

**“Зеленые приливы”:
новые последствия эвтрофирования природных вод
(приглашенный обзор)**

М. И. ГЛАДЫШЕВ^{1,2}, Ю. И. ГУБЕЛИТ³

¹ Сибирский федеральный университет
660041, Красноярск, просп. Свободный, 79
E-mail: glad@ibp.ru

² Институт биофизики
Федерального исследовательского центра “Красноярский научный центр СО РАН”
660036, Красноярск, Академгородок, 50/50

³ Зоологический институт РАН
199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., 1

Статья поступила 17.09.2018

После доработки 24.09.2018

Принята к печати 24.09.2018

АННОТАЦИЯ

В последние десятилетия, наряду со сравнительно хорошо изученным “цветением”, вызываемым фитопланктоном, глобальное распространение получило “цветение” морских и пресных вод, обусловленное литоральными донными макроводорослями трех родов: *Ulva*, *Cladophora* и *Spirogyra*. В настоящем обзоре предпринята попытка приблизиться к пониманию, почему именно эти таксоны зеленых нитчатых водорослей начинают бурно расти весной во многих водоемах и водотоках, в том числе – в олиготрофных, а затем поднимаются со дна, образуя плавающие маты (метафитон), и их гниющие массы выносятся на берег, что приводит к существенному экологическому и экономическому ущербу. Рассматриваются как отличительные, так и общие эколого-физиологические характеристики *Ulva*, *Cladophora* и *Spirogyra*, способствующие формированию “зеленых приливов”. Хотя очевидной причиной повышения биомассы водорослей является эвтрофирование (поступление азота и фосфора из сельскохозяйственных, промышленных и бытовых стоков, аквакультуры), выдвинута гипотеза, что для образования “зеленого прилива” ключевую роль играет локализация внешних потоков элементов минерального питания (поверхностный сток или разгрузка грунтовых вод), а также биогенное переключение внутренних потоков азота и фосфора из пелагиали в литораль (бентификация). Обсуждаются меры борьбы с данным явлением. Подчеркивается необходимость более подробного изучения метафитонной стадии вегетации донных макроводорослей. Отмечается, что требуется пересмотр существующей концепции олиготрофных/эвтрофных вод, в которой учитывается только продукция пелагической части водных экосистем.

Ключевые слова: вредоносное “цветение” водорослей, *Ulva*, *Cladophora*, *Spirogyra*, метафитон, бентификация.

“ЦВЕТЕНИЕ” ПРИРОДНЫХ ВОД

Вредоносное “цветение” пресноводных озер и водохранилищ планктонными цианобактериями – широко известное явление, изучению которого посвящено огромное число работ гидробиологов всего мира [Paerl et al., 2001; Brookes, Carey, 2011; Ibelings et al., 2016; Paerl, 2017]. В морях этот процесс, вызванный планктонными перидиниевыми микроводорослями, получил название “красного прилива” и также является предметом пристального изучения в течение длительного времени [Chambouvet et al., 2008]. “Цветение” морских и пресных вод фитопланктоном объясняется их эвтрофированием, т. е. поступлением в толщу воды больших количеств элементов минерального питания в первую очередь – фосфора, а также азота [Chambouvet et al., 2008; Brookes, Carey, 2011; Ibelings et al., 2016; McCrackin et al., 2017].

Практические меры борьбы с планктонным “цветением” включают снижение внешней и внутренней фосфорной нагрузки на водоем [Brookes, Carey, 2011; McCrackin et al., 2017]. Внешняя поступает из наземных (в основном антропогенных) источников. Главные способы борьбы ней – очистка сточных вод и повышение культуры земледелия [Brookes, Carey, 2011; McCrackin et al., 2017]. Внутренняя нагрузка возникает за счет поступления в толщу воды фосфора, накопившегося в донных отложениях [Hupfer, Lewandowski, 2008; Vormans et al., 2016; Orihel et al., 2017]. В данном случае имеет место перераспределение потоков фосфора внутри водной экосистемы, которое связано со сложной сетью экологических взаимодействий [Jeppesen et al., 1999; Philips et al., 1999; Gulati et al., 2008]. Поэтому в отличие от достаточно простых и понятных, хотя дорогостоящих и сложных в реализации мер по снижению внешней нагрузки (для этого следует “все-го лишь” прекратить сбрасывать неочищенные стоки и бесконтрольно сыпать удобрения на поля), при снижении внутренней нагрузки необходимо контролировать множество факторов. Считается, что для борьбы с “цветением” цианобактерий следует применять биоманипуляцию трофическими цепями [Jeppesen et al., 1999; Philips et al., 1999; Gulati et al., 2008; Triest et al., 2016] и/или

так называемые геотехнологии [Mackay et al., 2014; Lurling et al., 2016]. В случае успеха перечисленных выше мер, концентрация фосфора в воде снижается, т. е. экосистема переходит из эвтрофного в мезотрофное или олиготрофное состояние, и, соответственно, снижается продукция и биомасса фитопланктона, и “цветение” воды прекращается.

“ЗЕЛЕННЫЕ ПРИЛИВЫ”

В последние десятилетия, наряду со сравнительно хорошо изученным “цветением”, вызываемым фитопланктоном, внимание гидробиологов все больше стал привлекать иной, менее исследованный феномен, а именно “цветение”, вызываемое литоральными донными макроводорослями, чаще всего зелеными нитчатými водорослями [Valiela et al., 1997]. Нитчатые водоросли, которые обычно обрастают твердые субстраты, могут также развиваться и на мягких грунтах. Их способность осваивать новые ниши на мягких грунтах делает данные водоросли еще более важным элементом продуктивности и функционирования прибрежных экосистем [Lehvo, Väick, 2001]. При массовом развитии “нитчаток” происходит образование плавающих и погруженных водорослевых матов, которые образуются не только в непосредственной близости от источника биогенных веществ, но встречаются и в открытых участках моря [Väick et al., 2000; Lehvo, Väick, 2001]. Обычно появление водорослевых матов происходит поздней весной или ранним летом, когда первая генерация водорослей отрывается от субстрата, оседает на дно и в дальнейшем разлагается. При этом часть водорослей остаются живыми и могут успешно перезимовать в таком состоянии [Väick et al., 2000]. Выжившие водоросли служат своеобразным “талломным банком”, который перезимовав на дне, весной начинает снова расти [Väick et al., 2000]. Поскольку огромные массы этих водорослей после отрыва от субстрата выносятся на берег, где отмирают и разлагаются, данное явление получило название “зеленый прилив”. По аналогии отмечаются также “золотистые приливы” или “бурые приливы”, вызываемые бурными водорослями,

например, *Sargassum* [Smetacek, Zingone, 2013]. Однако они имеют локальный характер, и потому ограничимся анализом только “зеленых приливов”.

Хотя данное явление известно с незапамятных времен, именно в последние 30–40 лет оно получило глобальное распространение [Morand, Merceron, 2005; Ye et al., 2011]. Гниющие массы водорослей делают невозможным использование береговой полосы (пляжей) для целей рекреации и тем самым приносят огромный экономический ущерб [Thybo-Christesen et al., 1993; Ye et al., 2011; Zhang et al., 2011; Smetacek, Zingone, 2013; Lenzi, 2014; Kwon et al., 2017; Wu et al., 2018]. При массовом росте макроводоросли вытесняют высшие водные растения, такие как *Zostera*, и многолетние макроводоросли, такие как *Fucus vesiculosus*, вероятно, вследствие затенения, способности к быстрому заселению субстрата и негативному эффекту на выживаемость заростков многолетних макроводорослей, а также повышению концентрации сероводорода при гниении [Lehvo, Bäck, 2001; Berger et al., 2003]. Под толстыми водорослевыми матами возникает недостаток кислорода, следствием которого является гибель макрозообентоса, сокращение видового разнообразия, поскольку выживают только виды, устойчивые к гипоксии [Orlova et al., 1999; Lehvo, Bäck, 2001]. В целом развитие макроводорослей изменяет структуру литоральных трофических сетей, что приводит к негативным последствиям для прибрежного рыболовства и перелетных птиц [Thybo-Christesen et al., 1993; Valiela et al., 1997; Kraufvelin, Salovius, 2004; Migliore et al., 2012; Lenzi, 2014]. “Зеленые приливы” могут длиться десятилетиями [Wang et al., 2015].

Очевидно, что основной причиной увеличения биомассы водорослей является увеличение потока элементов минерального питания, т. е. эвтрофирование прибрежных вод [Valiela et al., 1997; Morand, Merceron, 2005; Ye et al., 2011; Cattaneo et al., 2013; Smetacek, Zingone, 2013; Wang et al., 2015; Kwon et al., 2017; Li et al., 2017]. Тем не менее конкретные экологические механизмы возникновения или прекращения “зеленого прилива” в той или иной водной экосистеме в настоящее время неизвестны [Cattaneo et al.,

2013; Smetacek, Zingone, 2013; Frossard et al., 2014]. Более того, многие “зеленые приливы” наблюдаются в водах, не подверженных антропогенному загрязнению [Ye et al., 2011]. Также неизвестно, почему “цветение” в литорали возникает за счет только небольшого числа видов, принадлежащих всего к трем родам зеленых водорослей, а именно: *Ulva*, *Cladophora* и *Spirogyra*? Рассмотрим экологические особенности “зеленых приливов”, вызываемых представителями каждого из этих родов.

ULVA

Зеленые водоросли рода *Ulva* встречаются в прибрежье морей практически повсеместно, достигая биомассы 0,2–600 кг сырого веса на м² и соотношения продукции к биомассе 1,5–4,5 [Morand, Merceron, 2005]. Они имеют двуслойный листообразный таллом, который может ветвиться и у некоторых видов напоминает талломы нитчатых водорослей. Из-за высокой морфологической пластичности определение видов этого рода затруднительно, поэтому в последние годы все чаще практикуется определение видов *Ulva* с помощью совместного использования классических и молекулярных методов [Hofmann et al., 2010]. Именно представители этого рода формируют большинство “зеленых приливов” в мире [Ye et al., 2011; Ge et al., 2017]. *Ulva prolifera* (ранее идентифицируемая как *Enteromorpha prolifera*) вызвала в мае – июле 2008 г. крупнейший “зеленый прилив”: в Желтом море площадь дрейфующего пятна этих водорослей достигла, по разным оценкам, 30–60 тыс. км², а их собранная при очистке побережья биомасса составила 1 млн т [Liu et al., 2009; Ye et al., 2011; Smetacek, Zingone, 2013; Wang et al., 2015]. Вероятнее всего, крупнейший в истории “зеленый прилив” оказался спровоцирован массовой аквакультурой красной водоросли *Porphyra yezoensis*, употребляемой в пищу в Китае и соседних странах [Liu et al., 2009; Wang et al., 2015]. *U. prolifera* поселялась и росла с внешней стороны сетчатых контейнеров, в которых выращивалась порфира, а также на рамах (поплавках) и канатах, скрепляющих контейнеры. При очистке канатов и других конструк-

ций аквакультуры, *U. prolifera* массово попала в воду и образовала плавучие маты, в которых продолжила интенсивно расти [Liu et al., 2009; Wang et al., 2015]. По некоторым расчетам, 500 т *Ulva*, сброшенных в воду при очистке конструктивных элементов аквакультуры *Porphyra*, выросли до 1 млн т в течение шести недель [Smetacek, Zingone, 2013].

Почему же именно *Ulva* способна к бурному массовому росту, который не наблюдается у других макроводорослей [Ge et al., 2017]? Вряд ли в настоящее время возможно дать исчерпывающий ответ на этот вопрос. Тем не менее исследователи выделяют некоторые черты *Ulva*, которые способствуют ее “зеленым приливам”. Прежде всего, подчеркивается, что *Ulva*, являясь доминантным бентосным видом, способна также расти и после отрыва от субстрата [Liu et al., 2009; Smetacek, Zingone, 2013]. Размножение водоросли значительно стимулируется при ее фрагментации, увеличивая скорость споруляции с 15 до 80 % [Gao et al., 2017]. При этом фрагменты 0,5 мм бывают почти полностью покрыты спорангиями [Gao et al., 2017]. Упомянутая выше механическая очистка канатов и других конструкций в аквакультуре, очевидно, сопровождалась фрагментацией *Ulva*, что и привело к последующему ускорению ее роста в плавающих матах. Пищевая активность беспозвоночных животных, потребляющих саму макроводоросль и (или) эпифитов на ее поверхности, также способствует фрагментации и, вероятно, ускорению роста [Gao et al., 2017]. Кроме того, факторами, вызывающими фрагментацию и способствующими “зеленым приливам” считаются волновая активность и работа винтов корабельных и лодочных моторов [Gao et al., 2017]. На экстраординарную способность *Ulva* к размножению как половому, так и вегетативному, указывают и другие авторы [Ye et al., 2011]. Отмечается важность именно вегетативного размножения, в том числе – способность вегетативных клеток и целых талломов перезимовывать в донных отложениях и размножаться при наступлении благоприятных условий [Bäck et al., 2000; Zhang et al., 2011; Smetacek, Zingone, 2013; Wang et al., 2015].

Доминирование *Ulva* связывают с морфологическими особенностями ее талломов,

эффективным поглощением элементов минерального питания и высокой скоростью роста [Kwon et al., 2017]. Однако конкретные экологические преимущества *Ulva* по перечисленным выше параметрам по сравнению с макроводорослями, принадлежащими к другим таксонам, не указываются. Многие функциональные особенности *Ulva*, например, способность запасать элементы минерального питания, азот и фосфор, характерны и для представителей многих других родов макроводорослей [Cohen, Fong, 2006]. Высокие скорости поглощения данных элементов зависят не от видовой принадлежности, а от соотношения поверхности и объема и характерны для всех видов (родов) зеленых нитчатых водорослей [Wallentinus, 1984]. Большинство авторов полагает, что именно азот является наиболее важным элементом для роста *Ulva* [Valiela et al., 1997; Perrot et al., 2014; Kwon et al., 2017; Wan et al., 2017], поэтому для нее благоприятным является высокое стехиометрическое соотношение растворенных форм N : P, находящееся в интервале от 16 до 174 [Martins et al., 2001; Kwon et al., 2017; Liu et al., 2017]. Некоторые авторы рассматривают *Ulva* как биоиндикатор потоков азота в водную экосистему [Cohen, Fong, 2006]. Важно отметить, что при мониторинге состояния водных экосистем именно содержание азота в биомассе *Ulva* является наиболее надежным индикатором эвтрофирования, поскольку поступающий в водоем поток азота сразу же перехватывается водорослями, и в пробах воды не обнаруживаются повышенные концентрации этого и других элементов [Cohen, Fong, 2006].

По данным некоторых авторов, максимальная удельная скорость роста *Ulva* $\mu_{\max} = 0,8 \text{ сут}^{-1}$ [Perrot et al., 2014], но в естественных условиях она может составлять от 0,09 до 0,37 сут^{-1} [Kwon et al., 2017; Wu et al., 2018], а также имеют место существенные видовые различия в величинах данного показателя. Так, удельная скорость роста *U. prolifera* – доминантного вида, образовавшего крупнейший в истории “зеленый прилив” в Желтом море, достигала 0,55 сут^{-1} , тогда как для других видов $\mu \approx 0,22 \text{ сут}^{-1}$ [Wang et al., 2015]. Причины указанных межвидовых различий остаются неизвестными,

так как эколого-физиологическая видовая специфика *Ulva* остается практически неисследованной [Nelson et al., 2008].

Наряду с эвтрофированием, существенное значение для массового развития *Ulva* имеет замедленный водообмен и низкие скорости течения $<10 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$ [Morand, Merceron, 2005; Cohen, Fong, 2006; Zhang et al., 2011; Kwon et al., 2017]. Тем не менее важно отметить, что замедленный водообмен в эстуариях способствует развитию фитопланктона, который за счет более высоких скоростей роста выигрывает конкуренцию у макроводорослей за потребление элементов минерального питания [Valiela et al., 1997]. То есть можно предположить, что для массового развития *Ulva* существуют некие оптимальные значения скоростей водообмена, которые еще предстоит установить.

Что касается других экологических факторов, то некоторые авторы отмечают приспособленность *Ulva*, в частности *U. prolifera*, к существованию в широком диапазоне температуры и солености [Ye et al., 2011]. Хотя, конечно, существуют и видоспецифичные оптимальные значения факторов среды. Например, для *U. intestinalis* оптимальная соленость составляет 17–22 ‰ [Martins et al., 2001], но в то же время отдельные популяции этого вида показывают высокую толерантность к низкой солености [Larsen, Sand-Jensen, 2006] и способны образовывать высокую биомассу в местообитаниях с соленостью 0,5–1 ‰ [Gubelit et al., 2016]. Также отличительной особенностью *Ulva* является особая устойчивость к загрязнению воды многими тяжелыми металлами [Ge et al., 2017].

Некоторые авторы отмечают, что важнейшим фактором для массового развития *Ulva* является наличие на субстрате биопленок, состоящих из органических веществ, бактерий и диатомей [Park et al., 2011]. Они необходимы для первичного прикрепления оседающих планктонных стадий *Ulva* – зооспор [Park et al., 2011]. Кроме биопленок, по мнению некоторых авторов, значение имеют и геологические характеристики подстилающего субстрата, например, сланца или гранита [Perrot et al., 2014]. В качестве еще одного важного условия появления “зеленых приливов” называется наличие в достаточном количестве перезимовавшего “семенного ма-

териала” – вегетативных клеток или спор [Zhang et al., 2011; Smetacek, Zingone, 2013; Wang et al., 2015].

Как уже отмечалось, основным фактором массового развития *Ulva* (хотя не ясно, почему именно ее, а не других таксонов) является поступление больших количеств азота в прибрежные воды из антропогенных источников. Одним из них является аквакультура (марикультура). Кроме упомянутой выше аквакультуры *Porphyra*, расположенной непосредственно в море, значительный вклад в эвтрофирование прибрежных вод вносит аквакультура беспозвоночных и рыб, выращиваемых в прудах, расположенных на побережье [Migliore et al., 2012; Li et al., 2017].

Значительное количество азота, обеспечивающее “зеленые приливы” *Ulva*, приносится впадающими в море реками, на водосборной территории которых осуществляется интенсивная хозяйственная деятельность [Perrot et al., 2014]. Важно отметить, что небольшие реки, оканчивающиеся в приливно-отливной зоне (литорали), способствуют массовому развитию именно донных макроводорослей, т. е. *Ulva*, поскольку в этой зоне фактически отсутствует фитопланктон, который мог бы конкурировать с ними за поступающие элементы минерального питания [Perrot et al., 2014]. Однако в эстуариях крупных рек фитопланктон за счет более высоких скоростей роста способен перехватывать потоки азота [Valiela et al., 1997; Perrot et al., 2014]. Таким образом, локализация стока элементов минерального питания может иметь решающее значение для массового развития либо донных макроводорослей, либо планктонных микроводорослей. Существенными антропогенными источниками поступления азота как непосредственно в прибрежные воды морей, так и на водосборную территорию впадающих в море рек являются удобряемые сельхозугодья, молочные фермы, животноводческие комплексы, верфи и рекреационная деятельность (туризм) [Zhang et al., 2011; Migliore et al., 2012; Smetacek, Zingone, 2013; Li et al., 2017; Wan et al., 2017].

Кроме привноса с поверхностным стоком, азот может поступать в литораль в местах выхода (разгрузки) субмаринных подземных вод в количествах, достаточных для возникновения “зеленых приливов” *Ulva* в местах,

где нет ни рек, ни аквакультуры [Kwon et al., 2017; Liu et al., 2017]. Таким образом, загрязнение сточными водами, богатыми азотом, не всегда является основной причиной “зеленых приливов” *Ulva* [Liu et al., 2009; Wang et al., 2015].

Как отмечалось выше, конкретные причины возникновения “зеленого прилива” *Ulva* в том или ином месте не всегда очевидны. Изучение сезонной динамики восьми растущих совместно видов *Ulva* показало, что пики роста видов, способных к образованию “зеленых приливов” приходится на период с ранней весны до середины лета, что связано с комбинацией нескольких факторов, включающих, кроме концентраций общего и растворенного неорганического азота, температуру и соленость [Chavez-Sanchez et al., 2018]. Лабораторные эксперименты показали, что при условиях, стимулирующих ранний переход к репродуктивной стадии из вегетативной, новообразованная биомасса достигает меньших значений [Ruangchua et al., 2012].

Не до конца понятны и причины прекращения интенсивного роста этих водорослей, происходящее обычно в начале или середине лета [Valiela et al., 1997]. Одной из таких причин может являться затенение фитопланктоном, развивающимся при летнем замедлении водообмена [Valiela et al., 1997]. Однако другие авторы указывают прямо противоположную причину прекращения роста *Ulva*, а именно фотоингибирование слишком интенсивным светом в начале или в середине лета [Morand, Merceron, 2005]. При изучении репродуктивных стадий *Ulva* также найдена отрицательная корреляция между биомассой и четвертой репродуктивной стадией, во время которой происходит выход зооспор и клетки остаются пустыми [Chavez-Sanchez et al., 2018]. Поэтому можно предположить, что рост прекращается при переходе из вегетативной стадии в репродуктивную, а резкое отмирание начинается после выхода зооспор из клеток. У разных видов *Ulva* триггером для перехода из вегетативной стадии в репродуктивную является комбинация таких факторов, как температура, соленость и соотношение азота и фосфора в воде [Chavez-Sanchez et al., 2018]. Что же касается возможного уменьшения биомассы *Ulva* за счет потребления беспозвоночными-альгофагами

(“top-down” контроля), то какие-либо однозначные данные об этом отсутствуют [Valiela et al., 1997]. Однако на примере восточной части Финского залива показано, что *Ulva* практически не употребляется в пищу беспозвоночными [Golubkov et al., 2018]. Также имеются данные, что некоторые виды *Ulva* способны выделять аллелопатические вещества, которые могут ограничивать численность в популяциях беспозвоночных, а в некоторых случаях даже вызывать их высокую смертность [Nelson et al., 2003; Nelson, Gregg, 2013; Peckol, Putnam, 2017].

По общепринятым биохимическим индикаторам пищевой ценности – стехиометрическому отношению C : N : P и содержанию полиненасыщенных жирных кислот омега-3, *U. intestinalis* имеет низкую пищевую ценность для донных беспозвоночных по сравнению с другими водорослями [Gubelit et al., 2015]. Более того, как уже отмечалось, пищевая активность альгофагов может, наоборот, ускорять рост *Ulva* за счет фрагментации [Gao et al., 2017], а также за счет уничтожения пленок микроводорослей-эпифитов, затеняющих талломы (нити) [Perrot et al., 2014].

В качестве очевидной основной меры предотвращения “зеленых приливов” предлагается снижение потока азота в прибрежные воды [Valiela et al., 1997]. Например, согласно модельным расчетам, проведенным для одного из участков побережья Франции, для снижения биомассы *Ulva* на 50 %, концентрации нитратов во впадающих реках не должны превышать 5 мг л⁻¹ [Perrot et al., 2014]. Тем не менее многие авторы справедливо отмечают, что снижение эвтрофирования, а именно антропогенных сбросов элементов минерального питания (азота), во-первых, является чрезвычайно затратным мероприятием, зачастую противоречащим интересам экономического развития региона, во-вторых, не дает быстрого эффекта из-за инерционности экосистем, обусловленной накоплением больших запасов азота в донных отложениях в период эвтрофирования [Zhang et al., 2011; Smetacek, Zingone, 2013; Lenzi, 2014; Wu et al., 2018]. Например, в Токийском заливе “зеленые приливы” *Ulva* продолжались несмотря на снижение сбросов и последовавшее улучшение качества воды [Smetacek, Zingone, 2013]. Важно отметить,

что в связи с высокой стоимостью мероприятий по снижению эвтрофирования (азотной нагрузки) необходимы прогнозы и расчеты эффективности и оптимальности финансовых вложений на специально создаваемых эколого-экономических математических моделях [Perrot et al., 2014]. Планируемые меры по ликвидации “зеленых приливов” и сопутствующие эколого-математические модели должны основываться на междисциплинарных исследованиях жизненного цикла конкретных видов водорослей, топографии, течений и ветров, и режима поступления элементов минерального питания [Smetacek, Zingone, 2013].

Для ликвидации последствий “зеленых приливов” проводится механическая уборка водорослей из прибрежных вод или с пляжей [Morand, Merceron, 2005; Filipkowska et al., 2008; Migliore et al., 2012; Smetacek, Zingone, 2013; Wang et al., 2015; Wu et al., 2018], однако при этом нарушается их естественное покрытие [Morand, Merceron, 2005]. Стоимость сбора биомассы водорослей чрезвычайно высока: она может составлять от 120 евро за тонну сырой массы до 4050 долларов США за тонну сухой массы [Morand, Merceron, 2005; Migliore et al., 2012; Wang et al., 2015; Wu et al., 2018]. Тем не менее затраты на уборку биомассы все же ниже затрат на глубокую очистку сточных вод от азота [Wu et al., 2018]. Кроме того, собранная биомасса может использоваться для получения полезных продуктов: удобрений, биотоплива, скрубберов для биоремедиации [Filipkowska et al., 2008; Migliore et al., 2012; Gao et al., 2017]. Поскольку с изымаемой биомассой водорослей удаляется большое количество азота и фосфора, а также тяжелых металлов [Filipkowska et al., 2008; Wan et al., 2017], некоторые авторы рассматривают процесс сбора “цветущей” биомассы как относительно дешевый способ биоремедиации, способствующий улучшению качества воды [Migliore et al., 2012; Wu et al., 2018].

CLADOPHORA

Нитчатые зеленые макроводоросли рода *Cladophora* растут и образуют “зеленые приливы” как в морях с невысокой соленостью

(например, в Балтийском море), так и в пресных водах, озерах и реках [Thybo-Christesen et al., 1993; Filipkowska et al., 2008; Higgins et al., 2008b; Ye et al., 2011; Cattaneo et al., 2013; Frossard et al., 2014; Gubelit et al., 2015]. Наряду с *Ulva*, “цветение” природных вод *Cladophora* приобрело глобальный характер [Mihranayan, 2011].

Из-за высокой морфологической пластичности и перекрывания некоторых признаков (характер ветвления, диаметр клеток) до сих пор возникают трудности при определении видов внутри рода. На данный момент все более широкое применение находят молекулярные методы идентификации видов рода *Cladophora* [Ross et al., 2005]. Основным видом, образующим “цветение” в пресных и солоноватоводных водоемах, является *C. glomerata* (L.) Kutz. Он встречается повсеместно, включая Северную и Южную Америку, Африку и Новую Зеландию [Higgins et al., 2008a, b], образует прикрепленные или свободноплавающие дерновинки (маты). Нити могут достигать 50 см в длину. Обитает в пресных или солоноватых (до 15 ‰) водоемах. Предпочитает ярко освещенные и хорошо прогреваемые стоячие и мелкие, часто загрязненные, водоемы [Van den Hoek, 1963]. Развиваясь в больших количествах и образуя водорослевые маты, вызывает массовый замор рыбы, а при выбросах на берег образует гниющие массы [Berezina et al., 2017].

Cladophora нуждается в твердом субстрате для прикрепления и хорошей освещенности [Dodds, Gudder, 1992]. Нейтральная или слабощелочная (pH 7–10) среда стимулирует рост этих водорослей, даже когда они извлечены из кислых вод [Whitton, 1970]. *C. glomerata* может обитать как в эвтрофных, так и в олиготрофных водах, но, как правило, ее интенсивное развитие происходит в эвтрофных водах. Этот вид водорослей может использовать в качестве субстрата для прикрепления растения, камни и животных, например, раковины двустворчатых и брюхоногих моллюсков [Harris, 2005]. В результате полевых исследований на озерах Мичиган и Онтарио показано, что вегетация *Cladophora* может происходить на глубинах до 20 м и зависит от степени прозрачности воды и наличия субстрата, а максимальная

глубина колонизации может достигать 30 м [Higgins et al., 2008b].

Сезонная динамика *Cladophora* может варьировать из года в год, наиболее типичны два пика биомассы за сезон, но в зависимости от погодных условий могут наблюдаться один или несколько пиков [Entwisle, 1989]. Развитие *Cladophora* начинается из толсто-стенных зимующих клеток (акинет), прикрепленных к субстрату, как только температура воды достигает 5 °С. Далее начинается стадия быстрого роста, и к середине июня – началу июля наблюдается первый пик биомассы и интенсивный зооспорогенез. Водоросли сплошным ковром покрывают дно в прибрежных мелководьях, а затем происходит явление так называемого “коллапса”: *Cladophora* всплывает на пузырьках газа, образуя сплошные маты с биомассой до 900 г сухого вещества на м² [Thybo-Christesen et al., 1993; Higgins et al., 2008b; Polyak et al., 2017]. С середины июля и до середины августа наблюдается период замедленного роста, т. е. “цветение” прекращается и водоросли “исчезают”: маты или выносятся на берег, или оседают на глубине, где происходит их гниение [Thybo-Christesen et al., 1993]. Как отмечалось выше, прекращение роста чисто морского агента “зеленого прилива”, *Ulva*, также происходит в начале – середине лета. Однако у *S. glomerata* в конце лета – начале сентября может последовать второй пик биомассы, который, по-видимому, является следствием прорастания летних зооспор [Gubelit, Kovalchuk, 2010]. К концу сентября – середине октября вся биомасса водорослей отрывается от субстрата и остаются только зимующие клетки.

Подобно обсуждаемому выше доминированию *Ulva*, причина доминирования *Cladophora* среди многих таксонов литоральных макроводорослей пока остается до конца не изученной. Тем не менее считается, что росту *Cladophora* благоприятствует относительно высокая температура воды, тогда как, например, *Ulothrix* предпочитает более прохладные воды [Higgins et al., 2008b]. Минимальная температура, требуемая для инициации вегетативного роста, составляет около 5 °С, а оптимальная – варьирует в разных исследованиях и для разных культур. Например, при полевых исследованиях [Adams,

Stone, 1973] интервал оптимальных температур оказался от 25 до 30 °С. При экспериментах *in vitro* данный показатель находился в интервале от 15 до 20 °С [Graham et al., 1982], в то же время в другом исследовании показано, что скорость фотосинтеза кладофоры максимальна при 25 °С, и при дальнейшем повышении температуры начинает снижаться [Hoffmann, Graham, 1984]. Критическая температура для *Cladophora* находится в интервале 31–35 °С [Hoffmann, Graham, 1984; Higgins et al., 2008b].

Исследования фотосинтетической активности *S. glomerata* показали, что скорость фотосинтеза варьирует от 13,4 до 38,4 мг С · г⁻¹ сух. массы · ч⁻¹ [Adams, Stone, 1973; Mantai, 1974], а суточный Р/В-коэффициент при оптимальных условиях может достигать 0,7 [Auer, Canale, 1982]. Исследования, посвященные воздействию избыточного освещения на *S. glomerata* выявили, что данный вид обладает устойчивостью к оксидативному стрессу (окислению молекулярным кислородом при избыточной освещенности) за счет высокой эффективности антиоксидантных энзиматических систем. Физиологическими адаптациями к условиям высокой освещенности являются низкая концентрация хлорофилла *a*, низкое соотношение хлорофиллов *b/a* и высокая скорость фотосинтеза [Choo et al., 2004]. Как правило, при высоком уровне фотосинтеза происходит повышение рН, что переводит углерод в малодоступную для водорослей форму (ионы НСО₃⁻) и создает дефицит углерода в окружающей среде. Благодаря нескольким механизмам дегидратации ионов НСО₃⁻ в СО₂ снаружи и внутри клетки, *S. glomerata* успешно развивается в щелочных водах [Choo et al., 2004].

В отличие от морских экосистем, в которых рост водорослей лимитирован недостатком азота и иногда железа, в пресноводных экосистемах основным лимитирующим элементом является фосфор [Morand, Merceron, 2005]. Таким образом, в отличие от N-лимитированной *Ulva*, массовое развитие *Cladophora* в озерах зависит от потока фосфора [Auer, Canale, 1982; Freeman, 1986; Entwisle, 1989; Dodds, Gudder, 1992; Valiela et al., 1997]. Высокая концентрация фосфатов в воде вызывает интенсивное развитие *Cladophora*, в то же время наблюдается низкая корреля-

ция ее роста с высокими концентрациями азота (нитратами, нитритами и солями аммония) [Freeman, 1986]. При этом очень высокие концентрации азота и фосфора в воде (больше $2 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$) могут ингибировать рост [Robinson, Hawkes, 1986; Entwisle, 1989].

Тем не менее некоторые авторы отмечают, что в морях рост *Cladophora* может лимитироваться азотом [Thybo-Christesen et al., 1993]. Однако, например, в восточной части Финского залива стехиометрическое соотношение N : P в биомассе *Cladophora glomerata* составляло 41 : 1, при том что лимитирование роста макроводорослей фосфором начинается при N : P ~ 30 [Gubelit et al., 2015]. Для сравнения: в биомассе *Ulva* из того же участка залива N : P = 90 : 1 [Gubelit et al., 2015].

Максимальная удельная скорость роста *Cladophora* наблюдается весной, в период сезонного максимума элементов минерального питания и при минимальном самозатенении, и достигает величин $0,7-0,8 \text{ сут}^{-1}$ [Higgins et al., 2008b]. Данная величина фактически совпадает с приведенной выше величиной μ_{max} для *Ulva*.

Наряду с эвтрофированием (повышенным поступлением фосфора), важное значение для массового развития *Cladophora* может иметь тип субстрата. По данным некоторых авторов, более интенсивный рост данной водоросли наблюдается на больших камнях с шероховатой поверхностью, тогда как небольшие гладкие камни являются худшим субстратом [Mihrianyan, 2011]. При этом главную роль играет именно форма камней, а не их химический состав (песчаник, известняк, обсидиан и др.) [Mihrianyan, 2011]. Важно отметить, что прикрепленная к твердому субстрату *Cladophora* обладает большей устойчивостью к воздействию ветра, волн и течений, чем слабо прикрепленные нитчатки, такие как *Spirogyra* [Higgins et al., 2008b; Frossard et al., 2014].

Отмеченная выше сложность определения причин как начала, так и резкого прекращения роста *Ulva* в полной мере относится и к *Cladophora* [Valiela et al., 1997]. В середине лета, после пика биомассы, нити *Cladophora* перестают расти и отрываются от субстрата, поскольку их способность противостоять турбулентности воды (сдвиговому напряжению) ослабевает из-за метаболического дис-

баланса наступающего, вероятно, вследствие самозатенения [Higgins et al., 2008a]. Также процессу отрыва нитей и их последующего разложения способствуют эпифитные микроводоросли, образующие на поверхности *Cladophora* густой покров [Higgins et al., 2008b]. Не исключено, что коллапс плотных популяций *Cladophora* вызывается самоотравлением нитратами [Valiela et al., 1997]. Как и в случае с *Ulva*, животные-альгофаги вряд ли способны вызвать снижение биомассы *Cladophora*, хотя последняя обладает более высокой питательной ценностью [Gubelit et al., 2015]. Большинство альгофагов (гаммариды и личинки хирономид) селективно потребляют только эпифитные микроводоросли на поверхности *Cladophora*, т. е. очищают ее от обрастаний, что приводит к повышению уровня фотосинтеза [Johnson, 2004; Kraufvelin, Salovius, 2004; Higgins et al., 2008b]. Однако по некоторым данным, например, *Gammarus fasciatus* может питаться и самой *Cladophora* [Johnson, 2004; Kraufvelin, Salovius, 2004; Higgins, 2005]. Тем не менее следует отметить, что сами беспозвоночные-альгофаги находятся под сильным прессом рыб [Valiela et al., 1997].

Cladophora представляет собой благоприятную среду для оседания и роста бактерий [Gubelit, Vainshtein, 2011]. В результате исследований на Великих озерах, бактерии, такие как *Escherichia coli*, а также патогенные для человека *Salmonella*, *Shigella* и *Campylobacter* обнаружены в 97 % проб как на живых, так и на разлагающихся нитях кладофоры [Buappanahalli et al., 2003, 2009]. Более того, *E. coli* и энтерококки выживали более шести месяцев на сухих кладофоровых матах и после размачивания водорослей водой начинали успешно размножаться [Whitman et al., 2003; Higgins et al., 2008a]. Отсюда можно заключить, что “зеленые приливы”, образованные *Cladophora*, могут нести потенциальную угрозу вспышек инфекционных заболеваний среди населения.

Очевидной мерой предотвращения “зеленых приливов” *Cladophora* является снижение фосфорной нагрузки [Higgins et al., 2008b; Ye et al., 2011]. Например, в Великих озерах после “цветения”, начавшегося в 50-е гг. XX в., была запущена и успешно реализована программа очистки сточных вод,

которая привела к существенному снижению концентрации общего фосфора в этих водоемах и прекращению “цветения” *Cladophora* [Higgins et al., 2008b]. Однако в 1990-е гг. “цветение” возобновилось. Важно отметить, что процесс начался в озерах, являвшихся олиготрофными по общепринятой классификации, т. е. с низкими концентрациями фосфора в воде. Вновь начавшееся массовое развитие *Cladophora* произошло из-за инвазии в Великие озера двустворчатого моллюска *Dreissena polymorpha*, перенаправившего потоки вещества и энергии в экосистеме озер из пелагиали в бенталь [Higgins et al., 2008b]. Вселившиеся моллюски-фильтраторы, питаясь фитопланктоном, резко снизили его численность, забрав тем самым фосфор из пелагиали и сконцентрировав его у дна в виде выделяемых метаболитов и псевдофекалий. Одновременно резко увеличилась прозрачность воды, что позволило *Cladophora* произрастать на больших глубинах. То есть биомасса этих водорослей на единицу площади дна оказалась невелика по сравнению с периодом до инвазии, но площадь произрастания значительно увеличилась, и общая биомасса данных водорослей, выносимая на берег в конце вегетации (“зеленый прилив”) резко возросла [Higgins et al., 2008b]. К тому же раковины дрейссены явились дополнительным удобным субстратом для укоренения зооспор и акинет *Cladophora* [Higgins et al., 2008b]. Таким образом, для борьбы с “цветением” *Cladophora* необходимо контролировать потоки фосфора не в пелагиали, а в литорали [Higgins et al., 2008b].

Для ликвидации последствий “зеленых приливов” *Cladophora*, так же как и для *Ulva*, основной мерой является механическая очистка пляжей [Filipkowska et al., 2008; Mihriyan, 2011]. Предлагаются различные способы утилизации собранной биомассы *Cladophora*, например, производство высококристаллической целлюлозы [Mihriyan, 2011].

SPIROGYRA

Нитчатые зеленые водоросли рода *Spirogyra* обитают в основном во внутренних водоемах и водотоках, но встречаются также и в прибрежных участках морей с низкой со-

леностью [Ishida et al., 2006; Gorain et al., 2018]. К роду *Spirogyra* относят около 400 видов [Berry, Lembi, 2000; Hainz et al., 2009; Vogel, Bergmann, 2018]. Однако при полевых исследованиях идентификация *Spirogyra* возможна только на уровне рода, поэтому видовой состав и биоразнообразие этих водорослей в конкретных местообитаниях остаются, как правило, неизвестными [Hainz et al., 2009]. Дело в том, что *Spirogyra* размножается как вегетативным, так и половым способом, но для идентификации ее видовой принадлежности решающее значение имеют детали полового размножения, а именно форма, цвет и орнамент зигоспор [Hainz et al., 2009]. Кроме того, важным видовым систематическим признаком вида *Spirogyra* является тип конъюгации нитей: “лестничной”, при котором в процессе участвуют клетки двух разных нитей, или латеральной, при котором задействованы соседние клетки из одной нити [Hainz et al., 2009; Ikegaya et al., 2012].

Однако только в 10 % полевых проб обнаруживаются стадии полового размножения, что делает невозможным видовую идентификацию основной массы собранных образцов [Berry, Lembi, 2000; Hainz et al., 2009]. Половое размножение *Spirogyra* нелегко индуцировать даже в лабораторных условиях, поскольку факторы, запускающие этот процесс, почти не изучены [Berry, Lembi, 2000; Flores-Moya et al., 2005]. При этом известно, что данные факторы могут различаться у разных видов: например, у *S. majuscula* конъюгация инициируется исчерпанием запасов азота в клетках, тогда как у других видов (*S. castanacea*, *S. fulvialtilis*) снижение содержания данного элемента не является индуктором полового процесса [Ikegaya et al., 2012].

Морфология вегетативных нитей, а именно строение клеточных стенок, ширина клеток и число хлоропластов не является систематическим видовым признаком, поскольку клетки с разной морфологией могут принадлежать одному и тому же виду и даже происходить из одной и той же нити вследствие полиплоидии [Berry, Lembi, 2000; Hainz et al., 2009]. Действительно, при идентификации по морфологическим признакам веге-

тативных клеток, в одной пробе иногда насчитывается до 15 разных видов *Spirogyra*, которые на самом деле являются формами (морфами) одного и того же вида [Berry, Lembi, 2000; Townsend et al., 2008]. Кроме того, в популяциях *Spirogyra* под воздействием внешних факторов весьма часто возникают различные мутации [Flores-Моуа et al., 2005]. Таким образом, в большинстве исследований видовая принадлежность водорослей рода *Spirogyra* остается неизвестной, и перечисленные ниже противоречия в описании экологических свойств водорослей данного рода могут объясняться именно их видовыми различиями.

Несмотря на то, что *Spirogyra* является одним из самых широко распространенных таксонов макроводорослей, населяющих все континенты, включая Антарктиду, данные об ее экологических свойствах весьма скудные [Hawes, 1988; Ishida et al., 2006; Hainz et al., 2009; Townsend et al., 2012; Krupek et al., 2014; Kumar et al., 2015]. Очевидно, что основным фактором, вызывающим бурное развитие *Spirogyra*, является эвтрофирование [McCormick et al., 1998; Nozaki et al., 2003; Komulaynen, 2008; Abed et al., 2011; Liu et al., 2012; Cattaneo et al., 2013; Kravtsova et al., 2014; Selala et al., 2014]. Однако некоторые авторы считают *Spirogyra* индикатором олиготрофных (незагрязненных) или слабо загрязненных вод [Townsend et al., 2008; Chang et al., 2014]. Как уже отмечалось, причиной данного противоречия могут являться межвидовые различия: например, *S. majuscula* и *S. nitida* предпочитают воды с низким содержанием элементов минерального питания, тогда как *S. granulata* и *S. singularis* толерантны к загрязнению [Hainz et al., 2009].

Хотя, как уже говорилось, в целом считается, что в пресноводных экосистемах, рост водорослей лимитирован фосфором [Morand, Merceron, 2005], многие авторы полагают, что бурный рост *Spirogyra* в озерах и реках обеспечивается потоками азота, в основном антропогенного происхождения, поступающими через донные отложения и подземные воды [Hawes, 1988; Han et al., 2009; Frossard et al., 2014; Zebek, 2014; Gouain et al., 2018]. Тем не менее отмечается, что азот является лимитирующим фактором

для *Spirogyra*, если в воде молярное соотношение $N : P > 7$ [Hawes, 1988], а в донных отложениях – $N : P > 1,5$, тогда как при $N : P < 0,1$ рост этих водорослей ограничивается недостатком фосфора [Han et al., 2009]. Для *S. fluviatilis* лимитирование азотом наступает при внутриклеточном молярном соотношении $N : P < 87$ и растворенных в воде форм $N : P < 2$, а оптимальным для роста является соотношение $C : N : P = 1800 : 87 : 1$ [Townsend et al., 2008]. В экспериментах с мезокосмами в субтропическом озере “цветение” *Spirogyra* наблюдалось при потоках азота и фосфора $74 \text{ г N м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$ и $7,4 \text{ г P м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$ и отсутствовало при потоках $30 \text{ г N м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$ и $3 \text{ г P м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$ [Havens et al., 1999]. Однако некоторые авторы полагают, что лимитирующим фактором для роста бентосных *Spirogyra* является исключительно фосфор, а не азот [Pillsbury et al., 2002]. Приводятся медианные значения содержания в воде элементов минерального питания, благоприятных для обитания *Spirogyra*: минеральный фосфор 2, общий фосфор 34, нитратный азот $164 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$ [Hainz et al., 2009]. Что касается внутриклеточного содержания других элементов, то для *Spirulina* отмечено необычайно высокое соотношение $Na : K = 3,5$, тогда как для других растений обычным является $Na \ll K$ [Martem'yanov, Mavrin, 2012].

Массовое развитие *Spirogyra*, как и других агентов “зеленых приливов” – *Ulva* и *Cladophora* – обычно начинается весной или ранним летом, вскоре после таяния льда и резко прекращается после достижения пика в середине лета [Hawes, 1988; Berry, Lembi, 2000; Ishida et al., 2006]. Однако, например, в оз. Байкал наибольшая биомасса *Spirogyra* отмечалась в сентябре [Kravtsova et al., 2014]. Биомасса *Spirogyra* может достигать $100 \text{ г сухой массы на м}^{-2}$ или $400 \text{ мг хлорофилла } a \text{ на м}^{-2}$ [Hawes, 1988].

Предположительно, популяция *Spirogyra* развивается из перезимовавших зигоспор [Berry, Lembi, 2000]. Для их развития необходим некоторый период покоя, а их прорастание происходит только на свету [Agrawal, Ciiadhary, 1994]. Для некоторых видов, например, *S. hyalina*, прорастанию зигоспор способствует довольно высокая температура воды – $25 \text{ }^\circ\text{C}$ [Agrawal, Ciiadhary, 1994]. В пересыхающих реках, в которых *Spirogyra*

начинает бурно размножаться после разливов [Abed et al., 2011], восстановление популяции, очевидно, происходит также из зигоспор [Townsend et al., 2017], поскольку вегетативные нити этих водорослей, в отличие, например, от цианобактерий, не переносят даже получасового высыхания, а также ультрафиолетового облучения [Agrawal, Singh, 2002].

Первоначально *Spirogyra* развивается и растет на дне как на мелководьях 0,3–0,5 м [Nozaki et al., 2003], так и на глубинах от 3 до 10 м [Kravtsova et al., 2014]. После того как нити водорослей сплетаются на дне в сплошной покров, они начинают всплывать на пузырьках кислорода, образующихся в результате интенсивного фотосинтеза [Berry, Lembi, 2000]. Образовавшиеся водорослевые маты могут плавать как на поверхности, так и в толще воды в течение полугода (с февраля по июнь) [Berry, Lembi, 2000]. Таким образом, вегетативная стадия популяции *Spirogyra* подразделяется на две группы (жизненные формы): бентосную (перифитонную) [Hawes, 1988; Biggs et al., 1998; Nozaki, 2001; Wang, 2002; Nozaki et al., 2003; Hondzo, Komulaynen, 2008; Krupek et al., 2014; Zebek, 2014; Zhang et al., 2015] и планктонную [Rai et al., 2008; Liu et al., 2012; Krupek et al., 2014; Selala et al., 2014; Zebek, 2014; Bhat et al., 2015]. Среди перифитонных форм *Spirogyra* различают эпифитон (прикрепление к погруженным макрофитам) [McCormick et al., 1998; Havens et al., 1999] и эпилитон (прикрепление к камням) [McCormick et al., 1998; Ishida et al., 2006]). Планктонную форму (маты) обозначают как метафитон [Havens et al., 1999; Komulaynen, 2008; Cattaneo et al., 2013], хотя некоторые авторы относят метафитон к перифитону, поскольку плавающие нити *Spirogyra* часто бывают ассоциированы с плавающими макрофитами [McCormick et al., 1998].

Как и для других зеленых макроводорослей, причины возникновения и прекращения массового развития (появления и исчезновения матов) *Spirogyra* остаются малоизвестными и труднопредсказуемыми [Cattaneo et al., 2013]. Тем не менее имеется ряд факторов, потенциально благоприятствующих развитию именно данной водоросли. Например, для роста *Spirogyra* благоприятным считается

режим непрерывного поступления небольших количеств элементов минерального питания, тогда как росту других водорослей способствует залповый вброс высоких концентраций [Townsend et al., 2012]. Вероятно, элементы минерального питания, утилизируемые *Spirogyra*, поступают из донных отложений и грунтовых вод [Frossard et al., 2014; Kravtsova et al., 2014]. Донные макроводоросли перехватывают эти потоки азота и фосфора, просачивающиеся с берегов через грунт, не позволяя им попасть в пелагиаль и послужить источником развития фитопланктона. Таким образом, неудивительно, что бурное развитие донных макроводорослей в литорали часто наблюдается в олиготрофных водоемах с низкими концентрациями азота и фосфора в воде [Hawes, 1988; Havens et al., 1999; Kravtsova et al., 2014]. Кроме того, как и многие зеленые нитчатые водоросли, *Spirogyra* способна запасать азот и фосфор, что даже при их малых концентрациях в воде, но высокой проточности (водообмене) обеспечивает достижение большой биомассы водорослей этого таксона [Hawes, 1988]. Вероятно, именно внутренние запасы элементов минерального питания обеспечивают начало развития *Spirogyra* даже при их низких концентрациях [Han et al., 2009].

Итак, конкурентное преимущество *Spirogyra* над фитопланктоном обеспечивается донной локализацией потоков азота и фосфора, а именно их поступлением с берегов и из грунтовых вод, а также биогенным переключением этих потоков из пелагиали в бенталь за счет фильтрационной активности дрейссены [Pillsbury et al., 2002]. Какие же факторы способствуют доминированию *Spirogyra* среди других таксонов бентосных водорослей? Прежде всего, следует отметить, что доминирование *Spirogyra* наблюдается только в определенном диапазоне скоростей течения (турбулентности): она не развивается в стоячей воде (число Рейнольдса $Re = 0$), и ее скорость роста увеличивается при умеренной турбулентности в диапазоне $0 < Re < 7500$, а затем падает при $Re > 7500$, а при $Re = 33\,700$ водоросли на субстрате отсутствуют [Hondzo, Wang, 2002]. Следовательно, *Spirogyra* не переносит высокой скорости перемешивания и развивается в участках рек с замедленным течением ($0,1–0,3 \text{ м} \cdot \text{с}^{-1}$) и в

относительно закрытых от ветра участках озер с низкой волновой активностью или на глубинах ниже зоны сильного воздействия волн [Hondzo, Wang, 2002; Nozaki et al., 2003; Higgins et al., 2008b; Komulainen, 2008; Cattaneo et al., 2013; Frossard et al., 2014; Kravtsova et al., 2014; Zhang et al., 2015; Townsend et al., 2017; Ge et al., 2018]. Умеренное перемешивание необходимо для обеспечения водорослей элементами минерального питания и удаления отмерших клеток [Ishida et al., 2006]. Некоторые авторы полагают, что при низких скоростях течения *Spirogyra* получает преимущество, например, над *Cladophora* [Cattaneo et al., 2013].

Предпочтение низких скоростей перемешивания, вероятно, связано со способностью к прикреплению. Некоторые авторы относят *Spirogyra* к слабо прикрепленным водорослям [Havens et al., 1999], тогда как другие отмечают их крепкое присоединение к скальным субстратам [Ishida et al., 2006]. Вероятно, данное противоречие объясняется видовыми различиями: некоторые виды (*S. castanacea*, *S. fuluviatilis*) могут образовывать на терминальных клетках нитей специальные структуры для прикрепления – ризоиды, тогда как другие виды (*S. ellipsospora*) их лишены [Ikegaya et al., 2012]. Считается, что виды *Spirogyra* подразделяются на две группы: одна плавает в спокойной воде, другая, образуя ризоиды и прикрепляющаяся к субстрату, обитает в водотоках [Yoshida, Shimmen, 2009]. *Spirogyra* spp. могут развиваться практически на всех субстратах, за исключением подвижного песка, но чаще всего встречаются на камнях [Townsend et al., 2017] различных размеров, предпочтительными для них являются среднеразмерные камни, которые менее подвижны, чем мелкая галька [Krupek et al., 2014]. Кроме гальки и скал, *Spirogyra* могут прикрепляться к стеблям высших водных растений и затопленной древесине [Havens et al., 1999; Hainz et al., 2009]. Некоторые авторы полагают, что *Spirogyra* обитает преимущественно на субстратах, состоящих из известняка и кремния, и даже являются биоиндикатором известняка [Klemencic, Toman, 2010]. Еще раз отметим, что некоторые виды *Spirogyra* вообще не прикрепляются к твердым поверхностям [Vogel, Bergmann, 2018].

При обитании в условиях слабого перемешивания, вероятно, возникает потребность в собственных движениях нитей для обеспечения оптимальной экспозиции к свету, усиления диффузии питательных элементов, осуществления конъюгации и др. Хотя *Spirogyra* лишена главных движителей большинства водорослей – жгутиков, ее нити все же способны к сгибательным и волнообразным движениям за счет сокращения внутриклеточных микротрубочек и микрофиламентов [Lee, Kim, 2017]. Также приспособительной чертой *Spirogyra* к обитанию в стоячих водах считается формирование плавающих матов [Ge et al., 2018].

Важно отметить еще одну характерную черту *Spirogyra*, вероятно, обеспечивающую ей конкурентное преимущество над другими макроводорослями: она, в отличие, например, от *Cladophora*, не обрастает эпифитными микроводорослями благодаря неким химическим и структурным особенностям клеточных стенок [Hawes, 1988; Power et al., 2009] и возможной аллелопатической активности [Trochine et al., 2011], а также, по мнению многих авторов, *Spirogyra* практически не потребляется животными-альгофагами [Hawes, 1988; Berry, Lembi, 2000; Nozaki, 2001; Abed et al., 2011; Kravtsova et al., 2014]. Однако имеются противоположные данные о потреблении *Spirogyra* брюхоногими моллюсками [Liess, Kahlert, 2007] и рыбами [Gelwick, Matthews, 1997; Arora, Sahoo, 2015].

Что касается диапазона внешних условий – температуры воды и освещенности, благоприятных для роста *Spirogyra*, то здесь литературные данные существенно разнятся. В оз. Сюррей (Индиана, США) различные формы (виды?) *Spirogyra* развивались в широком диапазоне температур – от 2 до 35 °С, но лучше всего росли при 15 и 25 °С [Berry, Lembi, 2000]. Авторы исследования отмечают отрицательную корреляцию численности всех форм *Spirogyra* с температурой воды, что свидетельствует о предпочтении водорослями данного таксона прохладных температур [Berry, Lembi, 2000]. В водоемах центральной Европы также отмечен рост различных форм *Spirogyra* при температурах воды 8–30 °С, т. е., как и в описанном выше случае, данный показатель не являлся фактором, определяющим смену морфотипов

[Hainz et al., 2009]. Другие авторы указывают более узкий диапазон температур для оптимального роста *Spirogyra*: от 10 до 17 °C [Singh S. P., Singh P., 2015]. В антарктическом озере *Spirogyra* росла при 4 °C, следовательно, низкая температура не является ограничителем роста данных водорослей [Hawes, 1988]. Положительный чистый фотосинтез *Spirogyra* при температуре 5 °C отмечен и в японском оз. Бива [Ishida et al., 2006]. С другой стороны, в культуре *Spirogyra* оптимальная температура для фотосинтеза составила 35 °C, поэтому сделан вывод о том, что максимальные летние температуры в водоемах не являются фактором, непосредственно ограничивающим рост этих водорослей [Ishida et al., 2006]. Близкий температурный оптимум *Spirogyra* 32 °C отмечен в работе Х. Хана с соавт. [Han et al., 2009]. Однако в других экспериментах оптимум температур, при котором наблюдался максимальный рост биомассы *Spirogyra*, составил 24 °C [Munir et al., 2015]. Таким образом, некоторые авторы полагают, что для данной водоросли предпочтительнее высокие температуры воды, и потепление климата способствует ее “цветению” [Frossard et al., 2014].

Положительный чистый фотосинтез *Spirogyra* осуществляется в диапазоне фотонного светового потока (облученности) от 60 до 1500 мкмоль м⁻² · с⁻¹ [Berry, Lembi, 2000]. В реках и ручьях она достигает большей биомассы на открытых, чем на затененных участках [Krupek et al., 2014] и доминирует в годы с высокой прозрачностью воды [Cattaneo et al., 2013]. Важно отметить, что в оз. Бива в период абсолютного доминирования *Spirogyra* в водорослевом бентосном сообществе наблюдалось наивысшее отношение фотосинтеза к световому потоку: 1,2 мг С · мг⁻¹ хл. а · ч⁻¹ при 150 мкмоль · м⁻² · с⁻¹ [Nozaki, 2001]. Следует подчеркнуть, что *Spirogyra* способна адаптироваться к световым условиям: при низкой освещенности в популяции преобладают морфотипы с большим числом хлоропластов [Hainz et al., 2009]. Максимальный чистый фотосинтез *Spirogyra* наблюдался при температуре 25 °C и световом потоке 1500 мкмоль м⁻² · с⁻¹ [Ishida et al., 2006]. Максимальная удельная скорость роста *Spirogyra* составляет 0,16–0,23 сут⁻¹, константа полунасыщения по фосфору 0,1 мг · л⁻¹, по азо-

ту – 0,25 мг · л⁻¹ [Han et al., 2009; Ge et al., 2018]. Продукция фитоперифитона (эпилитона) при доминировании *Spirogyra* в озере может достигать 200 мг С м⁻² · ч⁻¹ [Ishida et al., 2006].

Как отмечалось выше для других водорослей – агентов “зеленых приливов”, причины резкого прекращения роста и коллапса популяций *Spirogyra* в середине лета не вполне понятны. Механизмы исчезновения плавающих матов – заключительной стадии сезонного цикла популяций *Spirogyra* – могут быть следующими. Маты становятся слишком плотными, и верхний слой клеток (нитей) в них обесцвечивается и погибает от слишком сильного света (>200 мкмоль м⁻² · с⁻¹), тогда как нижние слои клеток перестают расти от недостатка света [Berry, Lembi, 2000]. Также негативными факторами, вызывающими прекращение роста *Spirogyra*, являются слишком высокая температура воды (>25 °C) и исчерпание запасов элементов минерального питания [Berry, Lembi, 2000; Ishida et al., 2006]. Сведений о других отрицательных воздействиях, например, о микроорганизмах, вызывающих массовую смертность *Spirogyra*, отсутствуют [Berry, Lembi, 2000]. Тем не менее для выяснения причин и механизмов резкого прекращения роста и исчезновения *Spirogyra* в середине лета требуются дальнейшие исследования [Ishida et al., 2006].

Последствия бурного роста *Spirogyra* для водных экосистем схожи с таковыми *Ulva* и *Cladophora*. *Spirogyra* затеняет погруженные высшие водные растения, такие как *Egeria*, *Chara* и *Hydrilla*, но не влияет на полупогруженные растения, например, на *Ceratophyllum demersum* [Liu et al., 2012; Dong et al., 2015]. Имеются сведения, что метаболиты, выделяемые *Spirogyra*, оказывают положительное аллелопатическое влияние на рост цианобактерии *Oscillatoria agardhii* и тем самым способствуют ее “цветению” [Mohamed, 2002].

Как и в случаях “зеленых приливов” *Ulva* и *Cladophora*, очевидным способом борьбы с “цветением” *Spirogyra* является снижение антропогенного эвтрофирования. Однако, учитывая перечисленные выше особенности экологии *Spirogyra*, можно выдвинуть гипотезу, что она получает возможность для бур-

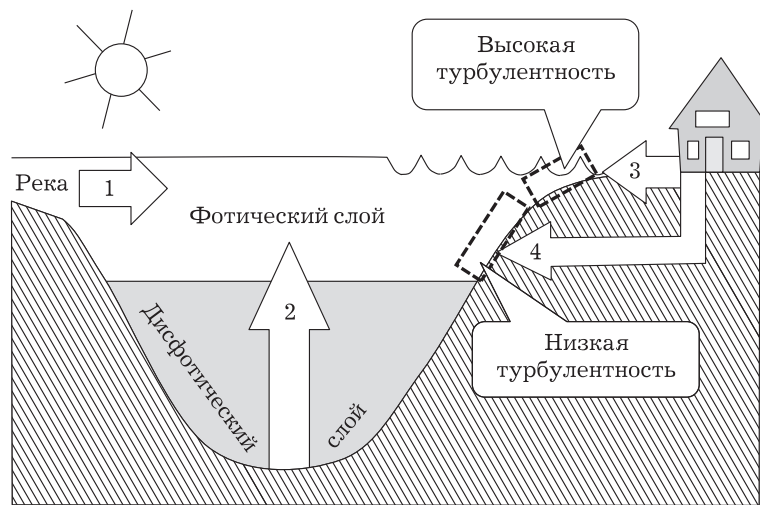


Рис. 1. Гипотетическая схема образования “зеленых приливов” слабо прикрепленными зелеными нитчатыми водорослями *Spirogyra*, развивающимися в фотическом слое с низкой турбулентностью. Стрелками показаны потоки элементов минерального питания: 1 – речной сток, поступающий в пелагиаль (развивается фитопланктон); 2 – поток из донных отложений – внутренняя биогенная нагрузка (развивается фитопланктон, так как фитобентос ингибирован отсутствием света в дисфотическом слое); 3 – поверхностный сток, поступающий в прибойную зону с высокой волновой активностью (развиваются сильно прикрепленные водоросли – эпилинтные диатомеи, *Ulothrix*, *Cladophora*, и др.); 4 – подземные (грунтовые) воды, выходящие в воду в фотическом слое с пониженной турбулентностью (вызывают “зеленый прилив” *Spirogyra*). Возможность биогенного переключения потоков азота и фосфора из пелагиали в бенталь (бентификация) не представлена (см. текст)

ного роста, если поток элементов минерального питания локализован в придонной (литоральной) зоне с невысокой турбулентностью (рис. 1). В том случае, если элементы минерального питания поступают в зоны с высокой турбулентностью, которыми являются прибойные зоны с существенной волновой активностью (см. рис. 1), или в участки с высокой скоростью течения, то они утилизируются эпилинтными диатомеями или сильно прикрепленными макроводорослями, такими как *Cladophora* или *Ulothrix* [Sushchik et al., 2010; Cattaneo et al., 2013; Kravtsova et al., 2014]. Если же потоки азота и фосфора поступают в пелагиаль, то они перехватываются фитопланктоном (см. рис. 1), который заведомо выигрывает у макроводорослей, включая *Spirogyra*, в скорости роста и соотношении продукции к биомассе (P/B) за счет более высокого соотношения площади поверхности к объему клеток [Valiela et al., 1997; Nozaki, 2001]. Очевидно, что фитопланктон также выигрывает конкуренцию за элементы минерального питания в участках, где донные макроводоросли лимитированы слабой освещенностью (см. рис. 1). Как уже от-

мечалось выше, в некоторых водоемах существует биогенное переключение потока элементов минерального питания из пелагиали в бенталь за счет фильтрационной активности дрейссены. Не исключено, что в роли подобных “переключателей” могут выступать и другие организмы, например, пресноводные губки.

Поскольку *Spirogyra* развивается в воде со слабой турбулентностью, увеличение скорости течения выше $0,3 \text{ м} \cdot \text{с}^{-1}$ ($Re > 7500$) [Biggs et al., 1998; Hondzo, Wang, 2002] может оказаться действенным способом борьбы с “цветением”, наряду с прекращением загрязнения подземных (грунтовых) вод (см. рис. 1).

Биомасса *Spirogyra* может изыматься из естественных водоемов и водотоков в коммерческих целях. Поскольку *Spirogyra*, как отмечалось выше, способна накапливать азот и фосфор, а также тяжелые металлы, она может использоваться для биоремедиации сточных вод [Rai et al., 2008; Ge et al., 2018; Vogel, Bergmann, 2018]. Кроме того, во многих азиатских странах данная водоросль употребляется в пищу [Kumar et al., 2015; Vogel,

Bergmann, 2018]. Также из нее производится бумага для протирки линз и другой оптики [Aroga, Sahoo, 2015], и биомасса *Spirogyra* является источником лекарств, антиоксидантов, противомикробных препаратов и биотоплива третьего поколения [Vogel, Bergmann, 2018].

ОБЩИЕ ЧЕРТЫ “ЗЕЛЕННЫХ ПРИЛИВОВ”

Характерной чертой трех рассмотренных выше агентов “зеленых приливов” – *Ulva*, *Cladophora* и *Spirogyra*, является бурный весенний рост и летний коллапс – резкое прекращение роста и вынос на берег образовавшейся биомассы. Очевидно, что популяционная динамика водорослей трех перечисленных таксонов описывается J-образной кривой [Boughey, 1968]. Как известно, в подобных случаях популяция растет экспоненциально, ее численность перескакивает порог емкости среды, определяемый чаще всего наличием элементов питания, а затем наступает резкое падение численности (рис. 2, а). Напомним, что альтернативным случаем динамики численности популяции является S-образная кривая, т. е. рост популяции описывается логистическим уравнением, и при приближении численности к порогу емкости среды происходит замедление роста за счет внутренних механизмов регуляции (усиление конкуренции за пищевые ресурсы, самоотравление метаболитами, самозатенение и др.) (см. рис. 2, б). Отметим также, что при J-образной динамике перескок порога емкости среды осуществляется за счет внутренних запасов [Boughey, 1968]. Действительно, *Ulva*,

Cladophora и *Spirogyra* способны запасать элементы минерального питания – азот и фосфор.

Однако, как уже отмечалось, практически все таксоны зеленых водорослей запасают азот и фосфор. Тем не менее только три таксона вызывают “зеленые приливы”. Возможно, это объясняется способностью *Ulva*, *Cladophora* и *Spirogyra* к росту не только на дне (субстрате), т. е. в бентосной (перифитонной) стадии, но и после отрыва от субстрата, в планктонной (метафитонной) стадии – в плавающих матах, являющихся весьма интересными и еще до конца не изученными разновидностями вегетации макроводорослей. Как уже отмечалось, они могут обеспечивать популяциям те или иные конкурентные преимущества. Например, внутри матов ночью сохраняется высокая дневная температура [Thybo-Christesen et al., 1993]. Детальное изучение функционирования водорослевых матов может дать ценную информацию для предсказания и предотвращения “зеленых приливов”.

Важнейшим условием формирования “зеленых приливов” является способность макроводорослей выигрывать у фитопланктона конкуренцию за элементы минерального питания. Поскольку макроводоросли имеют существенно меньшие удельные скорости роста по сравнению с фитопланктоном, а также меньшие скорости потребления элементов минерального питания [Valiela et al., 1997; Nozaki, 2001], в условиях идеального перемешивания они заведомо проигрывают в конкурентной борьбе. То есть макроводоросли могут развиваться только за счет перехвата потоков азота и фосфора, поступающего в водную экосистему с берегов или из грунтовых вод и донных отложений. Таким образом, для формирования “зеленых приливов” решающее значение имеет не только величина внешней (антропогенной) нагрузки на водную экосистему, но и локализация потоков элементов минерального питания (см. рис. 1). Вероятно, развитие *Ulva*, *Cladophora* и *Spirogyra* происходит в тех случаях, когда потоки азота и фосфора поступают в литораль с соответствующим субстратом, при достаточной освещенности и оптимальной для каждого вида турбулентности, например, как это описано выше, в местах впадения неболь-

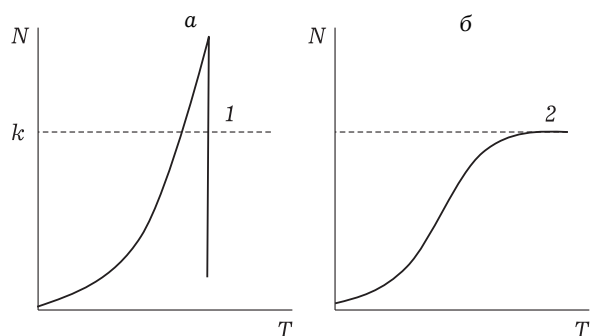


Рис. 2. Два типа динамики численности (N) популяции: 1 – J-образная динамика, 2 – S-образная динамика; T – время, k – емкость среды

ших ручьев или просачивания грунтовых вод. Кроме того, как уже упоминалось, мощным потенциальным источником “зеленых приливов” является аквакультура: элементы минерального питания выходят наружу из сетчатых садков, чьи стенки снижают турбулентность и являются хорошим субстратом для роста макроводорослей. Таким образом, меры по предотвращению “зеленых приливов” должны планироваться с учетом локализации внешних (антропогенных) потоков азота и фосфора (см. рис. 1).

Перехват береговых и донных (подземных) потоков элементов минерального питания приводит к тому, что *Ulva*, *Cladophora* и *Spirogyra* растут и достигают высокой биомассы в водоемах, формально являющихся олиготрофными, т. е. в воде которых содержится очень мало азота и фосфора [Hawes, 1988; Havens et al., 1999; Cohen, Fong, 2006; Higgins et al., 2008b; Smetacek, Zingone, 2013; Kravtsova et al., 2014]. В последние десятилетия выяснилось, что снижение фосфорной нагрузки на водоемы, предпринимаемое для борьбы с “цветением” фитопланктона, приводит к олиготрофикации, т. е. снижению концентрации фосфора в воде и, соответственно, численности и продукции фитопланктона, в результате чего возрастает прозрачность воды [Mills et al., 2003]. Когда олиготрофикация сопровождается еще и вселением дрейссены, потоки вещества и энергии перенаправляются из пелагиали в бенталь, что приводит к бурному росту зеленых макроводорослей, например, *Cladophora* [Mills et al., 2003]. Этот недавно обнаруженный процесс получил название “бентификация” [Mills et al., 2003; Cuhel, Aguilar, 2013] и он может происходить и без снижения концентрации элементов минерального питания в воде (т. е. без олиготрофикации), а только вследствие повышения прозрачности под воздействием дрейссены [Zhu et al., 2006]. Бентификация может способствовать как развитию погруженной высшей водной растительности [Zhu et al., 2006], так и макроводорослей – агентов “зеленых приливов” [Pillsbury et al., 2002; Cuhel, Aguilar, 2013]. Поскольку при бентификации падение первичной продукции фитопланктона в пелагиали компенсируется увеличением первичной продукции макроводорослей в бентали [Pillsbury et al.,

2002], при котором общая продукция экосистемы остается неизменной, очевидно, что требуется пересмотр существующей концепции олиготрофных/эвтрофных вод, в которой учитывается только продукция пелагической части водных экосистем.

Работа поддержана Государственным заданием в рамках программы фундаментальных исследований РФ № VI.51.1.9, № 6.1504.2017/ПЧ и № АААА-А17-117021310121-0.

ЛИТЕРАТУРА

- Abed R. M. M., Al Kindi S., Schramm A., Barry M. J. Short-term effects of flooding on bacterial community structure and nitrogenase activity in microbial mats from a desert stream // *Aquat. Microb. Ecol.* 2011. Vol. 63. P. 245–254.
- Adams M. S., Stone W. Field studies on photosynthesis of *Cladophora glomerata* (Chlorophyta) in Green bay, Lake Michigan // *Ecology.* 1973. Vol. 54. P. 853–862.
- Agrawal S. B., Ciiadhary B. R. Effect of certain environmental factors on zygospore germination of *Spirogyra hyaline* // *Folia Microbiol.* 1994. Vol. 39. P. 291–295.
- Agrawal S. B., Singh V. Viability of dried filaments, survivability and reproduction under water stress, and survivability following heat and uv exposure in *Lyngbya martensiana*, *Oscillatoria agardhii*, *Nostoc calcicola*, *Hormidium fluitans*, *Spirogyra* sp. and *Vaucheria geminate* // *Ibid.* 2002. Vol. 47. P. 61–67.
- Arora M., Sahoo D. Green algae // *The algae world* / eds. D. Sahoo, J. Seckbach. Dordrecht: Springer, 2015. P. 91–120.
- Auer M. T., Canale R. P. Ecological and mathematical modeling of *Cladophora* in Lake Huron: 3. The dependence of growth rates on internal phosphorus pool size // *J. Great Lakes Res.* 1982. Vol. 8. P. 93–99.
- Bäck S., Lehvo A., Blomster J. Mass occurrence of the unattached *Enteromorpha interstitialis* on the Finnish Baltic coast // *Ann. Bot. Fenn.* 2000. Vol. 37. P. 155–161.
- Berezina N. A., Gubelit Yu. I., Polyak Yu. M., Sharov A. N., Kudryavtseva V. A., Lubimtsev V. A., Petukhov V. A., Shigaeva T. D. An integrated approach to the assessment of the eastern Gulf of Finland health: A case study of coastal habitats // *J. Mar. Syst.* 2017. Vol. 171. P. 159–171 doi: 10.1016/j.jmarsys.2016.08.013.
- Berger R., Henriksson E., Kautsky L., Malm T. Effects of filamentous algae and deposited matter on the survival of *Fucus vesiculosus* L. germlings in the Baltic Sea // *Aquat. Ecol.* 2003. Vol. 37. P. 1–11.
- Berry H. A., Lembi C. A. Effects of temperature and irradiance on the seasonal variation of a *Spirogyra* (Chlorophyta) population in a midwestern lake (USA) // *J. Phycol.* 2000. Vol. 36. P. 841–851.
- Bhat N. A., Wangane A., Raina R. Seasonal dynamics of phytoplankton community in a tropical wetland // *Environ. Monit. Assess.* 2015. Vol. 187. P. 4136.
- Biggs B. J. F., Goring D. G., Nikora V. I. Subsidy and stress responses of stream periphyton to gradients

- in water velocity as a function of community growth form // *J. Phycol.* 1998. Vol. 34. P. 598–607.
- Bormans M., Marsalek B., Jancula D. Controlling internal phosphorus loading in lakes by physical methods to reduce cyanobacterial blooms: A review // *Aquat. Ecol.* 2016. Vol. 50. P. 407–422.
- Brookes J. D., Carey C. C. Resilience to blooms // *Science* 2011. Vol. 334. P. 46–47.
- Boughey A. S. Ecology of populations. New York: Macmillan, 1968.
- Byappanahalli M. N., Shively D. A., Nevers M. B., Sadowsky M. J., Whitman R. L. Growth and survival of *Escherichia coli* and enterococci populations in the macro-alga *Cladophora* (Chlorophyta) // *FEMS Microbiol. Ecol.* 2003. Vol. 46. P. 203–211.
- Byappanahalli M. N., Sawdey R., Ishii S., Shively D. A., Ferguson J., Whitman R. L., Sadowsky M. J. Seasonal stability of *Cladophora*-associated *Salmonella* in Lake Michigan watersheds // *Water Res.* 2009. Vol. 43. P. 806–814.
- Cattaneo A., Hudon C., Vis C., Gagnon P. Hydrological control of filamentous green algae in a large fluvial lake (Lake Saint-Pierre, St. Lawrence River, Canada) // *J. Great Lakes Res.* 2013. Vol. 39. P. 409–419.
- Chambouvet A., Morin P., Marie D., Guillou L. Control of toxic marine dinoflagellate blooms by serial parasitic killers // *Science.* 2008. Vol. 322. P. 1254–1257.
- Chang Y. H., Kub C. R., Lu H. L. Effects of aquatic ecological indicators of sustainable green energy landscape facilities // *Ecol. Eng.* 2014. Vol. 71. P. 144–153.
- Chavez-Sanchez T., Pinon-Gimate A., Serviere-Zaragoza E., Lopez-Bautista J. M., Casas-Valdez M. *Ulva* blooms in the southwestern Gulf of California: Reproduction and biomass // *Estuarine, Coastal Shelf Sci.* 2018. Vol. 200. P. 202–211.
- Choo K., Snoeijis P., Pedersen M. Oxidative stress tolerance in the filamentous green algae *Cladophora glomerata* and *Enteromorpha ahlneriiana* // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 2004. Vol. 298. P. 111–123.
- Cohen R. A., Fong P. Using opportunistic green macroalgae as indicators of nitrogen supply and sources to estuaries // *Ecol. Appl.* 2006. Vol. 16. P. 1405–1420.
- Cuhel R. L., Aguilar C. Ecosystem transformations of the Laurentian Great Lake Michigan by nonindigenous biological invaders // *Ann. Rev. Mar. Sci.* 2013. Vol. 5. P. 289–320.
- Dodds W. K., Gudder D. A. Ecology of *Cladophora* // *J. Phycol.* 1992. Vol. 28. P. 415–427.
- Dong B. C., Liu R. H., Yu F. H. Effects of *Spirogyra arcta* on biomass and structure of submerged macrophyte communities // *Plant Species Biol.* 2015. Vol. 30. P. 28–36.
- Entwisle T. J. Phenology of *Cladophora-Stigeoclonium* community in two urban creeks of Melbourne // *Aust. Journ. Mar. Freshwater Res.* 1989. Vol. 40. P. 471–489.
- Filipkowska A., Lubecki L., Szymczak-Żyła M., Kowalska G., Żbikowski R., Szefer P. Utilisation of macroalgae from the Sopot beach (Baltic Sea) // *Oceanologia.* 2008. Vol. 50. P. 255–273.
- Flores-Moya A., Costas E., Bañares-España E., García-Villada L., Altamirano M., López-Rodaset V. Adaptation of *Spirogyra insignis* (Chlorophyta) to an extreme natural environment (sulphureous waters) through preselective mutations // *New Phytol.* 2005. Vol. 166. P. 655–661.
- Freeman M. C. The role of nitrogen and phosphorus in the development of *Cladophora glomerata* (L.) Kützing in the Manawatu River, New Zealand // *Hydrobiologia.* 1986. Vol. 131. P. 23–30.
- Frossard V., Versanne-Janodet S., Aleya L. Factors supporting harmful macroalgal blooms in flowing waters: A 2-year study in the Lower Ain River, France // *Harmful Algae.* 2014. Vol. 33. P. 19–28.
- Gao G., Clarea A. S., Rose C., Caldwell G. S. Intrinsic and extrinsic control of reproduction in the green tide-forming alga, *Ulva rigida* // *Environ. Exp. Bot.* 2017. Vol. 139. P. 14–22.
- Ge S., Madill M., Champagne P. Use of freshwater macroalgae *Spirogyra* sp. for the treatment of municipal wastewaters and biomass production for biofuel applications // *Biomass Bioenergy.* 2018. Vol. 111. P. 213–223.
- Ge C., Yu X., Kan M., Qu C. Adaption of *Ulva pertusa* to multiple-contamination of heavy metals and nutrients: Biological mechanism of outbreak of *Ulva* sp. green tide // *Mar. Pollut. Bull.* 2017. Vol. 125. P. 250–253.
- Gelwick F. P., Matthews W. J. Effects of algivorous minnows (*Camptostoma*) on spatial and temporal heterogeneity of stream periphyton // *Oecologia.* 1997. Vol. 112. P. 386–392.
- Golubkov S. M., Berezina N. A., Gubelit Yu. I., Demchuk A. S., Golubkov M. S., Tiunov A. V. A relative contribution of carbon from green tide algae *Cladophora glomerata* and *Ulva intestinalis* in the coastal food webs in the Neva Estuary (Baltic Sea) // *Mar. Pollut. Bull.* 2018. Vol. 126. P. 43–50.
- Gorain P. C., Sengupta S., Satpati G. G., Paul I., Tripathi S., Pal R. Carbon sequestration in macroalgal mats of brackish-water habitats in Indian Sunderbans: Potential as renewable organic resource // *Sci. Total Environ.* 2018. Vol. 626. P. 689–702.
- Graham J. M., Auer M. T., Canale R. P., Hoffmann J. P. Ecological studies and mathematical modeling of *Cladophora* in Lake Huron. 4. Photosynthesis and respiration as functions of light and temperature // *J. Great Lakes Res.* 1982. Vol. 8. P. 100–111.
- Gubelit Yu. I., Kovalchuk N. A. Macroalgal blooms and species diversity in the Transition Zone of the eastern Gulf of Finland // *Hydrobiologia.* 2010. Vol. 656, N 1. P. 83–86.
- Gubelit Y. I., Makhutova O. N., Sushchik N. N., Kolmakova A. A., Kalachova G. S., Gladyshev M. I. Fatty acid and elemental composition of littoral “green tide” algae from the Gulf of Finland, the Baltic Sea // *J. Appl. Phycol.* 2015. Vol. 27. P. 375–386.
- Gubelit Yu., Polyak Yu., Dembska G., Pazikowska-Sapota G., Zegarowski L., Kochura D., Krivorotov D., Podgornaya E., Burova O., Maazouzi Ch. Nutrient and metal pollution of the eastern Gulf of Finland coastline: Sediments, macroalgae, microbiota // *Sci. Total Environ.* 2016. Vol. 550. P. 806–819. doi: 10.1016/j.scitotenv.2016.01.122
- Gubelit Yu. I., Vainshtein M. B. Growth of *Enterobacteria* on algal mats in the eastern part of the Gulf of Finland // *Inland Water Biol.* 2011. Vol. 4, N 2. P. 132–136.

- Gulati R. D., Dionisio Pires L. M., Van Donk E. Lake restoration studies: Failures, bottlenecks and prospects of new ecotechnological measures // *Limnologica*. 2008. Vol. 38. P. 233–247.
- Hainz R., Wober C., Schagerl M. The relationship between *Spirogyra* (Zygnematophyceae, Streptophyta) filament type groups and environmental conditions in Central Europe // *Aquat. Bot.* 2009. Vol. 91. P. 173–180.
- Han H., Chen Y., Jørgensen S. E., Nielsen S. N., Hu W. A system-dynamic model on the competitive growth between *Potamogeton malaianus* Miq. and *Spirogyra* sp. // *Ecol. Modell.* 2009. Vol. 220. P. 2206–2217.
- Harris V. A. *Cladophora* confounds coastal communities – public perceptions and management dilemmas // *Cladophora* research and management in the Great Lakes, Proceedings / eds H. Boostma, E. Jenson, E. Young, J. Berges. University of Wisconsin at Milwaukee, Great Lakes Institute. GLWI Special Report. 2005. N 2005-01. 105 p.
- Havens K. E., East T. L., Hwang S. J., Rodusky A. J., Sharfstein B., Steinman A. D. Algal responses to experimental nutrient addition in the littoral community of a subtropical lake // *Freshwater Biol.* 1999. Vol. 42. P. 329–344.
- Hawes I. The seasonal dynamics of *Spirogyra* in a shallow, maritime Antarctic lake // *Polar Biol.* 1988. Vol. 8. P. 429–437.
- Higgins S. N. Modeling the growth dynamics of *Cladophora* in eastern Lake Erie: PhD Thesis. University of Waterloo, Waterloo, Ontario, Canada, 2005.
- Higgins S. N., Hecky R. E., Guildford S. J. The collapse of benthic macroalgal blooms in response to self-shading // *Freshwater Biol.* 2008a. Vol. 53. P. 2557–2572.
- Higgins S. N., Malkin S. Y., Howell E. T., Guildford S. J., Campbell L., Hiriart-Baer V., Hecky R. E. An ecological review of *Cladophora glomerata* (Chlorophyta) in the Laurentian Great Lakes // *J. Phycol.* 2008b. Vol. 44. P. 839–854.
- Hoffmann J. P., Graham L. E. Effects of selected physiochemical factors on growth and zoosporogenesis of *Cladophora glomerata* (Chlorophyta) // *Ibid.* 1984. Vol. 20. P. 1–7.
- Hofmann L. C., Nettleton J. C., Neefus C. D., Mathieson A. C. Cryptic diversity of *Ulva* (Ulvales, Chlorophyta) in the Great Bay Estuarine System (Atlantic USA): introduced and indigenous distromatic species // *Eur. Journ. Phycol.* 2010. Vol. 45, N 3. P. 230–239.
- Hondzo M., Wang H. Effects of turbulence on growth and metabolism of periphyton in a laboratory flume // *Water Resour. Res.* 2002. Vol. 38, N 12. P. 1277. doi:10.1029/2002WR001409.
- Hupfer M., Lewandowski J. Oxygen controls the phosphorus release from lake sediments – a long-lasting paradigm in limnology // *Int. Rev. Hydrobiol.* 2008. Vol. 93. P. 415–432.
- Ibelings B. W., Bormans M., Fastner J., Visser P. M. CYANOCOST special issue on cyanobacterial blooms: Synopsis – a critical review of the management options for their prevention, control and mitigation // *Aquat. Ecol.* 2016. Vol. 50. P. 595–605.
- Ikegaya H., Nakase T., Iwata K., Tsuchida H., Sonobe S., Shimmen T. Studies on conjugation of *Spirogyra* using monoclonal culture // *J. Plant Res.* 2012. Vol. 125. P. 457–464.
- Ishida N., Mitamura O., Nakayama M. Seasonal variation in biomass and photosynthetic activity of epilithic algae on a rock at the upper littoral area in the north basin of Lake Biwa, Japan // *Limnology*. 2006. Vol. 7. P. 175–183.
- Jeppesen E., Sondergaard M., Krovang B., Jensen J. P., Svendsen L. M., Lauridsen T. L. Lake and catchment management in Denmark // *Hydrobiologia*. 1999. Vol. 395/396. P. 419–432.
- Johnson R. The benthic food web on nearshore hard substrates at Peacock Point, eastern Lake Erie: M. Sc. Thesis. Waterloo. Ontario. Canada: University of Waterloo, 2004.
- Klemencic A. K., Toman M. J. Influence of environmental variables on benthic algal associations from selected extreme environments in Slovenia in relation to the species identification // *Period. Biol.* 2010. Vol. 112. P. 179–191.
- Komulainen S. F. Green algae as a structural element of phytoperiphyton communities in streams of NW Russia // *Biologia*. 2008. Vol. 63. P. 859–865.
- Kraufvelin P., Salovius S. Animal diversity in Baltic rocky shore macroalgae: Can *Cladophora glomerata* compensate for lost *Fucus vesiculosus*? // *Estuarine, Coastal Shelf Sci.* 2004. Vol. 61. P. 369–378.
- Kravtsova L. S., Izhboldina L. A., Khanaev I. V., Pomazkina G. V., Rodionova E. V., Domysheva V. M., Sakirko M. V., Tomberg I. V., Kostornova T. Y., Kravchenko O. S., Kupchinsky A. B. Nearshore benthic blooms of filamentous green algae in Lake Baikal // *J. Great Lakes Res.* 2014. Vol. 40. P. 441–448.
- Krupek R. A., Empinotti A., Santos R. K., Araujo E. A. T. Influence of physical characteristics of environment (light and current velocity) on the substrate occupation by *Spirogyra* sp. in stream ecosystems // *Braz. Journ. Bot.* 2014. Vol. 37. P. 453–459.
- Kumar J., Dhar P., Tayade A. B., Gupta D., Chaurasia O. P., Upreti D. K., Toppo K., Arora R., Suseela M. R., Srivastava R. B. Chemical composition and biological activities of trans-Himalayan alga *Spirogyra porticalis* (Muell.) Cleve // *PLoS ONE*. 2015. Vol. 10, N 2. P. e0118255. DOI 10.1371/journal.pone.0118255
- Kwon H. K., Kang H., Oh Y. H., Park S. R., Kim G. Green tide development associated with submarine groundwater discharge in a coastal harbor, Jeju, Korea // *Sci. Rep.* 2017. Vol. 7. P. 6325.
- Larsen A., Sand-Jensen K. Salt tolerance and distribution of estuarine benthic macroalgae in the Kattegat – Baltic Sea area // *Phycologia*. 2006. Vol. 45. P. 13–23.
- Lee J. W., Kim G. H. Two-track control of cellular machinery for photomovement in *Spirogyra varians* (Streptophyta, Zygnematales) // *Plant Cell Physiol.* 2017. Vol. 58. P. 1812–1822.
- Lehvo A., Bäck S. Survey of macroalgal mats in the Gulf of Finland, Baltic Sea // *Aquat. Conserv.* 2001. Vol. 11. P. 11–18.
- Lenzi M. What can be done about massive macroalgal blooms? // *J. Aquacult. Res. Dev.* 2014. Vol. 5, N 8. P. 292.
- Li H., Zhang Y., Tang H., Shi X., Rivkin R. B., Legendre L. Spatiotemporal variations of inorganic nutrients along the Jiangsu coast, China, and the occurrence of macroalgal blooms (green tides) in the southern Yellow Sea // *Harmful Algae*. 2017. Vol. 63. P. 164–172.

- Liess A., Kahlert M. Gastropod grazers and nutrients, but not light, interact in determining periphytic algal diversity // *Oecologia*. 2007. Vol. 152. P. 101–111.
- Liu D., Keesing J. K., Xing Q., Shi P. World's largest macroalgal bloom caused by expansion of seaweed aquaculture in China // *Mar. Pollut. Bull.* 2009. Vol. 58. P. 888–895.
- Liu J., Su N., Wang X., Du J. Submarine groundwater discharge and associated nutrient fluxes into the Southern Yellow Sea: A case study for semi-enclosed and oligotrophic seas-implication for green tide bloom // *J. Geophys. Res.: Oceans*. 2017. Vol. 122. P. 139–152.
- Liu R. H., Dong B. C., Li H. L., Zhang Q., Yu F. H. Patchy distributions of *Spirogyra arcta* do not affect growth of the submerged macrophyte *Ceratophyllum demersum* // *Plant Species Biol.* 2012. Vol. 27. P. 210–217.
- Lurling M., Mackay E., Reitzel K., Spears B. M. Editorial – A critical perspective on geo-engineering for eutrophication management in lakes // *Water Res.* 2016. Vol. 97. P. 1–10.
- Mackay E. B., Maberly S. C., Pan G., Reitzel K., Bruere A., Corker N., Douglas G., Egemose S., Hamilton D., Hatton-Ellis T., Huser B., Li W., Meis S., Moss B., Lüring M., Phillips G., Yasseri S., Spears B. M. Geo-engineering in lakes: Welcome attraction or fatal distraction? // *Inland Waters*. 2014. Vol. 4. P. 349–356.
- Mantai K. E. Some aspects of photosynthesis in *Cladophora glomerata* // *J. Phycol.* 1974. Vol. 10. P. 288–291.
- Martem'yanov V. I., Mavrin A. S. Threshold environmental concentrations of cations determining the boundaries of survival of the filamentous alga *Spirogyra* sp. in freshwater reservoirs // *Contemporary Problems of Ecology*. 2012. Vol. 5. P. 250–254.
- Martins I., Pardal M. A., Lillebo A. I., Flindt M. R., Marques J. C. Hydrodynamics as a major factor controlling the occurrence of green macroalgal blooms in a eutrophic estuary: A case study on the influence of precipitation and river management // *Estuarine, Coastal Shelf Sci.* 2001. Vol. 52. P. 165–177.
- McCormick P. V., Shuford III R. B. E., Backus J. G., Kennedy W. C. Spatial and seasonal patterns of periphyton biomass and productivity in the northern Everglades, Florida, USA // *Hydrobiologia*. 1998. Vol. 362. P. 185–208.
- McCrackin M. L., Jones H. P., Jones P. C., Moreno-Mateos D. Recovery of lakes and coastal marine ecosystems from eutrophication: A global meta-analysis // *Limnol. Oceanogr.* 2017. Vol. 62. P. 507–518.
- Migliore G., Alisi C., Sprocati A. R., Massi E., Ciccoli R., Lenzi M., Wang A., Creminini C. Anaerobic digestion of macroalgal biomass and sediments sourced from the Orbetello lagoon, Italy // *Biomass Bioenergy*. 2012. Vol. 42. P. 69–77.
- Mihrianyan A. Cellulose from cladophorales green algae: From environmental problem to high-tech composite materials // *J. Appl. Polym. Sci.* 2011. Vol. 119. P. 2449–2460.
- Mills E. L., Casselman J. M., Dermott R., Fitzsimons J. D., Gal G., Holeck K. T., Hoyle J. A., Johannsson O. E., Lantry B. F., Makarewicz J., Millard E. S., Munawar I. F., Munawar M., O'Gorman R., Owens R. W., Rudstam L. G., Schaner T., Stewart T. J. Lake Ontario: Food web dynamics in a changing ecosystem (1970–2000) // *Can. Journ. Fish. Aquat. Sci.* 2003. Vol. 60. P. 471–490.
- Mohamed Z. A. Allelopathic activity of *Spirogyra* sp.: Stimulating blooming formation and toxin production by *Oscillatoria agardhii* in some irrigation canals, Egypt // *J. Plankton Res.* 2002. Vol. 24. P. 137–141.
- Morand P., Merceron M. Macroalgal population and sustainability // *J. Coastal Res.* 2005. Vol. 21. P. 1009–1020.
- Munir N., Imtiaz A., Sharif N., Naz S. Optimization of growth conditions of different algal strains and determination of their lipid contents // *J. Anim. Plant Sci.* 2015. Vol. 25. P. 546–553.
- Nelson T. A., Haberin K., Nelson A. V., Ribarich H., Hotchkiss R., Van Alstyne K. L., Buckingham L., Simmonds D. J., Fredrickson K. Ecological and physiological controls of species composition in green macroalgal blooms // *Ecology*. 2008. Vol. 89. P. 1287–1298.
- Nelson T. A., Gregg B. C. Determination of EC50 for normal oyster larval development in extracts from bloom forming green seaweeds // *Nautilus*. 2013. Vol. 127. P. 156–159.
- Nelson T. A., Lee D. J., Smith B. C. Are “green tides” harmful algal blooms? Toxic properties of water-soluble extracts from two bloom-forming macroalgae, *Ulva fenestrata* and *Ulvaria obscura* (Ulvophyceae) // *J. Phycol.* 2003. Vol. 39. P. 874–879.
- Nozaki K. Abrupt change in primary productivity in a littoral zone of Lake Biwa with the development of a filamentous green-algal community // *Freshwater Biol.* 2001. Vol. 46. P. 587–602.
- Nozaki K., Darijav K., Akatsuka T., Goto N., Mitamura O. Development of filamentous green algae in the benthic algal community in a littoral sand-beach zone of Lake Biwa // *Limnology*. 2003. Vol. 4. P. 161–165.
- Orihel D. M., Baulch H. M., Casson N. J., North R. L., Parsons C. T., Seckar D. C. M., Venkiteswaran J. J. Internal phosphorus loading in Canadian fresh waters: A critical review and data analysis // *Can. Journ. Fish. Aquat. Sci.* 2017. Vol. 74. P. 2005–2029.
- Orlova M. I., Anokhina L. E., Panov V. E., Nekrasov A. V., Klimentenok S. N. Preliminary environmental state assessment for littoral zone in Resort District of St. Petersburg // *Res. Bull. Baltic Floating Univ.* 1999. N 3. P. 37–42.
- Paerl H. W. Controlling harmful cyanobacterial blooms in a climatically more extreme world: Management options and research needs // *J. Plankton Res.* 2017. Vol. 39. P. 763–771.
- Paerl H. W., Fulton R. S. III, Moisander P. H., Dyble J. Harmful freshwater algal blooms, with emphasis on cyanobacteria // *Sci. World Journ.* 2001. Vol. 1. P. 76–113.
- Park S. R., Kang Y. H., Choi C. G. Biofilm: A crucial factor affecting the settlement of seaweed on intertidal rocky surfaces // *Estuarine, Coastal Shelf Sci.* 2011. Vol. 91. P. 163e167.
- Peckol P., Putnam A. B. Differential toxic effects of *Ulva lactuca* (Chlorophyta) on the herbivorous gastropods, *Littorina littorea* and *L. obtusata* (Mollusca) // *J. Phycol.* 2017. Vol. 53. P. 361–367.
- Perrot T., Rossi N., Ménesguen A., Dumas F. Modelling green macroalgal blooms on the coasts of Brittany,

- France to enhance water quality management // *J. Mar. Syst.* 2014. Vol. 132. P. 38–53.
- Philips G., Bramwell A., Pitt J., Stansfield J., Perrow M. Practical application of 25 years' research into the management of shallow lakes // *Hydrobiologia*. 1999. Vol. 395–396. P. 61–76.
- Pillsbury R. W., Lowe R. L., Pan Y. D., Greenwood J. L. Changes in the benthic algal community and nutrient limitation in Saginaw Bay, Lake Huron, during the invasion of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) // *J. N. Am. Benthol. Soc.* 2002. Vol. 21. P. 238–252.
- Polyak Y., Shigaeva T., Gubelit Y., Bakina L., Kudryavtseva V., Polyak M. Sediment microbial activity and its relation to environmental variables along the eastern Gulf of Finland coastline // *J. Mar. Syst.* 2017. Vol. 171. P. 101–110.
- Power M., Lowe R., Furey P., Welter J., Limm M., Finlay J., Bode C., Chang S., Goodrich M., Sculley J. Algal mats and insect emergence in rivers under Mediterranean climates: Towards photogrammetric surveillance // *Freshwater Biol.* 2009. Vol. 54. P. 2101–2115.
- Rai U. N., Dubey S., Shukla O. P., Dwivedi S., Tripathi R. D. Screening and identification of early warning algal species for metal contamination in fresh water bodies polluted from point and non-point sources // *Environ. Monit. Assess.* 2008. Vol. 144. P. 469–481.
- Robinson P. K., Hawkes H. A. Studies on the growth of *Cladophora glomerata* in laboratory continuous-flow culture // *British Phycol. Journ.* 1986. Vol. 21. P. 437–444.
- Ross S., Sheath R., Muller K. Molecular phylogeography and species discrimination of freshwater *Cladophora* (Cladophorales, Chlorophyta) in North America // *Cladophora research and management in the Great Lakes, Proceedings* / eds. H. Boostma, E. Jenson, E. Young, J. Berges. University of Wisconsin at Milwaukee, Great Lakes Institute. GLWI Special Report. 2005. N 2005-01. P. 105.
- Ruangchuay R., Dahamat S., Chirapat A., Notoya M. Effects of culture conditions on the growth and reproduction of Gut weed, *Ulva intestinalis* Linnaeus (Ulvales, Chlorophyta) // *Songklanarin Journ. Sci. Technol.* 2012. Vol. 34. P. 501–507.
- Selala C., Botha A.-M., de Klerk L. P., de Klerk A. R., Myburgh J. G., Oberholster P. J. Using phytoplankton diversity to determine wetland resilience, one year after a vegetable oil spill // *Water, Air Soil Pollut.* 2014. Vol. 225. P. 2051.
- Singh S. P., Singh P. Effect of temperature and light on the growth of algae species: A review // *Renewable Sustainable Energy Rev.* 2015. Vol. 50. P. 431–444.
- Smetacek V., Zingone A. Green and golden seaweed tides on the rise // *Nature*. 2013. Vol. 504. P. 84–88.
- Sushchik N. N., Gladyshev M. I., Ivanova E. A., Kravchuk E. S. Seasonal distribution and fatty acid composition of littoral microalgae in the Yenisei River // *J. Appl. Phycol.* 2010. Vol. 22. P. 11–24.
- Thybo-Christesen M., Rasmussen M. B., Blackburn T. H. Nutrient fluxes and growth of *Cladophora sericea* in a shallow Danish bay // *Mar. Ecol.: Prog. Ser.* 1993. Vol. 100. P. 273–281.
- Triest L., Stiers I., Van Onsem S. Biomanipulation as a nature-based solution to reduce cyanobacterial blooms // *Aquat. Ecol.* 2016. Vol. 50. P. 461–483.
- Trochine C., Guerrieri M., Liboriussen L., Meerhoff M., Lauridsen T. L., Sondergaard M., Jeppesen E. Filamentous green algae inhibit phytoplankton with enhanced effects when lakes get warmer // *Freshwater Biol.* 2011. Vol. 56. P. 541–553.
- Townsend S. A., Garcia E. A., Douglas M. M. The response of benthic algal biomass to nutrient addition over a range of current speeds in an oligotrophic river // *Freshw. Sci.* 2012. Vol. 31. P. 1233–1243.
- Townsend S., Schult J., Douglas M., Lautenschlager A. Recovery of benthic primary producers from flood disturbance and its implications for an altered flow regime in a tropical savannah river (Australia) // *Aquat. Bot.* 2017. Vol. 136. P. 9–20.
- Townsend S. A., Schult J. H., Douglas M. M., Skinner S. Does the Redfield ratio infer nutrient limitation in the macroalga *Spirogyra fluviatilis*? // *Freshwater Biol.* 2008. Vol. 53. P. 509–520.
- Valiela I., McClelland J., Hauxwell J., Behr P. J., Hersh D., Foreman K. Macroalgal blooms in shallow estuaries: Controls and ecophysiological and ecosystem consequences // *Limnol. Oceanogr.* 1997. Vol. 42. P. 1105–1118.
- Van den Hoek C. Revision of the European species of *Cladophora*. Leiden: E. J. Brill, 1963. 248 p.
- Vogel V., Bergmann P. Culture of *Spirogyra* sp. in a flat-panel airlift photobioreactor // *3 Biotech.* 2018. Vol. 8. P. 6.
- Wallentinus I. Comparisons of nutrient uptake rates for Baltic macroalgae with different thallus morphologies // *Mar. Biol.* 1984. Vol. 80. P. 215–225.
- Wan A. H. L., Wilkes R. J., Heesch S., Bermejo R., Johnson M. P., Morrison L. Assessment and characterisation of Ireland's green tides (*Ulva* species) // *PLoS ONE*. 2017. Vol. 12, N 1. P. e0169049.
- Wang Z., Xiao J., Fan S., Li Y., Liu X., Liu D. Who made the world's largest green tide in China? – an integrated study on the initiation and early development of the green tide in Yellow Sea // *Limnol. Oceanogr.* 2015. Vol. 60. P. 1105–1117.
- Whitman R. L., Shively D. A., Pawlik H., Nevers M. B., Byappanahalli M. N. Occurrence of *Escherichia coli* and enterococci in *Cladophora* (Chlorophyta) in nearshore water and beach sand of Lake Michigan // *Appl. Environ. Microbiol.* 2003. Vol. 69. P. 4714–4719.
- Whitton B. A. The biology of *Cladophora* in freshwaters // *Water Res.* 1970. Vol. 4. P. 457–476.
- Wu H., Zhang J., Yarish C., He P., Kim J. K. Bioremediation and nutrient migration during blooms of *Ulva* in the Yellow Sea, China // *Phycologia*. 2018. Vol. 57. P. 223–231.
- Ye N., Zhang X., Mao Y., Liang C., Xu D., Zou J., Zhuang Z., Wang Q. "Green tides" are overwhelming the coastline of our blue planet: Taking the world's largest example // *Ecol. Res.* 2011. Vol. 26. P. 477–485.
- Yoshida K., Shimmen T. Involvement of actin filaments in rhizoid morphogenesis of *Spirogyra* // *Physiol. Plant.* 2009. Vol. 135. P. 98–107.
- Zebek E. Seasonal dynamics of phytoplankton with relation to physicochemical water parameters above and below the hydroelectric plant on the Pasleka River (North-East Poland) // *Water Resour.* 2014. Vol. 41. P. 583–591.
- Zhang H., Chen R., Li F., Chen Li. Effect of flow rate on environmental variables and phytoplankton dy-

- namics: Results from field enclosures // Chin. Journ. Oceanol. Limnol. 2015. Vol. 33. P. 430–438.
- Zhang X., Xu D., Mao Y., Li Y., Xue S., Zou J., Lian W., Liang C., Zhuang Z., Wang Qi., Ye N. Settlement of vegetative fragments of *Ulva prolifera* confirmed as an important seed source for succession of a large-scale green tide bloom // Limnol. Oceanogr. 2011. Vol. 56. P. 233–242.
- Zhu B., Fitzgerald D. G., Mayer C. M., Rudstam L. G., Mills E. L. Alteration of ecosystem function by zebra mussels in Oneida lake: Impacts on submerged macrophytes // Ecosystems. 2006. Vol. 9. P. 1017–1028.

“Green Tides”: New Consequences of Eutrophication of Natural Waters (Invited Review)

M. I. GLADYSHEV^{1,2}, Yu. I. GUBELIT³

¹ *Siberian Federal University*
660041, Krasnoyarsk, Svobodny ave., 79
E-mail: glad@ibp.ru

² *Institute of Biophysics*
of the Siberian Branch of Federal Research Center “Krasnoyarsk Science Center” of RAS
660036, Krasnoyarsk, Akademgorodok, 50/50a

³ *Zoological Institute of RAS*
199034, Saint Petersburg, Universitetskaya emb., 1

In the last decades, besides the comparatively well-studied “bloom” caused by phytoplankton, a “bloom” of marine and fresh waters caused by littoral benthic macroalgae of three genera: *Ulva*, *Cladophora* and *Spirogyra* have become a global phenomenon. In the present review, an attempt is made to approach a comprehension why namely these taxa of green filamentous algae start to grow rapidly in spring in many water bodies and streams, including oligotrophic waters, and then float up from bottom forming floating mats (metaphyton), and their decaying masses are washed ashore and cause substantial ecological and economical losses. Peculiar and common ecological and physiological features of *Ulva*, *Cladophora* and *Spirogyra* favorable for the “green tides” formation are considered. Although an eutrophication (supply of nitrogen and phosphorus from agricultural lands, industrial and domestic wastewaters, aquaculture) is the evident cause of the increase of algal biomass, a hypothesis is proposed that a location of external fluxes of inorganic nutrients (surface runoff or groundwater discharge) is of the key importance for the “green tides” formation, as well as a biogenic re-direction of internal fluxes of nitrogen and phosphorus from pelagial to littoral (benthification). Measures of mitigation of “green tides” are discussed. A necessity of detailed study of metaphytonic form of vegetation of benthic macroalgae is emphasized. It is remarked that a revision of the present concept of oligotrophic/eutrophic waters, which considers only pelagic compartments of aquatic ecosystems is needed.

Key words: harmful algal blooms, *Ulva*, *Cladophora*, *Spirogyra*, metaphyton, benthification.