигать 4,5% от сухого вещества, с преобладанием аристолон (11,12%), β-азарона (10,18%), коларена (3,24%), 1,4-цис-1,7-трансакоренона (8,58%) [50]. Показано, что корневые выделения аира в зависимости от концентрации могут угнетать или стимулировать развитие водорослей [88]. Из корневища аира обыкновенного выделено эфирное масло, в составе которого преобладают аристолон и β-азарон; в концентрации 0,45—0,9 мг/дм³ оно угнетало рост культур *Chlorella vulgaris*, *Acutodesmus dimorphus* (Turp.) Tsar., *Anabaena* sp., *Microcystis aeruginosa*, *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs [4]. В водоемах, в местах произрастания аира, в таком количестве эфирные масла встречаются редко. Действие аира на водоросли, очевидно, проявляется не только за счет эфирных масел, но и других биологически активных экзометаболитов, структура которых еще не установлена.

В состав эфирных масел входят терпеновые соединения — метаболиты растений вторичного происхождения с общей формулой C_5H_8 . Это первично гидрофобные вещества, формирующие специфичность запаха, большинство их характеризуются бактерицидными свойствами [50].

В фитомассе *Trapa natans*, *Typha angustifolia* и *Ceratophyllum demersum* терпеновые соединения выявлены в следовых количествах и составляют лишь 0,01—0,05% от сухого вещества, поэтому их состав детально не изучен [50]. Практически не исследована и роль терпеновых метаболитов ВВР, выделяющихся в водную среду, в процессах формирования альгосообществ.

Из *Phragmites communis* (= *Phr. australis*) выделен аллелохимик этил-2-метилацетоацетат (ЕМА), свойства которого сохраняются и у его синтезированного аналога, но отличаются для разных водорослей. EC_{50} ЕМА для *Chlorella pyrenoidosa* и *Microcystis aeruginosa* составляет соответственно 0,49 и 0,79 мг/дм³, в то же время на *Ch. vulgaris* он не действует [98]. Под его влиянием у водорослей развивается окислительный стресс — возрастает содержание активных форм кислорода и продуктов перекисного окисления липидов (ПОЛ) [90], уменьшается активность антиоксидантной системы: снижается активность супероксиддисмутазы и пероксидазы, возрастает активность каталазы, увеличивается содержание неферментативных антиоксидантов аскорбиновой кислоты и глутатиона [91]. Это вещество нарушает проницаемость мембран, усиливает выход ионов металлов из клеток [98, 100]. Под его влиянием в клеточных мембранах *Ch. pyrenoidosa* увеличивается содержание линолевой и линоленовой кислот и уменьшается количество миристиновой и цетиловой жирных кислот. У *M. aeruginosa* увеличивается содержание ненасыщенных жирных кислот C_{18-1} и C_{18-2} , а насыщенных кислот C_{18-0} и C_{16-0} — уменьшается. У этих двух видов водорослей происходит нарушение ультраструктуры клеточных мембран, ядер и митохондрий, в то время как у *Ch. vulgaris* значительных изменений не наблюдалось [99].

Погруженные макрофиты из родов *Myriophyllum*, *Ceratophyllum* и *Elodea* выделяют гидроксibenzen, угнетающий рост водорослей, причем синезеленые и диатомеи к нему более чувствительны, чем зеленые водоросли, а фитопланктон более чувствителен, чем эпифитные виды [130]. Авторы считают, что эти макрофиты могут участвовать в контроле интенсивности развития фитопланктона, особенно когда их биомасса достаточно высока, а доминирующие виды водорослей чувствительны к их аллелохимикам.

В природных условиях возможна адаптация водорослей к аллелопатическим веществам макрофитов. Экстракт *Stratiotes aloides* вызывал ингибирование роста, увеличение ПОЛ и активности антиоксидантной системы у *Scenedesmus obliquus*, выделенного из пруда, где этот макрофит не развивался [66]. В то же время, штамм *S. obliquus* из пруда, содержащего *Str. aloides*, не демонстрировал значительных изменений роста и физиологических параметров в ответ на влияние экстракта макрофита. Это свидетельствует о том, что *S. obliquus*, растущий вместе с *Str. aloides*, менее чувствителен к аллелопатической активности высшего растения, чем штамм, не бывший в контакте с ним. Следовательно, водоросли могут развивать резистентность

к аллелопатическим веществам макрофитов при совместном произрастании, в связи с чем возможны противоречивые данные о чувствительности водорослей к одним и тем же видам водных растений.

В ряде случаев экспериментально установлено, что действующие вещества имеют не фенольную природу [107], однако традиционно к числу наиболее аллелопатически активных метаболитов относят фенольные соединения (ФС) — простые фенольные кислоты, хиноны, моно- и сесквитерпены, флавоноиды [101]. Фенольную природу имеют уже упоминавшиеся гидроксibenzen, эфирные масла и их терпеновые компоненты.

В зависимости от вида растения изменяется содержание ФС [61], многие из которых обладают широким спектром аллелопатического действия. Полифенолы и образующиеся из них хиноны, фенолкарбоновые кислоты, флавоноиды, кумарины обладают антибактериальной активностью [54], в то же время аллелопатические свойства флавоноидов в настоящее время подвергаются сомнению [101]. Фенолы *Nymphaea lotus* снижают урожай риса с увеличением плотности нимфеи [89]. Возможно, это связано с влиянием на фотосинтетические пигменты, как это показано для элодеи [1].

Фенольные соединения выполняют в клетках разнообразные, в том числе защитные функции. Одна из них — участие в окислительно-восстановительных процессах. Установлено, что в сочетании с NaDH они переводят пероксидазу в активную форму и таким образом при участии апопластной пероксидазы и малатдегидрогеназы защищают клетки от губительного действия хитозана и перекиси водорода в качестве индукторов гиперчувствительного ответа растений [51]. Широкий спектр функциональной активности фенолов в растительных клетках обуславливает и неспецифичность их действия в качестве аллелопатических агентов. В связи с этим разнообразные ФС (фенолкарбоновые кислоты, кумарины, дубильные вещества) отличаются подобным способом действия — влиянием на процессы фотосинтеза, мембранный транспорт, проницаемость мембран [82, 100, 101]. Нарушение фотосинтеза, дыхания, ферментативных процессов лежит в основе влияния ФС на рост и функционирование водорослей [16, 50, 56]. Возможно, реакция растительных клеток на фенолы регулируется на генетическом уровне, как это установлено для бактерий [123].

Большой чувствительностью к фенольным соединениям, как и к алкалоидам, отличаются планктонные синезеленые водоросли [4, 43, 44, 47, 48, 50, 63]. Например, фенольные комплексы ряда макрофитов сильнее угнетали рост синезеленой водоросли *Microcystis aeruginosa* по сравнению с зеленой *Selenastrum gracile*. [15]. Такая же закономерность отмечена и для отдельных полифенолов [47]. В связи с высокой активностью ФС по отношению к альгофлоре, рассматривается даже возможность использования натурального листового опада (в качестве источника фенолов), как одного из факторов минимизации роста водорослей [96].

Органические кислоты как аллелопатически активные соединения. Отдельную группу аллелопатически активных соединений растительного происхождения составляют органические, в том числе, фенолкарбоновые кисло-

ты (ФКК). У высших наземных растений эти соединения исследованы достаточно подробно [119]. В качестве аллелохимических агентов они вызывают разнообразные физиологические эффекты — влияют на содержание хлорофилла *a* и проницаемость плазматических мембран, ПОЛ [69, 70], ферментативные процессы [81], дыхание [120].

Известно, что с количеством ФКК коррелирует биологическая активность растений. У женьшеня идентифицировано 9 различных кислот в количестве 357—1177 мг%, с преобладанием феруловой кислоты (свыше 50% от общего содержания). Фракции, содержащие фенольные кислоты, обладают высокой способностью тушить свободные радикалы, в том числе гидроксильный радикал, а также ингибировать ПОЛ [77].

ВВР содержат 0,3—5,7 мг/г фенольных кислот, которые играют важную роль в метаболических процессах макрофитов, а также их обмене с окружающей водной средой [60]. Наряду с другими фенольными соединениями, ванилиновая и галловая кислоты оказывали ингибиторный эффект на тест-растения 8 видов, при этом важную роль играли также производные пальмитиновой кислоты [93]. Аллелопатическая активность органических кислот показана и в отношении водорослей [50, 54]. Установлено, что негативным влиянием на *Microcystis aeruginosa* обладала только низкомолекулярная фракция культуральной среды *Myriophyllum spicatum* (М. м. < 1000) [108]. Высокоэффективная жидкостная хроматография (ВЭЖХ) и масс-спектрометрия показали наличие эллаговой, галловой и пирогалловой кислот и флавоноида катехина. Эти фенолы, а также продукты их аутооксидации, ингибировали рост *M. aeruginosa*, при этом более сильными ингибиторами оказались галловая и пирогалловая кислоты, а при совместном действии всех полифенолов наблюдался синергический эффект. Действие этих соединений видоспецифично и зависит от концентрации. Показано, что кофейная, коричная, кумаровая, феруловая, галловая, ванилиновая кислоты в концентрации 10^{-3} М вызывали множественные физиологические реакции у растений сои, в то время как хлорогеновая и 5-сульфосалициловая кислоты, ванилины, *n*-оксибензальдегид в такой же концентрации не оказывали ингибирующего действия. При снижении концентрации до 10^{-4} М угнетающее влияние не обнаружено для всех соединений [111].

ФКК проявляют высокую ингибирующую активность по отношению к синезеленым водорослям, тогда как на зеленые и диатомовые водоросли они могут оказывать стимулирующее действие [60]. Установление действующих веществ экстракта рисовой соломы, существенно снижающего количество клеток *Microcystis aeruginosa* УТЕХ 2388, показало, что наивысшей аллелопатической активностью из 7 проверенных соединений обладает салициловая кислота в концентрации 0,1 мг/дм³ [109].

Накопление фенольных кислот зависит от условий окружающей среды, например концентрации CO₂ [79]. Значительное влияние на содержание некоторых ФС оказывает спектральный состав света: при освещении белым светом максимально накапливаются флавоноиды, зеленым — хлорогеновая кислота [83].

Выявлена корреляционная связь между фазами вегетации растений и накоплением органических кислот, дубильных веществ, флавоноидов, три-терпеноидов, пигментов [55]. Эти соединения способны выполнять защитные функции, например, повышать антиоксидантную активность [102], связывать свободные радикалы [125]. Интенсивное новообразование ФС, способных выполнять защитные функции, наблюдается при механическом повреждении растений [61]. Для самих продуцентов ФКК не представляют опасности, поскольку находятся в них в виде нетоксичных гликозидов [5].

Органические кислоты присутствуют в значительном количестве в растворенном органическом веществе водоемов (8—65% его общего содержания) и выполняют важные функции в экологическом метаболизме, формировании буферности и карбонатного равновесия среды, а также в межклеточных и межорганизменных отношениях [54].

Экзогенные органические кислоты. Большинство исследований биологически активных веществ касаются их содержания в вегетативной массе растений. Однако для гидробиоценозов важно знать закономерности формирования пула этих веществ в водной среде: особенности их выделения, соотношение, концентрации, динамика накопления. Такие данные в литературе практически отсутствуют, хотя с точки зрения аллелопатии все фитотоксичные соединения бесполезны, если они не излучаются в окружающую среду [101].

Количество и состав экзометаболитов зависят от сезона и фазы роста макрофитов, биологических особенностей вида, интенсивности фотосинтеза, темпов размножения и накопления биомассы [54]. Наибольшее разнообразие метаболитов наблюдается в период активной вегетации растений, к его окончанию количественные и качественные показатели содержания этих веществ снижаются [113]. Кроме того, экзогенные органические вещества подвергаются химической и биологической трансформации, что также сопровождается снижением их концентрации.

В начале вегетационного сезона среди экзометаболитов растений увеличивается содержание аминокислот, в основном аспарагиновой и глутаминовой, углеводов маннозы, мальтозы, глюкозы и фруктозы [114]. Параллельно на 40% возрастала концентрация органических кислот за счет значительного увеличения количества пировиноградной кислоты и, в меньшей степени, фумаровой кислоты.

Высокое содержание нитратного азота увеличивало выделение органических соединений, особенно аминокислот [115]. При добавлении фосфора повышение содержания экзометаболитов было менее существенным, а в июне, в середине вегетационного сезона, добавки азота и фосфора не влияли на динамику экзометаболитов. Таким образом, накопление экзометаболитов больше зависит от стадии роста растений, чем от условий минерального питания. В то же время, наблюдается зависимость их накопления от интенсивности освещения, в частности ультрафиолетовой составляющей. У *Deschampsia antarctica* концентрация *n*-кумаровой, кофейной и феруловой кислот при уровне УФ-В, близком к естественному, выше соответственно на

38, 48 и 60%, чем при пониженном фоне УФ-радиации [117]. На примере *Jmpatiens capensis* получены результаты, подтверждающие, что концентрация фенолов, выполняющих УФ-протективную функцию, повышается в условиях преадаптации к УФ-радиации [126].

Экзогенные органические кислоты влияют на рост, клеточное деление, морфологические особенности, интенсивность и направленность процессов метаболизма, формирование химического состава, качественный состав и количество выделяемых метаболитов водорослей. Функциональное влияние органических кислот связано не только с их внутриклеточной трансформацией, но и с регуляцией рН как в водной среде, так и в клетках, что обуславливает, в частности, их антибактериальную активность [105]. Бактерицидная активность установлена для многих органических кислот, например оксикоричных [54].

Наибольшее разнообразие экзометаболитов определено у воздушно-водных растений *Phragmites australis*, *Scirpus lacustris*, *Typha latifolia* L. [114]. Различия в накоплении метаболитов могут быть связаны с метаболическими особенностями растений разных экологических групп.

В культуральных средах высших водных растений и водоемах, где отмечается их развитие, кофейная и феруловая кислота находятся в окисленном состоянии в количестве 0,2—0,5 мкМ. Показано, что кофейная кислота в концентрации 0,05 мг/дм³ ингибирует *Microcystis aeruginosa*, но не влияет на других гидробионтов [60].

Роль биотических факторов в накоплении органических кислот. На высших наземных растениях показано, что синтез ФС, в том числе ФКК, существенно усиливается под влиянием патогенных организмов. Предполагается, что фенольные кислоты опосредуют индуцированную системную устойчивость и обеспечивают биозащиту растениям при стрессах, вызванных фитопатогенами. Основную роль в этом процессе одни авторы отводят галловой, дубильной, феруловой и коричной кислотам [104], другие — кофейной [116] либо салициловой кислоте [24]. Известно, что салициловая кислота является посредником в развитии системной приобретенной или индуцированной резистентности в защите растений [94].

Микроводоросли также продуцируют ФС, которые, в свою очередь, могут оказывать воздействие на высшие водные растения. Так, скрининг биологически активных веществ у 24 видов микроводорослей и цианобактерий из разных местообитаний, в частности морской и солоноватой воды, показал значительно большую частоту наличия фенолов, чем алкалоидов. У 23 видов водорослей алкалоиды не выявлены, в то же время в культуральных средах 16 видов присутствовали фенольные соединения. Пять видов продуцировали FeCl₂-позитивные фенольные соединения, в 4 случаях получена положительная реакция на флавоноиды, в 2 случаях — на присутствие сапонинов [118].

На примере высших наземных растений установлено, что при внедрении патогенов у чувствительных к ним видов при участии салициловой кис-

лоты проявляется защитная реакция — локальное отмирание клеток. Салициловая кислота — не единственный фактор, отвечающий за этот эффект, хотя его развитие подавляется салицилатгидроксилазой, которая кодируется бактериальным геном *nahG* [73].

Зависимость продуцирования растениями фенольных кислот от биогенного стресса подтверждается результатами опытов с такими веществами, как метилжасмонат (MeJA) и метилсалицилат (MeSA), которые проявляют свойства фитогормонов и могут действовать как мобильный сигнал, индуцирующий защитные реакции растений. Под влиянием этих веществ повышается уровень галловой, кумаровой, кофейной, феруловой и бензойной кислот. При этом пик содержания галловой кислоты, биосинтез которой, очевидно, полностью или преимущественно происходит путем дегидрогенизации 5-дегидрошикимата [127], наблюдался уже через 24 ч [67]. Количество органических кислот, вероятно, может возрастать и при биотических взаимодействиях различных представителей водной флоры, поскольку микроводоросли также содержат жасмонаты [13].

Заключение

Высшие водные растения оказывают значительное влияние на гидробиоценозы. Особый интерес представляет участие ВВР в регулировании развития микроводорослей, которое может осуществляться при помощи разнообразных аллелопатических веществ, в частности ФКК. Их накопление в биомассе и среде зависит как от биологических особенностей видов-продуцентов, так и от внешних факторов.

Существует точка зрения, что состав экзогенных метаболитов водных растений в основном соответствует их внутриклеточному содержанию [54]. Однако в отношении ВВР это требует экспериментального подтверждения. Кроме того, следует учитывать, что выделившиеся метаболиты подвергаются химической (за счет компонентов РОВ) и биологической (при участии микроорганизмов и других растений) трансформации. Поэтому первоначальной важной задачей характеристики аллелопатического потенциала ВВР должно быть выяснение качественного и количественного состава их экзометаболитов, а затем установление их аллелопатической активности и определение спектра их действия на различные виды сопутствующих организмов.

**

Одним з механізмів впливу вищих водних рослин на водорості є аллелопатична взаємодія за участю екзометаболітів. У першу чергу, це речовини фенольної природи, зокрема фенолкарбонові кислоти, які відзначаються значною активністю щодо водоростей. Накопичення цих органічних речовин у водному середовищі залежить від низки абіотичних та біотичних чинників.

**

Allelopathic interaction involving exometabolites is one of the mechanisms of the influence of higher aquatic plants on algae. First of all they include the substances of phenol ori-

gin, primarily phenol carbonic acids possessing a high activity in relation to algae. The content of these acids in the water depends on several biotic and abiotic factors.

**

1. Алыктов Н.Н., Иглина Е.В., Савельева Е.С. и др. Влияние фенолов на содержание фотосинтетических пигментов в водных растениях (на примере элодеи) // Экол. системы и приборы. — 2008. — № 9. — С. 38—39.
2. Баланга О.В., Мегведь В.А., Сакевич А.И. Алкалоиды *Nuphar lutea* (L.) Smith. и их влияние на жизнедеятельность цианобактерий и водорослей // Гидробиол. журн. — 2004. — Т. 40, № 4. — С. 106—118.
3. Баланга О.В. Алкалоїди водяних рослин та їх вплив на функціональну активність гідробіонтів: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 2005. — 20 с.
4. Баланга О.В., Шевченко Т.Ф., Новохацкая О.В. Влияние биологически активных веществ *Acorus calamus* L. на рост и развитие водорослей // Гидробиол. журн. — 2006. — Т. 42, № 6. — С. 72—80.
5. Барбье М. Введение в химическую экологию. — М.: Мир, 1978. — 229 с.
6. Воробьев Н.И., Казаков А.Е., Рогов С.А. и др. Спин-поляризованная кодировка органических молекул в каналах обмена информацией между организмами // Бюл. МОИП, Отд. биол. — 2009. — Т. 114, вып. 2. (Приложение 1. Физиология и генетика микроорганизмов в природных и экспериментальных системах). — С. 31—33.
7. Горелова О.А. Модификация цианобактерии *Nostoc muscorum* CALU 304 в смешанной культуре с каллусом раувольфии // Современные проблемы микологии, альгологии и фитопатологии: Междунар. конф., посв. 80-летию кафедры микологии и альгологии МГУ и 90-летию со дня рожд. М. В. Горленко: Сб. тр. — М.: Б.и., 1998. — С. 322—323.
8. Губайдуллин И.Т., Мокин А.А. Опыт использования *Phragmites australis*, *Typha angustifolia* в очистке подотвальных вод месторождения Куль-Юрт-Тау // Докл. 4 Междунар. конф. «Биоразнообразие и биоресурсы Урала и сопредельных территорий», Оренбург, 29—31 мая 2008 // Тр. Ин-та биоресурсов и прикл. экол. — 2008. — № 4. — С. 146—148.
9. Гуревич Ф.А. Фитонциды как экологический фактор // Пробл. экол. — 1983. — Т. 5. — С. 21—26.
10. Зарубина Е.Ю., Кириллов В.В., Соколова М.И. Влияние подогретых сбросных вод на таксономический состав гидрофильной растительности водоемов-охладителей Сибири и Дальнего Востока // Материалы 1(7)-1 Междунар. конф. по водн. макрофитам «Гидрботаника 2010», Борок, 9—13 окт. 2010 г. — Ярославль, 2010. — С. 123—125.
11. Кирпенко Н.И. Фитопатические свойства токсина синезеленых водорослей // Гидробиол. журн. — 1986. — Т. 22, № 1. — С. 48—50.
12. Кирпенко Н.И. Биологическая активность комплекса фенольных соединений водных растений // Актуальные проблемы водохранилищ: Всерос. конф., Борок, 29 окт.— 3 нояб. 2002 г.): Тез. докл. — Ярославль, 2002. — С. 132—133.

13. Кирпенко Н.И. Физиолого-биохимические эффекты взаимодействия водоростей в смешанных культурах // Гидробиол. журн. — 2011. — Т. 47, № 5. — С. 73—87.
14. Кирпенко Н.И., Курейшевич А.В., Мегведь В.А. К вопросу о метаболических взаимоотношениях гидробионтов // Озерные экосистемы: Биол. процессы, антропог. трансформ., качество воды: Материалы 3 Междунар. науч. конф., Минск — Нарочь, 17—22 сент. 2007 г. — Минск: Изд-во Центр Белорус. ун-та, 2007. — С. 19—20.
15. Кирпенко Н.И., Курейшевич А.В., Мегведь В.А. и др. К вопросу о механизмах формирования альгосообществ // Эколого-биол. пробл. вод и биоресурсов: пути решения: Сб. науч. тр. Всероссийск. конф., Ульяновск, 12—14 нояб., 2007 г. — Ульяновск, 2007. — С. 64—71.
16. Кирпенко Н.И., Мегведь В.А. Влияние алкалоидов цианобактерий на функциональную активность высших водных растений // Первичная продукция водных экосистем: Материалы Междунар. конф., Борок, 11—16 окт. 2004 г. — Ярославль, 2004. — С. 42—43.
17. Кирпенко Н.И., Мегведь В.А., Горбунова З.Н. Рост и функционирование микроводорослей под влиянием метаболитов *Nuphar lutea* (L.) Smith. // Совр. проблемы физиологии и биохимии водных организмов: Сб. статей. — Петрозаводск, 2005. — С. 70—75.
18. Кирпенко Н.И., Мегведь В.А., Шевченко Т.Ф. Особенности реакции планктонных водорослей на экстрактивные вещества корневища кубышки желтой *Nuphar lutea* (L.) Smith. // Гидробиол. журн. — 2006. — Т. 42, № 2. — С. 66—77.
19. Коган Ш.И., Чиннова Г.А. О взаимоотношениях *Ceratophyllum demersum* L. с некоторыми синезелеными водорослями // Там же. — 1972. — Т. 8, № 5. — С. 21—27.
20. Коган Ш.И., Садыков Х.С., Чиннова Г.А. и др. Влияние высших водных растений на развитие водорослей в водоемах Туркменской ССР // Формирование и контроль качества поверхностных вод. — Киев: Наук. думка, 1976. — Вып. 2. — С. 133—136.
21. Костилова Л.Е. Особенности состава и развития перифитона высших растений днепровских водохранилищ // Гидробиол. журн. — 1980. — Т. 16, № 5. — С. 127—129.
22. Котова Н.Н. Биологическая активность некоторых гидрофитов Воронежской области // Изв. Воронеж. гос. пед. ин-та. — 1979. — Вып. 206. — С. 40—50.
23. Кравцова Л.С., Ижболдина Л.А., Помазкина Г.В. и др. Элодея канадская в фитоценозах Малого моря озера Байкал / Проблемы экологии: Чтения памяти проф. М. М. Кожова: Тез. докл. Междунар. науч. конф. и Междунар. шк. для молодых ученых, Иркутск, 20—25 сент. 2010. — Иркутск, 2010. — С. 282.
24. Крючкова Л.А., Маковейчук Т.И., Яворская В.К., Курчий Б.А. Содержание салициловой кислоты в листьях проростков озимой пшеницы различной устойчивости к фитопатогенам // Физиол. и биохимия культ. раст. — 2006. — Т. 38, № 1. — С. 45—52.

25. Курашов Е.А., Крылова Ю.В., Митрукова Г.Г. Теоретические и практические аспекты изучения метаболитов макрофитов и их роли в пресноводных экосистемах / Материалы 1(7)-й Международ. конф. по водным макрофитам «Гидробиотаника 2010», Борок, 9—13 окт. 2010. — Ярославль, 2010. — С. 176—178.
26. Курейшев А.В. «Отклик» фитопланктона евтрофных водохранилищ на увеличение в воде содержания фосфора и азота // Гидробиол. журн. — 2005. — Т. 41, № 4. — С. 3—24.
27. Курейшев А.В., Гусейнова В.П. Изменение количественных и функциональных показателей фитопланктона при совместном обитании с водяным орехом (*Trapa natans* L.) // Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-та; Сер.: Біологія. — 2005.— № 3 (26). — С. 238—240.
28. Курейшев А.В., Курпенко Н.И., Мегведь В.А. Аллелопатическое влияние некоторых макрофитов на функционирование планктонных водорослей // Алелопатія та сучасна біологія: Матеріали Міжнар. наук. конф., Київ, 17—19 жовт. 2006 р. — К.: Фітосоціоцентр, 2006. — С. 68—74.
29. Лукина Л.Ф., Смирнова Н.Н. Физиология высших водных растений. — Киев: Наук. думка, 1988. — 186 с.
30. Мегведь В.А., Горбунова З.Н. Каталазная активность зеленых и синезеленых водорослей // IX съезд Гидробиол. об-ва РАН, Тольятти, 18—22 сент. 2006 г.: Тез. докл., т. II / Отв. ред. акад. РАН, д.б.н. А. Ф. Алимов, чл.-корр., д.б.н. Г. С. Розенберг. — Тольятти: ИЭВБ РАН, 2006. — С. 27.
31. Мережка А.И., Рябов А.К., Цыцарин Г.В. Влияние макрофитов на некоторые гидрохимические показатели мелководий Кременчугского водохранилища // Гидробиол. журн. — 1977. — Т. 13, № 3. — С. 111—115.
32. Метейко Т.Я. Метаболиты высших водных растений и их роль в гидробиоценозах (обзор) // Там же. — 1981. — Т. 17, № 4. — С. 3—14.
33. Минаева О.М., Акимова Е.Е., Минаев К.М. и др. Поглощение ряда тяжелых металлов из водных растворов растениями водного гиацинта (*Eichkornia crassipes* (Mart) Solms) // Вестн. Томск. гос. ун-та. — 2009. — № 4. — С. 106—111.
34. Николаев Ю.А., Орлеанский В.К., Казаков А.Е. Коммуникация в сообществах микроорганизмов — основа общественных отношений высокоорганизованных форм жизни // Бюл. Моск. об-ва испытателей природы. Отдел биологический. — 2009. — Т. 114, вып. 2. (Приложение 1. Физиология и генетика микроорганизмов в природных и экспериментальных системах). — С. 70—73.
35. Оксий О.П. О ценологическом изучении водорослей в пресных водоемах // Гидробиол. журн. — 1976. — Т. 12, № 2. — С. 5—11.
36. Остроумов С.А., Шестакова Т.В. Снижение измеряемых концентраций Cu, Zn, Cd, Pb в воде экспериментальных систем с *Ceratophyllum demersum*: потенциал фиторемедиации // Докл. РАН. — 2009. — Т. 428, № 2. — С. 282—285.
37. Патыка В.Ф., Наумов Г.Ф., Погоба Л.В. и др. Агроэкологическая роль азотфиксирующих микроорганизмов в аллелопатии высших растений / Под ред. В. Ф. Патыки. — Киев: Основа, 2004. — 320 с.

38. *Пуга С.В.* Алелопатичні особливості формування і функціонування симбіотичних систем *Bradyrhizobium* sp. (*Lupinus*) — *Lupinus* L. // *Фізіологія рослин: проблеми та перспективи розвитку.* — К.: Логос, 2009. — Т. 1. — С. 404—416.
39. *Прокошева Л.И., Трембала Я.С., Охотникова О.В.* Роль высших водных растений в очистке водоемов // *Университетская наука: взгляд в будущее.* Сб. трудов 72-1 науч. конф. КГМУ и сессии Центрально-Черноземного науч. центра РАМН, Всероссийский симпозиум «Закономерности интеграции физиологических функций в норме и их дезинтеграция в патологии; (посвящается памяти чл.-корр. РАМН, проф. А. В. Завьялова), Курск, 2007 г. — Курск, 2007. — Т. 3. — С. 136.
40. *Пугач В.І.* Розвиток фітопланктону в заростях вищих водних рослин на мілководдях Кременчуцького водоймища // *Гідробіологічні дослідження водойм України: Матеріали наук. конф.* — К. : Наук. думка, 1976. — С. 39—40.
41. *Растительность и бактериальное население Днепра и его водохранилищ* / Отв. ред. Н. В. Кондратьева. — Киев: Наук. думка, 1989. — 232 с.
42. *Романенко В.Д., Сакевич О.Й., Усенко О.М.* Вищі водяні рослини, як чинник обмеження «цвітіння» води ціанобактеріями // *Доп. НАН України.* — 2005. — № 8. — С. 174—177.
43. *Романенко В.Д., Сакевич А.И., Усенко О.М.* Метаболические механизмы взаимодействия высших водных растений и цианобактерий — возбудителей «цветение» воды // *Гидробиол. журн.* — 2005. — Т. 41, № 3. — С. 45—57.
44. *Романенко В.Д., Сакевич А.И., Усенко О.М.* О механизме действия легкоокисляющихся фенолов на фотосинтетическую активность водорослей // *Там же.* — 2006. — Т. 42, № 2. — С. 87—97.
45. *Русанов А.Г., Хромов В.М.* Влияние плотности перифитона и субстрата на содержание биогенных элементов и взаимоотношения бактерий и водорослей перифитона // *Гидробиотаника 2005: Материалы VI Всерос. шк.-конф. по водным макрофитам, Борок, 11—16 окт. 2005 г.* — Рыбинск: ОАО Рыбин. дом печати, 2006. — С. 340—342.
46. *Сакевич А.И.* Экзометаболиты пресноводных водорослей. — Киев: Наук. думка, 1985. — 200 с.
47. *Сакевич А.И., Кирпенко Н.И., Мегведь В.А. и др.* Влияние полифенолов высших водных растений на функциональную активность планктонных водорослей // *Гидробиол. журн.* — 2005. — Т. 42, № 4. — С. 104—116.
48. *Сакевич О.Й., Кришталь О.В.* Метаболіти алкалоїдної природи деяких видів прісноводних водоростей // *Наук. зап. Терноп. держ. пед. ун-ту. Серія: Біологія. Спецвипуск: Гідроекологія.* — 2001. — № 4 (15). — С. 91—92.
49. *Сакевич А.И., Усенко О.М.* Экзометаболиты водных макрофитов фенольной природы и их влияние на жизнедеятельность планктонных водорослей // *Гидробиол. журн.* — 2003. — Т. 39, № 3. — С. 36—44.
50. *Сакевич О.Й., Усенко О.М.* Алелопатія в гідроекосистемах. — К., 2008. — 342 с.

51. Самуилов В.Д., Васильев Л.А., Дзюбинская Е.В. и др. Гиперчувствительный ответ патогенам: защитное действие фенольных соединений // Бюлл. Моск. об-ва испытателей природы. Отд. Биол. — М., 2009. — Т. 114, вып. 2. — С. 94—96. (Приложение 1: Физиология и генетика микроорганизмов в прир. и эксперим. системах).
52. Саут Р., Уиттик А. Основы альгологии. — М.: Мир, 1990. — 597 с.
53. Семенченко В.П., Разлуцкий В.И., Бусева Ж.Ф. и др. Влияние макрофитов на планктонное сообщество в прибрежной зоне озер // Совр. проблемы гидроэкологии: Тез. докл. 4-й междунар. науч. конф., посв. памяти проф. Г. Г. Винберга, С.-Петербург, 11—15 окт. 2010 г. — СПб., 2010. — С. 161.
54. Сиренко Л.А., Козицкая В.Н. Биологически активные вещества водорослей и качество воды. — Киев: Наук. думка, 1988. — 254 с.
55. Сошникова О.В. Изучение химического состава и биологической активности растений рода крапива: Автореф. дис. ... канд. фарм. наук. — Курск: Курск. гос. мед. ун-т, 2006. — 22 с.
56. Струбицкий И.В. Регуляция системой «фенольные соединения: ферредоксин: тиоредоксин» ферментов энергетического обмена *Microcystis aeruginosa* Kütz. emend Ekenk. // Гидробиол. журн. — 1987. — Т. 23, № 4. — С. 45—54.
57. Таращук О.С. Вплив біотичних та абіотичних факторів на видове різноманіття і вирівняність епіфітних угруповань водоростей річкової ділянки Канівського водосховища (Україна) // Совр. проблемы гидробиологии. Перспективы, пути и методы решений—2: Материалы Международ. науч. конф. — Херсон, 2008. — С. 458—463.
58. Таращук О.С., Шевченко Т.Ф., Клоченко П.Д. Видовой состав фитоэпифитона высших водных растений озерного участка Каневского водохранилища (Украина) / Материалы 1(7)-й Международ. конф. по водным макрофитам «Гидробиотаника 2010», Борок, 9—13 окт. 2010 г. — Ярославль, 2010. — С. 288—291.
59. Тимофеева С.С., Стом Д.И., Белых Л.И. и др. Деструкционная активность высших водных растений по отношению к фенольным соединениям // Первая Всесоюз. конф. по высш. вод. и прибреж.-вод. растениям: Тез. докл. Борок, 7—9 сент. 1977. — Борок, 1977. — С. 145—146.
60. 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.
61. Усенко О.М., Сакевич А.И. Аллелопатическое влияние высших водных растений на функциональную активность планктонных водорослей // Гидробиол. журн. — 2005. — Т. 41, № 1. — С. 55—67.
62. Усенко О.М. Вплив вищої водяної рослинності на розвиток фітопланктону // Наук. зап. Терноп. держ. пед. ун-ту. Серія: Біологія. Спец. вип.: Гідроекологія. — 2005. — № 3 (26). — С. 445—447.
63. Усенко О.М., Сакевич О.Й., Балагда О.В. Резистентність водоростей до біологічно активних речовин. — К.: Логос, 2010. — 192 с.
64. Хайлов К.М. Экологический метаболизм в море. — К.: Наук. думка, 1971. — 252 с.

65. *Adami M., Waisel G.* Inter-relationships between *Najas marina* L. and three other species of aquatic macrophytes // *Hydrobiologia*. — 1985. — Vol. 126, N 2. — P. 169—173.
66. *Al-Shehri A.M.* Differential sensitivities of different *Scenedesmus obliquus* strains to macrophytes *Stratiotes aloides* // *J. Appl. Sci.* — 2010. — Vol. 10. — P. 1769—1774.
67. *An Y., Shen Y., Wu L. et al.* A change of phenolic acids content in poplar leaves induced by methyl salicylate and methyl jasmonate // *J. Forestry Res.* — 2006. — Vol. 17, N 2. — P. 107—110.
68. *Baron J.L., Ostrofsky M.L.* The effects of macrophyte tannins on the epiphytic macroinvertebrate assemblages in Sandy Lake, Pennsylvania // *J. Freshwater Ecol.* — 2010. — Vol. 25, N 3. — P. 457—465.
69. *Baziramakenga R., Simard R.R., Leroux G.D.* Effects of benzoic and cinnamic acids on growth, mineral composition and chlorophyll content of soybean // *J. Chem. Ecol.* — 1994. — Vol. 20. — P. 2821—2833.
70. *Baziramakenga R., Leroux G.D., Simard R.R.* Effects of benzoic and cinnamic acids on membrane permeability of soybean roots // *Ibid.* — 1995. — Vol. 21. — P. 1271—1285.
71. *Bilețchi L.* Contribuții la cercetarea plantelor acvatice superioare în fluviul Nistru // *Transboundary Dnister river basin management and the EU water framework directive: Intern. Conf.* — Chișinău, October 2—3, 2008. — Chișinău, 2008. — P. 32—35.
72. *Bonin D.J., Maestrini S.Y.* Importance of organic nutrients for phytoplankton growth in natural environments: implications for algal species succession // *Canad. Bull. Fish. and Aquat. Sci.* — 1981. — N 210. — P. 279—291.
73. *Brodersen P., Malinovsky F.G., Hématy K. et al.* The role of salicylic acid in the induction of cell death in *Arabidopsis thaliana* // *Plant Physiol.* — 2005. — Vol. 138, N 2. — P. 1037—1045.
74. *Camacho R.F., Martinez S.M.E., Sánchez V.S.* Influencia del pH en el crecimiento heterotrófico de *Chlorella pyrenoidosa* // *Afinidad*. — 1988. — Vol. 45, N 418. — P. 497—502.
75. *Cheng X., Li X.-P.* Long-term changes in nutrients and phytoplankton response in Lake Dianshan, a shallow temperate lake in China // *J. Freshwater Ecol.* — 2010. — Vol. 25, N 4. — P. 549—554.
76. *Chetsumon A., Umeda F., Maeda I. et al.* Broad spectrum and mode of action of an antibiotic produced by *Scytonema* sp. TISTR 8208 in a seaweed-type bioreactor // *Appl. Biochem. Biotech.* — 1998. — N 70. — P. 249—256.
77. *Choi C.-S., Kim K.-I., Hong H.-D. et al.* Phenolic acid composition and antioxidative activity of white ginseng (*Panax ginseng* C. A. Meyer) // *J. Ginseng Res.* — 2008. — Vol. 30, N 1. — P. 22—30.
78. *Crossetti L.O., Bicudo C.E., De M.* Adaptations in phytoplankton life strategies to imposed change in a shallow urban tropical eutrophic reservoir, Garcas Reservoir, over 8 years // *Hydrobiologia*. — 2008. — Vol. 614, N 1. — P. 91—105.

79. Davey M.P., Bryant D.N., Cummins I. et al. Effects of elevated CO₂ on the vasculature and phenolic secondary metabolism of *Plantago maritima* // Phytochemistry. — 2004. — Vol. 65, N 15. — P. 2197—2204.
80. Devi S.R., Prasad M.N.V. Effect of ferulic acid on the growth and hydrolytic enzymes of germinating maize (*Zea mays* L.) seeds // J. Chem. Ecol. — 1992. — Vol. 18. — P. 1981—1990.
81. Einhelling F.A. Mechanism and modes of action of allelochemicals // The science of allelopathy / Ed. by A. R. Putman, C. S. Tang. — N.-Y.: John Wiley and Sons, 1986. — P. 171—189.
82. Elakovich S.D., Wooten G.W. Allelopathic potential of *Nuphar lutea* (L.) Sibth. & Sm. (Nimphaeaceae) // J. Chem. Ecol. — 1991. — Vol. 17, N 4. — P. 707—714.
83. Fan Y., Zhao Q., Yao Y. Influence of different covering treatments on contents of bioactive substance in the leaves of *Acer truncatum* // Linze kexue = Sci. Silv. Sin. — 2007. — Vol. 43, N 1. — P. 50—54.
84. Feuchtmayr H., Moran R., Hatton H. et al. Global warming and eutrofication: effects on chemistry and autotrophic communities in experimental hypertrophic shallow lake mesocosms // J. Appl. Ecol. — 2009. — Vol. 46, N 3. — P. 713—723.
85. Gardner H.W. Biological roles and biochemistry of the lipoxygenase pathway // HortScience. — 1995. — Vol. 30, N 2. — P. 197—205.
86. Gross E.M., Hilt S., Lombardo P. et al. Searching for allelopathic effects of submerged macrophytes on phytoplankton — state of the art and open questions // Hydrobiologia. — 2007. — Vol. 584, N 1. — P. 77—88.
87. Havens K.E., Jin K.-R., Jricanin N. et al. Phosphorus dynamics at multiple time scales in the pelagic zone of a large shallow lake in Florida, USA // Ibid. — 2007. — Vol. 581, N 1. — P. 25—34.
88. He C., Wang C. The allelopathic effect of *Acorus tatarinowii* upon algae // J. Environ. Sci. — 2001. — Vol. 13, N 4. — P. 481—484.
89. Hegazy A.K., Amer W.M., Khedr A.A. Allelopathic effect of *Nymphaea lotus* L. on growth and yield of cultivated rice around Lake Manzala (Nile Delta) // Ibid. — 2001. — Vol. 464, N 1—3. — P. 133—142.
90. Hong Y., Hu H.Y., Li F.M. Physiological and biochemical effects of allelochemical ethyl 2-methyl acetoacetate (EMA) on cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* // Exotoxicol Environ. Saf. — 2008. — Vol. 71 (2). — P. 527—534.
91. Hong Y., Hu H.Y., Xie X. et al. Responses of enzymatic antioxidants and non-enzymatic antioxidants in the cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* to the allelochemical ethyl 2-methyl acetoacetate (EMA) isolated from reed (*Phragmites communis*) / J. Plant Physiol. — 2008. — Vol. 165, N 12. — P. 1264—1273.
92. Jang M.-H., Ha K., Takamura N. Reciprocal allelopathic responses between toxic cyanobacteria (*Microcystis aeruginosa*) and duckweed (*Lemna japonica*) // Toxicon. — 2007. — Vol. 49, N 5. — P. 727—733.
93. Kalinova J., Vrchotova N., Triska J. Exudation of allelopathic substances in buckwheat (*Fagopyrum esculentum* Moench) // J. Agr. and Food Chem. — 2007. — Vol. 55, N 16. — P. 6453—6459.

94. Klessig D.F., Malamy J. The salicylic acid signal in plants // Plant Mol. Biol. — 1994. — Vol. 26. — P. 1439—1458.
95. Kolada A. The use of aquatic vegetation in lake assessment: testing the sensitivity of macrophyte metrics to anthropogenic pressures and water quality // Hydrobiologia. — 2010. — Vol. 656, N 1. — P. 133—147.
96. Kumiko T., Noriko T., Minoru M. et al. Assessment method for leaf litters allelopathic effect on Cyanobacteria // J. Aquat. Plant. Management. — 2005. — Vol. 43. — P. 43—46.
97. Lei Z., Xu D., Gu J. et al. Distribution characteristics of aquatic macrophytes and their effects on the nutrients of water and sediment in Taihu lake // J. Agro-Environ. Sci. — 2008. — Vol. 27, N 2. — P. 698—704.
98. Li F.M., Hu H.Y. Isolation and characterization of a novel antialgal allelochemical from *Phragmites communis* / Appl. Environ. Microbiol. — 2005. — Vol. 71, N 11. — P. 6545—6553.
99. Li F.M., Hu H.Y., Chong Y.X. et al. Effects of allelochemical isolated from *Phragmites communis* on algal membrane permeability / Huan Jing Ke Xue. — 2007. — Vol. 28, N 11. — P. 2453—2456.
100. Li F.M., Hu H.Y., Chong Y.X. et al. Effects of allelochemical EMA isolated from *Phragmites communis* on algal cell membrane lipid ultrastructure / Ibid. — 2007. — Vol. 28, N 7. — P. 1534—1538.
101. Macías F.A., Molinillo J.M.G., Varela R.M. et al. Allelopathy — a natural alternative for weed control // Pest Management Sci. — 2007. — Vol. 63, N 4. — P. 327—348.
102. Makarska E., Michalak M. Aktywność przeciwutleniająca kwasów fenolowych jęczmienia jarego // Annals Universitatis Mariae Curie-Skłodowska — 2005. — Vol. 60. — S. 263—269.
103. Mathe C., Beyer D., Erdati F. et al. Microcystin-LR induces abnormal root development by altering microtubule organization in tissue-cultured common reed (*Phragmites australis*) plantlets // Aquat. Toxicol. — 2009. — Vol. 92, N 3. — P. 122—130.
104. Mishra R.P.N., Singh R.K., Jaiswal H.K. et al. Rhizobium-mediated induction of phenolics and plant growth promotion in rice (*Oryza sativa* L.) // Current Microbiol. — 2006. — Vol. 52, N 5. — P. 383—389.
105. Mitova M., Taskova R., Popov S. et al. GC/MS analysis of some bioactive constituents from *Carthamus lanatus* L. // Z. Naturforsch. — 2003. — Vol. 58. — P. 697—703.
106. Morris K., Bailey P.C.E., Boon P.G. et al. Effect of plant harvesting and nutrient enrichment on phytoplankton community structure in a shallow urban lake // Hydrobiologia. — 2006. — Vol. 571, N 1. — P. 77—91.
107. Mulderij G., Mau B., van Donk E. et al. Allelopathic activity of *Stratiotes aloides* on phytoplankton — towards identification of allelopathic substances // Ibid. — 2007. — Vol. 584, N 1. — P. 89—100.
108. Nakai S., Inoue Y., Hosomi M. et al. *Myriophyllum spicatum*-released allelopathic polyphenols inhibiting growth of blue-green algae *Microcystis aeruginosa* // Water Res. — 2000. — Vol. 34. — P. 3026—3032.

109. Park M.-H., Han M.-S., Ahn C.-Y. et al. Growth inhibition of bloom-forming cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* by rice straw extract // Letters in Appl. Microbiol. — 2006. — Vol. 43, N 3. — P. 307—312.
110. 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, Київ, 17—20 вер. 2007 р. — К.: Фітосоціоцентр, 2007. — С. 32.
111. Patterson D.T. Effects of allelopathic chemical on growth and physiological responses of soybean (*Glycine max.*) // Weed Sci. — 1981. — Vol. 29, N 1. — P. 53—59.
112. Pflugmacher S. Possible allelopathic effects of cyanotoxins, with reference to microcystin-LR, in aquatic ecosystems // Environ. Toxicol. — 2002. — Vol. 17. — P. 407—413.
113. Ratushnyak A.A. The investigation of exometabolism of some aquatic macrophytes // Global J. Environ. Res. — 2008. — Vol. 2 (2). — P. 92—95.
114. Ratushnyak A.A., Andreeva M. G., Trushin M.V. The exometabolite assemblage of aquatic macrophytes may enhance the growth and oil-destructive activity of *Pseudomonas melochlora* // Advances in Biol. Res. — 2008. — Vol. 2 (5—6). — P. 104—107.
115. Ratushnyak A.A., Abramova K.I., Shagidullin R.R. et al. Ecologic plasticity of *Typha angustifolia* under the action of nitrate-nitrogen // World Appl. Sci. J. — 2010. — Vol. 8 (8). — P. 1032—1035.
116. Rioux D., Simard M., Laflamme G. Characterization of phenolic compounds in two pine species resistant to the European race of *Gremmeniella abietina*, the causal agent of scleroderris canker: Abstr. Annual Meeting of the Canadian Phytopathological Society, Edmonton, 15—18 June, 2005 // Canad. J. Plant Pathol. — 2005. — Vol. 27, N 3. — P. 476.
117. Ruhland C.T., Xiong F.S., Clark W.D. et al. The influence of ultraviolet-B radiation on growth, hydroxycinnamic acids and flavonoids of *Deschampsia antarctica* during springtime ozone depletion in Antarctica // Photochem. and Photobiol. — 2005. — Vol. 81, N 5. — P. 1086—1093.
118. Scholz B., Liebezeit G. Chemical screening for bioactive substances in culture media of microalgae and cyanobacterial from marine and brackish water habitats: First results // Pharm. Biol. — 2006. — Vol. 44, N 7. — P. 544—549.
119. Sieglar D.S. Plant secondary metabolism. — Boston: Kluwer Acad. Publ., 1998. — 115 p.
120. Souto C., Pellissier F., Chiapusio G. Allelopathic effects of humus phenolics on growth and respiration of mycorrhizal fungi // J. Chem. Ecol. — 2000. — Vol. 26. — P. 2015—2023.
121. Takeda F., Aikawa Y., Nishimura O. et al. Allelopathic potential against *Microcystis aeruginosa* by emergent macrophytes on floating beds // J. Water and Environ. Technol. — 2011. — Vol. 9, N 4. — P. 371—380.
122. Takeda F., Nakano K., Nishimura O. et al. Allelopathic potential of *Potamogeton pusillus* community against *Microcystis aeruginosa* // Ibid. — 2011. — 9, N 1. — P. 21—28.

123. Tam L.T., Eymann C., Albrecht D. et al. Differential gene expression in response to phenol and catechol reveals different metabolic activities for the degradation of aromatic compounds in *Bacillus subtilis* // Environ. Microbiol. — 2006. — Vol. 8, N 8. — P. 1408—1427.
124. Tang L., Chong Y.-X., Wu Q.-T. et al. Allelopathic effect of *Myriophyllum spicatum* on the growth of algae // J. South China Agr. Univ. (Natur. Sci. Ed.). — 2007. — Vol. 28, N 4. — P. 42—46.
125. Upadhyay G., Singh B.N., Singh H.B. et al. Phenolic contents and antioxidant potential of Rhododendron species // Indian J. Agr. Biochem. — 2005. — Vol. 18, N 1. — P. 35—38.
126. Weinig C., Gravuer K.A., Kane N.C. et al. Testing adaptive plasticity to UV: costs and benefits of stem elongation and light-induced phenolics // Evolution. — 2004. — Vol. 58, N 12. — P. 2645—2656.
127. Werner R.A., Rossmann A., Schwarz C. et al. Biosynthesis of gallic acid in *Rhus typhina*: discrimination between alternative pathways from natural oxygen isotope abundance // Phytochemistry. — 2004. — Vol. 65, N 20. — P. 2809—2813.
128. Xian Q., Chen H., Zou H. et al. Allelopathic activity and nutrients competition between *Ceratophyllum demersum* and *Microcystis aeruginosa* // Fourth World Congress on Allelopathy. — 2005. — http://regional.org.au/au/allelopathy/2005/2/2/2484_xianqm.htm.
129. Xian Q., Chen H., Zou H. et al. Allelopathic activity of volatile substance from submerged macrophytes on *Microcystis aeruginosa* // Acta Ecologica Sinica. — 2006. — Vol. 26, N 11. — P. 3549—3554.
130. Xiao X., Lou L.P., Li H. et al. Algal control ability of allelopathically active submerged macrophytes: a review // Chin. J. Appl. Ecol. — 2009. — Vol. 20(3). — P. 705—712.
131. Yuan J.-F., Zhang Z.-S. Biochemical interference of aquatic macrophyte *Ceratophyllum demersum* on algae // Acta Ecol. Sinica. — 1993. — Vol. 13, N 1. — P. 45—50.