

УДК 581.526.3(574.63:581.133.5)

*Е. А. Пасичная, Л. О. Горбатюк, О. М. Арсан,
М. А. Савлучинская, И. Г. Кукля, Н. А. Платонов,
С. П. Бурмистренко*

ВЛИЯНИЕ СОЕДИНЕНИЙ ФОСФОРА НА ВОДНЫЕ РАСТЕНИЯ (ОБЗОР)

В обзоре обобщены литературные данные о влиянии соединений фосфора на высшие водные растения и водоросли. Рассмотрены источники поступления и формы его нахождения в водоемах. Проанализированы сведения об особенностях аккумуляции и трансформации фосфора водными растениями, его роли в евтрофикации водоемов, а также влиянии соотношения концентрации азота и фосфора на водные растения. Обсуждены перспективы их использования для извлечения избытка фосфора из воды.

***Ключевые слова:** водные растения, соединения фосфора, водные объекты, евтрофикация, биологическая очистка вод.*

Источники поступления и формы нахождения фосфора в водоемах. Соединения фосфора поступают в водоемы и водотоки вследствие выветривания и растворения пород, содержащих ортофосфаты (например, апатитов), что и определяет концентрацию растворенного фосфора в воде [41, 54, 66—68]. Кроме того, они попадают в водные объекты в результате эрозии и выщелачивания почв, разложения отмерших растений и других организмов, вследствие атмосферных осадков и лесных пожаров [68]. Вышеперечисленные источники относят к природным [54]. Значительная часть фосфора попадает в водные объекты в результате человеческой деятельности. К антропогенным источникам его поступления в водные экосистемы относят сельскохозяйственные стоки (отходы животноводства и смыв фосфорсодержащих пестицидов и удобрений с сельскохозяйственных угодий), промышленные (стоки химических и др. предприятий) и бытовые сточные воды [54, 63, 67, 68]. В последних значительная часть фосфора (20—50%) содержится в составе детергентов [54]. Одним из основных компонентов многих детергентов являются конденсированные фосфаты, в частности, триполифосфат натрия ($\text{Na}_5\text{P}_3\text{O}_{10}$), которые в воде превращаются в ортофосфаты [41, 42]. Биогеохимические циклы фосфора в водных экосистемах детально рассмотрены в работах [60, 72].

© Е. А. Пасичная, Л. О. Горбатюк, О. М. Арсан, М. А. Савлучинская, И. Г. Кукля, Н. А. Платонов, С. П. Бурмистренко, 2015

Неорганический фосфор в водоемах представлен фосфорной кислотой H_3PO_4 , продуктами ее диссоциации (H_2PO_4^- , HPO_4^{2-} , PO_4^{3-}) и их комплексами с некоторыми другими элементами (например, железом и алюминием). Возможность образования таких комплексов определяется рН, температурой и наличием других катионов [41]. При значениях рН в интервале 8,0—9,0, характерном для водных систем, преобладает форма HPO_4^{2-} (около 90%) с примесью H_2PO_4^- (примерно 10%), а ортофосфаты (PO_4^{3-}) практически не содержатся [42].

В любой естественной водной системе неорганический фосфор может находиться в растворе или во взвешенном состоянии [41, 42]. Он может адсорбироваться на оксидах и гидроксидах металлов (в частности, железа), а также на поверхности суспендированных или образующих донный ил коллоидных частиц [54, 70]. Показано [23], что во взвешенном веществе рек содержится больше фосфора, чем его находится в растворенном виде, а одним из основных источников поступления взвешенного фосфора является жизнедеятельность гидробионтов, в частности, водных растений. Физиологические особенности разных видов растений и плотность зарослей значительно влияют на распределение взвешенного фосфора в водоемах [24].

Установлено [41], что одним из путей извлечения фосфора из водоема является его осаждение в виде фосфата кальция. Около 7—10% поступающего в водоем элемента остается в растворе, остальные 90—93% поглощаются донными отложениями, при этом у дна водоема возможно формирование условий, способствующих переводу его нерастворимых соединений в растворимые, в частности, при образовании анаэробных зон [10].

В органической форме фосфор содержится в растительных и животных организмах, а также может попадать в водную среду в результате деятельности человека [67]. В водоеме органические соединения фосфора под действием биологических и/или химических факторов в конечном итоге превращаются в неорганические [41].

В речных и озерных водах на долю неорганического приходится в среднем до 50% общего содержания фосфора в водной среде [29]. В малых реках Украины концентрация его неорганических форм колеблется от следов до 0,50, а в средних и больших — от 0,15 до 0,20 мг/дм³. Содержание органического фосфора находится в пределах 0,02—0,07 мг/дм³. В воде днепровских водохранилищ концентрация общего минерального фосфора составляет от 0 до 0,95 мг/дм³, растворенного — от 0 до 0,46 мг/дм³ (минимально — в Киевском). Среднегодовое содержание органического фосфора изменяется в пределах 0,05—0,14 мг/дм³ [8].

Таким образом, фосфор является одним из важнейших компонентов природной воды, определяющим ее трофность и степень загрязненности, а также уровень развития водных организмов [11, 26]. В связи с этим он входит во все существующие классификации как показатель качества. Нормативы для содержания общего фосфора в водоемах, рекомендованные US EPA (1986) составляют:

— не более 0,1 мг/дм³ для рек, из которых вода не поступает в закрытые водоемы;

— не более 0,05 мг/дм³ для рек, из которых вода поступает в закрытые водоемы;

— не более 0,025 мг/дм³ для закрытых водоемов [68].

Существуют данные [21], что ежедневно от каждого жителя Украины поступает в среднем 1,5—1,8 г фосфора, эффективность извлечения которого из сточных вод составляет 10—20%. Таким образом, его поступление от предприятий жилищно-коммунальной сферы достигает 92%. При этом средняя концентрация общего фосфора (неорганические и органические формы) в сточных водах колеблется в диапазоне 10—20 мг/дм³ [54]. Только в Кременчугское водохранилище в течение года поступает около 1,8—2,4 тыс. т минерального и 4,6—17,5 тыс. т органического фосфора (преимущественно со сточными водами Киева) [29].

В связи с этим возникает необходимость изучения особенностей функционирования водных экосистем при повышении концентрации фосфора в воде. Поскольку фотосинтезирующие организмы являются первичным звеном трофической цепи и, соответственно, продукционной основой водной экосистемы, важным этапом является выяснение влияния его соединений на функционирование различных групп водных растений.

Аккумуляция и трансформация фосфора водными растениями. Содержание фосфатов в растительных организмах является одним из показателей их физиологического состояния, поскольку метаболизм фосфора в значительной степени определяет возможность выживания растений в неблагоприятных условиях среды [19]. Показано, что значительное накопление соединений фосфора у растений связано с повышенными затратами энергии, обеспечивающей протекание защитных реакций [48].

Водные растения обладают высокой аккумулирующей и адаптивной способностью относительно поллютантов различной химической природы [13]. У них развиты очень эффективные механизмы поглощения фосфора, хотя не все его формы являются легкодоступными. Наиболее биодоступная форма — растворимый фосфор (ортофосфат PO_4^{3-}) [54, 70]. Превращение недоступных форм в растворимые ортофосфаты, которые ассимилируются растениями, происходит путем различных геохимических и биохимических процессов на разных этапах протекания глобального фосфорного цикла [72].

Скорость потребления неорганического фосфора планктонными водорослями весьма значительна [9, 14]. Экспериментально показано [25], что максимальная скорость его поглощения фитопланктоном составляет 0,05 мкг P/дм³·ч. Проникая в клетки водорослей, анион ортофосфорной кислоты в процессе обмена веществ образует различные фосфорорганические соединения и конденсированные неорганические полифосфаты [7].

Большинство других форм фосфора, включая фосфаты щелочноземельных металлов, алюминия и железа, являются малодоступными или вовсе недоступными для водорослей. Ионы ортофосфатов, сорбированные на оксидах и гидроксидах металлов, в основном являются биологически недоступными (исключение — при их слабой диссоциации (десорбции)) [70].

Поглощение фосфора клетками водорослей зависит также от концентрации других элементов в питательной среде [40]. Так, в культурах *Scenedesmus* и *Anabaena* его поступление в клетки уменьшается при концентрации в среде селена (селената натрия) 40—80 мг/дм³, системы поглощения фосфатов конкурентно подавляются также действием мышьяка. Обнаружено активирующее действие Na⁺ на поглощение фосфора клетками *Ankistrodesmus braunii*, особенно заметное при малых концентрациях фосфата (менее 10⁻⁵ М) [2]. Вместе с тем клетки *Scenedesmus obtusiusculus* при недостатке фосфора не поглощали Na⁺ до тех пор, пока в среду не добавляли PO₄³⁻.

На поверхности водорослевых клеток может существовать концентрационный градиент неорганического фосфора, обусловленный не только его содержанием в воде, но и ферментативным распадом некоторых фосфорорганических соединений [29]. Некоторые водоросли, в том числе *Scenedesmus* и *Chlorella*, могут использовать фосфор органических соединений [40]. Обнаружена способность синезеленых водорослей усваивать такие фосфорорганические соединения, как глицерофосфаты калия и кальция, связанная с нахождением на внешней поверхности клеток одной или нескольких фосфатаз [40]. У *Dunaliella tertiolecta*, выращенной в условиях обильного питания, обнаружена кислая фосфатаза. Не исключена также возможность активации щелочной фосфатазы при дефиците в среде каких-либо веществ или элементов [2]. Показано [70], что выработка организмами щелочной фосфатазы обеспечивает дополнительные механизмы усвоения фосфатов из органических соединений. На поверхности талломов водорослей родов *Ulva* и *Enteromorpha*, а также у *Chaetomorpha aerea*, установлена пирофосфатная активность [2].

Таким образом, большинство видов водорослей в качестве источников фосфора для внутриклеточных биосинтетических реакций использует прежде всего его неорганические формы, хотя немаловажная роль принадлежит и органическим соединениям, содержащим этот элемент [4].

Ряд работ раскрывает особенности поглощения фосфора высшими водными растениями [22, 36—38, 43, 58]. Показано [58], что воздушно-водные макрофиты поглощают его преимущественно из донных отложений. Погруженные укорененные виды получают элемент как из водной среды, так и из донных отложений, но последний способ доминирует при его умеренной концентрации в воде. Погруженные макрофиты *Myriophyllum spicatum*, *Hydrilla verticillata* и *Egeria densa* также поглощают большую часть фосфора из донных отложений [46, 47]. При этом его концентрация в тканях и интенсивность роста растений значительно различались в зависимости от вида и типа донных отложений [46]. Показано [47], что при концентрации фосфора в воде 0,015 и 0,5 мг/дм³ *Myriophyllum* использовал его преимущественно из донных отложений, однако при 2,0 мг/дм³ поглощение фосфора из донных

отложений уменьшилось, а растворенного в воде — увеличилось. Сделан вывод о возможности использования *Myriophyllum spicatum* и *Hydrilla verticillata* для уменьшения содержания фосфора в воде при его концентрации выше 0,5 мг/дм³.

Изучали поглощение питательных веществ, в том числе фосфора, при увеличении его концентрации в окружающей среде, пятью видами высших водных растений (*Callitriche hamulata*, *C. obtusangula*, *C. platycarpa*, *Elodea nuttallii* и *Ranunculus peltatus*) путем определения его содержания в тканях [57]. Показано, что *E. nuttallii* обладает наибольшей способностью адаптировать механизм поглощения и запасаания фосфора к его разной концентрации и доступности, а *C. hamulata* и *C. platycarpa* наиболее толерантны к дефициту питательных веществ.

При увеличении содержания фосфора в воде от 0 до 40 мг/дм³ его потребление водным гиацинтом (*Eichornia crassipes*) возрастает [59], а элемент равномерно распределяется в листьях, стеблях и корнях.

Как прокариотические, так и эукариотические растения способны аккумулировать фосфор в специальных внутриклеточных запасающих гранулах [54]. При этом фосфаты могут накапливаться, особенно у низших растений, в форме полифосфатов (H₃PO₄)_n [20]. При интенсивном фотосинтезе водоросли усиленно образуют полифосфаты, аккумулирующиеся в вакуолях или полифосфатных гранулах диаметром 30—500 мкм [29]. В клетках *Scenedesmus obliquus* обнаружены как низко-, так и высокополимерные фосфаты, с возрастом культуры относительное содержание высокополимерных фосфатов значительно увеличивалось [2].

Таким образом, в нормальных условиях при сбалансированном фосфатном питании в клетках микроводорослей фосфор находится в виде полифосфатов и «метаболического пула» (нуклеиновые кислоты, фосфолипиды, фосфорные эфиры сахаров) [40]. Содержание полифосфатов в клетках определяется активностью ферментов полифосфатного обмена, в частности, поли-, триполи- и пирофосфатазы, активность и направленность действия которых изменяется в зависимости от особенностей физиологического состояния организма [15].

В лабораторных и естественных условиях показано, что при достаточном содержании фосфора в окружающей среде водоросли поглощает его значительно больше, чем им необходимо. Так, в клетках водорослей, растущих в среде с недостатком фосфора, полифосфаты не содержались [41]. В то же время рост хлореллы не подавлялся и очень высокой (до 2000 мг/дм³) концентрацией фосфора, что было связано со значительным увеличением его поглощения клетками (до 16—36 г на 1 кг сухой массы). Также установлено, что при экзогенном недостатке фосфора полифосфаты используются для нужд метаболизма клетки [40]. У растительных организмов также обнаружен фитин — вещество, служащее специально для запасаания фосфора. Фитин (кальций-магниева соль фитиновой кислоты) встречается во всех частях растений, а в запасающих органах откладывается в форме шаровидных телец [20]. Существует мнение [29], что накопление фосфора является адап-

тивной, сформировавшейся в процессе эволюции, реакцией водорослей на значительные сезонные колебания его концентрации в воде.

Таким образом, содержание фосфора в тканях водных растений в значительной степени зависит от его количества в окружающей водной среде и концентрации доступной формы. В то же время содержание фосфора у представителей различных групп водных растений различается [52]. Так, в макрофитах, в частности в макроводорослях, его зачастую меньше, чем в фитопланктоне. Содержание фосфора в клетках планктонных водорослей также различается: у зеленых оно наибольшее, а синезеленых — наименьшее. В сухой массе пресноводных синезеленых водорослей родов *Microcystis* и *Anabaena* общее содержание фосфора составляет соответственно 0,52 и 0,53% [29].

Водные растения играют важную роль в круговороте фосфора в водной экосистеме [46, 58, 73]. В результате жизнедеятельности они способны выделять его различные соединения [4, 9, 58 и др.]. Высказывается предположение, что увеличение концентрации органического фосфора в притоках Днепра в летнее время связано с жизнедеятельностью фитопланктона [4]. Выделять его водорастворимые органические соединения также способны и высшие водные растения [9]. Кроме того, оказывая влияние на гидрохимический состав водной среды (содержание кислорода, pH), они тем самым влияют и на круговорот элемента в водоеме [39, 58]. Органический фосфор образуется также и в процессе разложения детрита, при этом его количество, попадающее в водную среду, пропорционально массе детрита [9]. Таким образом, в конце жизненного цикла водных растений органический фосфор превращается в неорганический и возвращается в водную систему, замыкая круговорот, а также сохраняется в донных отложениях [42, 58].

Влияние фосфора на метаболизм и рост водных растений. Поскольку протекание метаболических реакций и рост водных растений в значительной степени зависит от концентрации доступного фосфора, его называют «limiting nutrient» [42, 55, 69]. Физиологическая роль фосфора в метаболических процессах растительных организмов огромна. Этот элемент принимает участие в синтезе белков и сложных углеводов, энергетическом обмене (реакциях фотосинтетического и окислительного фосфорилирования), делении клеток и образовании клеточных мембран (в составе фосфолипидов) [6, 7, 12, 40—42, 55, 72]. Фосфор является важным компонентом макроэргических соединений (АТФ и АДФ), входит в состав ДНК, РНК, нуклеопротеидов и ряда коферментов (НАДФ, ФАД и др.) [12, 54, 55, 66—68]. Фосфаты используются растениями для образования в клетках буферных систем, стабилизирующих реакцию среды в тканях [40].

Следует отметить, что значение фосфора для жизнедеятельности растительных организмов изучалось, главным образом, на примере наземных растений, информации об особенностях его метаболизма у высших водных растений и водорослей крайне мало.

При недостатке фосфорного питания синтез углеводов у растений замедляется, а при следовых количествах — прекращается [6]. У хлореллы не-

достаток фосфора отрицательно сказывается на процессах ассимиляции, тогда как клетки обычно делятся нормально [40]. В результате замедляются темпы роста и накопления сухого вещества в культурах, а средний размер клеток не изменяется. При его содержании ниже $1,2 \text{ мг/дм}^3$ интенсивность роста *Chlorella pyrenoidosa* значительно снижается [50].

Максимальный рост водного гиацинта (*E. crassipes*) зафиксирован при концентрации фосфора в водной среде 20 мг/дм^3 [59]. Наибольшая интенсивность роста воздушно-водного растения *Cyperus involucratus* отмечена при $1\text{—}5 \text{ мг P/дм}^3$ [62], при этом больше 60% общего количества фосфора аккумулируется в надземных органах — до 0,53% сухой массы.

В работе [64] показано, что реакция макроскопических водорослей на обогащение водной среды фосфором (или азотом) изменяется от стимуляции до прямого или непрямого подавления и зависит от вида и источника питательного вещества (толща воды или отложения), а также других условий окружающей среды (в частности, температуры и света). При этом наблюдаются физиологические реакции, приводящие к увеличению содержания азота, фосфора и хлорофилла в листьях. С другой стороны, обогащение воды фосфором может подавлять рост морских водорослей вследствие нарушений внутренних соотношений питательных веществ.

Влияние соотношения азота и фосфора на водные растения. Показано [44, 52, 53], что между концентрациями различных веществ в растительных организмах существует тесная взаимосвязь. Особенно прочное соотношение выявлено между азотом и фосфором, оно является характерной особенностью различных групп растительных организмов. Так, среднее соотношение $C : N : P$ у фитопланктона составляет $110 : 16 : 1$ [52].

В рыбоводных прудах наиболее эффективно азот и фосфор утилизировались фитопланктоном при их соотношении в воде $11 : 1$ [30]. В то же время для фитопланктона Рыбинского водохранилища наиболее благоприятным было соотношение $N : P 20 : 1$ [10]. При азотном голодании у фитопланктона прекращалась ассимиляция фосфора независимо от его концентрации [30]. Показано [77], что обогащение фосфором лесных ручьев в восточном Теннесси (США) привело к значительному уменьшению соотношения $N : P$ в клетках представителя бриофитов *Porella pinnata*.

Существует мнение [3], что концентрация хлорофилла *a* в планктоне (критерий трофического статуса) определяется содержанием общего фосфора в воде. Для Каховского водохранилища установлена положительная достоверная корреляция между средним содержанием хлорофилла *a* и отношением $N : P$ [17]. Значение первичной продукции в трофогенном слое озер коррелирует с концентрацией общего фосфора (при его содержании $< 0,2 \text{ мг/дм}^3$) [18].

Однако увеличение содержания растворенного неорганического фосфора в воде евтрофных днепровских водохранилищ выше $0,2 \text{ мг P/дм}^3$ в большинстве случаев приводит к замедлению роста летнего фитопланктона и снижению интенсивности его фотосинтеза [16]. Предполагается, что это

связано с усилением дефицита азота, возникающим вследствие увеличения его потребления альгобактериальным сообществом. Так, показано [18, 54], что азот может ограничивать рост биомассы фитопланктона в умеренно евтрофированных водах даже при высокой концентрации фосфатов (при низких значениях N : P).

Таким образом, уровень развития фитопланктона и других водных растений в значительной степени определяется отношением N : P [17, 44, 52, 61, 76]. Это, очевидно, связано с тем, что растения с высоким содержанием азота и низким содержанием фосфора, или наоборот, неспособны синтезировать протеины, АТФ, АДФ, НАДФ и нуклеиновые кислоты [52].

Фосфор как фактор евтрофикации водоемов. Показано, что в насыщенных кислородом водах озер умеренная концентрация соединений фосфора стимулирует рост планктона и водных растений, которые являются основой пищевой цепи [71]. В связи с этим происходит увеличение также численности популяций зоопланктона, рыб, водных млекопитающих и, в конечном итоге, общего биологического разнообразия водной экосистемы.

С другой стороны, избыточное поступление питательных веществ, в частности, соединений фосфора и азота, является главной причиной евтрофикации водоемов [27, 66, 67, 71]. Повышение концентрации фосфора в воде наряду с достаточным количеством солнечного света может привести к интенсивному развитию синезеленых водорослей — «цветению» воды [17, 26, 35]. Это связывают также с тем, что при евтрофировании водоемов отношение N : P уменьшается. Так, в озерах, подверженных сильному антропогенному евтрофированию, оно часто снижается до 10, а в гипертрофных озерах — до 3—5 [1]. При низких значениях N : P усиливается вегетирование азотфиксирующих синезеленых водорослей *Cyanophyta (Cyanobacteria)*, которые могут расти при недостатке азота в среде [16]. Показано [45], что даже небольшое возрастание концентрации неорганического фосфора в воде приводит к увеличению биомассы водных растений, в том числе синезеленых водорослей.

Возбудителями «цветения» воды в пресноводных водоемах Украины являются синезеленые водоросли *Microcystis aeruginosa*, *Anabaena flos-aquae* и *Aphanizomenon flos-aquae* [26, 34, 35]. В днепровских водохранилищах летом «цветением» воды обычно охвачено от 28 до 97% (чаще около 80%) акватории. При этом биомасса водорослей в отдельных случаях может достигать 2—5 кг/м³ [26].

При поступлении больших количеств фосфора в воду синезеленые водоросли вытесняют зеленые и диатомовые. В евтрофированных водах увеличивается численность таких видов водорослей, как *Asterionella* и *Ceratium*, а *Oscillatoria* и *Dinobryon* — уменьшается [28].

Увеличение концентрации фосфора в воде приводит также к нарастанию биомассы макроводорослей, заросли которых могут покрывать поверхность воды, делая ее непригодной для прохождения судов. При разрастании макрофитов в верхних слоях укорененные растения на дне водоема не полу-

чают достаточного количества света и отмирают, лишая таким образом питания и укрытия рыб и других водных организмов. После отмирания водные растения опускаются на дно, где происходит их разложение аэробными бактериями, что приводит к уменьшению содержания кислорода в воде и гибели рыб, пресноводных моллюсков и других водных организмов и, в конечном итоге, к снижению биоразнообразия водной экосистемы [66, 67]. Таким образом, одним из важнейших негативных последствий евтрофирования водоемов является ухудшение их кислородного режима, для предотвращения которого необходима организация мониторинга для оперативного выявления и предупреждения появления «дефицитных» ситуаций в водоемах, аэрация воды с помощью установок, работающих на дешевой энергии (энергии ветра), своевременная реализация водоохраных мероприятий на территориях, прилегающих к водоемам, и установление водоохраных зон [31, 33].

Использование водных растений для извлечения фосфора из воды. В процессе разработки методов очистки сточных и природных вод сформировался специальный раздел прикладной гидробиологии — биологическая очистка вод [26, 75]. Он основан на том, что снижение содержания биогенных элементов, в первую очередь фосфора и азота, в водной среде тесно связано с потреблением их водными организмами [4]. При этом значительное внимание уделяется изучению возможного применения для этих целей водных растений [49, 59]. Используемые растения, должны обладать широким ареалом, высокой продуктивностью, значительными адсорбционными возможностями. Также рекомендуют обратить внимание на те растения, которые не отмирают зимой и в условиях засухи, имеют низкий потенциал зарастания как «сорной» травы, выдерживают влияние значительных концентраций фосфора и азота и аккумулируют большую часть этих веществ в скашиваемых частях [62]. Такими особенностями обладает воздушно-водное растение *Cyperus involucratus*, которое рекомендуют к использованию для очистки сточных вод.

Для биологической очистки сточных вод также широко используются тростник обыкновенный (*Phragmites australis*), рогоз узколистый (*Typha angustifolia*), камыш озерный (*Scirpus lacustris*), клубнекамыш морской (*Bolboschoenus maritimus*), уруть мутовчатая (*Myriophyllum verticillatum*), рдесты (р. *Potamogeton*) и др. [26]. Эти растения в технически организованной системе — биоплато — можно использовать непосредственно на водоемах.

Лабораторные исследования по поглощению фосфора *Typha latifolia* показали, что к концу вегетационного сезона эти растения поглощали 40—45% фосфора из первичных и вторичных коммунальных сточных вод [78]. Установлено [59], что водный гиацинт (*E. crassipes*) также обладает значительной адсорбционной способностью (одно растение способно поглотить в течение дня более 3 мг фосфора).

Изучение свойств биоугля (твёрдого материала, полученного в результате карбонизации биомассы) из разных видов водных растений показало, что по увеличению его адсорбционной способности можно составить следующую

щий ряд; *Phragmites communis* > *Miscanthus sacchariflorus* > *Typha orientalis* > *Carex dimorpholepis* > *Zizania latifolia* [74].

Следует отметить, что особое внимание уделяется изучению возможностей извлечения излишков фосфора из сельскохозяйственных и других фосфорсодержащих сточных и природных евтрофированных вод сообществами погруженных высших водных растений [49, 56, 65 и др.]. Например, предлагается использование специально разработанной конструкции [65] из таких растений, что приводит к уменьшению содержания общего фосфора в воде на 30—40% в период вегетации и на 7—20% зимой всего за 5,5 дней.

В процессе экспериментальных исследований с использованием *Ceratophyllum demersum* показано, что через 18 дней в разведенном компосте количество фосфора уменьшилось с 1,2 до 0,21 мэкв/дм³, также при этом снизилось количество нитратов и аммония [56]. Авторы также пришли к выводу, что *C. demersum* целесообразно использовать для снижения концентрации фосфора, аммония и нитрата в евтрофированных водах. Его способность накапливать в тканях значительные концентрации фосфора подтверждена и в других работах [49].

Способностью к интенсивному поглощению биогенных элементов обладают и зеленые нитчатые водоросли [5, 51]. Это играет важную роль в очистке природных вод и способствует снижению евтрофикации водоемов, а также дает возможность использования этих водорослей в биопоглотителях, применяемых для очистки поверхностных и дренажных вод, отводимых из сельскохозяйственных угодий, а также при доочистке сточных вод.

Заключение

Таким образом, необходимость изучения круговорота фосфора и его влияния на водные растения обусловлена тем, что этот элемент принимает активное участие в протекании основных биохимических реакций растительных организмов, а его недостаток ограничивает их рост и развитие. Следует подчеркнуть взаимосвязанное значение азота и фосфора для водных растений. Так, их соотношение является важнейшим фактором, определяющим развитие, количественные показатели, видовой состав и распространение фитопланктона [16, 44, 52].

В то же время при поступлении значительных количеств фосфора в водоемы и водотоки происходит их быстрая евтрофикация, что приводит к интенсивному развитию водных растений и возникновению таких явлений, как «цветение» воды, избыток органических веществ в воде, дефицит растворенного кислорода, следствием чего являются «заморы» рыбы, моллюсков и других водных организмов и, в конечном итоге, снижение биоразнообразия водной экосистемы [9, 17 и др.]. Поскольку одна из основных причин евтрофикации — использование фосфорсодержащих моющих средств, то уменьшение их количества приведет к снижению фосфорной нагрузки на водные объекты [21, 61, 70].

Для предотвращения последствий евтрофикации вследствие поступления избыточного количества фосфора в водную среду развитые страны ввели тщательную очистку сточных вод, однако это требует значительных капиталовложений

[21, 54]. Доказано эффективность и экономическую выгоду использования водных растений для извлечения фосфора и азота из сточных и евтрофированных природных вод. Следует подчеркнуть, что при этом необходимо своевременно изымать их биомассу из водоемов для предотвращения вторичного загрязнения воды [26]. Показана возможность биотехнической элиминации биогенных элементов из евтрофных водоемов в виде органического вещества за счет удаления фитомассы и иловых отложений с последующим их использованием как дополнительного источника ценного природного сырья [32]. Скашивание высших водных растений без нарушения корневой системы и их удаление различными технологическими средствами рекомендуется проводить несколько раз в год [26].

**

В огляді узагальнено відомості щодо різних аспектів впливу сполук фосфору на вищі водні рослини та водорості. Розглянуто джерела надходження і форми існування фосфору у водоймах. Проаналізовано особливості акумуляції і трансформації елементу водними рослинами, його роль у евтрофікації водойм, а також вплив співвідношення концентрацій азоту і фосфору на водні рослини. Обговорено перспективи їх використання для вилучення надлишку фосфору з води.

**

The literature data on different aspects of influence of phosphorus compounds on higher aquatic plants and algae have been summarized in review. The sources and forms of phosphorus in aquatic systems have been considered. The data on accumulation and transformation of phosphorus by aquatic plants, its role in eutrophication and influence of relationship between nitrogen and phosphorus concentrations on aquatic plants have been analyzed. The perspectives of use of the aquatic plants for removal of phosphorus excess from aquatic environment have been discussed.

**

1. Алексин О.А., Дрabbкова В.Г., Коплан-Дикс И.С. Проблема эвтрофирования континентальных вод // Третий Всесоюз. симп. по антропогенному эвтрофированию природных вод «Антропогенное эвтрофирование природных вод»: Тез. докл., Москва, сент. 1983 г. — Черногловка, 1983. — С. 6—9.
2. Барашков Г.К. Сравнительная биохимия водорослей. — М.: Пищ. пром-сть, 1972. — 336 с.
3. Бульон В.В. Реконструкция фосфорного бюджета двух разнотипных озер Карелии // Гидробиол. журн. — 1995. — Т. 31, № 6. — С. 3—14.
4. Васильчук Т.А., Клоченко П.Д. Динамика содержания биогенных и органических веществ в некоторых притоках Днепра и ее связь с развитием фитопланктона // Там же. — 2001. — Т. 37, № 1. — С. 36—47.
5. Величко И.М. Экологическая физиология зеленых нитчатых водорослей. — Киев: Наук. думка, 1982. — 200 с.
6. Власюк П.А. Биологические элементы в жизнедеятельности растений. — Киев: Наук. думка, 1969. — 516 с.
7. Гродзинский А.М., Гродзинский Д.М. Краткий справочник по физиологии растений. — Киев: Наук. думка, 1973. — 591 с.

8. Денисова А.И., Тимченко В.М., Нахшина Е.П. и др. Гидрология и гидрохимия Днепра и его водохранилищ. — Киев: Наук. думка, 1989. — 216 с.
9. Добрынский В.А., Рогаль И.В. Применение методов математического моделирования к изучению круговорота фосфора в пресноводных экосистемах // Гидробиол. журн. — 1993. — Т. 29, № 5. — С. 73—87.
10. Журавлева Л.А. Режим минерального фосфора в воде водоемов Северного Причерноморья // Гидробиология Дуная и лиманов Северо-Западного Причерноморья: Сб. науч. тр. — Киев: Наук. думка, 1986. — С. 19—35.
11. Журавлева Л.А., Грубрина Н.А. Режим фосфора в воде низовья Дуная и его сток в Черное море // Гидробиол. журн. — 1993. — Т. 29, № 6. — С. 81—88.
12. Ильин В.Б. Элементный химический состав растений. — Новосибирск: Наука, 1985. — 129 с.
13. Ильяшенко Н.В., Оленева Ю.Г., Иванова А.И. и др. Влияние факторов окружающей среды на изменение химического состава в листовых пластинках биоиндикационных растений-гидрофитов на примере роголистника темно-зеленого (*Ceratophyllum demersum* L.) // Совр. проблемы науки и образования. — 2012. — № 2. — С. 22—30.
14. Кирикова М.В., Пархоменко А.В. Потребление неорганического фосфора микропланктоном в Черном море в летний период // Гидробиол. журн. — 2001. — Т. 37, № 6. — С. 18—24.
15. Костлан Н.В., Черня В.Ф. Ферменты поліфосфатного обміну синьозелених водоростей // Укр. ботан. журн. — 1986. — Т. 43, № 1. — С. 67—70.
16. Курейшевич А.В. Отклик фитопланктона евтрофных водохранилищ на увеличение содержания в воде фосфора и азота // Гидробиол. журн. — 2005. — Т. 41, № 4. — С. 3—24.
17. Курейшевич А.В., Журавлева Л.А. Связь между содержанием хлорофилла *a* и концентрацией биогенных веществ в воде Днепровских водохранилищ // Там же. — 1997. — Т. 33, № 1. — С. 75—82.
18. Курейшевич А.В., Мегведь В.А. Оценка соотношения между содержанием хлорофилла *a* и фосфора в воде Днепровских водохранилищ // Там же. — 2006. — Т. 42, № 1. — С. 35—46.
19. Кусакина М.Г., Еремченко О.З., Орлова Н.В., Коновалов Д.В. Влияние техногенного засоления на фракционный состав фосфорных соединений растений // Вестн. Перм. ун-та. Биология. — 2005. — Вып. 6. — С. 155—158.
20. Либберт Э. Физиология растений. — М.: Мир, 1976. — 580 с.
21. Лузовіцька Ю.А., Осадча Н.М., Осадчий В.І. Винос біогенних елементів із водозбору річки Десни // Наук. праці УкрНДГМ. — 2011. — Вип. 261. — С. 117—138.
22. Лукина Л.Ф., Смирнова Н.Н. Физиология высших водных растений. — Киев: Наук. думка, 1988. — 188 с.
23. Морозова А.А. Режим взвешенного фосфора в нижнем течении Днепра // Гидробиол. журн. — 2006. — Т. 42, № 5. — С. 105—112.

24. Морозова А.А. Режим завислої речовини, фосфору та заліза в водоймах гирлової області рр. Дніпра та Південного Бугу: Автореф. дис. ... канд. геогр. наук. — К., 2000. — 18 с.
25. Пархоменко А.В. Определение низких концентраций минерального фосфора в морской воде с применением ^{32}P // Гидробиол. журн. — 1984. — Т. 20, № 3. — С. 92—96.
26. Парчук Г.В. Проблема деэвтрофирования водоемов // Там же. — 1994. — Т. 30, № 5. — С. 11—29.
27. Петрова Н.А., Расплетина Г.Ф. Антропогенное эвтрофирование Ладожского озера // Третий Всесоюз. симп. по антропогенному эвтрофированию природных вод «Антропогенное эвтрофирование природных вод»: Тез. докл., Москва, сент. 1983 г. — Черноголовка, 1983. — С. 166—168.
28. Рейнольдс К.С. Процессы, регулирующие количество биогенных веществ в озерах и водохранилищах, подверженных антропогенной эвтрофикации // Научные основы контроля качества поверхностных вод по гидробиологическим показателям. — Л.: Гидрометеиздат, 1981. — С. 246—280.
29. Романенко В.Д. Основы гидроэкологии. — Киев: Генеза, 2004. — 664 с.
30. Семенов Ю.А. Величины отношений N/P и Si/P в водах среднего и южного Каспия // Гидробиол. журн. — 1984. — Т. 20, № 3. — С. 73—76.
31. Сиренко Л.А. Антропогенное эвтрофирование, его экологические показатели и региональные особенности, методы регулирования и устранения отрицательных последствий // Антропогенное эвтрофирование природных вод. — Черноголовка, 1985. — С. 254—274.
32. Сиренко Л.А. Деэвтрофирование водоемов, его принципы, трудности, опыт практического осуществления // Антропогенное эвтрофирование природных вод. — Черноголовка, 1985. — С. 153—172.
33. Сиренко Л.А. Эвтрофирование континентальных водоемов и некоторые задачи по его контролю // Научные основы контроля качества вод по гидробиологическим показателям. — Л.: Гидрометеиздат, 1981 — С. 137—153.
34. Сиренко Л.А., Кирпенко Ю.А., Лукина Л.Ф. и др. О токсичности синезеленых водорослей — возбудителей «цветения воды» // Гидробиол. журн. — 1976. — Т. 12, № 4. — С. 22—28.
35. Сиренко Л.А., Козицкая В.Н. Биологически активные вещества водорослей и качество воды. — Киев: Наук. думка, 1988. — 256 с.
36. Смирнова Н.Н. Аккумулирующая способность высших водных растений устьевых областей рек Северо-Западного Причерноморья // Гидробиология Дуная и лиманов Северо-Западного Причерноморья: Сб. науч. тр. — Киев: Наук. думка, 1986. — С. 133—151.
37. Смирнова Н.Н. Особенности аккумуляции биогенных элементов, тяжелых металлов и некоторых хлорорганических пестицидов высшими водными растениями в Килийской дельте Дуная // Гидробиологические исследования Дуная и придунайских водоемов: Сб. науч. тр. — Киев: Наук. думка, 1987. — С. 102—118.
38. Смирнова Н.Н., Журавлева Л.А. Биогенные вещества и их трансформация под влиянием жизнедеятельности макрофитов в водоемах Украины

- // Третий Всесоюз. симп. по антропогенному эвтрофированию природных вод «Антропогенное эвтрофирование природных вод»: Тез. докл., Москва, сент. 1983 г. — Черногоровка, 1983. — С. 98—99.
39. *Смирнова Н.Н., Клоков В.М., Цаплина Е.Н.* К вопросу об участии высшей водной растительности в процессах формирования качества воды пресных водоемов // V Всесоюзное лимнологическое совещание «Круговорот вещества и энергии в водоемах»: Тез докл., Лиственичное на Байкале, 2—4 сент. 1981 г., — Иркутск, 1981. — Вып. 7. — С. 44—45.
40. *Упитис В.В.* Макро- и микроэлементы в оптимизации минерального питания микроводорослей. — Рига: Зинатне, 1983. — 240 с.
41. *Фосфор в окружающей среде* / Под ред. Э. Гриффита, А. Битона, Дж. Спенсера и Д. Митчелла. — М.: Мир, 1977. — 760 с.
42. *Химия окружающей среды* / Под ред. Дж. О. М. Бокриса. — М.: Химия, 1982. — 672 с.
43. *Хэслам С.М.* Макрофиты и качество водотока // Научные основы контроля качества поверхностных вод по гидробиологическим показателям. — Л.: Гидрометеиздат, 1977. — С. 215—220.
44. *Atkinson M.J., Smith S.V.* C:N:P ratios of benthic marine plants // *Limnol. Oceanogr.* — 1984. — Vol. 28, N 3. — P. 568—574.
45. *Balls H., Moss B., Irvine K.* The loss of submerged plants with eutrophication I. Experimental design, water chemistry, aquatic plant and phytoplankton biomass in experiments carried out in ponds in the Norfolk Broadland // *Freshwater Biology.* — 1989. — Vol. 22, N 1. — P. 71—87.
46. *Barko J.W., Smart R.M.* Mobilization of sediment phosphorus by submerged freshwater macrophytes // *Ibid.* — 1980. — Vol. 10, N 3. — P. 229—238.
47. *Bole J.B., Allan J.R.* Uptake of phosphorus from sediment by aquatic plants, *Myriophyllum spicatum* and *Hydrilla verticillata* // *Water Res.* — 1978. — Vol. 12, N 5. — P. 353—358.
48. *Danser J., Veith R., Feil R.* Independent changes of inorganic pyrophosphate and the ATP/ADP or UTP/UDP ration in plant cell dispersion cultured // *Plant Sci.* — 1990. — Vol. 66, N 1. — P. 59.
49. *Dierberg F. E., DeBusk T. A., Jackson S. D. et al.* Submerged aquatic vegetation-based treatment wetlands for removing phosphorus from agricultural runoff: response to hydraulic and nutrient loading // *Water Res.* — 2002. — Vol. 36, N 6. — P. 1409—1422.
50. *Doemel W.N., Brooks A.E.* Detergent phosphorus and algal growth // *Ibid.* — 1975. — Vol. 9, N 8. — P. 713—719.
51. *Doran M. D., Boyle W. C.* Phosphorus removal by activated algae // *Ibid.* — 1979. — Vol. 13, N 8. — P. 805—812.
52. *Duarte C.M.* Nutrient concentration of aquatic plants: Patterns across species // *Limnol. Oceanogr.* — 1992. — Vol. 37, N 4. — P. 882—889.
53. *Elser J.J., Marzolf E.R., Goldman C.R.* Phosphorus and nitrogen limitation of phytoplankton growth in the freshwaters of North America: A review and critique of experimental enrichments // *Canad. J. Fish. Aquat. Sci.* — 1990. — Vol. 47. — P. 1468—1477.
54. *Fareed A. Kh., Abid A.* Eutrophication: an ecological vision // *Bot. Rev.* — 2005. — Vol. 71, N 4. — P. 449—482.

55. Fogg G. E. Phosphorus in primary aquatic plants // Water Res. — 1973. — Vol. 7 — P. 77—89.
56. Foroughi M., Branch K. Investigation of the influence of *Ceratophyllum demersum* to refine diluted compost latex // J. Appl. Sci. Environ. Manag. — 2011. — Vol. 15, N 2. — P. 371—374.
57. Garbey C., Murphy K.J., Thiébaud G., Muller S. Variation in P-content in aquatic plant tissues offers an efficient tool for determining plant growth strategies along a resource gradient // Freshwater Biology. — 2004. — Vol. 49, N 3. — P. 346—356.
58. Granéli W., Solander D. Influence of aquatic macrophytes on phosphorus cycling in lakes // Hydrobiologia. — 1988. — Vol. 170, N 1. — P. 245—266.
59. Haller W.T., Sutton D.L. Effect of pH and high phosphorus concentrations on growth of water hyacinth // Hyacinth Control J. — 1973. — N 11. — C. 59—61.
60. Handbook of environmental isotope geochemistry, advances in isotope geochemistry. Tracing the sources and biogeochemical cycling of phosphorus in aquatic systems using isotopes of oxygen in phosphate. Chap. 21. / Ed. by M. Baskaran. — Berlin; Heidelberg: Springer, 2011. — P. 419—436.
61. Hecky R.E., Kilham P. Nutrient limitation of phytoplankton in freshwater and marine environments: A review of recent evidence on the effects of enrichment // Limnol. Oceanogr. — 1988. — Vol. 33, N 4, Part 2. — P. 796—822.
62. Hocking P.J. Responses of *Cyperus involucreatus* Rottb. to nitrogen and phosphorus, with reference to wastewater reclamation // Water Res. — 1985. — Vol. 19, N 11. — P. 1379—1386.
63. Kalmykova Y., Harder R., Borgstedt H., Svanäng I. Pathways and management of phosphorus in urban areas // J. Industrial Ecology. — 2012. — Vol. 16, N 6. — P. 928—939.
64. Leoni V., Vela A., Pasqualini V. et al. Effects of experimental reduction of light and nutrient enrichments (N and P) on seagrasses: a review // Aquatic Conservation: Mar. Freshwater Ecosystems. — 2008. — Vol. 18, N 2. — P. 202—220.
65. Li J.Z., Li X.J., Liu X.G., Huang S.L. Study on the effect of total phosphorus removing by constructed submerged hydrophyte bed for urban landscape river // Huan Jing Ke Xue. — 2011. — Vol. 32, N 5. — P. 1279—1284.
66. Ophardt C. E. Phosphorus cycle // Virtual chembook. Elmhurst college. — 2008. — N 17. — <http://www.elmhurst.edu/~chm/vchembook/308phosphorus.html>.
67. Oram B. Phosphate in water // Watershed management — stormwater management non-point source pollution control. — <http://www.water-research.net/phosphate.htm>
68. Oram B. Phosphates in the environment. — <http://www.water-research.net/Watershed/phosphates.htm>.
69. Perez M., Romero J., Duarte C.M., Sand-Jensen K. Phosphorus limitation of *Cymodocea nodosa* growth // Mar. Biol. — 1991. — Vol. 109. — P. 129—133.

70. Reynolds C.S., Davies P.S. Sources and bioavailability of phosphorus fractions in freshwaters: a British perspective // *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* — 2011. — Vol. 76, N 1. — P. 27—64.
71. Ricklefs R. E., Schluter D. Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives. — Chicago: University of Chicago Press. — 1993. — 414 p.
72. Ruttenberg K.C. The Global phosphorus cycle // *Treatise on Geochemistry.* — Elsevier Ltd., 2003. — Vol. 8. — P. 585—643.
73. Schulz M., Kozerski H.P., Pluntke T., Rinke K. The influence of macrophytes on sedimentation and nutrient retention in the lower River Spree (Germany) // *Water Res.* — 2003. — Vol. 37, N 3. — P. 569—578.
74. Se-Won K., Ju-Sik C., Dong C.S. et al. Adsorption of nitrogen and phosphorus by biochars from different water plants in constructed wetlands // *ASA, CSSA and SSSA Annual Meetings (San Antonio, Oct. 16—19, 2011).* — <https://a-c-s.confex.com/crops/2011am/webprogram/Paper67921.html>.
75. Shinji N., Kenkichi S., Tetsuya S. Study on effective nitrogen and phosphorus removal by carrier-added activated sludge process // *Proc. Water Environment Federation. Session 91—95.* — 2004. — P. 337—342.
76. Smith V.H. The nitrogen and phosphorus dependence of algal biomass in lakes: An empirical and theoretical analysis // *Limnol. Oceanogr.* — 1982. — Vol. 27, N 6. — P. 1102—1112.
77. Steinman A.D. The influence of phosphorus enrichment on lotic bryophytes // *Freshwater Biology.* — 1994. — Vol. 31, N 1. — P. 52—63.
78. Weng S., Putz G., Kells J.A. Phosphorus uptake by cattail plants in a laboratory-scale experiment related to constructed treatment wetlands // *J. Environ. Engineering and Sci.* — 2006. — Vol. 5, N 4. — P. 295—308.