

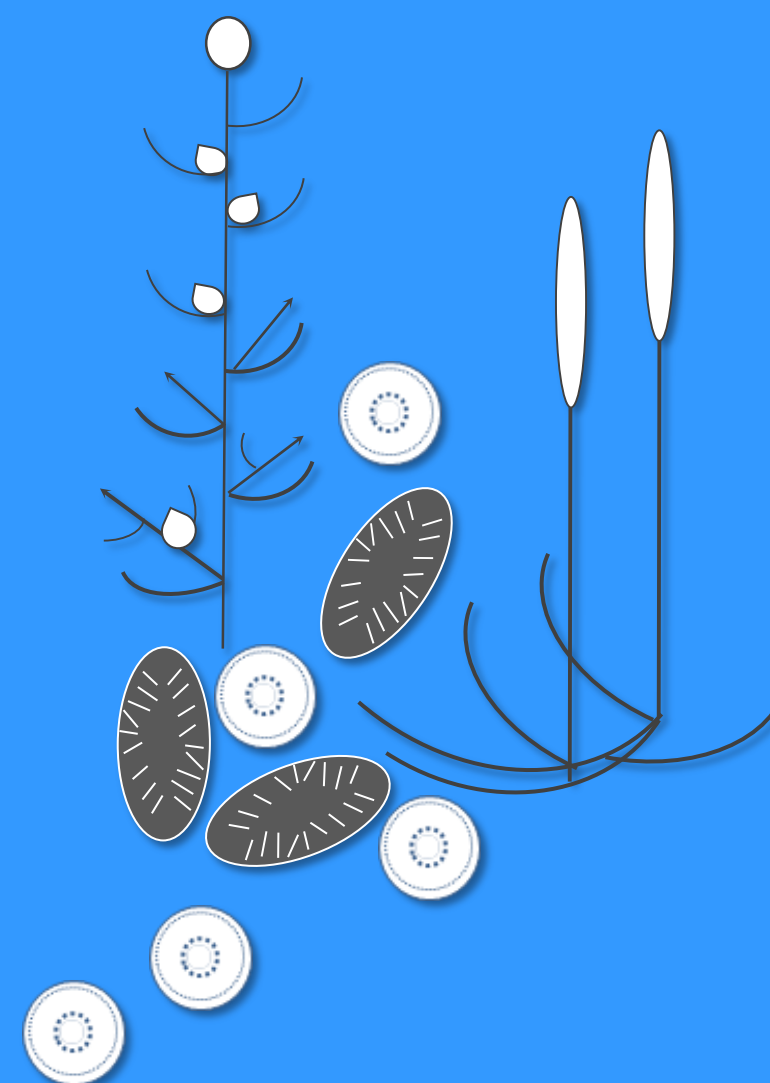
ISSN 0320-3557

Российская академия наук

Труды Института биологии внутренних  
вод имени И. Д. Папанина Российской  
академии наук  
Выпуск 76 (79)



# ЭКОЛОГИЯ, МОРФОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ



РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК



ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ВНУТРЕННИХ ВОД ИМЕНИ И. Д. ПАПАНИНА РАН



Труды ИБВВ РАН, вып. 76 (79), 2016

*60-летию ИБВВ РАН посвящается*

# ЭКОЛОГИЯ, МОРФОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ

**Экология, морфология и систематика водных растений** / [отв. ред. А. А. Бобров]. — Ярославль : Филигрань, 2016. — 130 с. — РАН, Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина. Труды ; вып. 76 (79).

А. А. Бобров, С. И. Генкал [S. I. Genkal], Е. С. Гусев, Д. А. Капустин, Н. В. Капустина, Л. Г. Корнева, А. Н. Краснова, П. В. Кулизин, О. С. Макарова, Н. А. Мартыненко, Н. М. Минеева, Е. А. Мовержоз, И. Л. Пырина, Л. Е. Сигарева, В. В. Соловьёва, Н. А. Тимофеева, Т. А. Чекрыжева [T. A. Chekryzheva]

В выпуске представлены статьи, написанные на основе избранных докладов, подготовленных для Международной конференции «Актуальные проблемы изучения биологии внутренних вод», посвященной 60-летию Института биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН. В работах отражены результаты исследований по экологии, морфологии, систематике водных растений, проводившихся как в водохранилищах Волги, так и других водных объектах России и за рубежом. Рассмотрены различные аспекты структуры и функционирования автотрофного звена в пресноводных экосистемах — разнообразие и многолетние изменения альгоценозов, динамика хлорофилла в планктоне и донных отложениях. Значительное внимание уделено вопросам морфологии и систематики различных групп одноклеточных водорослей и водных сосудистых растений — критический анализ диагностических признаков, современные таксономические трактовки, дополнения региональных флор, эволюционный аспект.

Издание рассчитано на ботаников, гидробиологов, экологов, специалистов в области охраны и использования водных ресурсов, а также студентов биологических и экологических факультетов.

**Ответственный редактор тома**  
кандидат биологических наук **А. А. Бобров**

**Рецензенты:**

Доктор биологических наук **А. А. Гончаров**, Биолого-почвенный ин-т ДВО РАН, Владивосток  
Кандидат биологических наук **Л. М. Киприянова**, Ин-т водных и экологических проблем СО РАН, Новосибирск  
Доктор биологических наук **С. Ф. Комулайнен**, Ин-т биологии КарНЦ РАН, Петрозаводск  
Кандидат биологических наук **Р. Е. Романов**, Центральный сибирский бот. сад СО РАН, Новосибирск  
Доктор биологических наук **В. В. Чепинога**, Ин-т географии им. В. Б. Сочавы СО РАН, Иркутск

**Редакционная коллегия Трудов ИБВВ РАН:**

С. А. Поддубный (главный редактор)	А. А. Бобров
А. В. Крылов (зам. главного редактора)	В. И. Лазарева
А. Н. Дзюбан	В. К. Голованов
В. Т. Комов	Н. М. Минеева

*Печатается по решению Учёного совета ИБВВ РАН*

*Издание осуществлено при поддержке гранта РФФИ 16-04-20126*

**Ecology, morphology and systematics of aquatic plants** / [Editor-in-chief Alexander A. Bobrov]. — Yaroslavl : Filigran, 2016. — 130 p. — Transactions of I. D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters ; issue 76 (79).

А. А. Бобров, Т. А. Чекрыжева, С. И. Генкал, Е. С. Гусев, Д. А. Капустин, Н. В. Капустина, Л. Г. Корнева, А. Н. Краснова, П. В. Кулизин, О. С. Макарова, Н. А. Мартыненко, Н. М. Минеева, Е. А. Мовержоз, И. Л. Пырина, Л. Е. Сигарева, В. В. Соловьёва, Н. А. Тимофеева

The issue includes papers, written on the basis of selected reports, prepared for the International conference «Actual problems of inland water biology study», devoted to the 60 anniversary of I. D. Papanin Institute for biology of inland waters RAS. The papers demonstrates results of studies on ecology, morphology, systematics of aquatic plants, which have been conducted both in reservoirs of the Volga and various water objects of Russia and abroad. Different aspects of structure and functioning of autotrophic chain in freshwater ecosystems, such as diversity and long-term changes of algal communities, dynamics of chlorophyll in plankton and bottom sediments were considered. Significant attention was paid to questions of morphology and systematics of different groups of unicellular algae and aquatic vascular plants, such as critical analysis of diagnostic characters, modern taxonomic treatments, regional flora additions, evolutionary aspect.

The issue is addressed to researchers in botany, hydrobiology, ecology, specialists in the area of protection and rational use of water resources, as well as students of biological and ecological departments.

**Editor-in-chief of the volume**  
Candidate of biological sciences **A. A. Bobrov**

**Reviewers:**

Doctor of biological sciences **A. A. Gontcharov**, Institute of Biology and Soil Sciences FEB RAS, Vladivostok  
Candidate of biological sciences **L. M. Kipriyanova**, Institute for Water and Environmental Problems SB RAS, Novosibirsk  
Doctor of biological sciences **S. F. Komulainen**, Institute of Biology KarRC RAS, Petrozavodsk  
Candidate of biological sciences **R. E. Romanov**, Central Siberian Botanical Garden SB RAS, Novosibirsk  
Doctor of biological sciences **V. V. Chepinoga**, V. B. Sochava Institute of Geography SB RAS, Irkutsk

**Editorial board of IBIW RAS Transactions:**

S. A. Poddubny (editor-in-chief)	A. A. Bobrov
A. V. Krylov (deputy chief editor)	V. I. Lazareva
A. N. Dzyuban	V. K. Golovanov
V. T. Komov	N. M. Mineeva

*Published by the decision of IBIW RAS Academic council*

*The book is published by the grant RFBR 16-04-20126*

## СОДЕРЖАНИЕ

<i>Genkal S. I., Chekryzheva T. A.</i> TO MORPHOLOGY AND TAXONOMY OF <i>TABELLARIA FLOCCULOSA</i> (BACILLARIOPHYTA)	5
<i>Гусев Е. С.</i> К ФЛОРЕ ЧЕШУЙЧАТЫХ ЗОЛОТИСТЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ ОЗЕРА ФРОЛИХА (СЕВЕРНОЕ ЗАБАЙКАЛЬЕ)	25
<i>Капустин Д. А., Гусев Е. С., Капустина Н. В.</i> УЛЬТРАСТРУКТУРА ДОМИКОВ ТАКСОНОВ РОДА <i>TRACHELOMONAS</i> EHRENB. EMEND. DEFLANDRE (EUGLENOPHYCEAE) ИЗ ОЗЕРА БУЯН (ИНДОНЕЗИЯ)	31
<i>Корнева Л. Г., Соловьёва В. В., Макарова О. С.</i> РАЗНООБРАЗИЕ И ДИНАМИКА ПЛАНКТОННЫХ АЛЬГОЦЕНОЗОВ ВОДОХРАНИЛИЩ ВЕРХНЕЙ И СРЕДНЕЙ ВОЛГИ (РЫБИНСКОЕ, ГОРЬКОВСКОЕ, ЧЕБОКСАРСКОЕ) В УСЛОВИЯХ ЭВТРОФИРОВАНИЯ И ИЗМЕНЕНИЯ КЛИМАТА	35
<i>Краснова А. Н.</i> ГИДРОФИЛЬНЫЙ РОД <i>ТУРНА</i> L. И ПОДРОД <i>ROHRBACHIA</i> (KRONF. EX RIEDL) A. KRASNOVA (ТУРНАСЕAE) В ЕВРАЗИИ: СИСТЕМАТИКА, ЭВОЛЮЦИЯ	46
<i>Кулизин П. В., Мартыненко Н. А., Гусев Е. С.</i> АННОТИРОВАННЫЙ СПИСОК ШТАММОВ ДЕСМИДИЕВЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ ТРОПИЧЕСКОГО РЕГИОНА ИЗ КОЛЛЕКЦИИ ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ ВНУТРЕННИХ ВОД ИМ. И. Д. ПАПАНИНА РАН	69
<i>Минеева Н. М.</i> СЕЗОННАЯ И МЕЖГОДОВАЯ ДИНАМИКА ХЛОРОФИЛЛА В ПЛАНКТОНЕ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА ПО ДАННЫМ ФЛУОРЕСЦЕНТНОЙ ДИАГНОСТИКИ	75
<i>Мовергоз Е. А., Бобров А. А.</i> СРАВНИТЕЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ И БИОЛОГИЯ ВОДЯНЫХ ЛЮТИКОВ <i>RANUNCULUS CIRCINATUS</i> , <i>R. TRICHOPHYLLUS</i> И <i>R. KAUFFMANNII</i> ( <i>BATRACHIUM</i> , RANUNCULACEAE) В СРЕДНЕЙ РОССИИ	93
<i>Сигарёва Л. Е., Пырина И. Л., Тимофеева Н. А.</i> МЕЖГОДОВАЯ ДИНАМИКА ХЛОРОФИЛЛА В ПЛАНКТОНЕ И ДОННЫХ ОТЛОЖЕНИЯХ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА	119



## CONTENTS

<i>Genkal S. I., Chekryzheva T. A.</i> TO MORPHOLOGY AND TAXONOMY OF <i>TABELLARIA FLOCCULOSA</i> (BACILLARIOPHYTA)	5
<i>Gusev E. S.</i> CONTRIBUTION TO THE FLORA OF SILICA-SCALED CHRYSOPHYTES OF FROLIKHA LAKE (NORTH TRANSBAIKAL AREA)	25
<i>Kapustin D. A., Gusev E. S., Kapustina N. V.</i> ULTRASTRUCTURE OF THE LORICAE OF <i>TRACHELOMONAS</i> EHRENB. EMEND. DEFLANDRE TAXA (EUGLENOPHYCEAE) FROM THE LAKE BUYAN (INDONESIA)	31
<i>Korneva L. G., Solovyova V. V., Makarova O. S.</i> DIVERSITY AND DYNAMICS OF PLANKTONIC ALGOCENOSES IN UPPER AND MIDDLE VOLGA RESERVOIRS (RYBINSK, GORKY AND CHEBOKSARY) UNDER EUTROPHICATION AND CLIMATE CHANGE	35
<i>Krasnova A. N.</i> HYDROPHILIC GENUS <i>TYPHA</i> L. AND SUBGENUS <i>ROHRBACHIA</i> (KRONF. EX RIEDL) A. KRASNOVA (TYPHACEAE) IN EURASIA: SYSTEMATICS, EVOLUTION	46
<i>Kulizin P. V., Martynenko N. A., Gusev E. S.</i> ANNOTATED LIST OF DESMID ALGAE STRAINS FROM TROPICAL REGION IN COLLECTION OF THE I. D. PAPANIN INSTITUTE FOR BIOLOGY OF INLAND WATERS RAS	69
<i>Mineeva N. M.</i> SEASONAL AND INTERANNUAL DYNAMICS OF CHLOROPHYLL IN PLANKTON OF THE RYBINSK RESERVOIR BASED ON FLUORESCENCE DIAGNOSIS	75
<i>Movergoz E. A., Bobrov A. A.</i> COMPARATIVE MORPHOLOGY AND BIOLOGY OF WATER CROWFOOTS <i>RANUNCULUS CIRCINATUS</i> , <i>R. TRICHOPHYLLUS</i> AND <i>R. KAUFFMANNII</i> ( <i>BATRACHIUM</i> , RANUNCULACEAE) IN CENTRAL RUSSIA	93
<i>Sigareva L. E., Pyrina I. L., Timofeeva N. A.</i> INTERANNUAL DYNAMICS OF CHLOROPHYLL CONTENT IN PLANKTON AND BOTTOM SEDIMENTS OF THE RYBINSK RESERVOIR	119

## TO MORPHOLOGY AND TAXONOMY OF *TABELLARIA FLOCCULOSA* (BACILLARIOPHYTA)

S. I. Genkal<sup>1\*</sup>, T. A. Chekryzheva<sup>2</sup>

<sup>1</sup>I. D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS

Russia, 152742, Yaroslavl reg., Nekouz distr., Borok, e-mail: genkal@ibiw.yaroslavl.ru

<sup>2</sup>Institute of Water Problems of the North KarRC RAS

Russia, 185003, Republic of Karelia, Petrozavodsk, Alexander Nevskiy ave., 50, e-mail: tchekryzhevas@mail.ru

This study of *T. flocculosa*/*T. fenestrata* complex in rivers and lakes of Karelia (Russia) has revealed a wide morphological variability of quantitative (valve length, central and terminal inflation widths, number of striae in 10 µm, number of rimoportulae per valve) and qualitative (shape of the valve and pseudoraphe, rimoportula arrangement, presence of spines) characteristics. A total of 26 morphotypes with different combinations of features, differing at least in one of 12 morphological characteristics, have been recorded. Based on original and literature data it is suggested to refer *T. fenestrata*, *T. quadrisepata*, *T. ventricosa* and *T. pseudoflocculosa* to the synonymy of *T. flocculosa* and extend the diagnosis of this species. New data on the morphology of *T. fenestrata* var. *geniculata* has been obtained. It is suggested to keep the taxonomic status of this form and broaden the diagnosis of the variety.

**Key words:** *Tabellaria flocculosa*, *T. fenestrata*, *T. quadrisepata*, *T. ventricosa*, *T. pseudoflocculosa*, morphology, taxonomy, rivers and lakes of Karelia, Russia.

### INTRODUCTION

*Tabellaria flocculosa* is a widespread species (Diatoms..., 1951; Skabichevsky, 1960) and views on the volume of this species have been constantly changing. For example, a guidebook (Diatoms..., 1951) gives only the type variety, B. M. Knudson (1952) already gives several varieties for *T. flocculosa*. Krammer, Lange-Bertalot (1991) referred the majority of previously described varieties of *T. flocculosa* and *T. fenestrata* to the synonymy of type *T. flocculosa* (*T. flocculosa* var. *ambigua* Brigger, *T. fenestrata* var. *intermedia* Grunow, *T. fenestrata* var. *asterionelloides* Grunow, *T. fenestrata* var. *geniculata* A. Cleve, *T. flocculosa* var. *pelagica* Holmboe, *T. fenestrata* var. *willei* Haifedt-Kaas, *T. fenestrata* var. *teilingii* Knudson, *T. flocculosa* var. *linearis* Koppen), but continued to classify *T. quadrisepata* Knudson and *T. ventricosa* as independent species. Later some researchers kept recognizing independence of *T. flocculosa* var. *linearis* (Camburn, Charles, 2000; Siver et al., 2005; Zimmermann et al., 2010; Siver, Hamilton, 2011), but brought *T. ventricosa* to the synonymy of *T. flocculosa* (Genkal, Kharitonov, 2010). Besides, a variety *T. flocculosa* var. *andina* (Lange-Bertalot, 1993) and a new species *T. pseudoflocculosa* (Kobayasi et al., 2006) have been described over the last few years.

Different researchers give different sets of characteristics as distinguishing features between the similar species *T. flocculosa* and *T. fenestrata*. By key, the guide (Diatoms..., 1951) gives different widths of the central and terminal inflations as well as different numbers of intercalary bands and septa. For the identification of the similar species *T. flocculosa*, *T. fenestrata* and *T. quadrisepata* Knudson (1952) gives the morphology of colonies, number of septa, presence or absence of rudimentary septa, width of the central and terminal inflations, shape of the valve ends, the rimoportula position (mucilage pore) in the middle part of the valve. As key parameters to distinguish among the three above-mentioned species, Patrick, Reimer (1966) use the central and terminal inflation widths, number of septa and presence of rudimentary septa, position of mucus pores. Besides the above-mentioned characteristics, Krammer, Lange-Bertalot (1991) use additional distinguishing features for these three species — shape of the axial area in the valve center and presence of spines. According to these authors, a similar species *T. ventricosa* distinguishes from *T. flocculosa*, *T. fenestrata* and *T. quadrisepata* by the valve width and rimoportulae arrangement.

Different views on the volume and identification of the above-listed species of the genus *Tabellaria* pose certain problems with the identification of these species, especially using TEM and SEM. Therefore the study of variability of morphological characteristics in representatives of this genus and assessment of their taxonomic significance are important.

### MATERIALS AND METHODS

Phytoplankton samples for this study were collected in lakes and rivers of Karelia (Table 1, 2) characterized by mass development of *T. flocculosa* complex. The method of cold burning (Balonov, 1975) was used to clean diatom valves of organic matter. Preparations of algae were analyzed under a JSM-25S scanning electron microscope in the Center of Collective Use for Electron Microscopy, Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences.

---

\* Corresponding author

**Table 1.** Geographic coordinates, hydrological and hydrochemical characteristics of the lakes under study (Catalogue..., 2001; Lakes..., 2013)

Waterbody	Coordinates		Drainage area, km <sup>2</sup>	Area, km <sup>2</sup>	Altitude, m	Basin genesis	Turbidity, m	Average depth, m	$\Sigma u$ , mg/l	pH	Chromacity, $\sigma_{Pt-Co}$ scale	Trophic state
	N	E										
Onega Lakes	61°42'	35°25'	53 100	9720	33.3	Baltic Sea basin tectonic	5–7	30.0	38.3	7.4	22	oligotrophic
Topozero	65°38'	32°06'	2540	986	109.5	White Sea basin tectonic	4.5	15.9	13.4	6.8	17	oligotrophic
Alajarvi	65°29'	33°34'	nd	7.35	nd	nd	nd	3.5	nd	nd	nd	nd
Middle Kuito	65°07'	31°14'	9470	257	101	tectonic	3.2	10.4	19	6.6	35	oligotrophic
Shuezero	64°27'	33°58'	141	41.9	102.4	nd	nd	5.4	26.8	6.8	19	mezotrophic

Note. nd — no data.

**Table 2.** Geographic coordinates, hydrological and hydrochemical characteristics of the lakes under study (Bersonov, 1960; Catalogue..., 2001; Surface..., 1965)

River	Length, km	Slope, ‰	Drainage area, km <sup>2</sup>	Ozernost, %	Water discharge, m <sup>3</sup> /s	Coordinates, N, E	
						source	mouth
Kem'	357	0.61	28223	9.9	275.4	64°52', 31°56'	64°57', 31°42'
Chirko-Kem'	229	0.71	8228	9.3	88.9	63°49', 31°39'	64°45', 32°07'
Kolezma	87	1.30	756	4.0	6.49	63°48', 35°38'	64°14', 35°52'
Suma	158	1.11	2041	13.1	18.51	63°25', 35°55'	64°15', 35°24'

**Table 3.** Variability of the morphological features of *Tabellaria flocculosa* in the River Kem'

Morphotype	Shape of terminal inflations		Width of central inflation		Spines		Pseudoraphe in central portion		Rimoportula position		Number of rimoportulae	Figure number
	capitate	not capitate	greater than width of terminal inflations	equal or less than width of terminal inflations	present	absent	widened	not widened	in the middle of central inflation	at the edge of central inflation (+) or intermediate (++)		
1	nd	+	nd	=	+	nd	+	nd	+	nd	1	3, 4, 28
2	nd	+	>	nd	+	nd	+	nd	+	nd	1(2)	24, 26, 29, 31, 32, 37, 39, 41, 42
3	nd	+	nd	=	nd	+	+	nd	+	nd	1(2)	1, 2, 27
4	nd	+	nd	=	+	nd	+	nd	nd	+	1	34
5	nd	+	nd	=	+	nd	nd	+	nd	+	1	
6	nd	+	nd	=	nd	+	nd	+	+	nd	1	
7	nd	+	>	nd	nd	+	+	nd	+	nd	1	17, 18
8	nd	+	>	nd	nd	+	+	nd	nd	+	1	40
9	nd	+	>	nd	nd	+	nd	+	nd	+	1	10, 11
10	nd	+	>	nd	nd	+	nd	+	+	nd	1	5, 6
11	nd	+	nd	<	nd	+	+	nd	nd	++	1	22, 23
12	nd	+	>	nd	+	nd	nd	+	+	nd	1	30
13	nd	+	>	nd	+	nd	+	nd	nd	+	1	25, 33, 35, 36
14	+	nd	nd	<	nd	+	nd	+	+	nd	1	7, 8, 13, 14
15	+	nd	>	nd	+	nd	+	nd	nd	+	1	15, 16
16	+	nd	nd	=	+	nd	nd	+	nd	+	1	19
17	+	nd	nd	=	+	nd	nd	+	+	nd	1	9, 12, 20, 21

Note. nd — no data.

## RESULTS

Variations in the valve size (length 17 to 159  $\mu\text{m}$ ), its shape and structural elements of *T. flocculosa* s.l. valve from the Kem' River are shown in Figs. 1–42. Figs. 16–29 show morphological variability of the valves which measure 90  $\mu\text{m}$  in length and Figs. 33–42 — of the valves ranging from 17 to 30  $\mu\text{m}$ . In the samples under analysis, 15 morphotypes, differing at least in one of 12 morphological features, were detected (Table 3). Figs. 43–73 show variations in the valve size (length from 15.9 to 138  $\mu\text{m}$ ), its shape and structural elements of *flocculosa* s.l. valve from the Chirko-Kem' River. Variability of the valves from 62 to 68  $\mu\text{m}$  in length is shown in Figs. 62–68. A similar number of morphotypes (16) were found in the analyzed samples (Table 4). In other samples we observed different sets of morphotypes, including those found in rivers Kem' and Chirko-Kem' (Table 4): Topozero — 2 (2, 7), Alayarvi — 6 (4, 7, 14, 22, 23, 24), Shuezero — 7 (2, 8, 11, 13, 21, 25, 26), Sredneye Kuito — 10 (1, 2, 7, 8, 10, 12, 13, 18, 21, 27). Sometimes valves with two rimoportulae occurred in the analyzed samples (Figs. 31, 65).

In Lake Elgygytgyn we recorded only a few morphotypes (2, 12) but there was considerable variation in the number of rimoportulae and their arrangement on the valve: one process in the central (Figs. 75, 77, 79, 83) or terminal inflation of the valve (Fig. 78), two or three processes in the central inflation (Figs. 80–82, 84), one process between each central and terminal inflations (Fig. 76), one process near each terminal inflation (Fig. 85), two processes in the central inflation and one in the terminal inflation (Fig. 82). Spines were absent in some valves (Figs. 74–76, 80) and central area in the middle portion of the valve was not widened (Fig. 80, 84). In many cases the central inflation of the analyzed forms was about 10  $\mu\text{m}$  (Figs. 75, 77–79, 83, 85) and 11.4  $\mu\text{m}$  in Fig. 84.

A total of 26 morphotypes with different combinations of features, differing at least in one of 12 morphological characteristics, were recorded (Table 3, 4). Interesting forms from other waterbodies under study are shown in Fig. 86–93. Fig. 86 shows a valve with asymmetrical halves, Fig. 87 — a valve of 12.2  $\mu\text{m}$  in width, Fig. 88 — different shapes of the terminal inflations, Fig. 89 — a similar in shape and length valve from Topozero with spines as opposed to the one in Fig. 88. In some of the waterbodies under study, we observed single, evidently abnormal valves of an unusual shape (Figs. 92, 93).

Quantitative characteristics of the analyzed samples are shown in Table 5. The widest range of the valve length was recorded in samples from the Kem' River (7.5–159  $\mu\text{m}$ ). The minimum width of the central inflation (2.7  $\mu\text{m}$ ) was recorded in Shuezero and maximum — in the Kolehmma River (13.8  $\mu\text{m}$ ). The minimum terminal inflation (2.7  $\mu\text{m}$ ) were also recorded in Shuezero and maximum — in the Kolehmma River (9.5  $\mu\text{m}$ ). The minimum number of striae in 10  $\mu\text{m}$  (12) were recorded in the majority of waterbodies under study and maximum (20) — in rivers Kem' and Chirko-Kem'.

There is a definite correlation between the valve length and the valve length/width ratio in all the studied populations — as the valve length increases the ratio increases as well (Fig. 105 a–d).

There were forms in Topozero which we referred to *T. flocculosa* var. *geniculata* (Figs. 94–104, Tables 5, 6). Transitional valve forms from straight to knee-shaped were recorded in that lake. Axial area in the central inflation has or has no widening, spines are present, the only rimoportula is situated in the middle part of the central inflation or its margin (Fig. 104). It should be noted that these forms in Fig. 105e form a separate aggregate due to their wider valves.

## DISCUSSION

Our data on the variability of quantitative features in the analyzed populations of *T. flocculosa* agree with the literature data (compare Table 5 and 7). Ranges of variation of these features in *T. fenestrata*, *T. quadriseptata*, *T. pseudoflocculosa* and *T. ventricosa* also coincide with those in *T. flocculosa* (compare Table 7 with 8, 9).

According to the published data, such features as the shape of colonies, number of septa and presence of rudimentary septa vary to a large extent and cannot be used as differential characteristics for the identification of *T. flocculosa* and *T. fenestrata* (Tables 7, 8). In the latest systematic summaries these features are absent in the diagnoses of the above-mentioned species (Zimmermann et al., 2010; Siver et al., 2011). Other features are used as differential characters for the identification of species of the genus *Tabellaria*: width of the central and terminal inflations, shape of the valve ends and axial area, presence of spines, number and arrangement of rimoportulae. According to the literature, in *T. flocculosa* var. *flocculosa*, *T. flocculosa* var. *linearis*, *T. fenestrata* and *T. quadriseptata* the valve shape varies — the medial inflation of the valve is wider or equal or very rarely smaller than the apical inflations (Tables 7, 8). Our data confirm this (Tables 3, 4, Figs. 1–73).

**Table 4.** Variability of the morphological features of *Tabellaria flocculosa* in the River Chirko-Kem' and other investigated waterbodies

Morphotype	Shape of terminal inflations		Width of central inflation		Spines		Pseudoraphe in central portion		Rimoportula position		Number of rimoportulae	Figure number
	capitate	not capitate	greater than width of terminal inflations	equal or less than width of terminal inflations	present	absent	widened	not widened	in the middle of central inflation	at the edge of central inflation (+) or intermediate (++)		
1	nd	+	nd	=	+	nd	+	nd	+	nd	1	47, 48
2	nd	+	>	nd	+	nd	+	nd	+	nd	1(2)	55, 56, 67, 70-74
3	nd	+	nd	=	nd	+	+	nd	+	nd	1	63, 64
4	nd	+	nd	=	+	nd	+	nd	nd	+	1	68
5	nd	+	nd	=	+	nd	nd	+	nd	+	1	51, 52
6	nd	+	nd	=	nd	+	+	+	+	nd	1	58, 60
7	nd	+	>	nd	nd	+	+	nd	+	nd	1	61, 62
8	nd	+	>	nd	nd	+	+	nd	nd	+	1	65, 66
13	nd	+	>	nd	+	nd	+	nd	nd	+, ++	1(2)	45, 46, 51, 52
14	+	nd	nd	=	nd	+	nd	+	+	nd	1	49, 50, 57, 59
15	+	nd	nd	=	+	nd	+	nd	+	+	1	43, 44
18	nd	+	>	nd	+	nd	nd	+	nd	+	nd	53, 54
19	+	nd	>	nd	?	nd	nd	+	+	nd	nd	55, 56, 69
20	+	nd	>	nd	+	nd	+	nd	+	nd	nd	Middle Kuito
21	+	nd	>	nd	nd	+	nd	+	+	nd	1	Alajarvi
22	nd	+	nd	=	+	nd	+	nd	nd	++	1	Alajarvi
23	nd	+	>	nd	+	nd	+	nd	nd	++	1	Alajarvi
24	+	nd	>	nd	nd	+	nd	+	nd	+	1	Shuezero
25	nd	+	nd	=	nd	+	+	nd	nd	+	1	Shuezero
26	+	nd	>	nd	nd	+	+	nd	nd	+	1	Middle Kuito
27	+	nd	nd	=	nd	+	nd	+	nd	+	1	90, 91

**Table 5.** Morphological characteristics of *Tabellaria flocculosa* in the investigated waterbodies

Lenght, $\mu\text{m}$	Width of central inflation, $\mu\text{m}$	Width of terminal inflation, $\mu\text{m}$	Number of striae in 10 $\mu\text{m}$	Waterbody
<i>T. flocculosa</i> var. <i>flocculosa</i>				
14.5–91	6.8–9.5	6.0–6.8	12–18	Suma
57.8–114	5.7–10	4.4–8	12–15	Onega Lake
35.7–126	4.7–12.2	4.7–6.5	12–18	Shuezero
28.6–140	5.3–8.9	4.4–8.4	12–18	Alajarvi
33.3–132	4.4–10	3.6–8.6	12–18	Middle Kuito
15.9–127	4.4–10	4.1–7.8	12–20	Chirko-Kem'
22.1–123	5.9–11	3.6–8.9	12–16	Topozero
7.5–159	4.7–10	3.6–9	13–20	Kem'
7.5–159	4.4–12.2	3.6–9.0	12–20	Total data
<i>T. flocculosa</i> var. <i>geniculata</i>				
100–109	10–14.7	6.4–7.5	13–16	Topozero *
88–102	11.1–17.6	5.9–7.3	12–16	Topozero **

Note. \* — straight-line valves; \*\* — geniculate valves.

In the analyzed samples, the shape of the ends changes from typical for *T. flocculosa* — subcapitate (for example, Figs. 1, 4, 5, 22–28, 30–42) to typical for *T. fenestrata* — strongly capitate (for example, Figs. 8, 12, 13, 19, 20). But there are valves, which ends shape is difficult to refer to the above mentioned types (Figs. 8, 16, 29, 50, 59, 69). Other researched give *T. flocculosa* and *T. fenestrata* valves with different shapes of their ends — distinctly capitate for *T. flocculosa* (Camburn, Charles, 2000, Pl. 10, Figs. 1, 2; Kobayasi et al., 2006, Pl. 110, Figs. 5, 8, 11, 14; Zimmermann et al., 2010, Pl. 6, Figs. 6, 7) or subcapitate for *T. fenestrata* (Skabichevsky, 1960, Fig. 109 e–g; Koppen, 1975, Fig. 17; Hustedt, 1985, Fig. 554 b, c; Stenina, 2009, Appendix 2, Photo Table 1, Fig. 6; Metzeltin et al., 2009, Pl. 8, Figs. 1–4), which is confirmed by published data (Tables 7–9). It should be noted that some researchers give illustrations of *T. flocculosa* valves with one end typical for *T. fenestrata* and the other — for *T. flocculosa* (Knudson, 1952, Fig. 2 A, C; Bateman, Rushforth, 1984, Pl. 26, Fig. 360). Figs. 16, 17, 19, 20, 22 show variability of the valve ends in samples from the Kem' River for valves of 90  $\mu\text{m}$  in length, Figs. 27–30 — for 43–50  $\mu\text{m}$  valves, Figs. 31–35 — for 29–39  $\mu\text{m}$  valves, Figs. 36–42 — for 17–26  $\mu\text{m}$  valves and Figs. 63, 66–69 — for 46–66  $\mu\text{m}$  long valves in samples from the Chirko-Kem' River which prove high variability of this character. Illustrations of valves with a varying shape of their ends are also given in the description of *T. quadrisepitata* (Knudson, 1952, Fig. 1, G–I), which is also confirmed by other researchers (Siver, Hamilton, 2011, Pl. 28, Figs. 1–6). In his work, Koppen (1975, Figs. 5, 6) gives illustrations of *T. fenestrata* valves with various degrees of terminal inflation. All these data suggests that this feature is variable, researchers interpret it differently and thus it cannot be used as a differential character for species of the genus *Tabellaria*. In other genera of rapheless diatoms there is considerable variation in the shape of the valve and its ends: *Asterionella formosa* Hassal (Krammer, Lange-Bertalot, 1991, Taf. 103, Figs. 4–8), *A. ralfsii* W. Smith (Genkal, Kulikovskiy, 2003, Tables. I, 3–13), *Diatoma tenue* Agargh (Genkal, 2004), *D. ehrenbergii* Kützing, *D. moniliformis* Kützing, *D. anceps* (Ehrenberg) Kirchner, *D. problematica* Lange-Bertalot (Hofmann et al., 2011, Taf. 2, Figs. 6–10, 11–15, 20–24, 26–30), *D. anceps* (Patrick, Reimer, 1966, Pl. 2, Figs. 1–3), *Hannaea arcus* (Ehrenberg) Patrick (Krammer, Lange-Bertalot, 1991, Taf. 117, Figs. 8–13; Genkal, Kharitonov (2008, Fig. 10), *Meridion circulare* var. *constrictum* (Ralfs) Van Heurck (Krammer, Lange-Bertalot, 1991, Taf. 101, Figs. 8–14).

As follows from Tables 3, 4, the shape of the axial area is also a variable feature and even in one sample it can be widened or not. This is confirmed by the literature data for *T. flocculosa* (Krammer, Lange-Bertalot, 1991, Taf. 106, Figs. 3, 5–9, 11; Lange-Bertalot, Metzeltin, 1996, Taf. 6, Figs. 7–9; Zimmermann et al., Pl. 6, Figs. 1–6, 8–14, Pl. 7, Figs. 1–10; Tables 7–9).

Spines can be present or absent on the valve (compare, Figs. 5, 6 and 9, 12; 13, 14 and 16; 80 and 82) or there are only few spines and they vary in size from noticeable (Fig. 81) to almost unnoticeable (Fig. 86). Such variability of this feature is confirmed by other researchers (Tables 7–9), which don't make it possible to use it as a differential characteristic. The variability of this character is also recorded in other genera of rapheless diatoms: *Hannaea arcus* (Genkal, Kharitonov, 2008), *H. inaequidentata* (Genkal, Kharitonov, 2008), *H. baicalensis* Genkal, Popovskaya et Kulikovskiy (Genkal et al. 2008).

**Table 6.** Variability of the morphological features of *Tabellaria flocculosa* var. *geniculata*

Morphotype	Shape of inflations		Width of central inflation		Spines		Pseudoraphe in central portion		Rimoportula position		Number of rimoportulae	Figure number
	capitate	not capitate	greater than width of terminal inflations	equal or less than width of terminal inflations	present	absent	widened	not widened	in the middle of central inflation	at the edge of central inflation (+) or intermediate (++)		
1	+	nd	>	nd	+	nd	+	+	+	+	1	94–97, 101, 102
2	+	nd	>	nd	+	nd	+	+	+	+	1	98–100, 103, 104

**Table 7.** Variability of the morphological features of *Tabellaria flocculosa* from literature data

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Tabellaria flocculosa</i> var. <i>flocculosa</i>											
Z	many	nd	–*	+	nd	nd	12–50	5–16	13–18	>	Diatom..., 1951
z, st, c, p	2–32 and >	frequently +	–*	+*	nd	nd	6–130	nd	nd	= or >	Knudson, 1952
z, sometimes st	to 20 and >	nd	–*	sometimes +	nd	nd	12–50	5–16	~18	>	Skabichevsky, 1960
Z	many	+	–	–	nd	nd	<80, up to 130	nd	14–18	frequently >	Patrick, Reimer, 1966
z, partly st	2–4 and >	+	±	+	+	1, in the middle of central inflation	15–122	3.8–8.5	14–17	>	Koppen, 1975
Z	3–32	nd	±*	±	+	1, eccentric	6–130	3.8–8.5	13–20	>	Kramer, Lange-Bertalot, 1991
nd	nd	frequently +	–	+	+	1, in the middle of central inflation	12–60	3–7.5	14–21	> or =	Siver et al., 2005
Z	many	nd	nd	–	nd	1, in the middle of central inflation	12–50	5–16	~18	>	Husted, 1985
nd	nd	nd	–*	frequently +	±*	1, in the middle of central inflation	10.6–163	5.7–10.7	11–22	>*	Genkal, Trifonova, 2009
Z	3 and > 20	nd	±	±	±	1–4, strongly vary	6–130	3–16	10–21	>	Genkal, Kharitonov, 2010
nd	nd	nd	–*	+*	nd	nd	11.7–39.3	6–10	12–22	>	Zimmermann et al., 2010
nd	nd	nd	+	+*	±*	1, in the middle of central inflation*	21.4–97	7–13	9–16	>*	Genkal et al., 2011
various form, more frequent z	nd	nd	–*	±*	nd	nd	6–130	4–8.5	13–20	>*	Hofmann et al., 2011
nd	nd	+	–	+	+	1, in the middle of central inflation	31–66	3–7.5	15–21	> or =	Siver et al., 2011



**Table 7** (continued)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
nd	4 and >	+	-?	+	+	<i>T. flocculosa</i> var. <i>andina</i> 1, in the middle of central inflation nd	35–63	9.5–11	18–20*	>	Lange-Bertalot, 1993
nd	nd	nd	—*	—*	nd		60*	9.3–10*	16*	>*	Rumrich et al., 2000
St	nd	nd	—*	—*	nd	<i>T. flocculosa</i> var. <i>geniculata</i> 1, in the middle of central inflation nd 1, in the middle of central inflation	50*	9*	14*	>	Diatom., 1951
P	nd	nd	nd	nd	nd		40–63	nd	nd	>	Knudson, 1953
St	nd	nd	?	—*	nd		40*	8*	16*	>	Skabichevsky, 1960
Z	2 and >	±	—	—	+	<i>T. flocculosa</i> var. <i>linearis</i> 1, in the middle of central inflation, near the margin or in short distance from central inflation 1, in the middle of central inflation nd 1, vary	40–146	4.7–6.6	13–20	= or <	Koppen, 1975
nd	nd	frequently +	—	—	+		30–50	4–6	15–20	> or =	Siver et al., 2005
nd	nd	nd	—*	—	nd		43.3–66	5.3–6.0	13–18	>	Zimmermann et al., 2010
nd	nd	frequently +	—	—	+		33–77	5.5–7	18–20	> or =	Siver et al., 2011

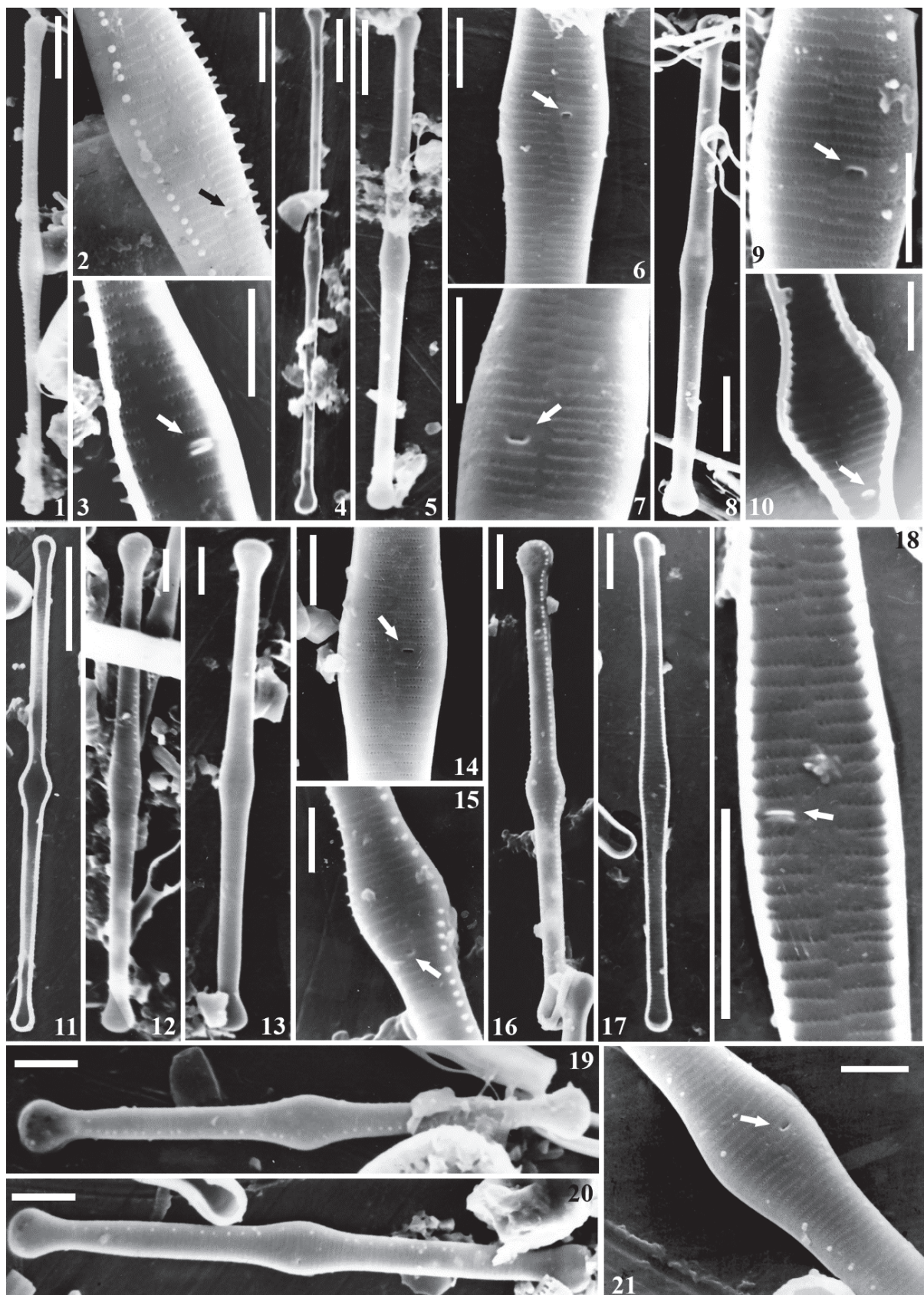
Note (Tables 7–9). 1 — colony morphology: z — zigzag, st — star, c — corkscrew, p — parachute-shaped, s — straight-line; 2 — number of septa; 3 — present of rudimentary septa: + present, — absent; 4 — shape of the terminal inflations: + distinct capitate, — not capitate; 5 — pseudoraphe in central portion: + widened, — not widened; 6 — presence of spines: + present, — absent; 7 — number and position of rimoportulae; 8 — length of valve, µm; 9 — width, µm; 10 — number of striae in 10 µm; 11 — width of central inflation: = equal to width of terminal inflation, > more to width of terminal inflation, less to width of terminal inflation; 12 — source; \* — according to measured on microphotographs; + — present; — — absent; nd — no data.

**Table 8.** Variability of the morphological features of *Tabellaria fenestrata* from literature data

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Tabellaria fenestrata</i>											
z, st	4	nd	+	+	nd	nd	30–140	3–9	18–20	=	Diatom..., 1951
S	2–4	–	+	–*	nd	nd	25–116	nd	15–18	=	Knudson, 1952
z, st	4–8	nd	–*	– sometimes +	nd	nd	30–140	3–9	18–20	=	Skabichevsky, 1960
s, z	4	–	±	–	nd	1, in the middle of central inflation	38–103	5.6–8.5	17–22	=	Koppen, 1975
nd	4	nd	+	–	–	1, in the middle of central inflation*	(25)33–116	4–10	(14)17–22	>	Krammer, Lange-Bertalot, 1991
Z	4	nd	nd	sometimes +	nd	1, in the middle of central inflation	30–140	3–9	18–20	>	Hustedt, 2007
nd	nd	nd	+	–*	nd	nd	33–116	4–10	(14)17–22	=	Hofmann et al., 2011
S	4 or < 4	–	+	sometimes +	–	1, in the middle of central inflation	25–116	5–10	14–18	=	Patrick, Reimer, 1966

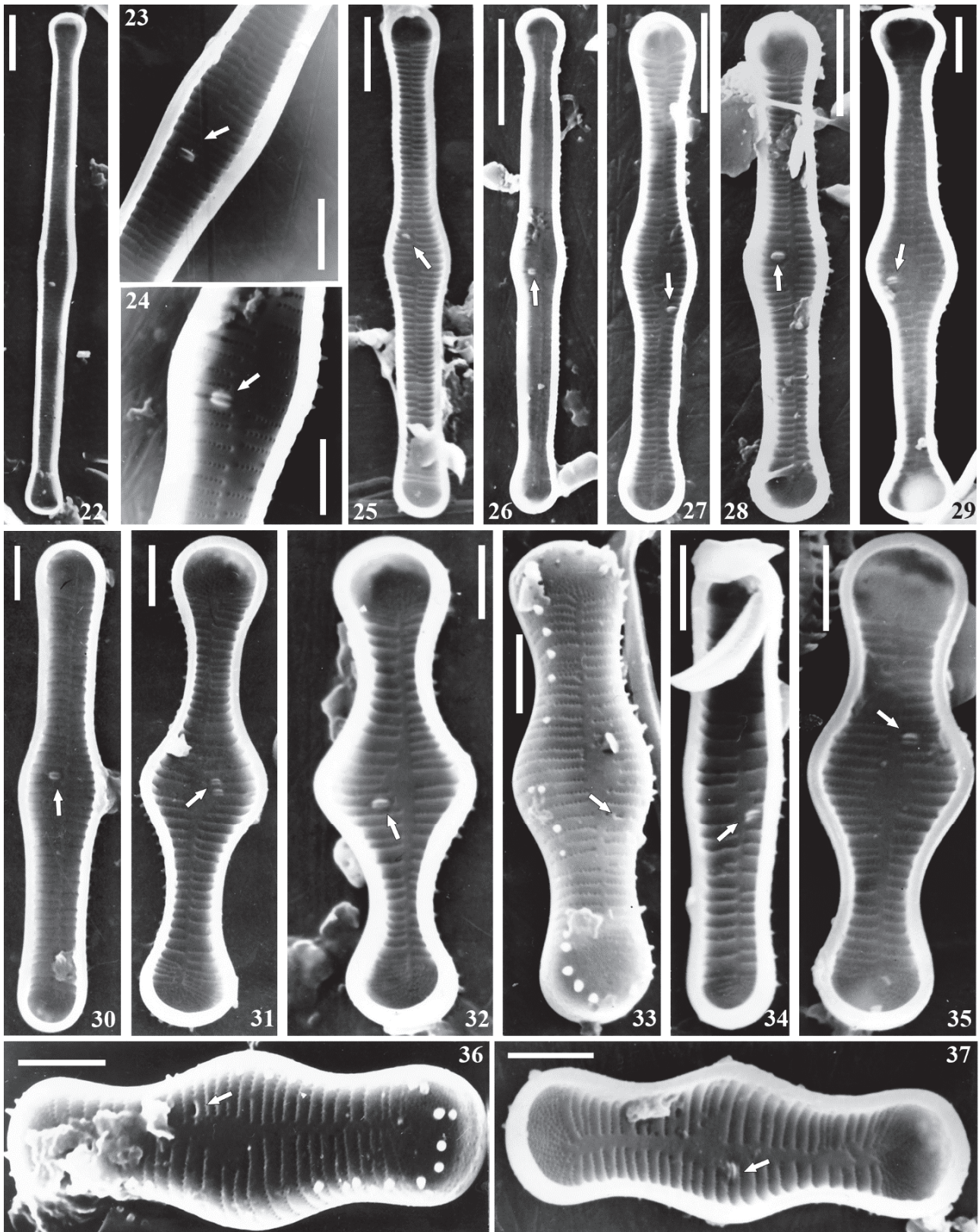
**Table 9.** Variability of the morphological features of *Tabellaria quadrisepitata* from literature data

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Tabellaria quadrisepitata</i>											
Z	2–4	nd	–	±*	nd	1, near the margin of central inflation	23–129	nd	14–18	=	Knudson, 1952
nd	nd	nd	–*	+	+	1, in the middle of central inflation	23–130	6–9	13–20	>*	Krammer, Lange-Bertalot, 1991,
nd	nd	frequently +	–	+	+	1, near the margin of central inflation	40–58	4–5	15–18	=	Siver et al., 2005
nd	nd	nd	nd	+	nd	nd	53–87	4.5–7	17–20	–*	Siver, Hamilton, 2011
<i>T. pseudoflocculosa</i>											
z*	nd	nd	–*	+	+	1, in the middle of central inflation or near the margin of central inflation	35–45	5–6.5	~16	>*	Kobayasi et al., 2006
<i>T. ventricosa</i>											
nd	nd	nd	–*	+	nd	1, seldom 2 at terminal inflations	20–32*	(7*)10–16	12–16*	>	Krammer, Lange-Bertalot, 1991
nd	nd	nd	–*	+	nd	1, seldom 2 at terminal inflations	nd	10–16	nd	>	Hofmann et al., 2011



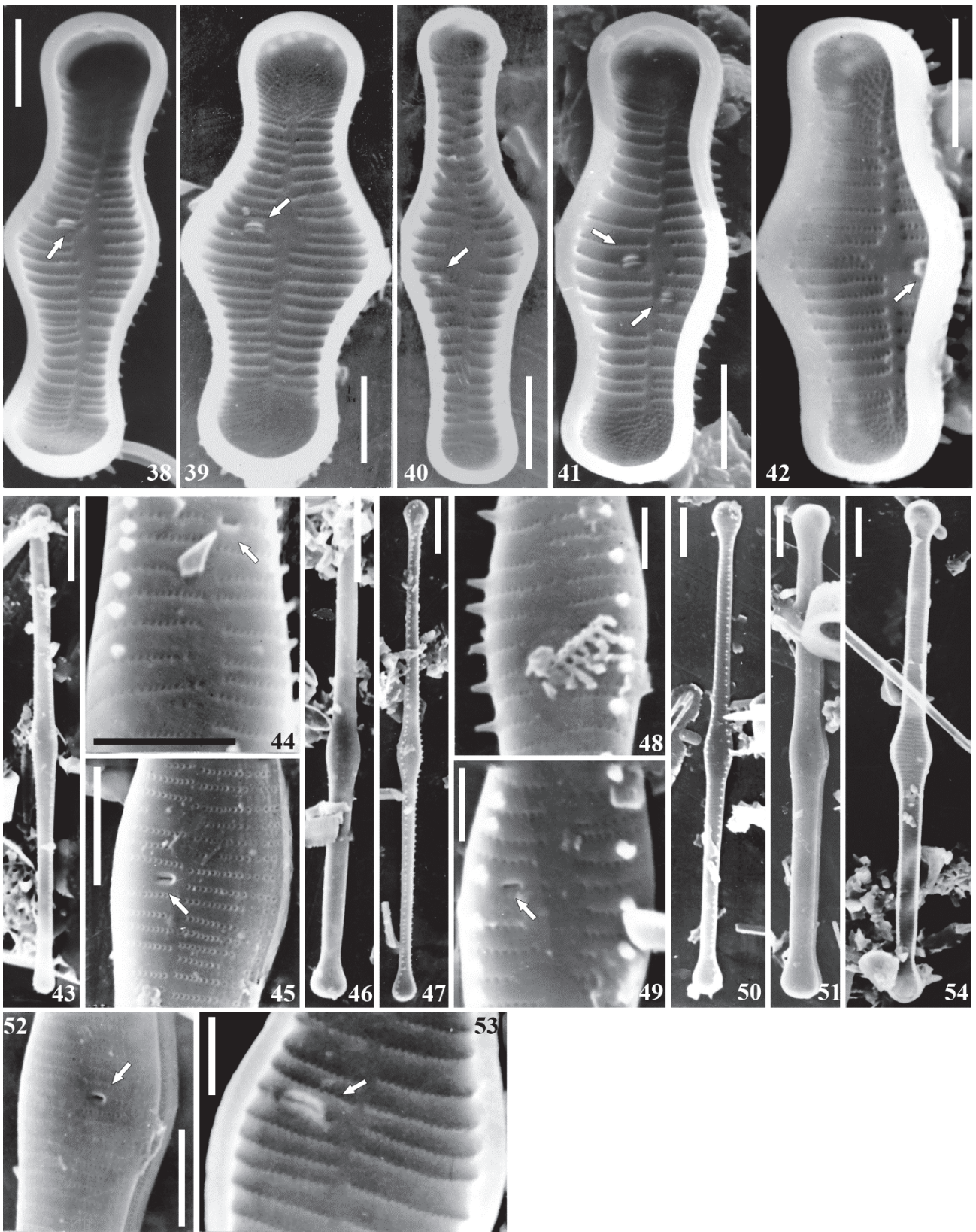
**Figs. 1–21.** *Tabellaria flocculosa* (Kem' River). SEM external (Figs. 1, 2, 5–9, 12–16, 19–21) and internal (Figs. 3, 4, 10, 11, 17, 18) views (rimoportula position arrows). Scale bars 10 μm (Figs. 1, 4, 5, 8, 11–13, 16, 17, 19, 20); 5 μm (Figs. 2, 3, 6, 7, 9, 10, 14, 15, 18, 21).





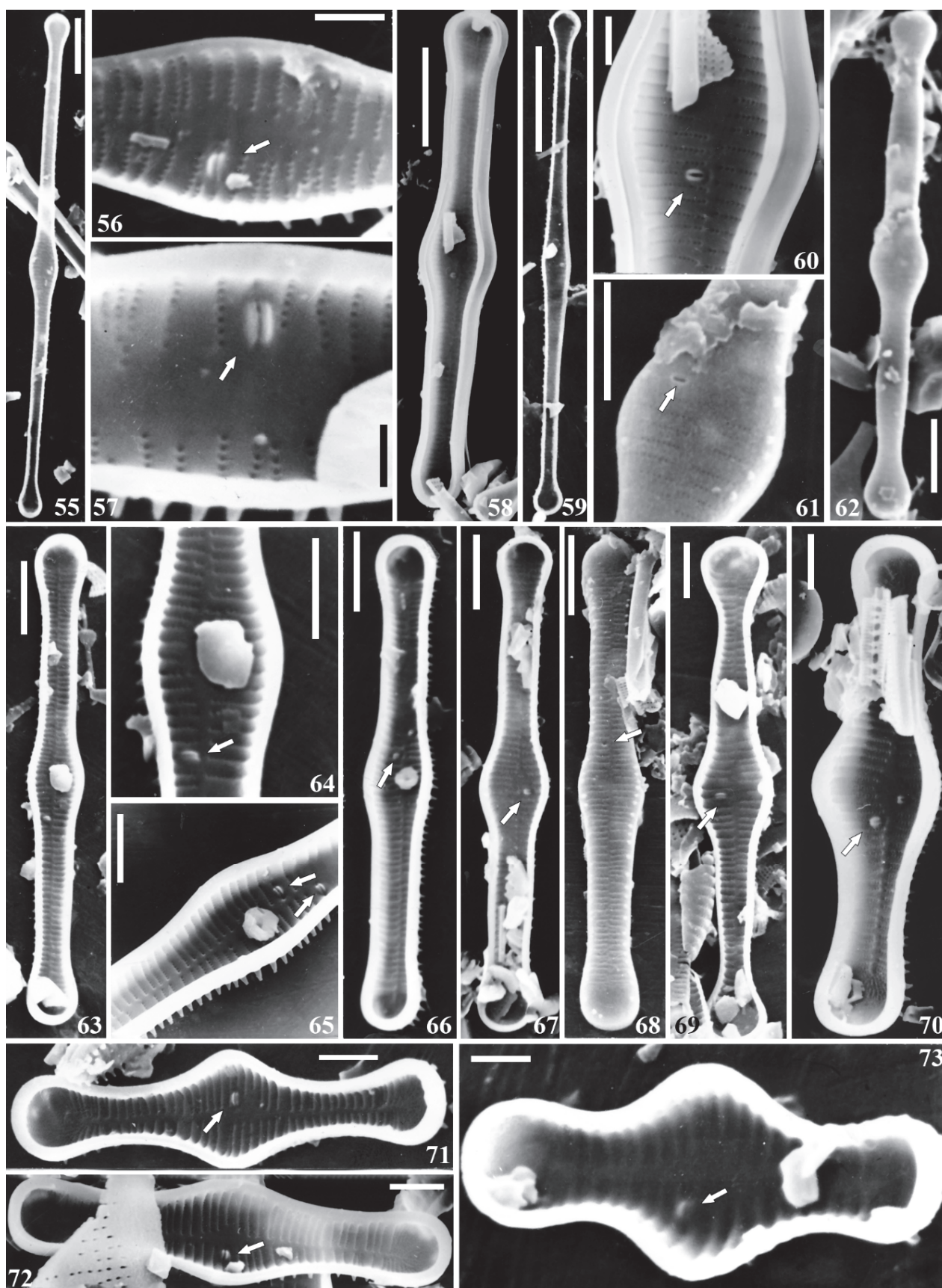
**Figs. 22–37.** *Tabellaria flocculosa* (Kem' River). SEM external (Fig. 33) and internal (Figs. 22–32, 34–37) views (rimoportula position arrows). Scale bars 10  $\mu\text{m}$  (Figs. 22, 25–28); 5  $\mu\text{m}$  (Figs. 23, 24, 29–37).



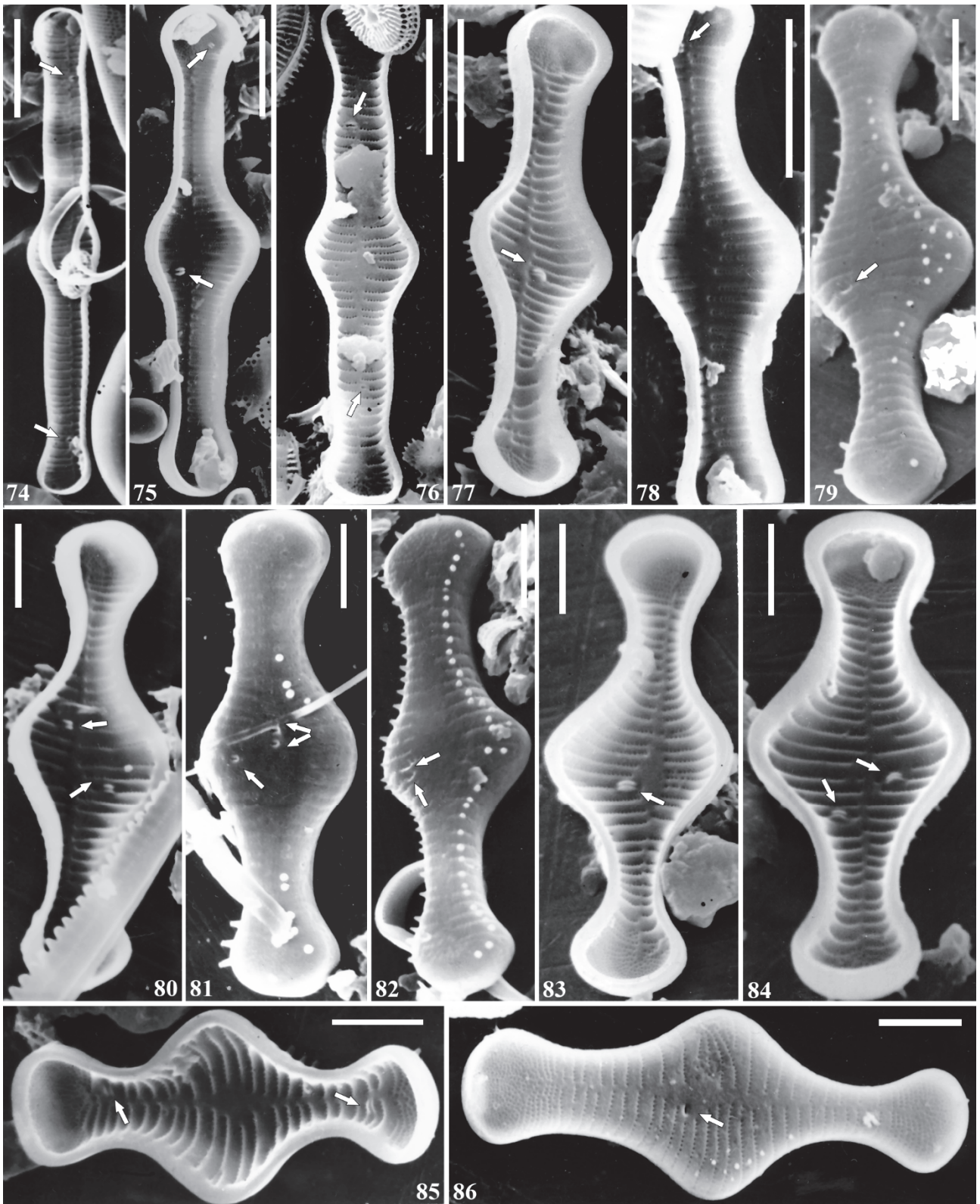


**Figs. 38–54.** *Tabellaria flocculosa* (Figs. 38–42 — Kem' River, Figs. 43–54 —Chirko-Kem' River). SEM external (Figs. 43–52) and internal (Figs. 38–42, 53, 54) views (rimoportula position arrows). Scale bars 10  $\mu\text{m}$  (Figs. 43, 46, 47, 50, 51, 54); 5  $\mu\text{m}$  (Figs. 38–42, 44, 45, 48, 49, 52); 1  $\mu\text{m}$  (Fig. 53).



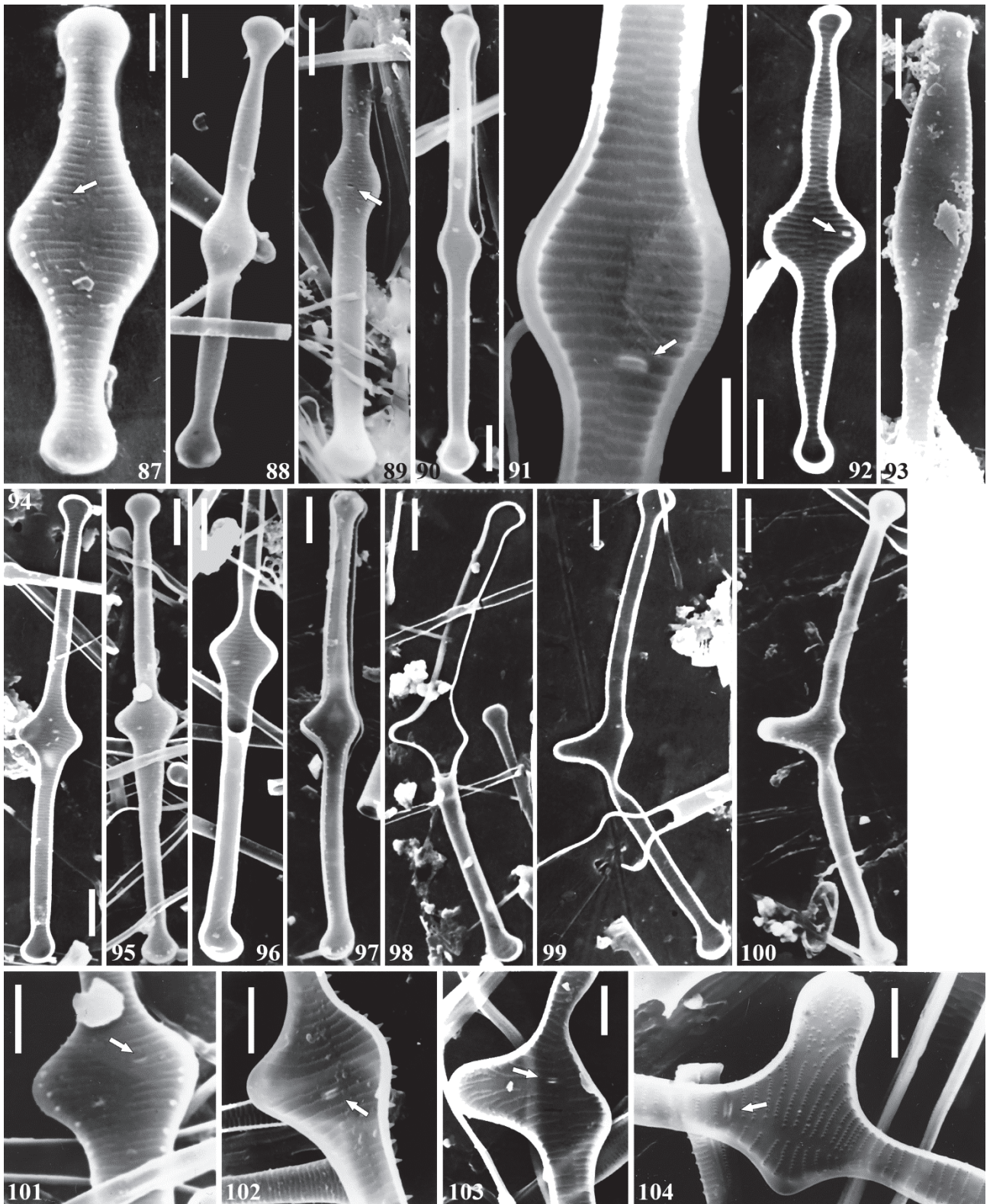


**Figs. 55–73.** *Tabellaria flocculosa* (Chirko-Kem' River). SEM external (Figs. 61, 62, 68) and internal (Figs. 55–60, 63–67, 69–73) views (rimoportula position arrows). Scale bars 10  $\mu$ m (Figs. 55, 58, 59, 62, 63, 66–68); 5  $\mu$ m (Figs. 56, 57, 60, 61, 64, 65, 69–72); 2  $\mu$ m (Fig. 73).



**Figs. 74–86.** *Tabellaria flocculosa* (Figs. 74–85 — Elgygytgyn Lake, Fig. 86 — Topozero Lake). SEM external (Figs. 79, 81, 82, 86) and internal (Figs. 74–78, 80, 83–85) views (rimoportula position arrows). Scale bars 10 μm (Figs. 74–78); 5 μm (Figs. 79–86).



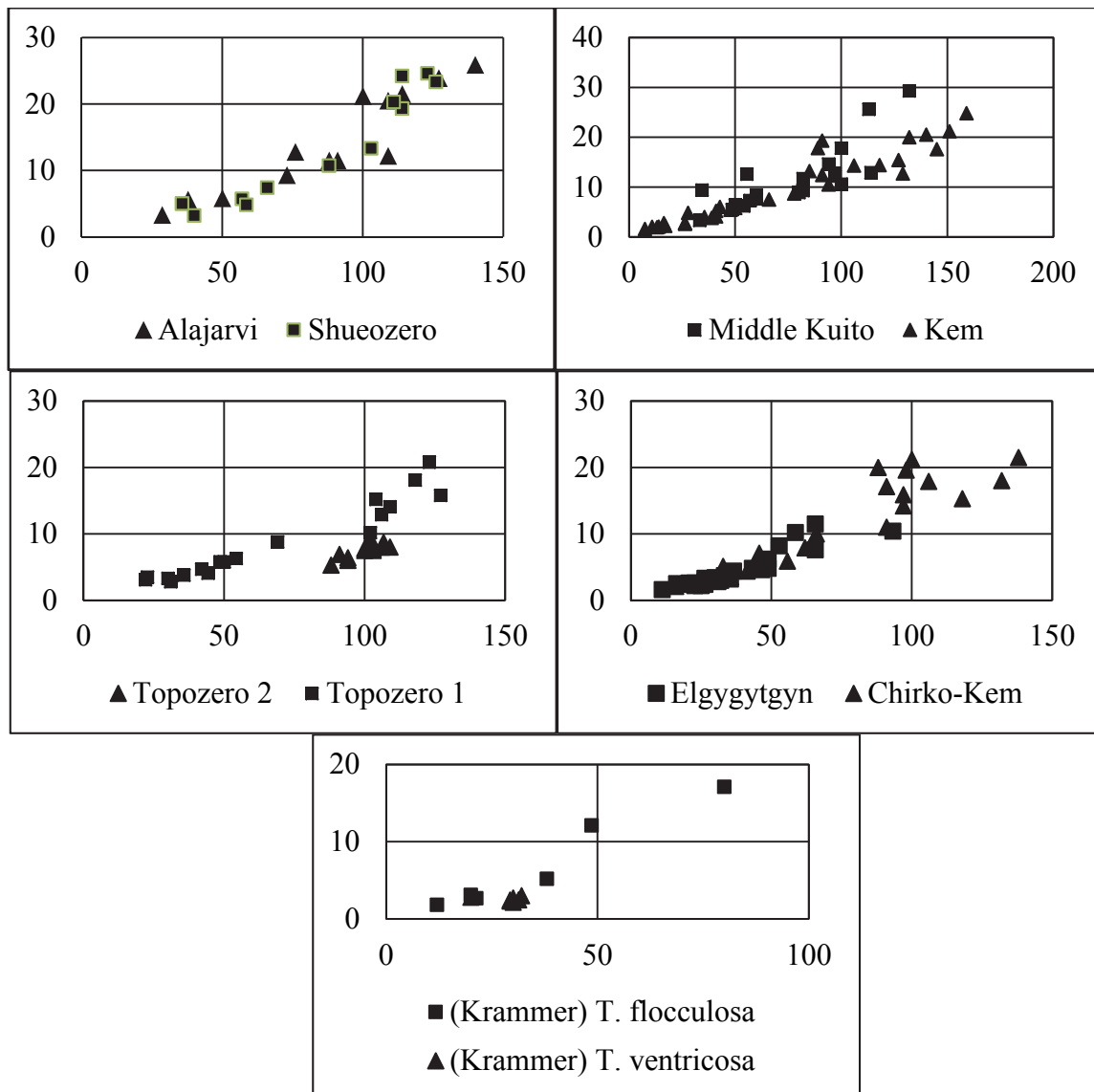


**Figs. 87–104.** (Figs. 87–93 — *T. abellaria flocculosa* var. *flocculosa*, Figs. 94–104 — *T. flocculosa* var. *geniculata* (Figs. 87, 92 — Shuezero Lake, Figs. 88, 89, 94–104 — Topozero Lake, Fig. 88 — Middle Kuito Lake, Fig. 93 — Vozhma River). SEM external (Figs. 87–89, 93, 95, 97, 100, 101) and internal (Figs. 90–92, 94, 96, 98, 99, 102–104) views (rimoportula position arrows). Scale bars 10  $\mu$ m (Figs. 88–90, 92–100); 5  $\mu$ m (Figs. 87, 91, 101–104).



According to most published data, in *T. flocculosa* var. *flocculosa*, *T. flocculosa* var. *andina*, *T. flocculosa* var. *linearis*, *T. fenestrata*, *T. quadrisepata* and *T. pseudoflocculosa* there is only one rimoportula in the middle part of the valve. An exception is *T. ventricosa* (syn.: *T. flocculosa* var. *ventricosa* Grunow), which some researchers recognize as an independent species (Krammer, Lange-Bertalot, 1991; Hofmann et al., 2011). In earlier works, *T. flocculosa* var. *ventricosa* was referred as a synonym of the type variety (Skabichevsky, 1960; Hustedt, 1985) and recently *T. ventricosa* has been brought to the synonymy of *T. flocculosa* again (Genkal, Kharitonov, 2010). According to the diagnosis, in *T. ventricosa* there are more processes and they are located at the ends of the valve. Usually there is one, rarely two processes on each end. (Table 9). As differential features, these researchers (Krammer, Lange-Bertalot, 1991; Hofmann et al., 2011) give larger width of the valve (10–16 µm) and the valve length/width ratio less than 3:1. They give no data on the valve length and number of striae in 10 µm. According to micrograph measurements of *T. ventricosa* (Krammer, Lange-Bertalot, 1991, Taf. 107, Figs. 1–7), its valve length varies from 10 to 32 µm, the minimum width is 7 µm and the number of striae in 10 µm ranges from 12 to 14. The valve of minimum length and width (Krammer, Lange-Bertalot, 1991, Taf. 107, Fig. 7) is very similar to *T. flocculosa* valves of a small length (compare Figs. 32, 71, 79, 83, 84), which is confirmed by the literature data (Skabichevsky, 1960, Fig. 108 k; Lange-Bertalot, Metzeltin, 1996, Taf. 6, Fig. 9; Koppen, 1975, Fig. 9, 26; Camburn, Charles, 2000, Pl. 10, Figs. 9, 11, 12; Siver et al., 2005, Pl. 22, Fig. 4; Metzeltin et al., 2009, Pl. 8, Fig. 7; Zimmermann et al., 2010, Pl. 7, Figs. 4, 5, 7, 8; Siver, Hamilton, 2011, Pl. 28, Figs. 10, 11). In our material, the valve from Shuezero (Fig. 87), 40 µm in length and 12.2 µm in width, were the most similar in shape. However, the only rimoportula position was not typical for *T. ventricosa*. According to our data, in populations from Lake Elgygytyn basin, the number of rimoportulae varies from 1 to 3 and they are arranged along the whole valve face (Figs. 74–85). In our material from Lake Elgygytyn, the valve width in forms similar to *T. ventricosa* ranges from 10 to 11.4 µm, number of striae in 10 µm varies from 12 to 16 and the rimoportula arrangement typical for *T. ventricosa* is recorded in valves of 47–37 µm long and 8–10 µm in width (Figs. 74–76) as well as in shorter valves of 23–33 µm in length (Figs. 78, 85). Fig. 105 presents the distribution of *T. ventricosa* and *T. flocculosa* valves, given as illustrations of these species (Krammer, Lange-Bertalot, 1991, Taf. 107, Figs. 1–7), which shows that the valves of the latter species have the same length/width ratio as in *T. ventricosa*. In the analyzed material, valves with this ratio less than 3:1 occur in all the populations (Fig. 105). The aforecited data suggest that the length/width ratio cannot be used as a differential feature to identify *T. ventricosa*. Original and literature data show a significant morphological variability of *T. flocculosa* and support the view of some authors that *T. ventricosa* forms circle belongs to *T. flocculosa*. Variations in the rimoportula arrangement are also recorded in other representatives of rapheless diatoms: *Asterionella ralfsii* (Genkal, Kulikovsky, 2003, Tables I, II; Genkal, Kharitonov, 2008, Fig. 2), *Hannaea inaequidentata* (Lagersted) Genkal et Kharitonov (2008, Fig. 4).

*T. flocculosa* var. *andina* Lange-Bertalot, in its author's opinion, differs from other varieties in a greater width of the central inflation of the valve (Table. 7). Knudson (1953, Fig. 5 H–L) gives similar forms under the name of *T. flocculosa*. According to his data, the length of these valves ranges from 41 to 52 µm but our measurements show it varies towards greater values — 55–66 µm and width ranges from 10 to 14 µm. This shape valves (Figs. 94, 95) we recorded in Topozero, they had a greater length, a wider range of variability of the valve width, and a smaller number of striae in 10 µm (Table 5). The rest of the features (presence of spines, shape of axial area, number and arrangement of rimoportulae) coincided with those of *T. flocculosa* var. *andina*. We recorded the same valve in the Kolezhma River (length 100 µm, width 13.2 µm, number of striae in 10 µm 14). In Shuezero we found a valve very similar to those of *T. flocculosa* var. *andina* (Fig. 92). Forms, transitional to *T. flocculosa* var. *geniculata* with slight asymmetry of the terminal and central inflations, occur in Topozero (Figs. 96, 97, 102). Knudson (1953, Fig. 5 D–G) refers them to the morphological series *T. flocculosa* var. *geniculata*. It would be logical to assume that straight valves without asymmetry of their ends and the middle are in the beginning of this series and knee-shaped valves are in its end. However, the fact that sometimes only straight valves occur suggests that there is a separate variety of *T. flocculosa* var. *andina* and molecular genetic investigations are needed to clarify independence of this variety. Krammer, Lange-Bertalot (1991) brought *T. flocculosa* var. *geniculata* to the synonymy of the type variety. From the other hand, Lange-Bertalot (1993) described a new variety *T. flocculosa* var. *andina* based on a greater width of the valve. In our opinion, based on the same characteristic and the valve shape, *T. flocculosa* var. *geniculata* should be left as a variety, which is confirmed by the distribution of analyzed populations in the valve length and length/width ratio coordinates when *T. flocculosa* var. *andina* and *T. flocculosa* var. *geniculata* valves form a separate aggregate (Fig. 105 c).



**Fig. 105.** Relations between the valve diameter (horizontal axis,  $\mu\text{m}$ ) and the length/width ratio (vertical axis). Krammer — according to measured on microphotographs from Krammer, Lange-Bertalot, 1991.

*T. flocculosa* var. *linearis* was referred to the synonymy of the type variety (Krammer, Lange-Bertalot, 1991), but some researchers recognize its independence (Camburn, Charles, 2000; Siver et al., 2005, 2011; Zimmermann et al., 2010). The dimensional characteristics and number of striae in 10  $\mu\text{m}$  in this variety coincide with those in the type variety and differ from the type *T. flocculosa* var. *linearis* by equal widths of the central and terminal inflations or the latter even smaller than the medial one and the absence of the axial area widening in the middle part of the valve (Koppen, 1975; Table 7). It should be noted that very similar illustrations of *T. flocculosa* var. *linearis* and *T. fenestrata* (compare Koppen, 1975, Fig. 11 and Fig. 17) and *T. flocculosa* var. *linearis* and *T. flocculosa* var. *flocculosa* (compare Fig. 2 and Figs. 37–44) are presented in this publication. In our material the following forms could be referred to *T. flocculosa* var. *linearis*: the form in Figs. 5, 6 (but the valve lacks spines typical for the variety), the form in Figs. 13, 14 with the terminal inflations wider than the central one (but here the ends are strongly capitate and there are no spines), the form in Figs. 17, 18 (but here the central area is widened), the form in Figs. 22, 23 with the apical inflations is broader than the central inflation (but here there are no spines and the central area is widened), the form in Fig. 25 (but here the width of the central inflation is greater than the terminal ones, the form in Figs. 43, 44 (but here the central area is widened). By the valve shape and other features (no inflation of the axial area, rimoportula arrangement, presence of spines) *T. flocculosa* var. *linearis* is similar to c *T. quadrisepitata* (compare Kopper, 1975, Fig. 2, 11 and Knudson, 1952, Fig. 1 G). Krammer, Lange-Bertalot (1991, Taf. 106, Fig. 3), Lange-Bertalot, Metzeltin (1996, Fig. 7), Camburn, Charlrs, (2000, Pl. 9, Fig. 24), Hofmann et al., (2011, Taf. 3, Fig. 1) give illustrations of *T. flocculosa* var. *flocculosa* valves similar to *T. flocculosa* var. *linearis*. Camburn, Charles (2000, Pl. 10, Figs. 14–20) give photographs of *T. flocculosa* var. *linearis* valves with terminal inflations of a totally different

shape. Zimmermann et al., (2010, Pl. 7, Figs. 11–13) give illustrations of *T. flocculosa* var. *linearis* valves which central inflation is wider than at the apical inflations, axial area is widened and capitate ends are more expressed. The above mentioned facts indicate to a wide variability of the differential features in *T. flocculosa* var. *linearis* and confirm Krammer, Lange-Bertalot's (1991) opinion about referring this variety to the synonymy of *T. flocculosa* var. *flocculosa*.

The following features are characteristic of *T. fenestrata*: strongly capitate valve ends, equal widths of the central and terminal inflations, the axial area in the center is not widened, spines are absent, however some researchers give other features (Table 8). In the analyzed samples, forms in Figs. 45, 46, 51, 52 can be referred to this species. By the shape of the valve ends and equal widths of its medial and apical inflations, forms in Figs. 9, 12, 20, 21, 50, 89 could be referred to *T. fenestrata* but these valves have spines. Similar forms are given in Figs. 5, 6, 53, 54 (but the central inflation of the valve is wider than the terminal inflations), 13, 14 (but the central inflation is smaller than the apical ones), 15, 16 (but the medial inflation is wider than the terminal inflations, spines are present and the rimoportula is located at the margin of the middle widening), 29, 88 (but width of the central inflation is greater than width of the terminal ones), 90, 91 (but the rimoportula is located at the margin of the middle widening). The foregoing illustrates a wide variability of the above listed differential features for *T. fenestrata*, which gives us grounds to consider this species to be conspecific with *T. flocculosa*.

The shape of the valve ends (subcapitate), equal widths of the central and terminal inflations, and the rimoportula location near the margin of the medial inflation are *T. quadrisepata* characteristic features (Knudson, 1952). However, this work is illustrated with valves which have a wider middle part and such forms are given by other researchers as well (Siver et al., 2005, Pl. 22, Fig. 10; Siver, Hamilton, 2011, Pl. 29, Figs. 1–3). The ends shape varies from similar to that of *T. flocculosa* (compare Knudson, 1952, Fig. 1 G and Bateman Rushforth, 1984, Pl. 26, Fig. 360; Krammer, Lange-Bertalot, 1991, Taf. 106, Fig. 3; Lange-Bertalot, Metzeltin, 1996, Taf. 6, Fig. 7) or *T. flocculosa* var. *linearis* (compare Knudson, 1952, Fig. 1 G and Koppen, 1975, Figs. 2, 11; Knudson, 1952, Fig. 1 H and Siver, Hamilton, 2011, Pl. 29, Fig. 7) to valves with weakly noticeable terminal inflations (Knudson, 1952, Fig. 1 I). Siver, Hamilton (2011, Pl. 29, Figs. 1–12) give illustrations of *T. quadrisepata* and *T. flocculosa* var. *linearis* which, in our opinion, could be referred to one of the above mentioned taxa — *T. quadrisepata*. And now let's consider the last feature — the rimoportula arrangement. By this characteristic the forms in Figs. 1, 2, 25, 27, 36, 43, 44, 63, 64, 90, 91 could be referred to this species. Figs. 25–28 and 63–68 show valves of a similar length and shape with the rimoportula arrangement varying from its usual position in the central inflation of the valve to typical for *T. quadrisepata*, and in samples from Lake Elgygytyn, an even higher variability in the number and location of rimoportulae is shown. Therefore this feature cannot be used as a differential characteristic for species of the genus *Tabellaria*. Based on these data we believe that *T. quadrisepata* should be brought to the synonymy of *T. flocculosa*. Knudson (1952) noted that collections of diatoms, examined by him and containing *T. fenestrata* by description, in fact contained long algae *T. flocculosa* and pointed out to a high variability of *T. flocculosa* valve and its similarity with *T. quadrisepata* and *T. fenestrata*. According to Knudson (1954), in 200 studied water objects of English Lake District, *T. flocculosa* was the most frequent and quite often occurred together with *T. fenestrata*, less frequently — with *T. quadrisepata*.

*T. pseudoflocculosa* is a non-valid species because there is no Latin diagnosis in its description. Quantitative and qualitative characteristics of *T. pseudoflocculosa* coincide with those of *T. flocculosa* (Tables 7, 9), but judging by the illustrations (Kobayasi et al., 2006, Pl. 112, Figs. 1–6), valves of this species taper towards the ends only slightly. Such forms, under the name of *T. flocculosa* are given by Knudson (1952, Fig. 2 A–D), Bateman, Rushforth (1984, Pl. 26, Fig. 361), Krammer, Lange-Bertalot (1991, Taf. 106, Figs. 4–6), Lange-Bertalot, Metzeltin (1996, Taf. 6, Fig. 8), Siver et al. (2005, Pl. 22, Figs. 1–6), Hofmann et al. (2011, Pl. 3, Figs. 3–5) and Koppen (1975, Fig. 29) and Metzeltin et al. (2009, Pl. 8, Figs. 1–4) give them under the name of *T. fenestrata*.

Our investigations and the literature data show different views on the volume of taxa of the genus *Tabellaria*, identification of its forms and high variability of morphological features in representatives of this genus, which give us grounds to extend the diagnosis of *T. flocculosa* and its varieties and refer some species and intraspecific taxa to the synonymy of *T. flocculosa*.

*Tabellaria flocculosa* (Roth) Kützing emend. Genkal var. *flocculosa* — *Tabellaria flocculosa* (Roth) Kützing 1844, p. 127, pl. 17, fig. 21.

Synonyms: *T. fenestrata* (Lyngbye) Kützing, *T. ventricosa* Kützing, *T. flocculosa* v. *ambigua* Brigger, *T. fenestrata* var. *intermedia* Grunow, *T. fenestrata* var. *asterionelloides* Grunow, *T. flocculosa* var. *pelagica* Holmboe, *T. fenestrata* var. *willei* Haifedt-Kaas, *T. fenestrata* var. *teilingii* Knudson, *T. quadrisepata* Knudson, *T. flocculosa* var. *linearis* Koppen, *T. pseudoflocculosa* H. Kobayasi ex Mayama.

Cells rectangular in girdle view. Colonies zigzag, star, corkscrew or straight — line, frustule with 2–32 septa or more, rudimentary septae present or absent. Valves linear, with +/- strongly inflated middle, central inflation often wider than apical ones or equal, rare narrower. Terminal inflations gradually tapering towards the shaft or distinctly capitate, 6–163  $\mu$  long, 3–16  $\mu$  wide. Transapical striae delicate, but distinct, 10–22 in 10  $\mu$ , perpendicular to the middle line but slightly radial on the ends. Pseudoraphe narrow or widened in the middle. Rimoportulae (1–4) (mucilage pores) situated in all valve surface, but frequently in central inflation. Spines are present or absent.

*T. flocculosa* var. *geniculata* (A. Cleve) Knudson emend. Genkal — *T. flocculosa* var. *geniculata* (A. Cleve) Knudson 1952, p. 437.

Synonyms: *T. fenestrata* var. *geniculata* A. Cleve, *T. fenestrata* subsp. *geniculata* (A. Cleve) Skabitsch., (?)*T. flocculosa* var. *andina* Lange-Bertalot.

Colonies parachute shaped or star. Valves geniculate or straight, terminal inflations gradually tapering towards the shaft or distinctly capitate, 40–109  $\mu$  long, 8–17.6  $\mu$  wide, striae 12–16 in 10  $\mu$ . Pseudoraphe narrow or widened in the middle. Rimoportula situated in central inflation. Spines are present or absent.

#### ACKNOWLEDGEMENTS

This work was supported by Russian Science Foundation (№ 14-14-00555).

#### REFERENCES

- Balonov I. M. Preparation of algae for electron microscopy studies // Methods of the study of biocoenosis in inland waterbodies. M.: Nauka, 1975. P. 87–89. In Russian
- Bateman L., Rushforth S. R. Diatom floras of selected Uinta Mountain Lakes, Utah, U.S.A. // Bibl. Diatom. 1984. № 4. P. 1–99.
- Bersonov S. A. Water-energy cadastre of the Karel ASSR. M.– L: Nauka, 1960. 408 p. In Russian
- Camburn K. E., Charles D. F. Diatoms of low-alkalinity lakes in the Northeastern United States // Acad. Nat. Sci. Philadelphia special publ. 2000. № 18. 152 p.
- Diatoms. Key of freshwater algae of the USSR. M.: Sovetskaya Nauka, 1951. № 4. 619 p. In Russian
- Genkal S. I. Morphological variability and taxonomy of *Diatoma tenue* Ag. (Bacillariophyta) // Int. J. Algae. 2004. № 6. P. 319–330. In Russian
- Genkal S. I., Bondarenko N. A., Shchur L. A. Diatom algae of lakes in the south and north of the Eastern Siberia. Rybinsk: Rybinsk Publishing House, 2011. 72 p. In Russian
- Genkal S. I., Kharitonov W. G. On the morphology and taxonomy of *Hannaea arcus* (Bacillariophyta) // Novitates Syst. Plant. non Vasc. 2008. Vol. 42. P. 14–23. In Russian
- Genkal S. I., Kharitonov W. G. On the morphological variability of *Tabellaria flocculosa* (Bacillariophyta) // Bot. J. (St. Petersburg) 2010. Vol. 95. № 1. P. 13–17. In Russian
- Genkal S. I., Kylikovsky M. S. *Asterionella ralfsii* (Bacillariophyta): morphology, ecology, spread // Bot. J. (St. Petersburg). 2003. Vol. 88. № 9. P. 100–103. In Russian
- Genkal S. I., Popovskaya G. I., Kulikovskiy M. S. New for science species from genus *Hannaea* Patrick (Bacillariophyta) // Int. J. Algae. 2008. № 10. P. 321–329. In Russian
- Genkal S. I., Trifonova I. S. Diatom algae of the plankton of Lake Ladoga and water-bodies of its basin. Rybinsk: Rybinsk Publishing House 2009. 72 p. In Russian
- Hofmann G., Werum M., Lange-Bertalot H. Diatomeen im Süßwasser-Benthos von Mitteleuropa. Rugell. 2011. 908 s.
- Hustedt F. The pennate diatoms a translation of Hustedt's "Die Kieselagen, 2. Teil" with supplement by Norman G. Jensen. Koenigstein: Koeltz scientific books. 1985. 918 p.
- Catalogue of lakes and rivers of Karelia. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2001. 290 p. In Russian
- Knudson B. M. The diatom genus *Tabellaria* I. Taxonomy and morphology // Ann. Bot., N. S. V. 1952. XVI. P. 421–440.
- Knudson B. M. The diatom genus *Tabellaria* II. Taxonomy and morphology of the plankton varieties // Ann. Bot., N. S. Vol. 1953. XVII. P. 131–155.
- Knudson B. M. The ecology of the diatom genus *Tabellaria* in the English Lake District // J. Ecol. 1954. № 42. P. 345–358.
- Lakes of Karelia. Reference book. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2013. 464 p. In Russian
- Patrick R., Reimer Ch. W. The diatoms of the United States exclusive of Alaska and Hawaii. Entomoneidaceae, Cymbellaceae, Gomphonemaceae, Epithemiaceae. Monogr. Acad. Nat. Sci. Philadelphia. 1966. Vol. 1. № 13. 688 p.
- Kobayasi H., Idei M., Nayama Sh., Nagumo T., Osada K. H. Kobayasi's Atlas of Japanese diatoms based on electron microscopy 1. Tokyo: Uchida Rokakuho, 2006. 590 p.
- Koppen J. D. A morphological and taxonomic consideration of *Tabellaria* (Bacillariophyceae) from the northcentral United States // J. Phycol. 1975. № 11. P. 236–244.
- Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. 3 Teil: Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae // Süßwasserflora von Mitteleuropa. Bd 2/3. Stuttgart, Jena: Gustav Fischer Verlag, 1991. P. 1–576.
- Lange-Bertalot H. 85 new taxa and much more than 100 taxonomic clarifications supplementary to Süßwasserflora von Mitteleuropa // Bibl. Diatom. 1993. Vol. 2/1–4. № 27. P. 1–453.
- Lange-Bertalot H., Metzeltin D. Indicators of oligotrophy. 800 taxa representative of three ecologically distinct lake types. Carbonate buffered — Oligodystrophic — Weakly buffered soft water // Icon. Diatom. 1996. № 2. P. 7–390.

- Metzeltin D., Lange-Bertalot H., Nergui S. Diatoms in Mongolia // *Icon. Diatom.* 2009. № 20. P. 1–684.
- Surface water resources of the USSR. Hydrological studies. Karelia and North-West. Part. 2. Leningrad: Gidrometeoizdat, 1965. 700 p. In Russian
- Rumricch U., Lange-Bertalot H., Rumrich M.. Diatoms of the Andes from Venezuela to Patagonia/Tierra del Fuego and additional contributions // *Iconographia Diatomologica.* 2000. № 9. P. 7–673.
- Siver P. A., Hamilton P. B. Diatoms of North America: The freshwater flora of Cape Cod, Massachusetts, U.S.A. // *Icon. Diatom.* 2005. № 14. P. 1–463.
- Siver P. A., Hamilton P. B. Diatoms of North America: The freshwater flora of waterbodies on the Atlantic Coast at Plain // *Icon. Diatom.* 2011. № 22. P. 1–916.
- Skabichevsky A.P. Planktonic diatom algae of the USSR freshwaters. M.: Moscow University, 1960. 350 p. In Russian
- Stenina A. S. Diatom algae (Bacillariophyta) in lakes of the eastern Bolshezemelskaya tundra. Syktyvkar: Komi SC UB RAS, 2009. 176 p. In Russian
- Zimmermann C., Poulin M., Pienitz R. Diatoms of North America. The pliocene-pleistocene freshwater flora of Bylot Island, Nunavut, Canadian High Arctic // *Icon. Diatom.* 2010. № 21. P. 1–407.

## К МОРФОЛОГИИ И ТАКСОНОМИИ *TABELLARIA FLOCCULOSA* (BACILLARIOPHYTA)

С. И. Генкал<sup>1</sup>, Т. А. Чекрыжева<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН  
152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок, e-mail: algogus@yandex.ru

<sup>2</sup>Институт водных проблем Севера КарНЦ РАН  
185003, Респ. Карелия, г. Петрозаводск, просп. Александра Невского, 50, e-mail: tchekryzhevas@mail.ru

Изучение комплекса *T. flocculosa*/*T. fenestrata* из озёр и рек Карелии (Россия) выявило широкую морфологическую изменчивость количественных (длина створки, ширина средней части и концов створки, число штрихов в 10 мкм, число двугубых выростов на створке) и качественных (форма створки и осевого поля, расположение двугубых выростов, наличие шипов) признаков. Всего в исследованных выборках зафиксировано 26 морфотипов с разным сочетанием признаков различающихся хотя бы по одному из 12 морфологических признаков. На основе оригинальных и литературных данных предлагается *T. fenestrata*, *T. quadrisepata*, *T. ventricosa* и *T. pseudoflocculosa* свести в синонимику к *T. flocculosa* и расширить диагноз этого вида. Получены новые данные по морфологии *T. fenestrata* var. *geniculata*, предлагается сохранить таксономический статус этой формы и расширить диагноз разновидности.

**Ключевые слова:** *Tabellaria flocculosa*, *T. fenestrata*, *T. quadrisepata*, *T. ventricosa*, *T. pseudoflocculosa*, морфология, таксономия, реки и озёра Карелии, Россия.

## К ФЛОРЕ ЧЕШУЙЧАТЫХ ЗОЛОТИСТЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ ОЗЕРА ФРОЛИХА (СЕВЕРНОЕ ЗАБАЙКАЛЬЕ)

Е. С. Гусев

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН  
152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок, e-mail: algogus@yandex.ru

В работе представлены итоги изучения видового состава чешуйчатых золотистых водорослей оз. Фролиха (северное Забайкалье). Всего в ходе исследований с применением сканирующего и трансмиссионного электронных микроскопов выявлено 10 таксонов, из них семь — из рода *Mallomonas*, два — из рода *Synura* и один относился к роду *Spiniferomonas*. Большинство видов были найдены в осадках в различных участках озера.

**Ключевые слова:** золотистые водоросли, *Mallomonas*, *Synura*, *Spiniferomonas*, оз. Фролиха, северное Забайкалье.

### ВВЕДЕНИЕ

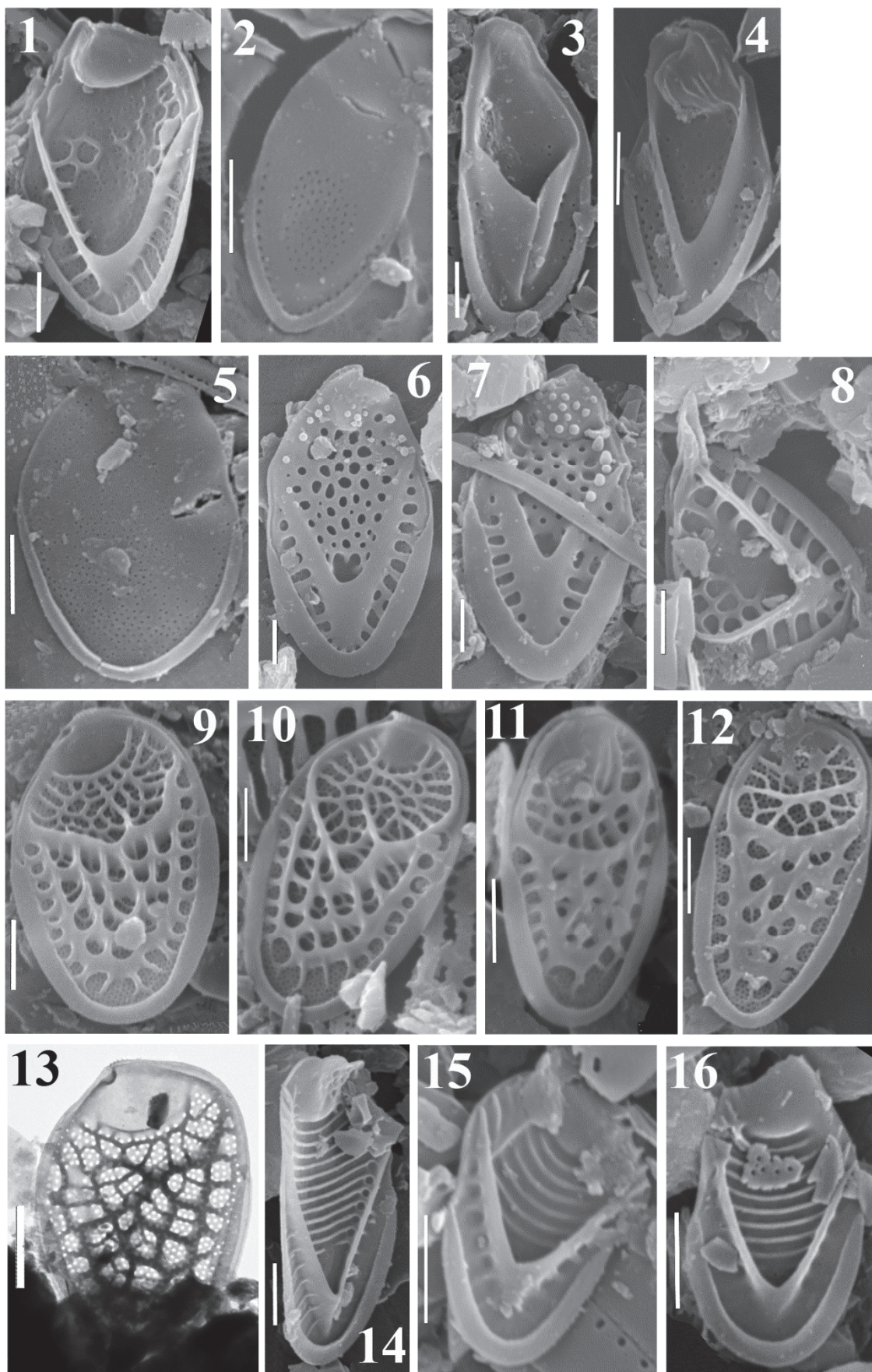
Золотистые водоросли — обширная группа организмов, относимых к эволюционной линии Stramenopiles или Heterokontophyta, и включающая более 100 родов. Прежде всего, золотистые водоросли — основной компонент фитопланктона, однако они могут играть важную роль в бентосе и нейстоне. По морфологии — это одноклеточные, колониальные и нитчатые организмы. При этом морфологически золотистые водоросли — очень разнообразная группа, включающая виды без твёрдых клеточных покровов, с образованиями в виде домиков, а также виды, имеющие специализированные кремнезёмные образования (чешуйки), покрывающие клетки. Биogeография группы слабо изучена. В частности, не так обширна литература по водоёмам России, особенно её азиатской части (Kristiansen, Preisig, 2007). Лишь несколько специализированных исследований флоры азиатской части России, где применялись методы, позволяющие корректно идентифицировать таксоны, опубликовано к настоящему времени, большинство из них относится к группе чешуйчатых золотистых водорослей (Балонов, Кузьмина, 1986; Кузьмин, Кузьмина, 1986, 1987; Воробьёва и др., 1992; Kristiansen et al., 1997). В результате, было показано относительно высокое разнообразие золотистых водорослей в планктоне изученных водоёмов и описан ряд новых таксонов (Kristiansen et al., 1997; Волошко, 2009). Таким образом, этот регион потенциально содержит много интересных и новых для науки видов, которые могут быть обнаружены при детальном исследовании водоёмов.

Оз. Фролиха расположено недалеко от оз. Байкал с его эндемичной флорой, поэтому изучение альгофлоры этого водоёма представляет большой интерес. Прежде уже были проведены исследования водорослей этого озера. Некоторые данные по фитопланктону приведены в работе Кожова (1950). Рядом исследователей специально изучались диатомовые водоросли (Скабичевский, 1953; Kulikovskiy et al., 2014). Из озера уже описан ряд новых таксонов водорослей: *Mallomonas kuzminii* E. S. Gusev & Kulikovskiy (Gusev, Kulikovskiy, 2013), *Geissleria frolikhiensis* (Kulikovskiy et al., 2014).

### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Оз. Фролиха расположено в северо-западной части Баргузинского хребта в 8 км к востоку от губы Ая (Северный Байкал). Озеро образовано двумя глубоководными плёсами (до 78 м) и обширным мелководным зал. Окунёвым. Бассейн озера сложен интрузивными породами палеозоя и протерозоя, выветривание которых в сочетании с резко расчленённым рельефом, снеговым и дождевым питанием притоков озера определяют низкую их минерализацию и гидрокарбонатно-кальциевый состав. В озеро впадают реки Левая Фролиха, Даватчанда, Правая Фролиха, многочисленные ключи и ручьи, берущие начало в осыпях. Воды озера и его притоков имеют слабоокислую активную реакцию (рН 6.5–6.8) и низкую удельную электропроводность 17 мкСм/см. Пробы для изучения флоры чешуйчатых золотистых водорослей отбирали планктонной сетью с ячейкой 20 мкм в июле 2012 г. в планктоне глубоководной части и залива Окунёвый, также исследовали поверхностный слой осадков на глубинах 30, 15 и 5 м в центральной части и в заливе Окунёвый. Пробы для изучения чешуек отмывали от фиксатора, прожигали в хромовой смеси 4–5 мин., отмывали с помощью дистиллированной воды, помещали на столик для СЭМ, высушивали, напыляли золотом. Пробы просматривали с использованием сканирующего электронного микроскопа JEOL 6510 LV. Для изучения водорослей в трансмиссионном электронном микроскопе пробы также прожигали в серной кислоте с бихроматом калия, отмывали в дистиллированной воде. Осадок помещали на сетки, покрытые формваровой плёнкой (EMS FF200-Cu-50, Electron Microscopy Sciences). Исследования проводили на трансмиссионном микроскопе JEM-1011.





**Рис. 1–16.** Род *Mallomonas*, чешуйки: 1 — *M. acaroides*, СЭМ, 2 — *M. akrokomos*, СЭМ, 3–4 — *M. kuzminii*, СЭМ, 5 — *M. caudata*, СЭМ, 6–8 — *M. crassisquama* var. *papillosa*, СЭМ, 9–12 — *M. heterospina*, СЭМ, 13 — *M. heterospina*, ТЭМ, 14–16 — *M. striata*. Масштабная линейка — 1 мкм.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Всего в ходе исследований выявлено 10 таксонов, из них 7 — из рода *Mallomonas*, 2 — из рода *Synura* и один относился к роду *Spiniferomonas*. Найденные таксоны представлены на рис. 1–24. Большинство видов были найдены в осадках в различных участках озера. Во время сборов проб в планктоне был найден лишь *Mallomonas kuzminii* в очень малом количестве.

*Mallomonas acaroides* Perty (рис. 1) обнаружен в глубоководной части озера. Широко распространённый вид (Kristiansen, Preisig, 2007). В Азиатской части России отмечен в Хантайском вдхр. (Балонов, Кузьмина, 1986), оз. Байкал (Воробьёва и др., 1992) и водоёмах п-ова Таймыр (Kristiansen et al., 1997).

*Mallomonas akrokomos* Ruttner (рис. 2) обнаружен в осадках глубоководной части озера. Это космополитный таксон. В водоёмах Сибири найден в Хантайском вдхр. (Балонов, Кузьмина, 1986), оз. Байкал (Воробьёва и др., 1992) и на п-ове Таймыр (Kristiansen et al., 1997).

*Mallomonas caudata* Iwanoff (рис. 5) отмечен в озере в глубоководной части. широко распространённый в умеренной зоне вид (Kristiansen, Preisig, 2007). В Сибири отмечен в Магаданской обл. (Кузьмин, Кузьмина, 1986), Хантайском вдхр. (Балонов, Кузьмина, 1986) и водоёмах п-ова Таймыр (Kristiansen et al., 1997).

*Mallomonas kuzminii* E. S. Gusev & Kulikovskiy (рис. 3–4). Вид описан из оз. Фролиха (Gusev, Kulikovskiy, 2013). Вид имеет чешуйки, сходные по строению с чешуйками *Mallomonas alpina* Pascher & Ruttner. Самый массовый (оценка дана по относительному обилию чешуек) вид в озере, отмечен во всех изученных участках водоёма. Так же, как и у *Mallomonas alpina*, вторичный кремнезёмный слой не развит, найдены чешуйки с куполом и без купола. Обнаруженный таксон отличается *M. alpina* рядом важных признаков. Во-первых, чешуйки имеют более удлинённую форму, чем у *M. alpina*. Во-вторых, дистальная часть чешуйки у *Mallomonas kuzminii* сужена как у чешуек, имеющих купол, так и не имеющих. В третьих, оба рассматриваемых таксона отличаются строением V-образного ребра. В четвёртых, купол у *Mallomonas kuzminii* более выраженный и массивный, на нём расположены грубые рёбра. Отличительным признаком *Mallomonas kuzminii* также является неравномерное расположение пор базальной пластинки чешуйки. Чешуйки, очень сходные по строению с этим видом, найдены в Магаданской обл. (Кузьмин, Кузьмина, 1986), Хантайском вдхр. (Балонов, Кузьмина, 1986) и в водоёмах Большеземельской тундры (Siver et al., 2005).

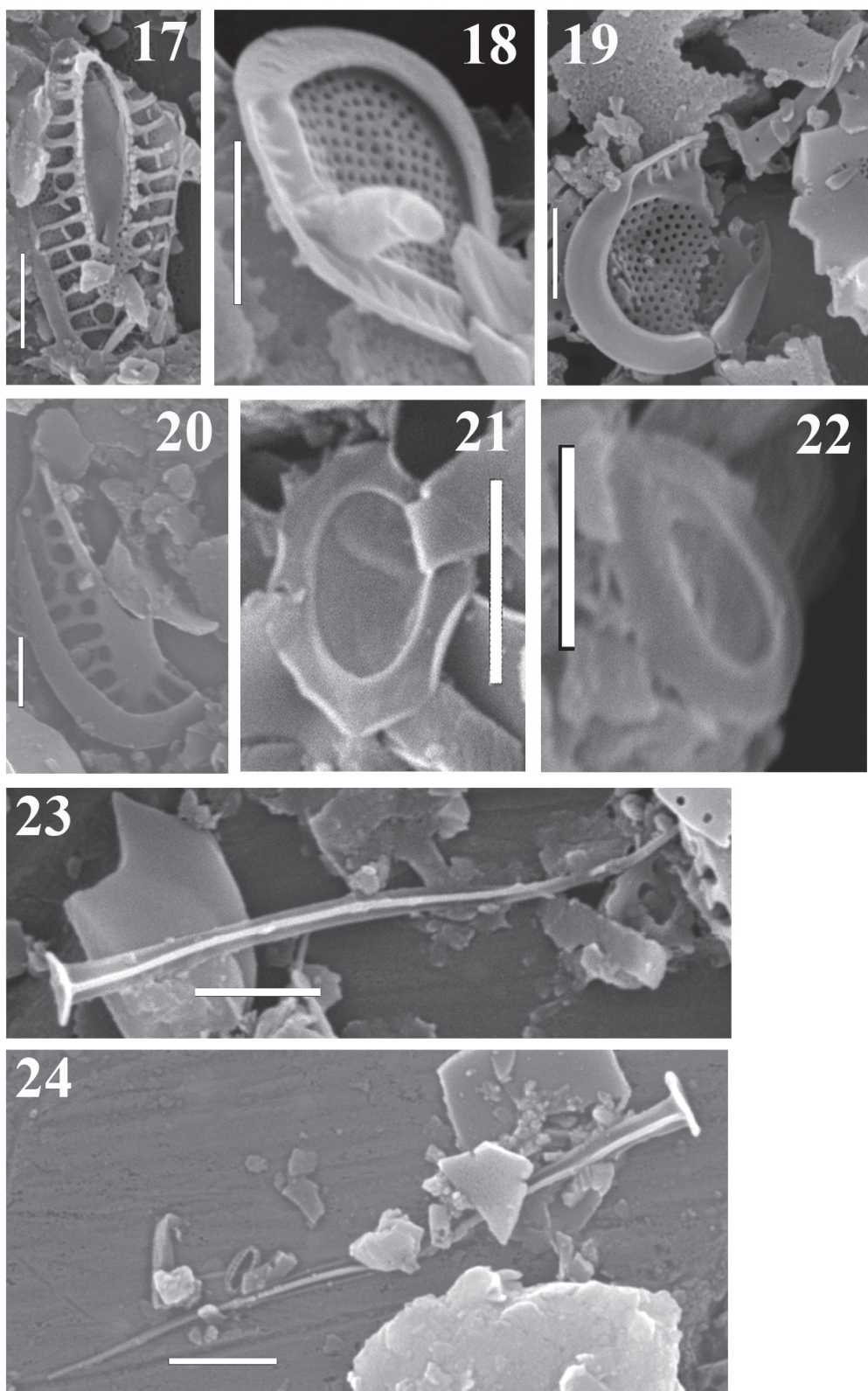
*Mallomonas crassisquama* (Asmund) Fott var. *papillosa* P. A. Siver & A. Skogstad (рис. 6–8) — один из 3-х массовых видов оз. Фролиха наряду с *Mallomonas kuzminii* и *M. heterospina*. Найден как в глубоководной части озера, так и в заливах. Эта редкая разновидность в России прежде была отмечена только в водоёмах Большеземельской тундры (Siver et al., 2005), Полярного Урала (Voloshko, 2010) и карстовых озёрах Владимирской обл. (Gusev, 2013). Она отличается от типовой разновидности наличием папилл на внутренней стороне V-образного ребра, антериальных рёбрах и на куполе (Siver, Skogstad, 1988).

*Mallomonas heterospina* Lund (рис. 9–13) — отмечен как в глубоководной, так и мелководной части озера. Широко распространённый таксон. Популяция из озера Фролиха имеет ряд морфологических особенностей. Прежде всего это очень сильно утолщённые рёбра (перемычки) на щите и небольшие ячейки, что сближает его с *M. heterospina* f. *calida* Vigna, описанным и известным из Аргентины (Vigna, Munari, 2001). Однако строение дистальной части чешуйки не позволяет отнести популяцию из оз. Фролиха к этому таксону. Своеобразием отличается форма и расположение рёбер в дистальной части чешуек. У типового организма эта часть чешуйки представляет собой несколько ячеек, разделённых тонкими рёбрами, в то время как у популяции из оз. Фролиха — это разветвлённая система переплетающихся рёбер. Схожие по строению чешуйки были обнаружены в водоёмах штата Коннектикут в Северной Америке (Siver, 1991, стр. 49, рис. 3.21 F). Необходимы дальнейшие исследования вариабельности степени развития вторичного кремниевого слоя для понимания внутривидовой структуры таксона и распространения отдельных форм по разным типам водоёмов.

*Mallomonas striata* Asmund (рис. 14–16). Широко распространённый вид, часто встречающийся в водоёмах России, в Азиатской части страны отмечен в Магаданской обл. (Кузьмин, Кузьмина, 1986) и п-ове Таймыр (Kristiansen et al., 1997). В соседнем оз. Байкал отмечена только разновидность *M. striata* var. *getseniae* Voloshko (Воробьёва и др., 1992, Волошко, 2009). В пробах также были обнаружены чешуйки, сходные с таковыми *M. striata*, но отличавшиеся формой, меньшей длиной (2.8–3.3 мкм) и меньшим числом рёбер на щите (6–8).

*Synura echinulata* Korshikov (рис. 18–19). Широко распространённый вид, часто встречающийся в водоёмах России. На территории Азиатской части страны отмечен на п-ове Таймыр (Kristiansen et al., 1997).





**Рис. 17–20.** Род *Synura*, чешуйки: 17, 20 — *S. petersenii* s. l., 18–19 — *S. echinulata*. Масштабная линейка — 1 мкм.

**Рис. 21–24.** *Spiniferomonas trioralis* f. *trioralis*: 21–22 — чешуйки, 23–24 — шипы. Масштабная линейка — 1 мкм.

*Synura petersenii* Korshikov s. l. (рис. 17, 20). В наших исследованиях были обнаружены 2 повреждённые чешуйки, относящиеся к комплексу *S. petersenii*. В последние годы на основании молекулярно-генетических данных и морфологического строения чешуек было выделено 10 новых видов из этого комплекса близкородственных таксонов (Škaloud et al., 2012, 2014). Для уточнения видовой принадлежности найденных таксонов необходимо проведение дополнительных исследований.

*Spiniferomonas* cf. *trioralis* E. Takahashi f. *trioralis* (рис. 21–24). Один из наиболее часто встречающихся в водоёмах России видов рода (Волошко, 2013). В нашем материале было найдено 3 трёхгранных шипа с размерами от 3.5 до 6.3 мкм и 2 овальные чешуйки с одной лакуной (1.6×0.9 и 1.5×1.0 мкм). В оз. Байкал ранее была отмечена только форма *S. trioralis* f. *cuspidata* Balonov.

Сравнение флоры чешуйчатых золотистых водорослей озёр Фролиха и Байкал, показывает, что число общих таксонов невелико: только *Mallomonas caudata* и *M. acaroides* отмечены в обоих озёрах. Однако, это скорее свидетельствует о недостаточной изученности этих водоёмов. В целом, таксономический состав золотистых водорослей оз. Фролиха сходен с водоёмами северных регионов. Из озера описан новый вид рода *Mallomonas*, а также обнаружен ряд интересных форм, требующих дальнейшего изучения.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность Куликовскому М. С. и Тимошенко А. И. за помощь в сборе проб. Работа выполнена в рамках проекта РФФИ № 15-04-04181.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Балонов И. М., Кузьмина А. Е. Золотистые водоросли // Гидрохимические и гидробиологические исследования Хантайского водохранилища. Отв. ред. К. К. Вотинцев. Новосибирск: Наука, 1986. С. 59–70. Balonov I. M., Kuz'mina A. E. Zolotistye vodorosli // Hidrohimicheskie i gidrobiologicheskie issledovaniya Hantajskogo vodohranilishha. Отв. ред. К. К. Вотинцев. Новосибирск: Наука, 1986. С. 59–70. [Balonov I. M., Kuz'mina A. E. Chrysophyta. In: Votincev K. K. (ed.): Hydrochemical and hydrobiological studies in on the Khantay Reservoir. Nauka, Novosibirsk, 1986. P. 59–70.] In Russian
- Воробьева С. С., Бондаренко Н. А., Карпов С. А., Помазкина Г. В., Таничев А. И. К изучению видового состава Chrysophyta озера Байкал // Альгология. 1992. Т. 2. С. 68–72. Vorob'eva S. S., Bondarenko N. A., Karpov S. A., Pomazkina G. V., Tanichev A. I. K izucheniju vidovogo sostava Chrysophyta ozera Bajkal // Al'gologija. 1992. T. 2. S. 68–72. [Vorob'eva S. S., Bondarenko N. A., Karpov S. A., Pomazkina G. V., Tanichev A. I. Study of the taxonomic composition of Chrysophyta from Baikal Lake // Algology. 1992. Vol. 2. P. 68–72.] In Russian
- Кожов М. М. Пресные воды Восточной Сибири. Иркутск: Иркутское областное издательство, 1950. 357 с. Kozhov M. M. Presnye vody Vostochnoj Sibiri. Irkutsk: Irkutskoe oblastnoe izdatel'stvo, 1950. 357 s. [Kozhov M. M. Fresh waters of East Siberia. Irkutsk: Irkutskoe oblastnoye izdatel'stvo, 1950. 367 p.] In Russian
- Кузьмин Г. В., Кузьмина В. А. Виды рода *Mallomonas* (Chrysophyta) из водоёмов Магаданской области // Бот. журн. 1986. Т. 71. С. 805–807. Kuz'min G. V., Kuz'mina V. A. Vidy roda *Mallomonas* (Chrysophyta) iz vodojomov Magadanskoj oblasti // Botanicheskij zhurnal. 1986. T. 71. S. 805–807. [Kuzmin G. V., Kuz'mina V. A. Species of the genus *Mallomonas* (Chrysophyta) from waterbodies of the Magadanskaya oblast // Botanical Journal (St. Petersburg). 1986. Vol. 71. P. 805–807.] In Russian
- Кузьмин Г. В., Кузьмина В. А. Панцирные представители золотистых водорослей из Магаданской области // Новости сист. низш. раст. 1987. Т. 24. С. 40–42. Kuz'min G. V., Kuz'mina V. A. Pancirnye predstaviteli zolotistyh vodoroslej iz Magadanskoj oblasti // Novosti sistematiki nizshih rastenij. 1987. T. 24. S. 40–42. [Kuzmin G. V., Kuz'mina V. A. Silica-scaled chrysophytes from Magadanskaya oblast // Novitates Systematicae Plantarum non Vascularium. 1987. T. 24. P. 40–42.] In Russian
- Скабичевский А. П. О фитопланктоне и кремнезёмках озера Фролиха (Забайкалье) // Тр. Иркут. гос. ун-та. Сер. биол. 1953. Т. 7. С. 145–152. Skabichevskij A. P. O fitoplanktone i kremnezemkah ozera Froliha (Zabajkal'e) // Trudy Irkutskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologicheskaja serija. 1953. T. 7. S. 145–152. [Skabitshevsky A. P. Phytoplankton and diatoms of Lake Frolikha (Transbaikalia) // Proceedings of the Irkutsk State University. Biological Series. 1953. Vol. 7. P. 145–152.] In Russian
- Волошко Л. Н. Новые виды рода *Mallomonas* (Chrysophyta, Synurophyceae) из озёр Полярного Урала // Бот. журн. 2009. Т. 94. № 7. С. 1068–1076. Voloshko L. N. Novye vidy roda *Mallomonas* (Chrysophyta, Synurophyceae) iz ozor Poljarnogo Urala // Botanicheskij zhurnal. 2009. T. 94. № 7. S. 1068–1076. [Voloshko L. N. New taxa of the genus *Mallomonas* (Chrysophyta, Synurophyceae) from lakes of the Polar Ural // Botanical Journal (St. Petersburg). 2009. Vol. 94. № 7. P. 1068–1076.] In Russian
- Gusev E. S. Silica-scaled chrysophytes from karst lakes in Central Russia // Nova Hedwigia Beiheft. 2013. Vol. 142. P. 17–25.
- Gusev E. S., Kulikovskiy M. S. A new species of the genus *Mallomonas* (Chrysophyceae: Synurales), *Mallomonas kuzminii* sp. nov., from lake Frolikha (Russia, Baikal region) // Phytotaxa. 2013. Vol. 155. P. 66–70.
- Kristiansen J., Düwel L., Wegeberg S. Silica-scaled chrysophytes from the Taymyr Peninsula, Northern Siberia // Nova Hedwigia. 1997. Vol. 65. P. 337–351.

- Kristiansen J., Preisig H. R. Chrysophyte and Haptophyte Algae, 2nd part. Synurophyceae. *In*: Büdel B., Gärtner G., Krienitz L., Preisig H. R., Schagerl M. (eds) Süßwasserflora von Mitteleuropa (Freshwater flora of Central Europe) 1/2. Berlin: Springer Verlag, 2007. 252 p.
- Škaloud P., Kynčlová A., Benada O., Kofroňová O., Škaloudová M. Toward a revision of the genus *Synura*, section *Petersenianae* (Synurophyceae, Heterokontophyta): morphological characterization of six pseudo-cryptic species // *Phycologia*. 2012. Vol. 51. P. 303–329.
- Škaloud P., Škaloudová M., Procházková A., Němcová Y. Morphological delineation and distribution patterns of four newly described species within the *Synura petersenii* species complex (Chrysophyceae, Stramenopiles) // *Eur. J. Phycol.* 2014. Vol. 49. № 2. P. 213–229.
- Siver P. A. The biology of *Mallomonas*: morphology, taxonomy and ecology // *Developm. Hydrobiol.* 1991. Vol. 63. P. 1–230.
- Siver P. A., Voloshko L. N., Gavrilova O. V., Getsen M. V. The scaled chrysophyte flora of the Bolshezemelskaya tundra (Russia) // *Nova Hedwigia Beiheft*. 2005. Vol. 128. P. 125–150.
- Siver P. A., Skogstad A. Morphological variation and ecology of *Mallomonas crassisquama* (Chrysophyceae) // *Nordic J. Bot.* 1988. Vol. 7. P. 99–107.
- Voloshko L. N. The chrysophycean algae from glacial lakes of Polar Ural (Russia) // *Nova Hedwigia Beiheft*. 2010. Vol. 136. P. 191–211.
- Vigna M. S., Munari C. Seasonal occurrence of silica-scaled chrysophytes in a Buenos Aires lake (Argentina) // *Nova Hedwigia Beiheft*. 2001. Vol. 122. P. 195–209.

## CONTRIBUTION TO THE FLORA OF SILICA-SCALED CHRYSOPHYTES OF FROLIKHA LAKE (NORTH TRANSBAIKAL AREA)

**E. S. Gusev**

*I. D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS  
Russia, 152742, Yaroslavl reg., Nekouz distr., Borok, e-mail: algogus@yandex.ru*

Taxonomic composition of silica-scaled chrysophytes of Frolikha Lake (north Transbaikalian area) have been studied. Totally, 10 taxa were identified by means of scanning and transmission microscopy. Seven taxa belong to the genus *Mallomonas*, two taxa are from the genus *Synura* and one is *Spiniferomonas*.

*Key words:* chrysophytes, *Mallomonas*, *Synura*, *Spiniferomonas*, Frolikha Lake, north Transbaikalian area.

## УЛЬТРАСТРУКТУРА ДОМИКОВ ТАКСОНОВ РОДА *TRACHELOMONAS* EHRENB. EMEND. DEFLANDRE (EUGLENOPHYCEAE) ИЗ ОЗЕРА БУЯН (ИНДОНЕЗИЯ)

Д. А. Капустин, Е. С. Гусев, Н. В. Капустина

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН

152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок, e-mail: dima\_kapustin@outlook.com

С помощью сканирующей электронной микроскопии изучена морфология домиков пяти таксонов рода *Trachelomonas* Ehrenb. emend. Deflandre (Euglenophyceae): *T. volvocina* Ehrenb., *T. hispida* (M. Perty) F. Stein var. *spinosa* Da et Couté, *T. hispida* var. *coronata* Lemmerm., *T. cf. bacillifera* Playfair var. *minima* Playfair и *T. cylindracea* (Playfair) T. G. Popova, обнаруженных в оз. Буян (о. Бали, Индонезия). Из них три таксона (*T. hispida* var. *spinosa*, *T. hispida* var. *coronata*, *T. cylindracea*) приводятся для альгофлоры Индонезии впервые. Идентификация одного таксона (*T. cf. bacillifera* var. *minima*) вызвала затруднения, обсуждены его отличия от близких таксонов.

**Ключевые слова:** эвгленовые водоросли, *Trachelomonas*, домик, морфология, оз. Буян, о. Бали, Индонезия.

### ВВЕДЕНИЕ

Род *Trachelomonas* Ehrenb. emend. Deflandre является крупнейшим родом эвгленовых водорослей (Euglenophyceae), насчитывающим более 300 видов, разновидностей и форм (Triemer, Zakryś, 2015). К этому роду принадлежат исключительно одноклеточные организмы, имеющие очень метаболические клетки, заключенные в минерализованный домик с апикальной порой, из которой выходит жгутик. Хотя строение монады (число и форма хлоропластов, наличие/отсутствие пиреноидов и их тип) имеют определённое значение в систематике рода, однако, чаще всего именно строение домика принимается во внимание при разграничении видов и внутривидовых таксонов.

Эвгленовые водоросли Индонезии изучены крайне недостаточно. Работы, посвященные специально этой группе, единичны (van Oye, 1922, 1924; Conrad, 1938), чаще представители эвгленовых упоминаются в общих альгофлористических работах, которые, в большинстве своем, выполнены достаточно давно (De Wildeman, 1897; Bernard, 1908; Wołoszyńska, 1912; Steinmann, 1935; Huber-Pestalozzi, 1936; Hegewald et al., 2002). Исследований эвгленовых водорослей Индонезии с использованием методов электронной микроскопии до настоящего времени не проводилось.

Целью нашей работы было изучить морфологию домиков представителей рода *Trachelomonas*, обнаруженных в оз. Буян, с помощью сканирующей электронной микроскопии.

### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для данного исследования послужила проба планктона, отобранная Е. С. Гусевым 04.11.2014 из оз. Буян (08°14.346 ю.ш., 115°08.264 в.д.), расположенного на о. Бали, Индонезия. Основные физико-химические характеристики воды: температура 23.8°C, pH 8.33, удельная электропроводность 270 мкСм/см.

Оз. Буян, вместе с соседними озерами Тамблинган и Братан, расположено напротив отвесной северной стены большой кальдеры, которая частично заполнилась водой (Green et al., 1978). Площадь его составляет 3.9 км<sup>2</sup>, максимальная глубина 30 м. Фито- и зоопланктон озера охарактеризованы в работе Дж. Грина с соавт. (Green et al., 1978).

Пробу, отмытую от фиксатора, кипятили в течении восьми часов в концентрированной перекиси водорода (H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>), несколько раз промывали дистиллированной водой, помещали на столик для СЭМ, высушивали и напыляли золотом. Проба изучалась с использованием сканирующего электронного микроскопа JEOL 6510 LV.

### РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

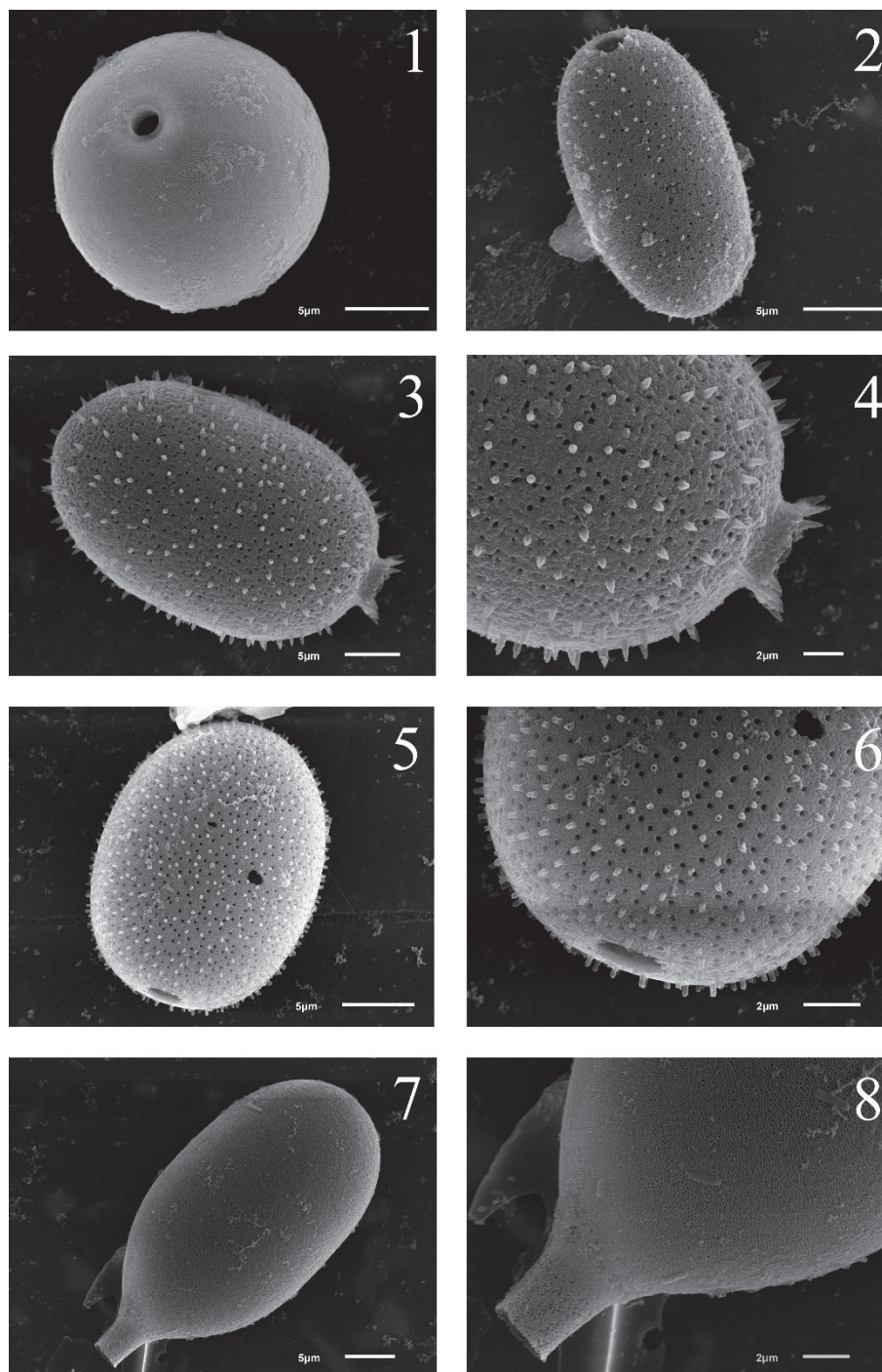
Всего в оз. Буян нами обнаружено пять таксонов из рода *Trachelomonas*. Ниже приводятся их описания.

***Trachelomonas volvocina* Ehrenb. (рис. 1).**

Домик сферический, диам. 16.5 мкм; апикальная пора 1.7 мкм в диам., без горлышка. Поверхность домика мелкоточечная.

Нами обнаружен не полностью сформированный домик. Зрелые домики гладкие (Wołowski, Walne, 2007; Da et al., 2009).





**Рис. 1–8.** Таксоны рода *Trachelomonas* из оз. Буян: 1 — *T. volvocina*; 2 — *T. hispida* var. *spinosa*; 3, 4 — *T. hispida* var. *coronata*; 5, 6 — *T. cf. bacillifera* var. *minima*; 7, 8 — *T. cylindracea*.

Один из самых распространенных видов рода, неоднократно отмечался в Индонезии. На о. Бали известен из озёр Буян, Батур (Conrad, 1938) и Тамблинган (Hegewald et al., 2002).

***Trachelomonas hispida* (M. Perty) F. Stein var. *spinosa* Da et Couté (рис. 2).**

Домик эллипсоидный, удлинённый, дл. 16.6 мкм, шир. 9.9 мкм. Апикальная пора 1.7 мкм. Без горлышка. Поверхность домика точечная (124 точек на 100 мкм<sup>2</sup>), покрыта острыми коническими шипами, дл. 0.4–0.6 мкм (68 шипов в 100 мкм<sup>2</sup>).

Разновидность описана из Африки (Da et al., 2009). От африканских экземпляров обнаруженный нами домик отличается несколько меньшими размерами. Наша находка является второй в мире и первой в Индонезии.

***Trachelomonas hispida* (M. Perty) F. Stein var. *coronata* Lemmerm. (рис. 3, 4).**

Домик эллипсоидный с широко закругленными полюсами; дл. с шипами 31.1 мкм, без шипов 30.4 мкм, шир. с шипами 21.3 мкм, без шипов 20 мкм. Горлышко 1.5 мкм выс. и 5 мкм шир. с коническими шипами 1.5 мкм дл. Поверхность домика точечная (~100 точек на 100 мкм<sup>2</sup>), покрыта коническими шипами (1.1–1.3 мкм дл.)

Космополит. Для Индонезии приводится впервые.

***Trachelomonas* cf. *bacillifera* Playfair var. *minima* Playfair (рис. 5, 6).**

Домики эллипсоидные с широко закругленными полюсами; дл. без шипов 19.7–20.7 мкм, дл. с шипами 20–21 мкм, шир. без шипов 15.1–15.4 мкм, шир. с шипами 15.8–16.1 мкм. Апикальная пора 2.3 мкм. Поверхность домика точечная (136–148 точек на 100 мкм<sup>2</sup>), покрыта тупыми палочковидными шипами, дл. 0.3–0.45 мкм, шир. 0.2–0.27 мкм (88–100 шипов в 100 мкм<sup>2</sup>).

В исследованной пробе этот таксон был наиболее массовым, однако точная идентификация его вызвала определённые трудности. Обнаруженные нами экземпляры соответствуют по форме шипов фотографиям в работе Альвес-да-Сильва и Бикудо (Alves-da-Silva, Bicudo, 2013), однако Конфорти и Телль (Conforti, Tell, 1986) иллюстрируют экземпляры с более массивными и густо расположенными шипами. От *T. hispida* (M. Perty) F. Stein наши экземпляры отчетливо отличаются цилиндрическими, а не коническими шипами. Обнаруженные экземпляры имеют несколько меньшие размеры, чем те, которые наблюдал Конрад (Conrad, 1938).

Космополит. Ранее отмечался для оз. Буян (Conrad, 1938).

***Trachelomonas cylindracea* (Playfair) T. G. Popova (рис. 7, 8).**

=*T. volzii* Lemmerm. var. *cylindracea* Playfair

Домик цилиндрический, с параллельными боковыми сторонами и широко закругленным задним концом, дл. 31.7 мкм, шир. 18.3 мкм. Горлышко прямое, цилиндрическое, дл. 4.3 мкм, шир. 3.1 мкм. Поверхность домика мелкоточечная.

Обнаруженный нами домик еще не полностью сформирован, о чем свидетельствует его мелко-точечная поверхность. Зрелые домики этого вида гладкие (Duangjan et al., 2012).

Космополит. Для Индонезии приводится впервые.

**БЛАГОДАРНОСТИ**

Работа выполнена в рамках проекта РФФИ 16-34-60099.

**СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ**

- Alves-da-Silva S. M., Bicudo C. E. M. Taxonomic and ultrastructural survey of *Trachelomonas* (Euglenophyceae) of a shallow subtropical reservoir in the municipality of Triunfo, southern Brazil // *Braz. J. Bot.* 2013. Vol. 36. N 3. P. 223–246.
- Bernard Ch. Protococcacées et Desmidiées d'eau douce, récoltées à Java. Batavia: Dep. de l'Agriculture aux Indes Néerlandaises, 1908. 230 p.
- Conforti V., Tell G. Ultraestructura de la loriga de *Trachelomonas* Defl. (Euglenophyta) en Microscopio Electronico de Barrido (MEB) // *Nova Hedwigia*. 1986. Vol. 43. P. 45–79.
- Conrad W. Flagellates des Iles de la Sonde (Euglenacées) // *Bull. Mus. R. Hist. Nat. Belg.* 1938. T. 14. N 8. P. 1–20.
- Da K. P., Mascarell G., Couté A. Étude au microscope électronique à balayage du genre *Trachelomonas* (Euglenophyta) dans le Sud-Est de la Côte d'Ivoire (Afrique de l'Ouest) // *Cryptogamie Algol.* 2009. Vol. 30. N 1. P. 31–90.
- Duangjan K., Wołowski K., Peerapornpisal Y. A taxonomic and ultrastructural study of *Trachelomonas* spp. (Euglenophyta) from agricultural area pond, Lamphun Province // *J. Micr. Soc. Thailand.* 2012. Vol. 5. N 1–2. P. 23–27.
- Green J., Corbet S.A., Watts E., Lan O. B. Ecological studies on Indonesian lakes. The montane lakes of Bali // *J. Zool., Lond.* 1978. Vol. 186. P. 15–38.
- Hegewald E., Coesel P. F. M., Hegewald P. A phytoplankton collection from Bali, with the description of a new *Desmodesmus* species (Chlorophyta, Scenedesmaceae) // *Algol. Stud.* 2002. Vol. 105. P. 51–78.
- Huber-Pestalozzi G. Phytoplankton aus Seen und Sümpfen Javas, gesammelt von Prof. C. Schröter-Zürich // *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 1936. Bd. 46. S. 131–168.
- van Oye P. De Euglenaceae van Java // *Verslagen Meded. Kon. Vlaamse Acad. Taal- en Letterkunde.* 1922. P. 397–424.
- van Oye P. Tweede bijdrage tot de kennis der Euglenaceae van Java // *Verslagen Meded. Kon. Vlaamse Acad. Taal- en Letterkunde.* 1924. P. 44–68.
- Steinmann A. Einige Beobachtungen über das Plankton zweier Süßwasserseen auf Java während des West- und Ostmonsuns // *Ann. Jard. Bot. Buitenzorg.* 1935. Vol. 44. S. 225–238.
- Triemer R. E., Zakryś B. Photosynthetic Euglenoids // *Freshwater Algae of North America. Ecology and Classification.* 2<sup>nd</sup> ed. Elsevier, 2015. P. 459–483. <http://dx.doi.org/10.1016/B978-0-12-385876-4.00010-4>
- De Wildeman, É. Observations sur les algues rapportées par m. J. Massart d'un voyage aux Indes Néerlandaises // *Ann. Jard. Bot. Buitenzorg.* 1897. Suppl. 1. P. 32–106.

- Wołoszyńska J. Das Phytoplankton einiger javanischer Seen mit Berücksichtigung des Sawa-Planktons // Bull. Acad. Sci. Crac. 1912. S. 649–709.
- Wołowski K., Walne P. *Strombomonas* and *Trachelomonas* species (Euglenophyta) from south-eastern USA // Eur. J. Phycol. 2007. Vol. 42. N 4. P. 409–431.

## **ULTRASTRUCTURE OF THE LORICAE OF *TRACHELOMONAS* EHRENB. EMEND. DEFLANDRE TAXA (EUGLENOPHYCEAE) FROM THE LAKE BUYAN (INDONESIA)**

**D. A. Kapustin, E. S. Gusev, N. V. Kapustina**

*I. D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS*

*Russia, 152742, Yaroslavl reg., Nekouz distr., Borok, e-mail: dima\_kapustin@outlook.com*

The morphology of the loricae of five taxa belonging to the genus *Trachelomonas* Ehrenb. emend. Deflandre (Euglenophyceae) was studied by means of SEM: *T. volvocina* Ehrenb., *T. hispida* (M. Perty) F. Stein var. *spinosa* Da et Couté, *T. hispida* var. *coronata* Lemmerm., *T. cf. bacillifera* Playfair var. *minima* Playfair and *T. cylindracea* (Playfair) T. G. Popova, which were found in lake Buyan (island Bali, Indonesia). Three of them (*T. hispida* var. *spinosa*, *T. hispida* var. *coronata*, *T. cylindracea*) are the first records for the algal flora of Indonesia. The correct identification of one taxon (*T. cf. bacillifera* var. *minima*) is questionable and its differences from the similar taxa are discussed.

*Key words:* Euglenophytes, *Trachelomonas*, lorica, morphology, lake Buyan, island Bali, Indonesia.

## РАЗНООБРАЗИЕ И ДИНАМИКА ПЛАНКТОННЫХ АЛЬГОЦЕНОЗОВ ВОДОХРАНИЛИЩ ВЕРХНЕЙ И СРЕДНЕЙ ВОЛГИ (РЫБИНСКОЕ, ГОРЬКОВСКОЕ, ЧЕБОКСАРСКОЕ) В УСЛОВИЯХ ЭВТРОФИРОВАНИЯ И ИЗМЕНЕНИЯ КЛИМАТА

Л. Г. Корнева, В. В. Соловьёва, О. С. Макарова

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанова РАН

152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок, e-mail: korneva@ibiw.yaroslavl.ru

Проанализирован состав доминирующих видов, значения биомассы, показателей разнообразия (индекса Шеннона, числа видов в пробе) и размерности клеток (соотношения численности и биомассы) фитопланктона Рыбинского, Горьковского и Чебоксарского водохранилищ в 2001–2015 гг. Показано, что по сравнению с предыдущим периодом исследований в ходе изменения климата и увеличения трофии в фитопланктоне произошли изменения в составе и динамике доминирующих видов. Отмечены более ранние сроки доминирования летних форм диатомей *Aulacoseira granulata* и *Actinocyclus normanii*. Выявлены новые доминанты в Рыбинском (*Acanthoceras zachariasii*, *Chromulina* sp.) и Чебоксарском (*Thalassiosira laticustris*, *T. incerta*) водохранилищах. По составу структурообразующих таксонов наиболее сходны Горьковское и Рыбинское водохранилища. В последнем продолжается увеличение обилия миксотрофных фитофлагеллят (криптофитовых и золотистых водорослей). Значения биомассы, показателей разнообразия и размерности варьировали в пределах величин, полученных в предшествующие годы наблюдений. Дана оценка трофического статуса водоемов и степень устойчивости их экосистем по биомассе фитопланктона.

**Ключевые слова:** фитопланктон, водохранилища Волги, динамика, биомасса, разнообразие, эвтрофирование, изменение климата

### ВВЕДЕНИЕ

Проблема эвтрофирования водных экосистем одна из приоритетных научных направлений современной гидробиологии, поскольку тесно связана с экологическим состоянием и качеством поверхностных вод (Алимов и др., 2002; Schindler, 2006). Современное изменение климата, которое на территории РФ выражается в увеличении приземной температуры воздуха и количества атмосферных осадков (Груза и др., 2008), способствует росту температуры воды в водоемах, изменению их гидрологического и гидрохимического режимов, смещению сроков таяния льда и замерзания вод, перераспределению речного стока, что в значительной степени влияет на уровень трофии пресноводных экосистем (The Impact..., 2010).

Фитопланктон — ключевой компонент водных сообществ, осуществляющий синтез автохтонного органического вещества, определяющий ход трофических взаимодействий, круговорота вещества и потоков энергии. В последние десятилетия структура фитопланктона, как биотический показатель, становится все более приоритетным показателем для оценки экологического состояния водоемов и уровня их трофии. В частности она широко используется для реализации Европейской Водной рамочной директивы (Directive, 2000).

Главная водная артерия России и крупнейшая река Европы — Волга в начале 1980-х годов после завершения строительства последнего Чебоксарского водохранилища окончательно превратилась в цепочку водохранилищ, связанных единым стоком. Увеличение концентрации минеральных, органических веществ и хлорофилла, а также биомассы фитопланктона (Корнева, 2015; Степанова, 2015) свидетельствуют о продолжающемся эвтрофировании водохранилищ Волги. В ходе этого процесса изменения в составе сообществ планктонных водорослей опережали таковые их функциональных характеристик. Поэтому для понимания направленности экосистемных трансформаций очень важно изучение закономерностей пространственно-временных изменений структурных показателей фитопланктона. Последние сведения о них в водохранилищах Верхней и Средней Волги были представлены в ряде публикаций (Корнева и др., 2001; Корнева, 2015; Митропольская, 2011, 2012, 2014; Охалкин и др., 2013).

Цель работы — анализ динамики структуры и биомассы фитопланктона водохранилищ Верхней и Средней Волги в современных условиях.

### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для анализа использованы материалы, собранные в 2001–2015 гг. на различных участках Рыбинского, Горьковского и Чебоксарского водохранилищ. В среднем число станций на водохранилищах варьировало от 12 до 16. Подходы к отбору, концентрации и консервации проб, идентификации таксономического состава, а также оценке численности и биомассы фитопланктона, его разнообразия (индекс Шеннона, число видов в пробе) и размерности (соотношение численности и биомассы) приведены в предыдущих публикациях (Методика..., 1975; Корнева, 2015). Статистический анализ и графические построения выполнены с применением программ Microsoft Excel 2003, Statistica 8.0 и TableCurve 2.03.



При построении дендрограммы флористического сходства использован метод одиночной связи (или метод ближайшего соседа).

По генезису образующих котловин водохранилища относятся к долинному классу. Основной приходной составляющей их водного баланса является поверхностный сток (80–99%). Водохранилища различаются по возрасту, морфометрии и трофическому статусу (табл. 1). Наибольшая боковая приточность характерна для Чебоксарского водохранилища, которое отличается и наиболее интенсивным

**Таблица 1.** Некоторые характеристики водохранилищ (по: Корнева, 2015)

Характеристики	Водохранилища		
	Верхняя Волга	Средняя Волга	
	Рыбинское	Горьковское	Чебоксарское
Год создания	1947	1957	1981
Площадь акватории, км <sup>2</sup>	4550	1591	1197
Площадь мелководий до глубины 2 м, км <sup>2</sup>	950	368	373
Объем воды, км <sup>3</sup>	25.4	8.8	6.0
Максимальная глубина, м	28.0	22.0	21.0
Средняя глубина, м	5.6	5.5	4.7
Коэффициент водообмена, год <sup>-1</sup>	1.27	5.41	20.90
Осадки, км <sup>3</sup> /год	2.13	1.01	1.18
Боковой приток, км <sup>3</sup> / доля от общего, %	15.6 / 48	18.3 / 36	58.7 / 54
Сумма ионов, мг/л (по Баранову, 1978)	170	160	270
Средняя сумма ионов, мг/л (годы)	178 (1969–2001)	152 (1969–1990)	200 (1969–1973)
Прозрачность, см	141.0±9.6	107.3±2.4	106.9±4.1
Цветность, град	64±2	46±1	48±2
pH	8.0±0.1	7.9±0.1	7.9±0.1
Взвешенное вещество, мг/л	8.4±0.8	7.5±0.4	9.1±2.4
Трофический статус	М–Э	Э	Э

Примечание: М — мезотрофный, Э — эвтрофный тип.

водообменом. Рыбинское водохранилище характеризуется самыми большими площадью акватории, объемом воды, площадью мелководий и наибольшим количеством атмосферных осадков над водосборной площадью бассейна. В этом водохранилище отмечены наиболее высокая прозрачность и цветность воды. По величинам среднегодовой цветности воды верхневолжских водохранилищ относятся к мезогумозному, а Средней Волги — к олигогумозному типу. По величинам общей суммы ионов водохранилища среднеминерализованы (Корнева, 2015), но Чебоксарское отличается более высокой минерализацией.

В 2001–2011 гг. наибольшие средние по водоему за весь период наблюдений прозрачность и цветность наблюдались в Рыбинском водохранилище, что соответствует общей тенденции (табл. 1 и 2).

**Таблица 2.** Изменение средней прозрачности и цветности в водохранилищах в 2001–2011 гг.

Водохранилище	Прозрачность, см	Цветность, град
Рыбинское	141±9	61±3
Горьковское	122±6	50±4
Чебоксарское	117±4	40±4

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В исследованный период в составе фитопланктона водохранилищ выявлено 58 доминирующих видов, из которых: цианопрокариот (синезеленых) — 13, золотистых — 2, диатомовых — 26, криптофитовых — 6, динофитовых — 2, зеленых водорослей — 9 (табл. 3 и 4). Наибольшее разнообразие структурообразующих видов наблюдалось в Рыбинском водохранилище — 47. Помимо того, что в этом водохранилище проводились более длительные исследования, сложная морфометрия и большая площадь акватории предопределяли высокое видовое богатство, разнообразие фитопланктона (Корнева, 2008, 2015) и соответственно наибольшее число доминантов. Во всех водохранилищах во все сроки наблюдения лидировали диатомеи, летом в Горьковском и Чебоксарском водохранилищах им не уступали цианопрокариоты. В Рыбинском водохранилище летом и осенью их число хотя и увеличивалось вдвое

**Таблица 3.** Изменение состава доминирующих видов (по биомассе) фитопланктона в водохранилищах в 2001–2015 гг.

Р ы б и н с к о е   в о д о х р а н и л и щ е	
2001 г.	
Июнь–июль	<i>Aulacoseira granulata</i> (Ehr.) Sim., <i>A. islandica</i> (O. Müll.) Sim., <i>A. subarctica</i> (O. Müll.) Haworth, <i>Stephanodiscus binderanus</i> (Kütz.) Krieg., <i>S. invisitatus</i> Hohn et Hell., <i>S. neoastraea</i> (Håk. et Hick.) emend. Casp., Scheff. et Aug., <i>S. hantzschii</i> Grun., <i>Skeletonema subsalsum</i> (Cl.-Euler) Beth., <i>Asterionella formosa</i> Hass., <i>Fragilaria crotonensis</i> Kitt., <i>Actinocyclus normanii</i> (Greg.) Hust., <i>Microcystis aeruginosa</i> (Kütz.) Kütz., <i>M. wesenbergii</i> (Kom.) Kom. in Kondr., <i>Dinobryon divergens</i> Imhof
Сентябрь	<i>Aulacoseira granulata</i> , <i>A. islandica</i> , <i>Stephanodiscus binderanus</i> , <i>Actinocyclus normanii</i> , <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> (L.) Ralfs ex Born. et Flah., <i>Microcystis aeruginosa</i>
2002 г.	
Июль	<i>Aulacoseira granulata</i> , <i>A. islandica</i> , <i>A. subarctica</i> , <i>Stephanodiscus binderanus</i> , <i>Skeletonema subsalsum</i> , <i>Asterionella formosa</i> , <i>Fragilaria crotonensis</i> , <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>Anabaena scheremetievi</i> Elenk., <i>Dinobryon divergens</i>
Сентябрь	<i>Aulacoseira granulata</i> , <i>A. islandica</i> , <i>A. subarctica</i> , <i>Stephanodiscus binderanus</i> , <i>S. invisitatus</i> , <i>Skeletonema subsalsum</i> , <i>Melosira varians</i> Ag., <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>M. wesenbergii</i>
2003 г.	
Июнь	<i>Aulacoseira subarctica</i> , <i>Stephanodiscus minutulus</i> (Kütz.) Cleve et Möll., <i>S. invisitatus</i> , <i>Microcystis aeruginosa</i>
Август	<i>Aulacoseira granulata</i> , <i>A. subarctica</i> , <i>Stephanodiscus neoastraea</i> , <i>S. invisitatus</i> , <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>M. wesenbergii</i> , <i>Anabaena scheremetievi</i>
2004 г.	
Май	<i>Aulacoseira islandica</i> , <i>A. subarctica</i> , <i>Stephanodiscus binderanus</i> , <i>S. hantzschii</i> , <i>S. neoastraea</i> , <i>Melosira varians</i> , <i>Chroomonas acuta</i> Uterm., <i>Cryptomonas marssonii</i> Skuja, <i>C. ovata</i> Ehr., <i>C. curvata</i> Ehr.
Июнь–июль	<i>Aulacoseira subarctica</i> , <i>A. granulata</i> , <i>Stephanodiscus binderanus</i> , <i>S. hantzschii</i> , <i>Skeletonema subsalsum</i> , <i>Asterionella formosa</i> , <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>Anabaena</i> cf. <i>variabilis</i> Kütz. ex Born. et Flah., <i>Pandorina morum</i> (O. Müll.) Bory, <i>Pediastrum boryanum</i> (Turp.) Menegh., cf. <i>Carteria multifilis</i> (Fres.) Dill, <i>Chlamydomonas</i> cf. <i>reinhardtii</i> Dang.
Октябрь	<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>M. wesenbergii</i> , <i>M. viridis</i> , <i>Anabaena flos-aquae</i> (Lyngb.) Bréb., <i>Anabaena</i> sp., <i>Aulacoseira subarctica</i> , <i>A. granulata</i> , <i>Stephanodiscus neoastraea</i> , <i>Skeletonema subsalsum</i> , <i>Melosira varians</i> , <i>Surirella</i> sp., <i>Actinocyclus normanii</i>
2005 г.	
Июль–август	<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>M. wesenbergii</i> , <i>Anabaena</i> sp., <i>Aulacoseira subarctica</i> , <i>A. granulata</i> , <i>Skeletonema subsalsum</i> , <i>Stephanodiscus binderanus</i> , <i>S. hantzschii</i> , <i>S. invisitatus</i> , <i>Actinocyclus normanii</i> , <i>Asterionella formosa</i> , <i>Fragilaria crotonensis</i> , <i>Acanthoceras zachariasii</i> (Brun) Sim.
Сентябрь	<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>Aulacoseira granulata</i> , <i>A. islandica</i> , <i>A. subarctica</i> , <i>Stephanodiscus binderanus</i> , <i>Skeletonema subsalsum</i> , <i>Pandorina morum</i> , <i>Peridiniopsis kevei</i> Grig. et Vasas
2006 г.	
Май	<i>Aulacoseira islandica</i> , <i>A. subarctica</i> , <i>A. granulata</i> , <i>Stephanodiscus hantzschii</i> , <i>S. neoastraea</i> , <i>S. binderanus</i> , <i>Asterionella formosa</i> , <i>Fragilaria capucina</i> Desm., <i>Melosira varians</i> , <i>Dinobryon divergens</i> , <i>Pediastrum boryanum</i>
Август	<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>M. wesenbergii</i> , <i>Gloeotrichia</i> sp., <i>Aulacoseira subarctica</i> , <i>A. granulata</i> , <i>Stephanodiscus binderanus</i> , <i>S. invisitatus</i> , <i>Skeletonema subsalsum</i> , <i>Fragilaria crotonensis</i>
Октябрь	<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Microcystis wesenbergii</i> , <i>M. viridis</i> , <i>Aulacoseira islandica</i> , <i>A. subarctica</i> , <i>A. granulata</i> , <i>Stephanodiscus binderanus</i> , <i>S. neoastraea</i> , <i>Melosira varians</i> , <i>Entomoneis ornata</i> (Bailey) Reim.

Таблица 3 (продолжение)

Рыбинское водохранилище	
2007 г.	
Июнь	<i>Stephanodiscus hantzschii</i> , <i>S. binderanus</i> , <i>S. neoastreae</i> , <i>Aulacoseira islandica</i> , <i>A. granulata</i> , <i>A. subarctica</i> , <i>Melosira varians</i> , <i>Fragilaria crotonensis</i> , <i>Asterionella formosa</i> , <i>Actinocyclus normanii</i> , <i>Microcystis wesenbergii</i> , <i>M. aeruginosa</i> , <i>Pediastrum boryanum</i> , <i>Oscillatoria</i> sp.
Июль	<i>Aulacoseira granulata</i> , <i>A. islandica</i> , <i>Stephanodiscus binderanus</i> , <i>Skeletonema subsalsum</i> , <i>Microcystis wesenbergii</i> , <i>M. aeruginosa</i> , <i>Aphanizomenon flos-aquae</i>
Август	<i>Aulacoseira granulata</i> , <i>A. subarctica</i> , <i>Stephanodiscus binderanus</i> , <i>S. invisitatus</i> , <i>Skeletonema subsalsum</i> , <i>Microcystis wesenbergii</i> , <i>M. aeruginosa</i> , <i>M. viridis</i> (A. Braun in Rabenh.) Lemm., <i>Aphanizomenon flos-aqua</i> , <i>Anabaena</i> sp., <i>Oedogonium</i> sp.
Октябрь	<i>Aulacoseira islandica</i> , <i>A. granulata</i> , <i>A. ambigua</i> (Grun.) Sim., <i>Melosira varians</i> , <i>Stephanodiscus binderanus</i> , <i>S. hantzschii</i> , <i>Actinocyclus normanii</i> , <i>Tabellaria fenestrata</i> (Lyngb.) Kütz., <i>Skeletonema subsalsum</i> , <i>Aphanizomenon flos-aquae</i>
2008 г.	
Май	<i>Aulacoseira islandica</i> , <i>A. subarctica</i> , <i>A. granulata</i> , <i>Melosira varians</i> , <i>Stephanodiscus hantzschii</i> , <i>S. neoastreae</i> , <i>S. binderanus</i> , <i>Asterionella formosa</i> , <i>Diatoma tenuis</i> Ag., <i>Chroomonas acuta</i> , <i>Cryptomonas curvata</i> , <i>Cyclotella meneghiniana</i> Kütz.
Июнь	<i>Aulacoseira islandica</i> , <i>A. granulata</i> , <i>Melosira varians</i> , <i>Stephanodiscus binderanus</i> , <i>S. hantzschii</i> , <i>S. neoastreae</i> , <i>Tabellaria fenestrata</i> , <i>Asterionella formosa</i> , <i>Pediastrum boryanum</i> , <i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>Chromulina</i> sp., <i>Glenodinium</i> sp.
Июль	<i>Aulacoseira granulata</i> , <i>A. subarctica</i> , <i>Tabellaria fenestrata</i> , <i>Asterionella formosa</i> , <i>Fragilaria crotonensis</i> , <i>Stephanodiscus hantzschii</i> , <i>S. binderanus</i> , <i>S. neoastreae</i> , <i>Skeletonema subsalsum</i> , <i>Actinocyclus normanii</i> , <i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Cryptomonas curvata</i> , <i>Glenodinium</i> sp.
Август	<i>Aulacoseira granulata</i> , <i>A. subarctica</i> , <i>A. ambigua</i> , <i>Melosira varians</i> , <i>Stephanodiscus binderanus</i> , <i>Skeletonema subsalsum</i> , <i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Gloeothrichia</i> sp., <i>Cryptomonas curvata</i>
Сентябрь	<i>Aulacoseira granulata</i> , <i>A. subarctica</i> , <i>A. ambigua</i> , <i>Melosira varians</i> , <i>Stephanodiscus hantzschii</i> , <i>Nitzschia</i> sp., <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>Chroomonas acuta</i> , <i>Cryptomonas curvata</i> , <i>Rhodomonas lens</i> Pasch.
2010 г.	
Июль	<i>Aulacoseira granulata</i> , <i>Fragilaria crotonensis</i> , <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>Anabaena scheremetievi</i>
2011 г.	
Август	<i>Aulacoseira granulata</i> , <i>A. subarctica</i> , <i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>M. wesenbergii</i> , <i>M. viridis</i> , <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Gloeothrichia</i> sp., <i>Mougeotia elegantula</i> Wittr., <i>Glenodinium</i> sp.
Горьковское водохранилище	
2001 г.	
Август	<i>Aulacoseira granulata</i> , <i>A. ambigua</i> , <i>A. subarctica</i> , <i>Stephanodiscus neoastreae</i> , <i>Skeletonema subsalsum</i> , <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>M. wesenbergii</i> , <i>M. viridis</i>
Сентябрь	<i>Aulacoseira granulata</i> , <i>A. islandica</i> , <i>Stephanodiscus binderanus</i> , <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Microcystis aeruginosa</i>
2005 г.	
Сентябрь	<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>Aulacoseira islandica</i> , <i>A. granulata</i> , <i>Stephanodiscus neoastreae</i> , <i>Actinocyclus normanii</i>
2008 г.	
Август	<i>Aulacoseira granulata</i> , <i>A. ambigua</i> , <i>A. subarctica</i> , <i>Skeletonema subsalsum</i> , <i>Melosira varians</i> , <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>Anabaena</i> sp.
2009 г.	
Июнь–июль	<i>Aulacoseira granulata</i> , <i>Stephanodiscus hantzschii</i> , <i>S. binderanus</i> , <i>S. neoastreae</i> , <i>Skeletonema subsalsum</i> , <i>Microcystis wesenbergii</i> , <i>Chroomonas acuta</i> , <i>Cryptomonas</i> sp., sp.
2010 г.	
Июль	<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>M. wesenbergii</i> , <i>M. flos-aquae</i> (Wittr.) Kirch., <i>Gloeothrichia</i> sp., <i>Anabaena flos-aquae</i> , <i>A. planctonica</i> Brunnth., <i>Anabaena</i> sp., <i>Aulacoseira granulata</i> , <i>Fragilaria crotonensis</i> , <i>Stephanodiscus invisitatus</i>
2015 г.	
Август	<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>M. wesenbergii</i> , <i>Anabaena</i> sp., <i>Aulacoseira granulata</i> , <i>Stephanodiscus neoastreae</i> , <i>S. binderanus</i> , <i>Skeletonema subsalsum</i>

Таблица 3 (продолжение)

Чебоксарское водохранилище	
2001 г.	
Август	<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Aphanizomenon</i> sp., <i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>Cyclotella meneghiniana</i> , <i>Stephanodiscus neoastreae</i> , <i>Thalassiosira lacustris</i> (Grun.) Hasle, <i>T. incerta</i> Makar., <i>Scenedesmus quadricauda</i> (Turp.) Bréb., не идентифицированные зеленые шары
Сентябрь	<i>Aulacoseira granulata</i> , <i>Stephanodiscus hantzschii</i> , <i>S. binderanus</i> , <i>Cyclotella meneghiniana</i> , <i>Aphanizomenon flos-aquae</i>
2005 г.	
Сентябрь	<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>Aulacoseira granulata</i> , <i>Stephanodiscus hantzschii</i> , <i>Cyclotella meneghiniana</i>
2008 г.	
Август	<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>Aphanizomenon</i> sp., <i>Anabaena</i> sp., <i>Oscillatoria</i> sp., <i>Gloeothrichia</i> sp., <i>Stephanodiscus neoastreae</i> , <i>S. hantzschii</i> , <i>Cyclotella meneghiniana</i> , <i>Aulacoseira granulata</i> , <i>Cymatopleura elliptica</i> (Bréb.) W. Smith
2009 г.	
Июль–июль	<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>Anabaena</i> sp., <i>Cyclotella meneghiniana</i> , <i>Stephanodiscus neoastreae</i> , <i>Cryptomonas curvata</i> , <i>Glenodinium</i> sp.
2010 г.	
Июль	<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>Anabaena flos-aquae</i> , <i>A. scheremetievi</i> , <i>Cyclotella meneghiniana</i> , <i>Aulacoseira granulata</i> , <i>Cyclostephanos dubius</i> (Fricke) Round
2015 г.	
Август	<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>M. viridis</i> , <i>Anabaena</i> sp., <i>Cyclotella meneghiniana</i> , <i>Aulacoseira granulata</i> , <i>Stephanodiscus hantzschii</i> , <i>S. invisitatus</i> , <i>Skeletonema subsalsum</i> , <i>Chlamydomonas</i> sp.

по сравнению с весенним периодом, но разнообразие диатомовых было постоянно вдвое выше. Доминирующие комплексы фитопланктона Рыбинского водохранилища отличались наибольшим числом фитофлагеллят (золотистых, криптофитовых, динофитовых, зеленых) и зеленых водорослей. Причем миксотрофы (золотистые, криптофитовые и динофитовые) доминировали практически во все сезоны исследования. В летний период 2005 г. в Рыбинском водохранилище впервые среди структурообразующих видов отмечена диатомея *Acanthoceras zachariasii*, в июне 2008 г. из золотистых — *Chromulina* sp. (табл. 3), а в Чебоксарском водохранилище летом 2001 г. — солоноватоводные диатомеи *Thalassiosira lacustris* и *T. incerta*. Последняя в 2011 г. была обнаружена в доминирующих комплексах фитопланктона и в нижнем течении Оки (Генкал, Охупкин, 2013).

Таблица 4. Изменение числа доминирующих видов фитопланктона в водохранилищах в разные сезоны в 2001–2015 гг.

Водохранилище, сезон	Отдел водорослей						Всего
	Цианопрокариоты	Золотистые	Диатомовые	Криптофитовые	Динофитовые	Зеленые	
Рыбинское							
Весна	3	2	16	4	1	1	27
Лето	7	1	15	1	1	6	31
Осень	7	0	17	3	1	2	30
Всего	10	2	22	5	2	6	47
Горьковское							
Весна	1	0	5	2	0	0	8
Лето	9	0	9	0	0	0	18
Осень	2	0	5	0	0	0	7
Всего	9	0	12	2	0	0	23
Чебоксарское							
Весна	3	0	2	1	1	0	7
Лето	9	0	10	1	1	3	24
Осень	2	0	4	0	0	0	6
Всего	9	0	11	1	1	3	25

Следует отметить, что весной в Рыбинском водохранилище выявлены летние формы диатомей: *Aulacoseira granulata* и *Actinocyclus normanii*, что свидетельствует о наступлении более ранней активной вегетации видов, адаптированных к высокой температуре воды. Особенностью доминирующего состава Чебоксарского водохранилища было постоянное присутствие *Cyclotella meneghiniana*, индикатора высокого содержания легкоусвояемого органического вещества ( $\alpha$ -мезосапроба), а также наличие соловатоводных видов из рода *Thalassiosira* (табл. 3). Анализ сходства состава доминирующих видов в водохранилищах, обнаруженных в период одновременного отбора проб на всех трех водоемах (лето 2001 г., сентябрь 2005 г., август 2008 г., июль 2010 г.), показал, что наиболее близки в этом отношении Рыбинское и Горьковское водохранилища (рис. 1). Специфичность состава доминантов фитопланктона Чебоксарского водохранилища выражалась в отсутствии в этот период таких видов как *Microcystis wessenbergii*, *Aulacoseira islandica*, *A. subarctica*, *A. ambigua*, *Melosira varians*, *Stephanodiscus invisitatus*, *Skeletonema subsalsum*, *Fragilaria crotonensis* и *Actinocyclus normanii* и доминировании *Aphanizomenon* sp., *Oscillatoria* sp., *Thalassiosira lacustris*, *T. incerta*, *Cyclotella meneghiniana*, *Cyclostephanos dubius*, *Cymatopleura elliptica* и *Scenedesmus quadricauda*.

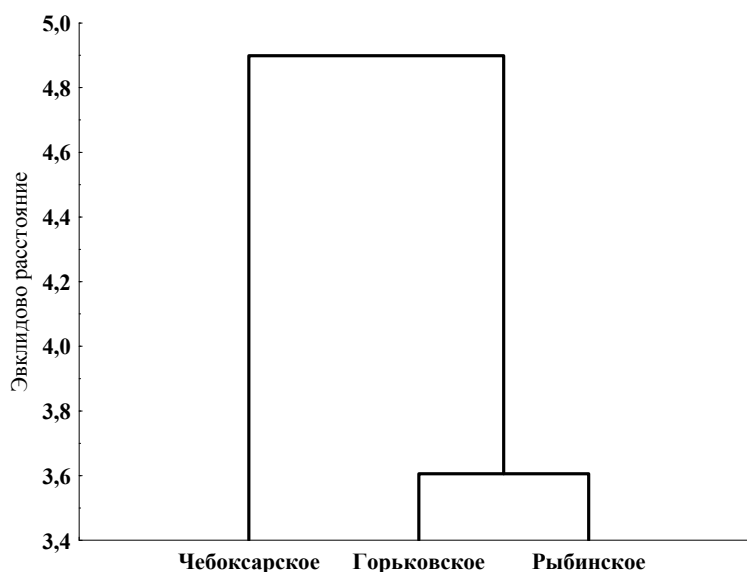


Рис. 1. Дендрограмма сходства водохранилищ по составу доминирующих видов в 2001, 2005, 2008 и 2010 гг.

Структура планктонных комплексов водохранилищ, как и в предыдущие годы исследования (Корнева, 2015), была сформирована главным образом диатомовыми водорослями и цианопрокариотами (табл. 5, рис. 2). Весной и в начале лета в Рыбинском и Горьковском водохранилищах значительно участие криптонад.

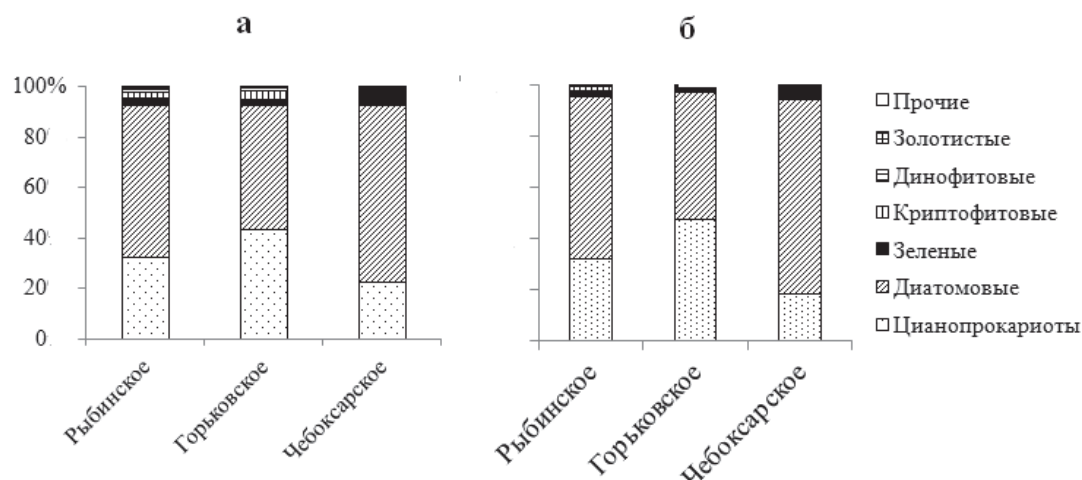


Рис. 2. Изменение соотношения биомассы основных таксономических групп фитопланктона водохранилищ. а — средняя за все сроки наблюдения, б — средняя за 2001, 2005, 2008 и 2010 гг.

**Таблица 5.** Изменения биомассы различных таксономических групп фитопланктона в водохранилищах в 2001–2015 гг.

Число станций	Месяц, год	Биомасса, г/м³									
		Циано-прокариоты	Диатомовые	Зеленые	Криптофитовые	Динофитовые	Эвгленовые	Желто-зеленые	Золотистые	Общая	Пределы изменений
Рыбинское											
18	VI–VII, 2001	0.057	1.372	0.031	0	0.014	0	0	0.022	1.496±0.409	0.143–6.233
11	IX, 2001	1.192	2.517	0.070	0.005	0.011	0.001	0	0.002	3.798±0.486	1.157–6.594
11	VII, 2002	0.418	1.008	0.064	0	0.017	0	0	0.060	1.568±0.259	0.263–3.387
12	IX, 2002	0.520	1.776	0.078	0	0.047	0.001	0	0.005	2.427±0.258	0.941–3.821
4	VI, 2003	0.001	0.670	0.033	0.001	0.036	0.002	0	0.009	0.752±0.185	0.200–0.959
13	VIII, 2003	2.220	1.253	0.227	0.001	0.178	0.002	0	0.012	3.911±1.014	0.980–14.146
18	V, 2004	0.003	1.571	0.023	0.249	0.012	0.003	0	0.043	1.904±0.414	0.270–6.713
20	VI–VII, 2004	0.045	1.574	0.192	0.001	0.041	0.002	0	0.023	1.878±0.464	0.110–8.099
16	X, 2004	0.378	0.133	0.009	0.001	0	0	0	0	0.522±0.112	0.027–1.506
21	VII–VIII, 2005	1.134	0.994	0.081	0	0.042	0.004	0	0.007	2.263±0.347	0.661–5.832
15	IX, 2005	1.521	2.729	0.057	0	0.017	0.001	0.002	0.003	4.330±0.708	0.141–8.675
25	V, 2006	0.007	1.622	0.032	0.002	0.019	0.002	0	0.029	1.713±0.341	0.171–7.252
16	VIII, 2006	0.696	2.018	0.1	0.001	0.062	0.001	0	0.024	2.901±0.362	0.843–6.183
14	X, 2006	0.317	0.899	0.018	0	0	0.001	0	0.001	1.237±0.327	0.022–4.530
20	VI, 2007	0.016	0.599	0.035	0.004	0.022	0.002	0.001	0.012	0.692±0.198	0.066–2.876
19	VII, 2007	0.65	3.28	0.101	0.003	0.018	0.004	0.001	0.007	4.064±0.512	1.064–9.522
14	VIII, 2007	0.863	1.169	0.151	0.002	0.046	0.004	0	0.028	2.262±0.506	0.600–6.648
20	X, 2007	0.343	2.28	0.042	0.002	0.001	0.003	0.002	0.004	2.678±0.423	0.024–5.692
15	V, 2008	0.003	1.765	0.042	0.365	0.018	0.001	0	0.047	2.241±0.541	0.349–7.908
17	VI, 2008	0.015	0.256	0.042	0.003	0.017	0.001	0	0.023	0.357±0.069	0.125–0.953
12	VII, 2008	0.049	0.863	0.026	0.194	0.013	0	0	0.012	1.156±0.405	0.123–5.412
15	VIII, 2008	0.494	2.036	0.091	0.202	0.047	0	0	0.006	2.877±0.382	0.657–5.171
15	IX, 2008	0.828	0.603	0.058	0.092	0.006	0.001	0.001	0.004	1.593±0.314	0.350–5.104
12	VII, 2010	1.314	0.421	0.107	0.002	0.025	0.005	0	0.003	1.877±0.628	0.505–8.534
22	VIII, 2011	6.113	1.955	0.122	0.036	0.046	0.018	0	0.001	8.291±1.384	1.336–27.017
Горьковское											
14	VIII, 2001	0.143	0.824	0.029	0.004	0.012	0.000	0.000	0.002	1.015±0.203	0.102–2.632
5	IX, 2001	0.290	1.517	0.050	0.000	0.023	0.003	0.000	0.001	1.884±0.461	0.810–3.259
14	IX, 2005	1.647	1.215	0.036	0.000	0.011	0.000	0.000	0.002	2.912±0.263	1.296–4.453
16	VIII, 2008	0.929	1.335	0.036	0.001	0.007	0.001	0	0	2.309±0.476	0.678–6.864
15	VI–VII, 2009	0.053	0.482	0.056	0.376	0.024	0	0	0.018	1.009±0.197	0.354–2.569
13	VII, 2010	1.831	0.211	0.052	0.001	0.036	0.004	0	0.001	2.135±0.857	0.401–11.958
14	VIII, 2015	1.459	1.42	0.161	0.024	0.048	0.0001	0.002	0	3.114±0.227	1.484–4.541
Чебоксарское											
15	VIII, 2001	0.528	0.526	0.211	0.004	0.002	0	0	0	1.271±0.458	0.030–5.379
5	IX, 2001	0.169	7.678	0.321	0	0.061	0.001	0.001	0	8.232±4.863	1.581–27.404
5	IX, 2005	1.86	4.778	0.26	0	0.034	0.001	0	0	6.933±3.451	2.831–17.244
23	VIII, 2008	0.238	1.636	0.145	0.001	0.025	0.004	0	0	2.049±0.489	0.057–8.584
8	VI–VII, 2009	2.555	3.004	0.329	0.177	0.099	0.012	0.003	0.006	6.185±2.663	0.865–23.036
20	VII, 2010	1.872	4.63	0.444	0.004	0.062	0.004	0	0	7.017±1.576	0.352–29.438
8	VIII, 2015	1.144	3.959	0.577	0.001	0.02	0	0.011	0.0003	5.713±1.933	0.305–7.748

Изменение соотношения биомассы основных крупных таксономических групп водорослей как при осреднении их значений по всем срокам наблюдения (рис. 2 а), так и выборочно, за период одно-временного отбора проб (лето 2001 г., сентябрь 2005 г., август 2008 г., июль 2010 г.) на всех трех водохранилищах (рис. 2 б), было очень сходно. Вклад в суммарную биомассу цианопрокариот был выше в Рыбинском и Горьковском водохранилищах, диатомовых — в Чебоксарском. Выборочные летние данные в целом отражали общую картину пропорций биомассы разных групп водорослей.

Биомасса криптофитовых водорослей в Рыбинском водохранилище начала увеличиваться, начиная с середины 1970-х годов (Корнева, 2015). Первоначально их наибольшее обилие отмечалось в период фазы «чистой воды», на спаде весеннего максимума биомассы диатомей. В 2008 г. криптомонады в Рыбинском водохранилище составляли значительную часть биомассы практически весь безледный период (табл. 5). В Горьковском водохранилище в июне–июле 2009 г. эта группа фитофлагеллят составляла 37% от общей биомассы фитопланктона. Кроме того, в 2000-х годах в Рыбинском водохранилище наблюдалось увеличение биомассы золотистых водорослей. Этот рост начался еще в 1990-е годы и наряду с

многолетним повышением их удельного богатства положительно коррелировал с температурой воды в водоеме и количеством атмосферных осадков (Корнева, Соловьева, в печати).

**Таблица 6.** Средние по водохранилищам показатели разнообразия и размерности фитопланктона в 2001–2015 гг.

Водохранилище	Показатели		
	n	H <sub>B</sub>	N/B /10 <sup>3</sup>
Рыбинское	46±1	2.88±0.04	7.04±0.29
Горьковское	42±1	2.99±0.07	8.71±0.65
Чебоксарское	52±2	2.78±0.09	7.22±0.56

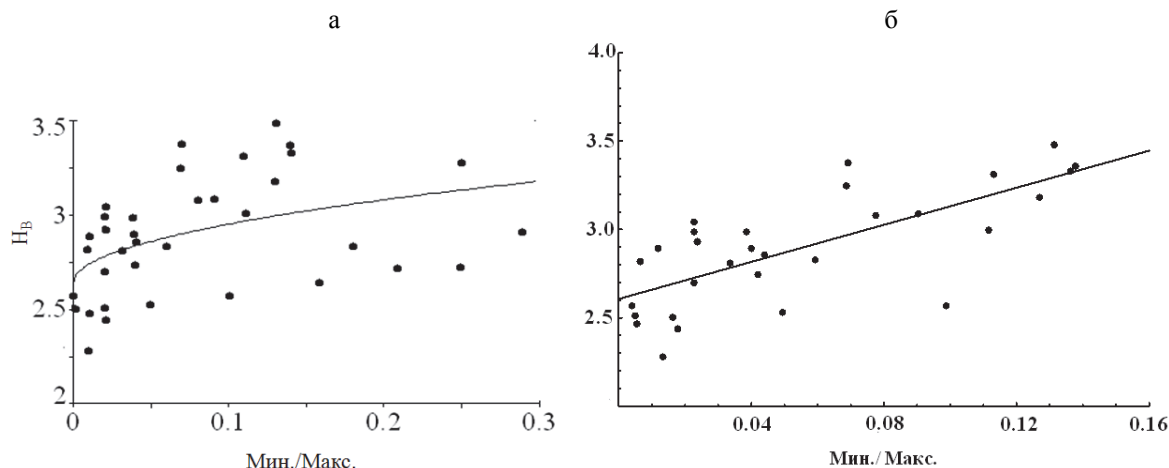
Примечание: n — число видов в пробе, H<sub>B</sub> — индекс Шеннона, рассчитанный по биомассе, N/B — соотношение численности и биомассы.

Ценотическое разнообразие (индекс Шеннона) фитопланктона достоверно (по критерию Стьюдента) снижалось в Чебоксарском водохранилище, где наблюдалось самое высокое удельное богатство (число видов в пробе) (табл. 6). Их значения в Рыбинском и Горьковском водохранилищах близки к таковым, полученным в 1989–2000 гг. (Корнева и др., 2001). Соотношение численности и биомассы, как мера размерности клеток фитопланктона, слабо варьировало и достоверно не различалось между водоемами. В Рыбинском и Горьковском водохранилищах значение этого показателя несколько уменьшалось по сравнению с его величинами в 1989–2000 гг., что может указывать на увеличение среднего размера клеток планктонных водорослей.

**Таблица 7.** Изменение средней биомассы фитопланктона и соотношения ее минимальных (мин.) и максимальных (макс.) значений в водохранилищах в 2001–2015 гг.

Водохранилище	Биомасса, г/м <sup>3</sup>	Мин./макс.
Рыбинское	2.42±0.14	0.08±0.01
Горьковское	2.06±0.18	0.17±0.05
Чебоксарское	4.46±0.65	0.04±0.02

По средним значениям биомассы (табл. 7), в соответствии со шкалами, рассмотренными С. П. Китаевым (Китаев, 2007), Чебоксарское водохранилище можно отнести к водоемам эвтрофного типа, а Рыбинское и Горьковское — мезотрофного. Соотношение минимальной и максимальной биомассы, как показатель устойчивости экосистемы (Алимов, 1989), наибольшего значения достигало в Горьковском водохранилище, где обнаружена самая низкая биомасса фитопланктона. Оно снижалось в Рыбинском и Чебоксарском (табл. 7) водохранилищах. Исходя из этого параметра, можно заключить, что наиболее высока степень устойчивости экосистемы Горьковского водохранилища и наименее — высокотрофного Чебоксарского. Последнее подтверждается и снижением индекса видового разнообразия (табл. 6). Связь между индексом и соотношением минимальной и максимальной биомассы носила экспоненциальный характер (рис. 3 а) и описывалась уравнением:  $y = a + bx^{0.5}$  ( $R = 0.44$ ,  $F = 8.74$ ,  $p < 0.05$ ). Если исключить значения индекса Шеннона, соответствующие мин./макс. > 0.15, то связь между этими показателями описывалась прямой линейной зависимостью (рис. 3б) с высокими коэффициентом корреляции ( $R = 0.72$ ) и критерием Фишера ( $F = 30.8$ ).



**Рис. 3.** Связь индекса Шеннона (H<sub>B</sub>) с соотношением минимальной и максимальной биомассы.

Анализ изменения частот встречаемости биомассы фитопланктона, характерной для вод различного трофического статуса, показал, что в Рыбинском и Горьковском водохранилищах отмечен наибольший процент ее величин, характерных для вод мезотрофного типа. В Чебоксарском водохранилище эти частоты почти равномерно распределились по градиенту трофии между олиго-мезо- и эвтрофными типами вод. При этом была достаточно высока доля биомассы, свойственной эвтрофии и гипертрофии (табл. 8). Это и отразилось на повышении средней биомассы в этом водохранилище. В целом полученные результаты практически не отличались от таковых, выявленных в предыдущий период наблюдений.

**Таблица 8.** Частота встречаемости биомассы фитопланктона, характерной для разных трофических типов вод, в водохранилищах в 2001–2015 гг.

Водохранилище	Биомасса, г/м <sup>3</sup>			
	< 1	1–4	4–16	> 16
	Тип вод			
	Олиготрофный	Мезотрофный	Эвтрофный	Гипертрофный
Рыбинское	154 (39%)	166 (42%)	73 (18%)	2 (0.5%)
Горьковское	30 (33%)	52 (57%)	9 (10%)	0
Чебоксарское	24 (29%)	27 (33%)	26 (31%)	6 (7%)

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, изучение структурных характеристик и биомассы фитопланктона Рыбинского, Горьковского и Чебоксарского водохранилищ в 2001–2015 гг. показали, что уровень развития автотрофного планктона и соотношение его основных таксономических групп соответствовали таковому в предыдущие годы исследования. Чебоксарское водохранилище по-прежнему находилось на самой высокой стадии эвтрофирования и характеризовалось наименьшей степенью устойчивости. Доминирующие комплексы фитопланктона этого водохранилища отличались значительным своеобразием, что выражалось в присутствии солоноватоводных видов и видов, хорошо адаптированных к высокому содержанию легкоусвояемого органического вещества. В Рыбинском водохранилище наблюдалось увеличение сроков доминирования летних форм диатомовых и миксотрофных фитофлагеллят (криптофитовых и золотистых водорослей). Значения показателей ценотического разнообразия, удельного богатства и размерности клеток фитопланктона были близки к таковым, полученным в предшествующий период наблюдений. Фитопланктон Чебоксарского водохранилища отличался наиболее высоким удельным богатством и более низким ценотическим разнообразием.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алимов А. Ф. Введение в продукционную гидробиологию. Л.: Гидрометеиздат, 1989. 152 с. Alimov A. F. Vvedenie v produkcionnuyu gidrobiologiyu. L.: Gidrometeizdat, 1989. 152 s. [Alimov A. F. Introduction to production hydrobiology. L.: Gidrometeizdat, 1989. 152 p.] In Russian
- Алимов А. Ф., Кудерский Л. А., Телеш И. В. Объединение российских гидробиологов: идеи, планы, замыслы // Вестник российской академии наук. 2002. Т. 72. № 9. С. 810–814. Alimov A. F., Kuderskiy L. A., Telesh I. V. Ob'edineniye rossyiskich gidrobiologov: idei, plani, zamisli // Vestnik rossiyskoi akademii nauk. 2002. T. 72. № 9. S. 810–814. [Alimov A. F., Kuderskiy L. A., Telesh I. V. Russian association of hydrobiology: ideas, plans, intentions // Messenger of the Russian Academy of Sciences. 2002. Vol. 72. № 9. P. 810–814.] In Russian
- Баранов И. В. Гидрохимический режим водохранилищ волжско-камского каскада и его биопродукционное значение // Известия ГосНИОРХ. 1978. Т. 138. С. 5–29. Baranov I. V. Gidrochemicheskuyi rezhim vodochnilisch volgo-kamskogo kaskada i ego bioproduccionnoe znachenie // Izvestia GosNIORCH. 1978. T. 138. S. 5–29. [Baranov I. V. Hydrochemical regime of the Volga-Kama cascade reservoirs and its bioproduction value // News GosNIORKh. 1978. Vol. 138. P. 5–29.] In Russian
- Генкал С. И., Охупкин А. Г. Центрические диатомовые водоросли (Centrophyceae) нижнего течения р. Оки (Российская Федерация) // Гидробиол. журн. 2013. Т. 49. № 1. С. 44–49. Genkal S. I., Ochupkin A. G. Zentritcheskie diatomovie vodorosli (Centrophyceae) nizhnego tetschenia r. Oki (Rossiyskaya Federazija) // Gidrobiologicheskij zhurnal. 2013. T. 49. № 1. S. 44–49. [Genkal S. I., Ochupkin A. G. Centric diatoms (Centrophyceae) of the lower reaches of the Oka River (Russian Federation) // Hydrobiological Journal. 2013. Vol. 49. № 1. P. 44–49.] In Russian
- Груза Г. В., Мещерская А. В., Алексеев Г. В., Анисимов О. А., Аристова Л. Н. и др. Изменения климата России за период инструментальных наблюдений // Оценочный доклад об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации. Т. 1. Изменения климата. Москва: Росгидромет, 2008. С. 31–87. Gruza G. V., Meshcherskaya A. V., Alekseev G. V., Anisimov O. A., Aristova L. N. i dr. Izmeneniya klimata Rosii za period instrumentalnich nablyudeniye // Ocenotchnyi doklad ob izmeneniyach klimata i ich posledstviyach na territorii Rossiyskoi Federacii. T. 1. Izmeneniya klimata. Moskva: Rosgidromet. 2008. S. 31–87. [Gruza G. V., Meshcherskaya A. V.,



- Alekseev G. V., Anisimov O. A., Aristova L. N. et al. Climate change Russia during the period of instrumental observations // Assessment report on climate change and their impact on territory of the Russian Federation. Vol. 1. Climate change. Moscow: Roshydromet. 2008. P. 31–87.] In Russian
- Китаев С. П. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск: КарНЦ РАН. 2007. 395 с. [Kitaev S. P. Osnovi limnologii dlya gidrobiologov i ichtiologov. Petrozavodsk: KarTC RAN. 2007. 395 s. [Kitaev S. P. Basics of limnology for hydrobiology and ichthyology. Petrozavodsk: KarRC RAS. 2007. 395 p.] In Russian
- Корнева Л. Г. Альгофлора планктона водохранилищ волжского бассейна // Ботанический журнал. 2008. Т. 93. № 11. С. 1673–1690. Korneva L. G. Al'goflora planktona vodochranilish volzhskogo basseina // Botanicheskiy zhurnal. T. 93. № 11. S. 1673–1690. [Korneva L. G. Planktonic algae flora of the Volga River basin reservoirs // Botanical Journal. Vol. 93. № 11. P. 1673–1690.] In Russian
- Корнева Л. Г. Фитопланктон водохранилищ бассейна Волги. Кострома: Костромской печатный дом. 2015. 284 с. Korneva L. G. Fitoplankton vodochranilish basseyna Volgi. Kostroma: Kostromskoi petchatnyi dom. 2015. 284 s. [Korneva L. G. Phytoplankton of Volga River basin reservoirs. Kostroma: Kostroma printing House. 2015. 284 p.] In Russian
- Корнева Л. Г., Соловьева В. В., Митропольская И. В., Девяткин В. Г., Гусев Е. С.. Сообщества фитопланктона водохранилищ Верхней Волги // Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль: ЯГТУ, 2001. С. 87–94. Korneva L. G., Solov'yeva V. V., Mitropol'skaya I. V., Devyatkin V. G. Gusev Ye. S. Soobshchestva fitoplanktona vodochranilish Verkhney Volgi // Ekologicheskiye problemy Verkhney Volgi. Yaroslavl': YaGTU, 2001. S. 87–94 [Korneva L. G., Solovyova V. V., Mitropolskaya I. V., Devyatkin V. G., Gusev E. S. Phytoplankton communities of the Upper Volga reservoirs // Ecological problems of the Upper Volga. Yaroslavl: YaGTU, 2001. P. 87–94.] In Russian
- Корнева Л. Г., Соловьева В. В. Таксономическая структура и динамика золотистых водорослей (Chrysophyta) в планктоне волжских водохранилищ // Биология внутренних вод (в печати). Korneva L. G., Solovyova V. V. Taxonomicheskaya struktura i dinamika zolotistich vodoroslei (Chrysophyta) v planktone volzhskikh vodochranilish // Biologia vnutrennich vod (v petchati). [Korneva L. G., Solovyova V. V. Taxonomic structure and dynamics of golden algae (Chrysophyta) in Volga River reservoirs plankton // Inland Water Biology (in press).] In Russian
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975. 239 с. Metodika izutchenia biogeocенозов vnutrennich vodoemov. M.: Nauka, 1975. 239 s. [Methods of study of inland waters biogeocoenosis. M.: Nauka, 1975. 239 p.] In Russian
- Митропольская И. В. Фитопланктон Рыбинского водохранилища в 2010 г. // Матер. IV Междунар. науч.-практич. конф. «Актуальные проблемы экологии». Гродно: ГрГУ им. Я. Купалы. 2011. С. 42–43. Mitropolskaya I. V. Fitoplankton rybinskogo vodochranilisha v 2010 g. // Mater. IV Mezhdun. nauch.-praktich. konf. «Aktualnye problemi ekologii». Grodno: GrGU im. J. Kupali, 2011. S. 42–43. [Mitropol'skaya I. V. Phytoplankton of Rybinsk reservoir in 2010 // Proc. IV Intern. Sci. and Pract. Conf. "Actual problems of ecology." Grodno: Grodno University of Ya. Kupala, 2011. P. 42–43.] In Russian
- Митропольская И. В. Фитопланктон открытой части Рыбинского водохранилища в 2011 г. // Материалы V Международной научно-практической конференции «Актуальные проблемы экологии». Гродно: ГрГУ им. Я. Купалы. 2012. С. 57–58. Mitropol'skaya I. V. Fitoplankton otkrytoi tchasti rybinskogo vodochranilisha v 2011 g. // Materialy v mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferencii «Aktualnyi problemi ekologii». Grodno: GrGU im. J. Kupali. 2012. S. 57–58. [Mitropolskaya I. V. Phytoplankton of the open part of the Rybinsk Reservoir in 2011 // Materials of V International Scientific and Practical Conference. "Actual problems of ecology." Grodno: Grodno University of Ya. Kupala, 2012. P. 57–58.] In Russia
- Митропольская И. В. Развитие фитопланктона открытой части Рыбинского водохранилища на современном этапе // Водоросли: проблемы таксономии, экологии и использование в мониторинге: Матер. докл. III Международ. науч. конф., 24–29 августа 2014 г. Ярославль: Филигрань, 2014 С. 167–169. Mitropol'skaya I. V. Rasvitiye fitoplanktona otkrytoi tchasti rybinskogo vodochranilisha na sovremennom etape // Vodorosli: problemi taksomii, ekologii i ispolzovaniye v monitoringe: Mater. dokl. III Mezhdunar. nauch. konf., 24–29 Avgusta 2014 g. Yaroslavl': Filigran, 2014. S. 167–169. [Mitropolskaya I. V. Phytoplankton development in the open part of the Rybinsk reservoir at the present stage // Algae: problems of taxonomy, ecology and application in monitoring: Proc. III Intern. Sci. Conf. Yaroslavl: Filigree, 2014. P. 167–169.] In Russian
- Охалкин А. Г., Шарагина Е. М., Бондарев О. О. Фитопланктон Чебоксарского водохранилища на современном этапе его существования // Поволж. экол. журн. 2013. № 2. С. 190–199. Okhapkin A. G., Sorokina E. M., Bondarev O. O. Fitoplankton Cheboksarskogo vodochranilisha na sovremennom etape ego suschestvovaniya // Povolzh. ecol. zhurn. 2013. № 2. S. 190–199. [Okhapkin A. G., Sorokina E. M., Bondarev O. O. Phytoplankton of Cheboksary Reservoir at the present stage of its existence // Volga Ecological Journal. 2013. № 2. P. 190–199.] In Russian
- Степанова И. Э. Характеристики органического вещества в Рыбинском водохранилище на современном этапе // Вода: химия и экология. 2015. № 10. С. 3–10. Stepanova I. E. Charakteristiki organicheskogo veschestva v Ribinskom vodochraniloshe na sovremennom etape ego suschestvovaniya // Voda: chimia i ekologiya. 2015. № 10. S. 3–10. [Stepanova I. E. Characteristics of organic matter in the Rybinsk reservoir at the present stage // Water: chemistry and ecology. 2015. № 10. P. 3–10.] In Russian
- Directive, 2000. Directive 2000/60/EC of the European Parliament and of the council of 23 October 2000 establishing a framework for community action in the field of water policy. Official Journal of the European Communities L327: 1–72.
- Schindler D. W. Recent advances in the understanding and management of eutrophication // Limnol. Oceanogr. 2006. Vol. 51. № 1. Pt. 2. P. 356–363.
- The Impact of climate change on European lakes // Aquatic Ecology Series / George G. (Ed.). Berlin: Springer, 2010. Vol. 4. 507 p.

# DIVERSITY AND DYNAMICS OF PLANKTONIC ALGOCENOSES IN UPPER AND MIDDLE VOLGA RESERVOIRS (RYBINSK, GORKY AND CHEBOKSARY) UNDER EUTROPHICATION AND CLIMATE CHANGE

**L. G. Korneva, V. V. Solovyova, O. S. Makarova**

*I. D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS*

*Russia, 152742, Yaroslavl reg., Nekouz distr., Borok, e-mail: korneva@ibiw.yaroslavl.ru*

We analyzed the composition, biomass, diversity indices (Shannon index, number of species per sample) and sizes of phytoplankton cells (number to biomass ratio) in dominant species of algae in the Rybinsk, Gorky and Cheboksary reservoirs for the period of 2001 to 2015. It is shown that along the climate change and eutrophication the structure and dynamics of dominant species of phytoplankton changed. We noted earlier dominance of summer diatoms *Aulacoseira granulata* and *Actinocyclus normanii*. It was revealed that *Acanthoceras zachariasii*, *Chromulina* sp. (Rybinsk Reservoir) and *Thalassiosira lacustris*, *T. incerta* (Cheboksary Reservoir) became new dominant species. The Rybinsk and Gorky reservoirs are most similar in terms of composition of dominant species. Further increase of abundance of mixotrophic phytoflagellates (cryptophytes and chrysophytes) in the former reservoir was observed. Total biomass, diversity index and cell sizes varied within the values recorded in the previous years. The trophic state and stability of reservoir ecosystems are assessed on the basis of phytoplankton biomass.

*Key words:* phytoplankton, Volga reservoirs, dynamics, biomass, diversity, eutrophication, climate change.

## ГИДРОФИЛЬНЫЙ РОД *ТУРФА* L. И ПОДРОД *ROHRBACHIA* (KRONF. EX RIEDL) А. KRASNOVA (ТУРФАСЕАЕ) В ЕВРАЗИИ: СИСТЕМАТИКА, ЭВОЛЮЦИЯ

А. Н. Краснова

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН  
152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок, e-mail: krasa@ibiw.yaroslavl.ru

Рассматривается систематика современных секций рода *Typha* L. и подрода *Rohrbachia* (Kronf. ex Riedl) А. Krasnova (Typhaceae) Евразии. Предлагаются сценарии эволюции в разные геологические периоды кайнозоя.

**Ключевые слова:** род *Typha*, подрод *Rohrbachia*, эволюция, кайнозой, Евразия.

### ВВЕДЕНИЕ

Род рогоз (*Typha* L.) относится к сем. Typhaceae Juss. порядку Pandanales Lindley. Это самый специализированный порядок, включающий три семейства — Pandanaceae R. Br., Sparganiaceae Rudolphi, Typhaceae Juss. Это широко распространенные по земному шару корневищные травы. Эволюционно сем. Typhaceae возникло в результате процессов конвергенции со Sparganiaceae (Хохряков, 1975; Тахтаджян, 2007). Гидрофильный род *Typha* имеет довольно четкие тропические корни и согласно палеоботаническим данным известен с мелового периода, с самых ранних этапов появления и экспансии цветковых (Криштофович, 1956; Дорофеев, 1964; Тахтаджян, 2007). Предковые меловые формы экогенетически были связаны с периодически заболачивающимися грунтами окраин водоемов и литоралей Тетиса. Достоверно известно, что основные секции оформились в палеогене.

*Typha* известен с глубокой древности. Во второй половине XVI столетия отличали 3 вида — *Typha angustifolia* L., *T. latifolia* L., *T. minima* Funck. Однако в 1753 г. К. Линней (Linnaeus, 1753) в «Species plantarum» привел только первые два вида. В 1845 г. А. Шницлейн (Schnizlein, 1845) впервые систематизировал 5 видов (из 10, приведенных в работе), объединив их в две группы: а) Species ebracteatae — бесприцветничковые виды, и б) bracteatae — с прицветничком. Таксономический ранг этих групп не был указан. Объем их был широким и соответствовал скорее рангу секций. В последующие годы описывались новые таксоны, представляющие флору локальных территорий или отдельных провинций в Западной Европе — *T. latifolia* var. *remotiuscula* Simonkai, *T. latifolia* var. *intermedia* Coss. et Germ., *T. angustifolia* var. *spathacea* Borbas, *T. angustata* β *leptocarpa* Rohrb. и другие.

Позднее М. Кронфельдом (Kronfeld, 1889) группы А. Шницлейна были преобразованы в трибы, приведено 10 видов, 8 подвидов, а также разновидности, формы и гибриды, в синонимы отнесены многие виды. Потерявшие самостоятельность таксоны были им объединены в пять крупных форм {Formae (ab auctoribus pro speciebus vel varietatibus habitae)}: 1. *ambigua* (Sond.) Kronf.; 2. *remotiuscula* (Schur) Kronf.; 3. *elata* (Boreau) Kronf.; 4. *bethulona* (Costa) Kronf.; 5. *dietzii* Kronf. (цит. соч., с. 92). Однако перечисленные категории Кронфельдом оказались впоследствии недействительными, поскольку обнародованы в пределах рода в ранге подтриб.

Через 11 лет после выхода монографии Кронфельда вышла сводка П. Гребнера (Graebner, 1900), где он узаконил оба названия триб Кронфельда, придав им статус секций. В этой работе он объединил и разобшил многие виды. По объёму — это было возвращение к «широким» линнеевским видам. Для Европы он указал 2 секции с 9 видами, а также гибриды. По существу он вернулся к группам Шницлейна, придав им новый таксономический статус. В самом начале системы он поместил секцию бесприцветничковых видов. Подсекции отсутствуют. Виды он понимал широко (species collectiva). Система рода Гребнера, как наиболее современная, была принята Б. А. Федченко (1934) при обработке рода *Typha* во «Флоре СССР». В модификации Б. А. Федченко система рода впоследствии вошла во все отечественные и республиканские «Флоры» и «Определители» с небольшими изменениями в сторону исключения или упоминания малоизученных видов.

Заметный вклад в критическую обработку отечественных видов рода внесла Е. Г. Победимова (1949; 1951). В 1970 г. Н. Ридл (Riedl, 1970), обрабатывая род для «Flora Iranica», сделал попытку пересмотра системы. Он указал 2 секции, ставшие традиционными, в секциях выделил по 2 подсекции. Всего он приводит описания 11 видов. В 1972 г. В. М. Клоков и А. Н. Краснова выделили новую секцию *Foveolatae* Klok. fil. et A. Krasnova, в которую вошли виды с ячеистой поверхностью пестичного початка, описанные Е. Г. Победимовой — *T. foveolata* Pobed., *T. grossheimii* Pobed., *T. turcomanica* Pobed., в том числе новый вид рогоз понтический *T. pontica* Klok. fil et A. Krasnova. После долгого перерыва авторы привели ряд гибридов для флоры Украины (Клоков, Краснова, 1972). В 1976 г. Т. Г. Леонова в

«Новостях систематики высших растений» привела новую подсекцию *Engleria* Leonova для видов рода *T. laxmannii* Lerech. В 1979 г. она повторила эту обработку во «Флоре европейской части СССР». В 1984 г. Н. Н. Цвелёв в «Новостях систематики высших растений» повысил ранг подсекции *Engleria* до секции и привел вид *T. przewalskii* Skvorts. В 1996 г. им в «Сосудистых растениях советского Дальнего Востока» был приведен еще один новый вид для России — *T. domingensis* Pers. В 1987 г. А. Н. Краснова описывает рогазы: *T. sibirica* A. Krasnova и *T. komarovii* A. Krasnova. Затем в 1993 г. депонирует работу, где описаны *T. biarmica* A. Krasnova, *T. sinantropica* A. Krasnova, *T. varsobica* A. Krasnova. В 2001 г. Е. В. Мавродиев описывает новый род *Rohrbachia* (Kronf. ex Riedl) Mavrodiev. Выделение нового рода в сем. Typhaceae не было подкреплено морфологически. В 2002 г. А. Н. Краснова повышает ранг подсекции *Rohrbachia* Kronf. ex Riedl до подрода *Rohrbachia* (Kronf. ex Riedl) A. Krasnova, уточняет характеристику секции *Minimae* A. Krasnova, устанавливает две подсекции *Minimae* A. Krasnova и *Gracillissimae* A. Krasnova. В 2003 г. устанавливая секцию *Elephantinae* A. Krasnova, описывает новый вид *T. androssovii* A. Krasnova, а затем выходит работа с Д. А. Дурникиным, где описаны две разновидности рогаза Лаксмана *T. laxmannii* — var. *bungei* A. Krasnova et Durnikin, var. *turczaninovii* A. Krasnova et Durnikin. В 2004 г. она устанавливает секцию *Domingensae* A. Krasnova. В 2005 г. А. Н. Краснова описывает межсекционный гибрид с техногенных водоёмов Северо-Двинской водной системы (Вологодская обл.) — *T. × kuzmichovii* A. Krasnova. В сборнике научных статей «Гидрофильный компонент в сравнительной флористике бореальной Евразии» описывает горную расу *T. latifolia* subsp. *bethulona* A. Krasnova. Затем в 2006 г. она же в секции *Engleria* выделяет подсекцию *Mandguriae* A. Krasnova, куда помещает редчайший вид *T. przewalskii* Skvorts. В 2010 г. А. Н. Краснова в подрode *Rohrbachia* устанавливает подсекцию *Turanicae* A. Krasnova и описывает из Таджикистана *T. kozlovii* A. Krasnova по сборам П. К. Козлова. В 2011 г. оформляет все имеющиеся исследования в монографии «Гидрофильный род Рогоз *Typha* L. (в пределах бывшего СССР)». Примечательностью работы является разработанная современная система рода на основе и с учетом эволюционно-исторического подхода. Структурно секции и подсекции *Typha* объединяют как древние, архаичные виды, так и молодые, гибридогенного происхождения, возникшие в результате скрещиваний в зоне контакта ареалов. На основе интерпретации современного состояния популяций *Typha* на территории Евразии раскрывается их связь с предыдущей палеосредой, которой соответствовала непрерывно изменяющаяся (в историко-геологическом исчислении) природная обстановка. В 2013 г. она устанавливает секцию *Mongolica* A. Krasnova и описывает *T. ephemeroida* A. Krasnova по материалам коллекций из Китая, Кореи, Монголии, Манчжурии, Японии (LE!).

В 2015 г. опубликован обзор рогозов для европейской части России (Мавродиев, Капитонова, 2015). По нашему мнению, работа выполнена по образцу «Биологической флоры Московской области». Содержит много биолого-экологических признаков, которые исследователи, обрабатывающие семейство, обычно указывают в примечании к видам при сравнительно-морфологическом методе. Этот метод использовался и используется систематиками во всем мире более тысячи лет. Метод понятный, доказательный и лежит в основе макетов «Флор», «Определителей», «Конспектов» и других ботанических изданий. Кроме того, указываемые в работе гибриды (типы и изотипы), на наш взгляд, представляют собой аномальные растения. Авторы далее утверждают, что *Rohrbachia* является достоверной сестринской группой рода *Typha*. Такими же достоверными сестринскими являются и обе известные со времен А. Шницлейна (Schnizlein, 1845) группы *Bracteatae* и *Ebracteatae*. Желание выделить низкорослые рогазы в отдельный род по особой жизненной форме и другим признакам естественно возникали и возникают при просмотре гербарных коллекций. Однако «широтное расселение» популяций рода в мелу и палеогене кайнозойской эры, указывает на параллельное развитие секций.

Из небольшого обзора истории таксономического изучения рода *Typha*, наиболее полной монографической обработкой остается мировая сводка М. Кронфельда (Kronfeld, 1889). Весь остальной пласт публикаций касался сужения или расширения объема видов, описания новых, восстановления забытых, «косметического» ремонта системы, установления новых секций и подсекций.

Цель работы — рассмотреть систематику и эволюцию рода *Typha* и подрода *Rohrbachia* в кайнозойе Евразии.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом послужили собственные многолетние исследования и гербарные коллекции: LE (БИН РАН, С.-Петербург), МНА (ГБС РАН, Москва), MW (МГУ, Москва), SYKO (Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН УрО РАН, Сыктывкар), KW (Институт ботаники НАН Украины, Киев) и другие (UU, Ужгород; CERN, Черновцы; MSK, Минск; TB, Тбилиси; ERE, Еревана; IRK, Иркутск; ТК, Томск; и др.). Использовали классический сравнительно-морфологический метод. Для

выяснения некоторых деталей морфологии проводились исследования в оранжерее и открытых водоемах экспериментальной базы «Сунога» ИБВВ РАН. Анализ морфологического материала проводили с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) и микроскопа Olympus IX 71, Nikon Eclipse. Сведения о географическом распространении указываются по районам «Флоры СССР». Эволюция рода *Typha* и подрода *Rohrbachia* рассмотрена в связи с климатическими и экологическими условиями, существовавшими в Евразии в кайнозойскую эру.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

### 1. Бесприцветничковые виды секций рода Рогоз

#### *Species ebracteati sectiones generis Typha*

В современных систематических обработках рода *Typha* бесприцветничковые виды (*species ebracteates*) представлены двумя секциями — *Typha* и *Engleria*. Секция *Typha* в систематическом отношении наиболее трудная. В пределах территории бывшего СССР виды секции оставались практически не изученными. В 1979 г. Т. Г. Леоновой при обработке рода *Typha* для «Флоры европейской части СССР» выделены две подсекции: 1. *Typha*, представлена видами: *Typha latifolia* и *T. schuttleworthii* Koch et Sonder; 2. *Engleria* Leonova — *T. caspica* Pobed. и *T. laxmannii*. Впоследствии Н. Н. Цвелёвым в 1984 г. 2-я подсекция была трансформирована в самостоятельную секцию *Engleria*.

Секция 1. ***Typha*** — *Typha* a. *species ebracteatae* Schnizl. 1845, Typhaceae: 25, nom. nud. — *Typha* tribus II. *Ebracteolatae* Kronfeld, 1889, Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien. 39: 139, nom. invalid. — sect. *Ebracteolatae* Graebner, 1900, Typhaceae: 8, pro sect. — sect. *Ebracteolatae*, Федченко, 1934, Typhaceae, во Фл. СССР, 1: 210 p. p. — *Typha* sect. *Typha*, Riedl, 1970, Fl. Iran. 71/30: 2. — sect. *Typha*, Леонова, 1976, Новости сист. высш. раст. 13:10; Леонова, 1979, во Фл. европ. ч. СССР, 4: 328; Цвелёв, 1996, Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост.: 356; Краснова, 1999, Струк. гидроф. фл. тех. трансф. вод. С.-Двин. водн. сист.: 168 p. p.; Краснова, 2011, Гидроф. Род Рогоз (*Typha* L.) (в пределах б. СССР): 44.

Тип: *T. latifolia* L.

Секция *Typha* включает 3 подсекции: 1. *Typha*; 2. *Remotiusculae*; 3. *Komaroviae*.

Подсекция 1.1. *Typha* — Леонова 1976, Нов. сист. высш. раст. 13: 10, p. p.; Леонова, 1979, Фл. европ. ч. СССР, 4: 328, p. p. — subtrib. *Schuria* Kronfeld, 1889, Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien. 39: 140, nom. invalid; Краснова, 1999, Струк. гидроф. фл. тех. трансф. вод. С.-Двин. водн. сист.: 168, p. p.; Краснова, 2011, Гидроф. Род Рогоз (*Typha* L.) (в пределах б. СССР): 45.

Тип: *T. latifolia* L.

1. ***T. latifolia*** L. 1753, Sp. Pl. 2: 971; Kronfeld, 1889, Gattung *Typha* Tourn.: 90; Graebner, 1900, Typhaceae, 2(IV, 8): 18; Федченко, 1934, Фл. СССР, 1: 210; Тора, 1966, Fl. RSR, 11: 92; Riedl, 1970, Fl. Iran. 71/30: 2; Леонова, 1976, Нов. сист. высш. раст., 13: 11; Леонова, 1979, Фл. европ. ч. СССР, 4: 326, p. p.; Casper, Krausch, 1980, Sußwasserflora von Mitteleurop., 23: 95; Ворошилов, 1982, Определ. раст. сов. Дальн. Вост.: 36, p. p. — *T. latifolia* sensu restricto, auct. non L.: Краснова, 1987, Фауна и биол. пресновод. организмов: 44; Краснова, 1987, Определ. высш. раст. Украины: 470; Красноборов, Короткова, 1988, Фл. Сиб. 1: 88, p. p.; Цвелёв, 1996, Сосудист. раст. сов. Дальн. Вост. 8: 356; Краснова, 1999, Струк. гидроф. фл. тех. трансф. вод. С.-Двин. водная сист.: 168 p. p.; Лисицына, Папченко, 2000, Фл. вод. России: 28, p. p.; Sun Kun, Simpson, 2010, Fl. China, 23: 161; Краснова, 2011, Гидроф. Род Рогоз (*Typha* L.) (в пределах б. СССР): 45; Ачимова, 2012, Определ. раст. Респ. Алтай: 593, p. p.

Habitat in paludibus Europae

2. ***T. paludoza*** A. Krasnova, 2016. Самарская Лука: проб. регион. и глоб. эколог.: 25, 2: 201. — *T. bethulona* Costa, 1864, Introduc. Fl. Catal.: 251. — *T. latifolia* L. f. *bethulona* (Costa) Kronf., 1889, Monogr. Gattung *Typha* Tourn.: 178. — *T. latifolia* var. *bethulona* (Costa) Kronf., Ascherson u. Graebner, 1893, Synops. mittel. Fl., 1: 272. — *T. latifolia* subsp. *bethulona* (Costa et Kronfeld) A. Krasnova, 2011, Гидрофил. род Рогоз (*Typha* L.) (в пределах б. СССР): 47. — *T. eu-latifolia* var. *δ bethulona* Kronf., Graebner, 1900, Pflanzenreich, 2 (IV, 8): 9. — *T. latifolia* L., Федченко, 1934, Фл. СССР, 1: 211, p. p. — *T. schuttleworthii* Koch et Sond., Вісюліна, 1940, Фл. УРСР, 2: 9, p. p.; Вісюліна, 1950, Визн. росл. УРСР: 913, p. p.; Володченко, 1965, Визн. росл. УРСР, 2: 45, p. p.; Леонова, 1976, Нов. сист. высш. раст., 13: 11; Леонова, 1979, Фл. европ. ч. СССР, IV: 328; Краснова, 2011, Гидроф. род Рогоз (*Typha* L.) (в пределах б. СССР): 47. — *Typha bethulona* Costa, Артемчук, Шеляг-Сосонко, 1957, Науч. ежегод. Чернов. Ун-та: 352; Шеляг-Сосонко, Артемчук, 1959, Щорічн. Укр. бот. товариства, 1: 23. — *T. latifolia* L. Borza, 1959, Flora și vegetația văii Sebeșului: 78, p. p.

Описан из юго-восточной Сибири. Тип: Иркутская обл., Осинский рн., д. Усть-Хайга долина р. Обусы, 06.08.1955. Г. Пешкова, М. Попов. (LE!).

По берегам горных ручьёв. — В РФ: Западном Тянь-Шане, хр. Каратау, Джунгарский и Кузнецкий Ала-Тау, Тарбагатай, Гиссарская долина, в Новосибирской, Томской, Иркутской областях, в республике Тува, Якутии, в Красноярском и Приморском крае.

Просмотрены коллекции: LE, KW, MW, МНА, TW, ТВ, ТК, TAD, RW, UU, CERN, MSK, ERE, AA, IRK, исторические коллекции Н. С. Турчанинова и К. Ф. Ледебера, гербарные коллекции ботанических кафедр Черновицкого и Ужгородского университетов. Особое внимание уделялось гербарным сборам горных областей Европы, Сибири и Восточной Азии (Северного Китая).

Литературные сведения о *T. bethulona* очень скудные. Название дано по реке: «De fluvio hispanico Besos (fluvius Bethulonius)» (Graebner, 1900). Классическое место сбора locus classicus и тип не сохранились. Отсутствие типового экземпляра, по-видимому, позволило первым монографам, не различать *T. bethulona*, помещая его то среди форм, то в разновидности. В статусе самостоятельного вида *T. bethulona* указывали украинские, польские и румынские исследователи (Артемчук, Шеляг-Сосонко, 1957; Борза, 1959; Вісюліна, 1940, 1950; Запалолвич, 1906; Кульчинский, 1923, 1924; Шеляг-Сосонко, Артемчук, 1959).

При изучении гербарных материалов *T. latifolia* в коллекциях Гербариев LE, KW, UU, CERN, IRK, ТК внимание обращено было на рогозы из горных и предгорных областей Европы (Карпаты, Альпы, Феноскандия), Сибири, Восточной Азии (Сев. Китай). Оказалось, что растения подобные *T. bethulona* встречаются в гористой местности во многих районах Евразии.

3. *T. incana* Kapitonova et Dyukina, 2008, Бот. журн. 93, 7: 1132. — *T. latifolia* auct. non L., Kapitonova et Dyukina, цит. соч.: 1132. — *T. schuttleworthii* auct. non Koch et Sonder: Kapitonova et Dyukina, цит. соч.: 1133. — *T. intermedia* auct. non Schur: Kapitonova et Dyukina, цит. соч.: 1133.

Описан из Удмуртской Республики. Тип: Удмуртская Республика, восточная окраина г. Камбарка, в луже вдоль проселочной дороги. 28.VII. 2006. О. А. Капитонова, Г. Р. Дюкина (LE, iso; UDU).

Авторы О. А. Капитонова, Г. Р. Дюкина указывают, что в происхождении вида *T. incana* много неясного, требующего специального изучения. Отмечают стерильность значительной части пыльцы, широкий диапазон значений морфологических признаков. Высказывают предположение о гибридном генезисе *T. incana*. Замечу, что растения подобные *T. incana* были встречены в северо-восточной части УССР (KW!) и отнесены мною к гибриду *T. latifolia* × *T. schuttleworthii*. У гибрида тычиночная часть длиннее пестичной. Пестичный початок продолговато-обратнояцевидный, с выступающими кое-где на поверхности белыми волосками гинофора. Пестичный цветок с рыльцем уже, чем у *T. latifolia* (Клюков, Краснова, 1972).

4. *T. schuttleworthii* Koch et Sonder, 1844, Syn. Fl. Germ., ed 2: 786; Casper, Krausch, 1980, Sußwasserflora von Mitteleuropaea, 23: 97, p. p.; Краснова, 1987, Опр. высш. раст. Украины: 470, p. p.; Краснова, 1999, Струк. гидроф. фл. тех. трансф. вод. С.-Двин. водн. сист.: 169, p. p.; Краснова, 2011, Гидроф. Род Рогоз (*Typha* L.) (в пределах б. СССР): 49. — *T. latifolia* subsp. *schuttleworthii* (Koch et Sonder) Stojan. et Stef. 1933, Флора на България 2: 66; Вісюліна, 1950, Визнач. росл. УРСР, 1: 13 p. p.; Володченко 1965, Визнач. росл. Укр., 2: 45. p. p.; Леонова, 1976, Новости сист. высш. раст. 13: 11, p. p.; Леонова, 1979, Фл. европ. ч. СССР, 4: 328 p. p.

Описан из Швейцарии. Тип: («Ad ripas, an der Aar in der Schweiz im Canton Bern und auch bei Aarau noch gesammelt, Schuttleworth. Jul., Aug.»); в Лондоне (BM).

Растет по берегам в местах с поверхностным и грунтовым подтоплением и на прибрежных мелководьях мезоэвтрофных пресноводных водоемов с переменным уровнем на илисто-песчаных, глинистых и глинисто-песчаных, торфянистых почвах. В европейской части РФ указанные в разных источниках местонахождения вида очень сомнительны, поскольку образцы не идентифицированы. Общее распространение — Европа: Украина: Верхне-Днестровский: Закарпатская равнина, горный пояс Карпат. Редко. Эндемический карпатский вид.

5. *T. caspica* Pobed. 1950, Ботан. матер. 12: 21; Riedl, 1970, Fl. Iranica, 71/30: 3; Леонова, 1979, Фл. европ. ч. СССР, 4: 329; Краснова, 1987, Опр. высш. раст. Украины: 470; Краснова, 1999, Струк. гидроф. фл. тех. трансф. вод. С.-Двин. водн. сист.: 169; Лисицына, Папченков, 2000, Фл. вод. России: 29, p. p.; Голуб и др. 2002, Консп. Фл. сосуд. раст. долины ниж. Волги: 48; Краснова, 2011, Гидроф. Род Рогоз (*Typha* L.) (в пределах б. СССР): 51.

Описан из Азербайджана. Тип: Азербайджан, побережье Каспийского моря, болото между г. Порт-Ильич и с. Кумбаши, 24.09.1948, Е. Г. Победимова, № 287 (LE!).

Растет в защищенных местах на морских побережьях. — В России: на Нижней Волге; Кавказ: Предкавказье, Западно- и Восточно-Закавказский, Дагестанский, Талышский. — Общее распространение: Восточная Европа. Заходит на территорию западных сопредельных государств (крайний юг); Азия (гербарные сборы отсутствуют).

*T. latifolia* в Западной Европе был известен к 1588 г. Наиболее константными морфологическими признаками являлись высота растения, ширина листовой пластинки, соотношение по форме тычиночного (мужского) и пестичного (женского) частей соцветия и промежутка между ними. Эти, ставшие классическими признаки, использовались при описании таксонов многими западноевропейскими ботаниками. В конце XVIII века М. Кронфельдом (Кронфельд, 1899) они были объединены в формы: 1. *ambigua* (*T. intermedia* Schur.); 2. *remotiuscula*; 3. *elata*; 4. *bethulona*; 5. *dietzii*. Однако уже в 1900 г. П. Гребнером (Graebner, 1900) некоторые формы рассматривались как разновидности.

В настоящее время, т.е. более чем через два столетия, разновидности: *T. latifolia* var. *remotiuscula* Schur, *T. latifolia* var. *intermedia* Schur, *T. latifolia* var. *T. elatior* Boreau (= *T. elata* Boreau, = *T. transsilvanica* Schur) некоторыми отечественными ботаниками стали рассматриваться в качестве самостоятельных таксонов. В этой связи следует помнить, что адаптация западноевропейских таксонов разного статуса, описанных в XVIII–XIX вв., происходила в других ландшафтно-климатических и эколого-географических и даже других антропогенных условиях. Вполне реально предположить, что вследствие антропогенного фактора, диаспоры многих гидрофитов, в том числе и рогозов, были занесены на территорию европейской части России. Этому проникновению способствовало развитие водных сообщений в Северо-Западной части Российской империи. На этой уникальной природной территории, начиная с царствования императора Павла I, были претворены в жизнь планы Петра I, связанные со строительством гидротехнических сооружений, которые бы соединили р. Волгу с Балтийскими водами. К 1896 г. были построены и функционировали три водные системы: Мариинская, Тихвинская, Вышневолоцкая, которые имели большое экономическое и стратегическое значение. Однако от неоднократного переустройства каналов природный ландшафт испытал глубокие преобразования. Особенно был нарушен растительный покров в приканальных районах. Здесь из-за постоянного увлажнения, произошло формирование болотного комплекса (Мариинка–Волго-Балт..., 2011). Расселение и эцезис популяций происходили линейно и претерпели необратимые изменения, поскольку здесь господствовали отличные от западноевропейских форм, разновидности и виды рогозов. В условиях конкуренции за экотопы (среду обитания), происходили многочисленные скрещивания. В результате сложных гибридизационных процессов возникли стабилизовавшиеся виды, т.е. «вторичные» по Н. Н. Цвелёву (1996). Они впоследствии расселились на водохранилищах Северо-Запада европейской части России, где конкурировали с региональными популяциями рогозов. В нашей статье 1987 г. критически пересмотрен широко известный линнеон *T. latifolia* (Краснова, 1987). В результате выделен *T. latifolia* sensu restricto, описаны рогозы: *T. sibirica*, *T. komarovii*, *T. rossica*, *T. × kuzmichovii*. Это позволило в секции *Typha* выделить две подсекции: *Remotiusculae* и *Komaroviae* (Краснова, 1999, 2011).

Подсекция 1.2. *Remotiusculae* A. Krasnova, 1999, Струк. гидроф. фл. тех. трансф. вод. С.-Двин. водная сист.: 170; Краснова, 2011, Гидроф. Род Рогоз (*Typha* L.) (в пределах б. СССР): 56. — Тип: *T. rossica* A. Krasnova.

6. *T. rossica* A. Krasnova, 1987, Фауна и биология пресноводн. организмов: 55. — *T. remotiuscula* (Schur) Kronf., Kronfeld, 1889, Monogr. Gattung *Typha* Tourn.: 178; Краснова, 1999, Струк. гидроф. фл. тех. трансф. вод. С.-Двин. водн. сист.: 170; Краснова, 2011, Гидроф. Род Рогоз (*Typha* L.) (в пределах б. СССР): 56.

Описан из Северо-Запада европейской России. Тип: Вологодская обл., Шекснинское вдхр., 07.07.1984, А. Краснова (LE).

Растет на мелководьях водохранилищ в сообществах *Equisetum fluviatile*, *Alisma plantago-aquatica*, *Glyceria maxima*, *Carex acuta*, *Eleocharis palustris*. — В РФ на техногенных водоёмах во всех районах европейской части. — Общее распространение: В Европе (Западной и Восточной).

Подсекция 1.3. *Komaroviae* A. Krasnova, 1999, Струк. гидроф. фл. тех. трансф. вод. С.-Двин. водн. сист.: 169; Краснова, 2011, Гидроф. Род Рогоз (*Typha* L.) (в пределах б. СССР): 52.

Тип: *T. orientalis* Presl

7. *T. orientalis* Presl, 1849, Epimel. Bot.: 239; Федченко, 1934, Фл. СССР, 1: 211; Ворошилов, 1982, в Опред. раст. совет. Дальнего Востока: 37; Красноборов, Короткова, 1988, 1: 88; Лисицына, Папченков, 2000, Фл. вод. России: 28 р. р.; Цвелёв, 1996, Сосуд. раст. сов. Д. Вост., 8: 356; Краснова, 1999, Струк. гидроф. фл. тех. трансф. вод. С.-Двин. водн. сист.: 170; Sun Kun, Simpson, 2010, Fl. China, 23: 161; Краснова, 2011, Гидроф. Род Рогоз (*Typha* L.) (в пределах б. СССР): 52. — *T. orientalis* Presl var. *brunnea* Skvortzov, 1943, Diagn. Pl. Nov. et minus Cognit. Mandsh.

Описан из Филиппинских о-вов. Тип: Insula Zebu Philippinarum: Cumming N 1767 (G). (Гербарий Н. С. Турчанинова, KW!).

Растет по стоячим и медленно текущим водам, по болотам. — В РФ: Дальний Восток (Зее-Буринский, Уссурийский р-ны). — Общее распространение: Японо-китайско-австралийский вид.

8. *T. sibirica* A. Krasnova, 1987, Фауна и биол. пресноводн. организмов: 45. — *T. latifolia* L., Федченко 1934, Фл. СССР, 1: 211, р. р.; Краснова, 1987, Опр. высш. раст. Украины: 470; Краснова, 1999, Струк. гидроф. фл. тех. трансф. вод. С.-Двин. водн. сист.: 170; Краснова, 2011, Гидроф. Род Рогоз (*Typha* L.) (в пределах б. СССР): 52.

Описан из Восточной Сибири. Тип: Красноярский край, Емельяновский р-н., с. Сорокино. По берегам пруда, заросшего *Alisma plantago-aquatica*, *Equisetum fluviatile*, *Glyceria maxima*, *Cicuta virosa*, *Lemna minor* etc., 27.07.1977, В. Смирнова (LE!).

На влажных местах, по берегам водоемов. — В РФ: в европейской части: Верхне-Днепровский (редко в бассейне Сиверский Донец); Западной Сибири: Верхнее-Тобольский, Иртышский; Восточной Сибири: Енисейский.

9. *T. komarovii* A. Krasnova, 1987, Фауна и биол. пресноводн. организмов: 50. — *T. latifolia* auct. non L., Федченко 1934, Фл. СССР, 1: 211, р. р.; Ворошилов, 1982, Опр. раст. сов. Дальн. Вост.: 36, р. max. р.; Краснова, 1999, Струк. гидроф. фл. тех. трансф. вод. С.-Двин. водн. сист.: 170; Краснова, 2011, Гидроф. Род Рогоз (*Typha* L.) (в пределах б. СССР): 55.

Описан с Дальнего Востока. Тип: Приморский край, Анучинский р-н, окр. с. Варваровки, 28.07.1977, А. Исайкина (LE, KW).

На влажных местах. В РФ: Дальний Восток (р-ны Уссурийский, Приморский, Сахалинский, Курильский).

Секция 2. *Engleria* (Leonova) Tzvel. — *Typha* subtrib. *Engleria* Kronfeld, 1889, Verh. Bot.-Zool. Ges. Wien, 39: 140, nom. invalid. — *Typha* subsect. *Engleria*, Леонова, 1976, Нов. сист. высш. раст., 13: 11; Леонова, 1979, Фл. европ. ч. СССР, 4: 328; Цвелёв, 1984, Нов. сист. высш. раст. 21: 232; Цвелёв, 1996, Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 8: 357; Краснова, 1999, Структур. гидроф. фл. техн. транс. водоем. С.-Двин. водн. системы: 171; Краснова, Дурников, 2003, Turczaninowia, 2: 11; Краснова, 2009, Аридные экосистемы, 15, 1(37): 50; Краснова, 2010. Биол. внутр. вод, 3, 3: 229; Краснова, 2011, Гидроф. род Рогоз (*Typha* L.) (в пределах б. СССР): 59.

Тип: *T. laxmannii* Lepech.

Секция *Engleria* номенклатурно оформлена недавно (Цвелёв, 1984).

Подсекция 2.1. *Laxmanniae* A. Krasnova, 1999, Структур. гидроф. фл. техн. транс. водоем. С.-Двин. водн. системы: 171.

Тип: *T. laxmannii* Lepech.

10. *T. laxmannii* Lepech. 1801, Nova Acta Acad. Sci. Petropol., 12: 84. — *T. stenophylla* Fisch. et C. A. Mey. 1845, Bull. Acad. Sci. Petersb., 3: 209; Федченко, 1934, во Фл. СССР, 1: 212; Riedl, 1970, Fl. Iran. 71/30: 3; Леонова, 1979, во Фл. европ. ч. СССР, 4: 329; Casper, Krausch, 1980, Süßwasserflora von Mitteleuropaea, 23: 98; Краснова, 1987, Определ. высш. раст. Украины: 470; Ворошилов, 1982, Определ. раст. сов. Дальн. Вост.: 36; Красноборов, Короткова, 1988, Фл. Сиб. 1: 88; Цвелёв, 1996, Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 8: 357; Краснова, 1999, Структур. гидроф. фл. техног. транс. водоем. С.-Двин. водн. системы: 171; Лисицина, Папченков, 2000, Фл. водоёмов России: 28; Голуб и др. 2002, Консп. Фл. сосудов. раст. долины Нижн. Волги: 48; Краснова, Дурников, 2003, Turczaninowia, 2: 8; Краснова, 2009, Аридные экосистемы, 15, 1(37): 51; Краснова, 2010. Биол. внутр. вод, 3, 3: 229; Краснова, 2011, Гидроф. род Рогоз (*Typha* L.) (в пределах б. СССР): 60; Ачимова, 2012. Определ. раст. Респ. Алтай: 593.

Описан из Забайкалья. Тип: "In ulteriori Sibiria Transbaicalensi, locis humidis, in paludibus atque ripis fluviorum udis", № 66 (LE!).

По сырым и заболоченным местам, по берегам рек и озер. — В РФ: Европейская часть: Нижне-Волжский; Кавказ: все р-ны; Сибирь: (южные степные р-ны); Средняя Азия: все р-ны (спорадически). — Общее распространение: Украина (юг, Крым); Кавказ: Грузия, Армения, Азербайджан (спорадически); Сред. Азия: Казахстан, Таджикистан, Узбекистан, Киргизстан (спорадически). — Евразийский степной вид.

Var. *turczaninowii* A. Krasnova et Durnikin, 2003, Turczaninowia, 2: 12; Краснова, 2011, Гидроф. род Рогоз (*Typha* L.) (в пределах б. СССР): 69.

Тип: Altai, Reg. Slavgorodski, in parte boreali-occidentali lacus Maloe Yrovoe, in zone ripariis, 22.07.2000, D. A. Durnikin (SSBG).

Табунский р-н, северо-западная сторона оз. Малое Яровое, прибрежная зона, 22.07.2000, Д. А. Дурников.

Var. *bungei* A. Krasnova et Durnikin, 2003, Turczaninowia, 2: 13; Краснова, 2011, Гидроф. род Рогоз (*Typha* L.) (в пределах б. СССР): 68.

Тип: Novosib. Reg. Karasukski, circa Staropesocznoe, lacus Horoschoe, in parte australi, in zone ripariis, 24.07.2000, D. A. Durnikin. (SSBG).



Карасукский р-н, окр. д. Старопесочное, оз. Хорошее, южная сторона, прибрежная зона, 24.07.2000 г.; там же, оз. Хорошее, западная сторона, по берегу, 19.07.2000, Дурников Д. А., Бобровникова А. А.

Подсекция 2.2. *Stenophyllae* A. Krasnova, 2011, Гидроф. род Рогоз (*Typha* L.) (в пределах б. СССР): 69.

Тип: *T. zerovii* Klok. fil. et A. Krasnova (KW).

11. *T. zerovii* Klok. fil. et A. Krasnova, 1972, Укр. бот. журн. 29, 6: 698; Краснова, 1987, Опр. высш. раст. Украины: 470; Краснова, 1999, Структур. гидроф. фл. техн.-транс. водоем. С.-Двин. водн. системы: 172; Краснова, 2009, Аридные экосистемы, 15, 1(37): 51; Краснова, 2011, Гидроф. род Рогоз (*Typha* L.) (в пределах б. СССР): 70.

Тип: из Украины. Одесская обл., Беляевский р-н, Маяковский сельсовет, на Днестре, 24.06.1972, А. Краснова (KW).

В плавнях, по берегам рек, на болотах. — Европ. ч.: В Украине (Нижне-Днепровский). — Общее распространение: Юго-западные районы Украины, Молдавия (юг), Болгария, Румыния, Чехословакия.

12. *T. vereschaginii* Kryl. et Schischk. 1927, Сист. зам. по мат. герб. Томск. ун-та, 1: 1; Федченко, 1934, во Фл. СССР, 1: 212; Ревердатто, Сергиевская, 1937, Консп. приенис. фл., 1: 32; Крылов, 1927, Фл. Зап. Сиб., 1: 94; Черепнин, 1957, Фл. южн. ч. Краснояр. края 1: 78; Краснова, 1999, Структур. гидроф. фл. техног. транс. водоем. С.-Двин. водн. системы: 171; Лисицина, Папченков, 2000, Фл. водоёмов России: 29; Краснова, 2009, Аридные экосистемы, 15, 1(37): 51; Краснова, 2010, Биол. внутр. вод, 3, 3: 230; Краснова, 2011, Гидроф. род Рогоз (*Typha* L.) (в пределах б. СССР): 70.

На болотах, так называемых займищах, окружающих степные озера в Барабинской степи в пределах бывшего Каинского уезда Томской губернии — между д. Казаткулем и Татарским, около д. Кожурлы и между д. Рассказовой.

Описан из Западной Сибири (Барабинской лесостепи). Тип: Бараба, между Казаткулем и Татарской, болотце, 21.06.1910, П. Крылов (LE!).

Растет на болотах, займищах, окружающих степные озера в Барабинской лесостепи. — Западно-сибирский эндемичный вид.

Подсекция 2.3. *Mandshuriae* A. Krasnova, 2011, Гидроф. род Рогоз (*Typha* L.) (в пределах б. СССР): 72; Краснова, 2009, Аридные экосистемы, 15, 1(37): 54; Краснова, 2010, Биол. внутр. вод, 3, 3: 231.

13. *T. przewalskii* Skvortzov, 1943, Diagn. Pl. Nov. Mandshur. 1; Цвелёв, 1984, Новости сист. высш. раст. 21: 232; Цвелёв, 1996, Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост., 8: 357; Лисицина, Папченков, 2000, Фл. водоёмов России: 29; Краснова, 2009, Аридные экосистемы, 15, 1(37): 54; Краснова, 1999, Структур. гидроф. фл. техног. транс. водоем. С.-Двин. водн. системы: 172; Sun Kun, Simpson, 2010, Fl. China, 23: 161; Краснова, 2010, Биол. внутр. вод, 3, 3: 231; Краснова, 2011, Гидроф. род Рогоз (*Typha* L.) (в пределах б. СССР): 72.

Тип: In paludibus ad ripas pratisque humidis, locis inumdetis, ripariis secus fl. Sungari, prope Harbin. Legit. B. Skvortzov, 20.08 et 10.10.1942 (LE).

Лектотип. Оз. Ханка в низовьях р. Илстой («в водоеме у дороги от сел. Вадимовка в сел. Черниговка, 10. 07. 1924, Е. Алисова»).

По болотистым берегам, пойменным луговинам.

В РФ: Дальн. Вост. Приморский край: Амурский и Уссурийский р-ны. — Общее распространение: Северо-Восточный Китай, заходит в бассейн Амура и Уссури.

#### Ключ для определения бесприцветничковых видов рода *Typha*

- |   |                     |
|---|---------------------|
| 1. Растения $\leq 400$ см высоты. Тычиночная и пестичная части соцветия без промежуточного. Пестичная часть цилиндрическая .....  | 2.                  |
| — Растения $\geq 100$ см высоты. Тычиночная и пестичная части соцветия с промежуточком $\leq 3$ см. Пестичная часть эллиптическая, продолговато-эллиптическая или коротко цилиндрическая .....        | 10.                 |
| 2. Пестичная часть цилиндрическая, черная, темно-бурая, бурая, $\leq 10$ см длины, $\leq 2$ см ширины. Стеблевые листья $\leq 1$ см ширины. Ушки влагалищ горизонтальные с узко пленчатым краем ..... | 3.                  |
| — Пестичная часть узкоцилиндрическая, светло-бурая, бурая, $\leq 10$ см длины, $\leq 2$ см ширины. Стеблевые листья $> 1$ см ширины. Приморские растения крайнего юга европейской России .....        | <i>T. caspica</i>   |
| 3. Корневище $\leq 1$ м длины, бурое, разветвленное. Волоски гинофора (околоцветник) короче рыльца или достигают его .....  | 4.                  |
| — Корневище $\leq 5$ м длины, разветвленное. толстое, бледно-зеленое, беловатое. Волоски гинофора достигают рыльца .....  | <i>T. latifolia</i> |

4.	Растения $\leq 250$ см высоты. Корневище $\leq 1$ м длины. Промежуток $\leq 0.5$ см. Волоски гинофора достигают рыльце или короче его .....	5.
–	Растения $\leq 150$ см высоты. Корневище $\geq 1$ м длины. Промежуток 0.3–0.5 см. Карподий вздуто-булавовидный бледный (серый, гладкий) .....	<i>T. rossica</i>
5.	Тычиночная часть равна пестичной части или короче. Пестичная часть другой формы .....	6.
–	Тычиночная часть равна пестичной части и часто долго сохраняется. Пестичный початок чаще узкоцилиндрический. Рыльце пестичного цветка продолговато-линейное. Стеблевые листья узколинейные. Ушки влагалищ пологие с узко пленчатым краем .....	<i>T. paludoza</i>
6.	Тычиночная часть короче пестичной части, вверху крючковидно загнута. Пестичная часть коротко-цилиндрическая или коротко-продолговатая. Волоски гинофора равны рыльцу или достигают половины его .....	7.
–	Тычиночная часть равна пестичной или несколько длиннее. Пестичная часть цилиндрическая. Волоски гинофора равны рыльцу или длиннее его в период созревания .....	<i>T. incana</i>
7.	Тычиночная часть короче пестичной. Пестичная часть коротко-цилиндрическая или коротко-продолговато-овальная. Волоски гинофора равны рыльцу или слегка превышают его .....	8.
–	Растения $\geq 100$ см высоты. Корневище $\geq 1$ м длины. Пестичная часть коротко-толсто-цилиндрическая .....	<i>T. sibirica</i>
8.	Растения $\geq 100$ см высоты. Корневище $\geq 1$ м длины. Пестичная часть коротко-продолговато-эллиптическая, черная, бурая или светло-бурая. Карподий бурый, вверху усеченный с острием вверху .....	9.
–	Пестичная часть продолговато-эллиптическая, бурая. Волоски гинофора равны рыльцам. Цветоносный стебель равен, или несколько превышает стеблевые листья .....	<i>T. komarovii</i>
9.	Пестичная часть короткоэллиптическая, бурая. Волоски гинофора превышают рыльце. Цветоносный стебель равен стеблевым листьям .....	<i>T. orientalis</i>
–	Пестичная часть цилиндрическая или узкоцилиндрическая, бурая. Волоски не превышают рыльце. Цветоносный стебель равен стеблевым листьям .....	10.
10.	Растения $< 100$ см высоты. Тычиночная и пестичная части соцветия с промежутком $\leq 2$ см. Пестичный початок цилиндрический. Карподии в пучках по 1–2–3 .....	11.
–	Растения $\leq 100$ см высоты. Тычиночная и пестичная части соцветия с промежутком $> 2$ см. Пестичный початок другой формы. Карподии чаще по 1. Тычиночная часть долго сохраняется .....	12.
11.	Пестичная часть цилиндрическая, $\leq 8$ см длины, темно-бурая, бурая. Стеблевые листья линейные, снизу выпуклые. Завязь сидячая или почти сидячая .....	<i>T. veresczaginii</i>
–	Пестичная часть цилиндрическая, $\leq 10$ см длины, бурая. Стеблевые листья сверху линейные, снизу полужелобчатые. Завязь на хорошо выраженной ножке .....	<i>T. przewalskii</i>
12.	Корневище $\leq 1$ м длины, буроватое, разветвленное. Пестичная часть узкоцилиндрическая, светло-бурая, бурая, $\leq 10$ см длины. Волоски гинофора (околоцветник) короче рыльца. Приморские растения юга европейской ч. России .....	<i>T. zerovii</i>
–	Корневище $\geq 1$ м длины, слабо разветвленное. Волоски гинофора достигают рыльце. Пестичная часть другой формы .....	13.
13.	Тычиночная часть $\leq 5.5$ см длины, равна пестичной, не сохраняется обламывается в области промежутка. Пестичная часть продолговато-эллиптическая, короткоэллиптическая, светло-бурая .....	<i>T. laxmannii</i>
–	Тычиночная часть длиннее пестичной части и долго сохраняется. Пестичная часть очень короткая .....	14.
14.	Растения $< 60$ см высоты. Тычиночная часть короче пестичной, сохраняется. Пестичный початок коротко-узкоцилиндрический .....	<i>Var. turczaninovii</i>
–	Растения $\leq 50$ см высоты. Тычиночная часть длиннее пестичной, сохраняется. Пестичный початок продолговато-эллиптический или шаровидный .....	<i>Var. bungei</i>

Формирование секций *Typha* и *Engleria* происходило в разные историко-геологические эпохи и в разных районах Евразии. Секция *Typha* молодая и специализированная эволюционно возникла, очевидно, на границе между палеогеном и неогеном в связи с перестройкой общего систематического состава флоры северного полушария. Она менее термофильная и более адаптирована к наметившейся тенденции бореализации и континентализации природных условий, начавшихся в высоких широтах в связи с изоляцией Полярного бассейна. Формирование секции происходило на северных европейских берегах Тетиса в период расцвета Полтавской флоры. В ландшафтном отношении Европа в этот период

не была единой, а состояла из нескольких островов (Барабошкин, Найдин и др., 2007). По-видимому, в прибрежьях островов в палеогене расселились широколиственные западноафриканские популяции рогозов с крупными темно-коричневыми или черно-бурыми пестичными початками. Заметим, что окраску пестичному початку придают верхушки рылец с гранулами меланина, изменяющегося от желтого (и даже оранжевого) к черному в зависимости от температуры. Этот механизм был выработан ещё в среднем эоцене, в период первых похолоданий в Южной Атлантике (Чумаков, 1997). В плиоцене палеоботаниками отмечается общее обеднение флор (Дорофеев, 1964). Однако таёжные элементы сохраняются, что свидетельствует, в общем, о теплом и гумидном климате, но зимы были уже холодными, снежными и продолжительными, лето было влажным. В Европе происходила смена ландшафтов и флор (Криштофович, 1946). Гидрофильная флора в связи с поднятиями суши оттесняется в поймы, балки. В верхнем плиоцене в Сибири на берегах мелководных водоёмов, «уходящего» Западно-Сибирского моря, формируется *T. sibirica* (Сарматский бассейн). В конце плиоцена распадается Понтическое море на три современных морских бассейна — Азовское, Черное и Каспийское море. В слабосолёных заливах Каспия формируются популяции *T. caspica*, которые габитуально близки к типовому виду (*T. latifolia*). Однако выступающий над околоцветником столбик с рыльцем в пестичном цветке свидетельствуют о его центрально-азиатском (туранском) происхождении. По-видимому, популяции формировались на берегах (литоралах) Туранского моря. На каспийских берегах появились в результате регрессии Западно-Сибирского, Тургайского и Туранского морей.

Плейстоценовые похолодания не были на юге Европы катастрофическими (Величко, 2012). Виды гидрофильной флоры сохранялись на юго-западе Русской равнины до верхнего плейстоцена (Кузьмичев, 1992), представляя краевые ареалы плиоценовых *species ebracteates section*.

Секция *Engleria* формировалась в жестких условиях арктотретичной Тургайской флоры Восточной Сибири. Ухудшение климата в плейстоцене — голоцене на Дальнем Востоке, усилило расчленение древней Юго-Восточной растительности в целом. Элементы гидрофильного и гигрофильного высоко-травья, мигрировавшие из Китая, адаптировавшиеся к холодным условиям, расселялись далее к северо-востоку в Берингиду, Северную Америку и Северную Азию. Из них наиболее архаичными были популяции *T. orientalis* с короткими, корневищами, с характерными пучками карподиев и коротко-цилиндрической или продолговато-овальной формой пестичного початка. Эволюционно популяции, по-видимому, связаны с праманчжурско-японским комплексом. Экспансия гидрофитов этого комплекса на Дальний Восток (в Приморье и Приамурье) началась тогда, когда Японские острова были отделены от материка. К этому времени, указывал В. Л. Комаров, Япония представляла осколок древнего материка с постепенно беднеющим растительным миром. Гималаи же были свободны для миграции и заселения видов, тесно связанных с флорой и растительностью Китая, сохранявшего благоприятные условия для жизни древних растительных типов (Комаров, 1947). В плейстоцене популяции *T. orientalis* распались, по-видимому, на ряд узколокальных рас: северо-восточные *T. komarovii*, расселялись по берегам Берингийского моря и далее в Северную Америку. Юго-западные популяции были оттеснены в предгорья и линейно расселялись по водотокам.

В начале секции *Engleria* мы условно оставили маньчжуро-китайский *T. przewalskii*, сохранившего наибольшее количество примитивных признаков: длинное корневище, габитуальные параметры, пучки карподиев на соцветной оси цилиндрического пестичного початка (Краснова, 2009). Вероятно, это гибридогенный вид, но не *T. laxmannii* × *T. angustifolia* (по Скворцову, 1943), а, по-видимому, *T. orientalis* × *T. japonica* Miquel × *T. australis* Schum. et Thonn. Типовой вид секции *T. laxmannii* по наличию пучков карподиев также связан с японо-китайскими популяциями рогозов, которые при переходе в другую адаптивную зону (арогенез) стремительно вырабатывали формы резко отличные от родительских. Популяции *T. laxmannii* в периоды похолоданий расселялись в непригодных для существования условиях Восточной Сибири (по пресноводным водоёмам Ангарского материка). Южные трансформированные популяции *T. laxmannii* в период регрессии Тетис, достигшие Кавказа и расселившиеся в Средиземноморском бассейне, до сих пор сохранили примитивные признаки: пучки карподиев — *T. laxmannii* var. *getica* Morariu (Тора, 1966). Эти признаки, т.е. пучки карподиев характерны для *T. pontica* и *T. × tanaitica* — видов и гибридов современного Причерноморья. На берегах Дуная и рек Средней Европы расселился стабилизовавшийся *T. zerovii* (Краснова, 2010). *T. veresczaginii*, по-видимому, возник на берегах минерализованных озёр Барабинской степи после редукции Западно-Сибирского море-пролива (Барабошкин и др., 2007). Примитивными признаками *T. veresczaginii* являются короткий карпофор до 1 мм, или почти сидячая завязь. Эти признаки популяции выработали в самый холодный период верхнего плейстоцена. Цилиндрическая же форма пестичного початка *T. veresczaginii* характерна для видов «полтавской флоры», которые смешивались с ан-

гарскими и популяциями рогозов из Афганистана и Туркестана мигрировавших по «гималайскому мосту». Таким образом, Западную Сибирь (т.е. Ангарский в прошлом материк), по-видимому, можно считать неогеновым центром видообразования в роде, что подтверждается палеоботаническими исследованиями (Дорофеев, 1963).

## 2. Прицветничковые виды секций рода Рогоз

### *Species bracteati sectiones generis Typha*

Во «Флоре СССР» (Федченко, 1934), в секции *Bracteolatae* Graebn. систематический материал расположен согласно системе П. Гребнера (Graebner, 1900) и приведены виды: *T. elephantina* Roxb., *T. angustifolia*, *T. angustata* Bory et Chaub., *T. minima*. В 1970 г. во «Флоре Ирана» (Riedl, 1970) были выделены типовые секции и подсекции. Название 2-ой секции Ридл заимствовал у А. Шницлейна (Schnizlein, 1845), он привел виды, описанные Е. Г. Победимовой — *T. grossheimii*, *T. turcomanica*. В 1972 г. В. М. Клоков и А. Н. Краснова для флоры УССР описали секцию *Foveolatae*, где привели виды Е. Г. Победимовой и *T. pontica*. В 1979 г. во «Флоре европейской части СССР» Т. Г. Леонова улучшает систему Б. А. Федченко, указывая в секции *Bracteolatae* подсекцию *Bracteatae*, т.е. следуя Х. Ридлу (цит. соч., с. 4) и привела виды: *T. angustifolia*, *T. grossheimii* и *T. australis*. В 1996 г. Н. Н. Цвелёвым в связи с изучением гербарных материалов для многотомной сводки «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» (Цвелёв, 1996) для секции *Bracteolatae* указал *T. domingensis*.

Секция 3. ***Elephantinae*** A. Krasnova, 2003, Биол. внутр. вод, 2: 36. — Subsect. *Bracteatae* Riedl, 1970, Fl. Iran, 71/30: 4, pro sect; Краснова, 2011, Гидроф. Род Рогоз (*Typha* L.) (в пределах б. СССР): 85.

Тип: *T. elephantina* Roxb.

Подсекция 3.1. ***Elephantinae*** A. Krasnova, 2003, Биол. внутр. вод, 2: 36; Краснова, 2011, Гидроф. Род Рогоз (*Typha* L.) (в пределах б. СССР): 86. — Caulines leafs from below triquetrous, from above broads, flats.

14. ***T. elephantina*** Roxb. 1832, Fl. Ind., 3: 566; Schnizlein, 1845, Typhaceen: 26; Kronfeld, 1889, Gattung *Typha* Tourn.: 79; Graebner, 1900, Typhaceae: 11, p. p.; Ascherson und Graebner, 1913, Synopsis der Mitteleuropaischen Fl. 1: 279, p. p.; Федченко, 1934, Фл. СССР, 1: 212; Riedl, 1970, Fl. Iran, 71/30: 4; Краснова, 1999, Струк. гидроф. фл. тех. трансф. вод. С.-Двин. водн. сист.: 172; Краснова, 2003, Биол. внутр. вод, 2: 36; Sun Kun, Simpson, 2010, Fl. China, 23: 162; Краснова, 2011, Гидроф. Род Рогоз *Typha* L. (в пределах б. СССР): 86.

Описан из Британской Индии. Тип неизвестен (non indicatus).

По берегам рек. — Общее распространение. Центральная Азия: Пакистан (окр. Пешевара), Восточная Индия.

*T. elephantina* описан В. Роксбургом малоизученный вид. Lectotype — The name is lectotypified based on an icon present in Cal., Ann. Bot. Fenn. 2015. Vol. 52, Issue 3–4, p. 265–267.

В России (Средней Азии) *T. elephantina* был собран впервые ботаником Н. В. Андросовым в 1916 г. в тугаях долины р. Амударья, там же в 1930 г. его собрал Л. А. Березин, а позднее его собирали коллекторы Л. Н. Тюлина, В. М. Катанская, А. И. Волкова, А. А. Аширова. В 1934 г. Б. А. Федченко включил его во «Флору СССР», где указывал на морфологические отличия среднеазиатских растений из Туркменистана. Амударьянская популяция *T. elephantina* в бассейнах р. Амударья и р. Или находится на крайнем северо-западе ареала и малоизученна. Морфологически и экологически отличаются от растений, относимых к *T. elephantina* зарубежных обработок рода.

15. ***T. androssovii*** A. Krasnova, 2003, Биол. внутр. вод, 2: 36; Краснова, 2011, Гидроф. Род Рогоз (*Typha* L.) (в пределах б. СССР): 87. — *T. elephantina* Roxb. Федченко, 1934, Фл. СССР, 1: 215, pro parte maxima; Масленникова, 1957, Фл. Таджикской ССР, 1: 87; Коган, 1988, О фл. высш. раст. водоемов Туркменской ССР: 18; Любезнов, 1995, Динамика вод. растит. Гарагумского канала: 55.

Тип: Туркменистан, Керкинский р-н, Кизыл-Аяк, Боссаго-Хатабский тугай, 29.09.1959, А. А. Аширова и др. (LE!).

По берегам водоёмов. — Общее распространение. Туркменистан: бассейны рек Сырдарья, Амударья, Или. Эндемичный вид.

16. ***T. schimperi*** Rohrb. in Kronfeld, 1899: 80. — *T. elephantina* Schimper, 1853. Pl. Abyss., №.1479. — Var. *schimperi* Graebner, 1900, Typhaceae: 11; Краснова, 2003, Биол. внутр. вод, 2: 38; Краснова, 2011, Гидроф. Род Рогоз (*Typha* L.) (в пределах б. СССР): 88.

Лектотип: Schimper, Pl. Abyss., 1853, Nr.1479 (LE!)

По берегам водоёмов. — Общее распространение. Абиссиния: Области Даша-Даша (Bei Dscha-Dscha).

М. Кронфельдом (Kronfeld, 1889) *T. schimperi* отличался от *T. elephantina* и признавался самостоятельным видом. Ридл во «Флоре Ирана» (Riedl, 1970) растения с Эфиопии также рассматривал как *T. schimperi*. Иначе трактовал объем *T. elephantina* П. Гребнер (Graebner, 1900). Будучи приверженцем

крупных видов, рассматривал *T. schimperii* как разновидность *T. elephantina*, у которого «Folia plana. Spica typo longiore, spica mascula — 45 cm; spica feminea dein brunnei-nigra».

Секция 4. ***Domingensae*** A. Krasnova, 2004, Биол. внутр. вод 3: 26; Краснова, 2011, Гидроф. Род Рогоз (*Typha* L.) (в пределах б. СССР): 88.

Тип: Isotypus: *T. domingensis*, Portorico, Balbis (Коллекция Н. С. Турчанинова, KW!).

Секция *Domingensae* включает 2 подсекции: *Domingenses* и *Australes*.

Подсекция 4.1. *Domingenses* A. Krasnova, 2004, Биол. внутр. вод, 3:27; Краснова, 2011, Гидроф. Род Рогоз (*Typha* L.) (в пределах б. СССР): 89. — Spadixes pistillate cylindrical vel narrow-cylindrical. Carpodis on apex truncate vel swelled, two (less often four). Flower pistillate with numerous bractlets.

Тип: Isotypus: *T. domingensis*, Portorico, Balbis (Коллекция Н. С. Турчанинова, KW!).

17. ***T. domingensis*** Pers., 1807, Synopsis plantarum, 2: 532; Roxburgh, 1832, Flora Indica, 3: 566; Rohrbach, 1869, Verh. Bot. Ver. Prov. Brandenburg, 2: 67; Schnizlein, 1845, Typhaceen: 26; Kronfeld, 1889, Gattung *Typha* Tourn.: 77, p.p.; Graebner, 1900, Typhaceae: 14, p. p.; Wilson, 1909, North American flora, 17: 3. — *T. angustata* Bory et Chaub., Федченко, 1934, Фл. СССР, 1: 215, p. p.; Crespo, Perez-Moreau, 1967, Darwiniana, 23, 14: 413; Casper, Krausch, 1980, Süßwasserflora von Mitteleuropa, 23: 95. — *T. salgirica* Krasnova, 1975, Новости сист. высш. и низш. раст.: 125; Ворошилов, 1982, Опр. раст. сов. Дальн. Вост.: 37; Цвелёв, 1996, Сосуд. раст. сов. Д.Вост. 8: 355; Краснова, 1999, Структ. гидроф. фл. техн. трансф. водоем. С.-Двин. водн. системы: 173; Лисицына, Папченко, 2000, Фл. вод. России: 30; Голуб и др., 2002, Консп. фл. сосуд. раст. долины ниж. Волги: 48; Краснова, 2004, Биол. внутр. вод, 3: 25; Sun Kun, Simpson, 2010, Typhaceae, 23: 162; Краснова, 2011, Гидроф. Род Рогоз (*Typha* L.) (в пределах б. СССР): 89; Зернов, 2013, Typhaceae: 87.

Описан из Вест Индии: Антильские о-ва, Гвиана, Сан-Доминго, Пуэрто-Рико и др. Тип: Isotypus: *T. domingensis*, Пуэрто-Рико, Balbis (Коллекция Н. С. Турчанинова, KW!).

По берегам водоемов, сорничает. — В РФ: на нижней Волге (Голуб и др., 2002); в прибрежьях Северного Каспия; на Дальнем Востоке (Приморский край). — Общее распространение: Европа (южные районы); Сред. Азия (Арал-Каспийский бассейн); Индия, Япония, Китай, Вьетнам, Северная и Южная Америка.

В ботанической литературе нет представления о том, что такое *T. domingensis*. Авторитетное описание, диагнозы в монографиях, наконец, немногочисленные экземпляры в отечественных Гербариях — все разнородно. Первые монографы А. Шницлейн (Schnizlein, 1845), М. Кронфельд (Kronfeld, 1889), П. Гребнер (Graebner, 1900), понимали *T. domingensis* как американский вид (species americana) по наличию «pili gynophori et axis feminei apice incrassati» и хорошо отличали его от *T. angustifolia* и *T. latifolia*. Позднее Геже (Gege, 1912) во «Флоре Франции» этот вид разделял на следующие две расы: «*T. domingensis*. Nous n'avons que la race suivante: Race. — 1) *T. australis*; 2) *T. angustata*» Во «Флоре Ирана» Х. Ридл (Riedl, 1970) привел *T. domingensis*, доверяя компетенции Геже. Косвенно получается, что приведенные выше таксоны по Геже являются синонимами *T. domingensis*. В качестве синонимов указывались во «Флоре Румынии» (Тора, 1966). Исключение представляет обработка для Средней Европы С. Каспара и Х.-Д. Крауша (Casper, Krausch, 1980), где *T. domingensis* приведен как самостоятельный вид. Авторы восточноевропейских обработок рода *Typha* в Украине Е. Д. Висюлина (Вісюліна, 1940, 1950; Володченко, 1965), в России Е. Г. Леонова (1976, 1979), Е. Г. Победимова (1949, 1950, 1964) не признавали самостоятельности *T. domingensis*. В 1982 г. для флоры Дальнего Востока этот вид привел В. Н. Ворошилов (Ворошилов, 1982), в 1996 г. его указал Н. Н. Цвелёв (Цвелёв, 1996), а *T. australis* и *T. angustata* были среди синонимов.

Отношение *T. domingensis* и *T. australis* складывались по-разному. В ботанической литературе появились взаимоисключающие точки зрения специалистов о таксономической ценности *T. domingensis*, где он попеременно выступал, то в качестве самостоятельного (Persson, 1807; Schumacher, 1827, 1829; Roxburgh, 1832; Schnizlein, 1845; Gege, 1912; Crespo, Perez-Moreau, 1967; Soha, 1968), то subspecies (Kronfeld, 1889; Riedl, 1970), то синонимом. Морфологические различия между *T. domingensis* и *T. australis* — незначительны. Число хромосом  $2n=30$ , как впрочем, у всех видов рода. Это указывает также на то, что в формировании рода гибридизация и интрогрессия имели большое значение. Возможно, *T. domingensis* как активный интрогрессант в Средиземноморье, унаследовал признаки *T. australis*, образовав с ним ряд гибридов. Это близкие виды с перекрывающимися ареалами. Случаи, когда оба вида растут вместе, нередки.

Подсекция 4.2. *Australes* A. Krasnova, 2004, Биол. внутр. вод, 3: 27. Краснова, 2011, Гидроф. Род Рогоз (*Typha* L.) (в пределах б. СССР): 94. — Spadix pistillate cylindrica vel anguste cylindrica post anthesin era. Bracteolae apud florem pistillatum 1-2, alba et fuscus. Carpodia truncata vel clavulata. Pilis gynophori acutis cum rubido-punctulosa.

Тип: *Typha australis* Schum. et Thonn.

18. ***T. australis*** Schum. et Thonn, 1827, Beckr. Guin. Pl.: 401; id. 1829, Danske Vid. Selsk. Biol. Meddel., ser. 4, 4:175; Тора, 1966, Fl. Rep. Soc. România, 11: 100; Леонова, 1979, Фл. европ. ч. СССР 4: 330; Краснова, 1999, Структ. гидроф. фл. техн. трансф. водоем. С.-Двин. водн. системы: 173; Краснова, 2011, Гидроф. Род Рогоз (*Typha* L.) (в пределах б. СССР): 94. — *T. angustata* Bory et Chaub., 1832, Exped. sci. de Moree, 2, 1: 338; id. 1838, Nuoy, Fl. Pelop.: 4; Федченко, 1934, Фл. СССР 1: 215, pro parte; Вісюліна, 1940, Флора УРСР, 2: 9–10; Вісюліна, 1950, Визначник рослин УРСР 1: 913; Володченко, 1965, Визначник рослин УРСР, 2: 45; Победимова, 1964, Фл. ср. полосы европ. ч. СССР (Маевский) 9: 694; Riedl, 1970, Fl. Iranica, 71/30: 5; Тора, 1966, Fl. RSR 11: 96; Грубов, 1971, Раст. Центр. Азии 6: 36; Клоков, Краснова, 1972, Укр. бот. журн. 29, 6: 688. — *T. angustifolia* var. *angustata* (Bory et Chaub.) Jordanov, 1963, Фл. Нар. Реп. Бълг. 1: 186.

Описан из Западной Африка, Гвинеи — Западной Африки. Тип: «Kasamae in coblls» Schumacher (C).

По берегам водоемов. — В РФ (южные районы); Дальний Восток: Приморский, Уссурийский р-ны. — Общее распространение: Европа (южные районы); Ср. Азия; Малоаз., Иран, Монголия, Гим. (Пакистан), Яп.-Кит.; Африка.

Секция 5. ***Foveolatae*** Klok. fil. et A. Krasnova, 1972, Укр. бот. жур. 29, 6: 692; Краснова, 2011, Гидроф. Род Рогоз (*Typha* L.) (в пределах б. СССР): 108. — Pistillate spadix after blooming the grooved. Carpods in fascicles, at fastigium truncated or blown up, 2 or 4. Bractlets a little.

Тип: *T. foveolata* Pobed.

Подсекция 5.1. ***Foveolatae*** A. Krasnova, 1999. Структ. гидроф. фл. техн. трансф. водоем. С.-Двин. водн. системы: 174.

Тип: *T. foveolata* Pobed.

19. ***T. grossheimii*** Pobed. 1949, Бот. мат., 11: 12; Riedl, 1970, Fl. Iranica, 71/30, 1: 6; Клоков, Краснова, 1972, Укр. бот. журн. 29, 6: 688; Леонова, 1976, Новости сист. высш. раст. 13: 14; Леонова, 1979, Фл. европ. ч. СССР 4: 330; Краснова, 1987, Опре. высш. раст. Украины: 470; Краснова, 1999, Структ. гидроф. фл. техн. трансф. водоем. С.-Двин. водн. системы: 174; Лисицына, Папченков, 2000, Фл. вод. России: 30; Голуб и др., 2002, Консп. фл. сосуд. раст. долины ниж. Волги: 48; Краснова, 2011, Гидроф. Род Рогоз (*Typha* L.) (в пределах б. СССР): 96.

Описан из Азербайджана. Тип: Ленкорань, около порта Ильича, по побережью Каспийского моря, 29.07.1931, № 763, Е. П. Матвеева (LE!).

По побережью Каспийского моря, на болотах, по берегам рек, на влажных солончаковых лугах. — В РФ на северо-западных берегах Каспийского моря. — Общее распространение: Европа (крайний юг редко); Малая Азия, Иран, Афганистан, Курдистан.

20. ***T. foveolata*** Pobed. 1949, Ботан. мат., 11: 10; Вісюліна, 1950, Визн. росл. УРСР 1: 914; Клоков, Краснова, 1972, Укр. бот. жур., 29, 6: 689; Победимова, 1964, Фл. ср. полосы европ. ч. СССР 9: 694; Краснова, 1987, Опред. высш. раст. Украины: 470; Краснова, 1999, Структ. гидроф. фл. техн. трансф. водоем. С.-Двин. водн. системы: 174; Краснова, 2011, Гидроф. Род Рогоз (*Typha* L.) (в пределах б. СССР): 98.

Описан из Украины. Тип: Черноморское побережье, Джарылгач, 3 км к юго-востоку от колодца Среднего, во влажной низинке, в зарослях *Phragmites*, 15.09.1947, Е. Г. Победимова (LE!).

По влажным низинкам, побережьям морей, берегам рек. — РФ: Кавказ (северо-западное побережье Каспийского моря). — Общее распространение: Европа (юго-восток Украины), Средняя Азия (спорадически).

21. ***T. dagestanica*** Klok. fil. et A. Krasnova, nomen restituendum, Краснова 2011, Гидроф. Род Рогоз (*Typha* L.) (в пределах б. СССР): 98.

Описан из Дагестана. Тип: Дагестан, Куминский р-н, Уч-коса, против кута, плавни на Аграханском заливе, 04.10.1927. Н. Введенский (KW).

К сожалению, этот вид не был опубликован в статье 1972 г. (Клоков, Краснова, 1972). По причине обнаружения у дагестанского рогоза воскового налета на цветоносном стебле. Признак очень редкий у видов рода *Typha*. О восковом налете на листьях кавказских представителей рода *Galanthus* L. сообщала Л. И. Кемулярия-Натадзе (Кемулярия-Натадзе, 1947). Однако в 1966 г. З. Т. Артюшенко в статье «Критический обзор рода *Galanthus* L.» не придавала значения этому признаку, как это делала Кемулярия-Натадзе. Отнесла его к экологическому признаку — показателю сухих и открытых солнцу местообитаний. В нашем случае, т.е. с *T. dagestanica* гербарных материалов было немного, поэтому подготовленный материал оставили до полного выяснения. Т.е. материал по *T. dagestanica* был изъят из рукописи статьи. Впоследствии гербарных сборов рогозов из Дагестана не получили по разным причинам, в основном, в связи с переездами и работой в других ботанических коллективах. Обнаружение

*T. dagestanica* в книге «Гидрофильный род Рогоз» (Краснова, 2011) восполнило этот досадный пробел, поскольку рогозы из Дагестана, в систематическом отношении, недостаточно исследованы.

22. *T. pontica* Klok. fil & A. Krasnova, 1972, Укр. бот. журн. 29, 6: 691; Краснова, 1987, Опр. высш. раст. Украины: 470; Краснова, 1999, Структ. гидроф. фл. техн. трансф. водоем. С.-Двин. водн. системы: 175; Краснова, 2011, Гидроф. Род Рогоз (*Typha* L.) (в пределах б. СССР): 99.

Описан с юга Украины. Тип: Украина. Николаевская обл., Октябрьский р-н, 13.07.1972, А. Н. Краснова (KW!).

Растет на засоленных берегах морских лиманов. — Украина (юг, редко); Кавказ (редко); Средн. Азии (редко). — Общее распространение. Южные районы Румынии, Болгарии, Молдавии, Украины, России, заходит в Среднюю Азию.

23. *T. turcomanica* Pobed. 1949, Ботан. мат. 11: 14–16; Riedl, 1970, Fl. Iranica 71/30, 1: 6; Краснова, 1999, Структ. гидроф. фл. техн. трансф. водоем. С.-Двин. водн. системы: 175; Краснова, 2011, Гидроф. Род Рогоз (*Typha* L.) (в пределах б. СССР): 97.

Описан из Туркменистана. Тип: Туркмения, по берегам р. Кушки (около границы с Афганистаном), 19.07.1901, Н. В. Сорокин (LE!).

На сплавах (плавнях), по берегам солоноватых водоёмов, на приморских косах. — В РФ не встречен. — Общее распространение: Средняя Азия: Горный Туркменистан (Ашхабад, Кушка, Хау о-ва).

Секция *Foveolatae* не менее примитивна, чем предыдущие. С одной стороны, в филогенетическом отношении, обнаруживает родство с секций *Elephantinae* через древнетугайный комплекс. С другой — по наличию пучков карподиев (Берг, 1918; Борисяк, 1928), связана с рогозами Восточноазиатской области, Маньчжурской провинции (Тахтаджян, 1978). Секция объединяет *T. pontica* и *T. grossheimii*, *T. foveolata*, произрастающих в побережьях морей Восточной Европы, и *T. turcomanica* в Средней Азии.

Филогенетически секции связаны с прародительскими гондвановскими популяциями рогозов. В рассмотренных секциях хорошо просматривается связь с какими-то древними Sparganiaceae: у *Elephantinae* — стеблевые листья трёхгранные (килеватые) снизу; у *Foveolatae* — пучки карподиев, напоминающие шаровидные соцветия, а форма и число бесплодных пестичных цветков указывают на связь с Pandanaceae.

Однако если предковые индо-малазийские популяции *Elephantinae* обособились, по-видимому, в палеоцен-эоцене, то популяции *Foveolatae*, начиная с палеоцена, сохраняя морфотип рода, вынуждены были приспосабливаться к быстро меняющимся условиям среды Центральной Азии. Видообразовательные процессы в секции усиливала регрессия Тетиса и Западно-Сибирского моря.

Секция 6. *Bracteatae* Schnizlein ex Riedl, 1970, Fl. Iranica 71: 4, pro sect.; Краснова, 2011, Гидроф. Род Рогоз *Typha* L (в пределах б. СССР): 100, pro sect. — Sect. *Bracteolatae* Graebner, 1900, Pflanzenreich, Typhaceae, 2 (IV, 8): 8, 11, pro sect.; Федченко, 1934, Фл. СССР, 1: 212, pro sect.; Леонова, 1976, Новости сист. высш. раст. 13: 12, pro sect.; Леонова, 1979, Фл. европ. ч. СССР 4: 329, pro sect.; Краснова, 1999, Структ. гидроф. фл. техн. трансф. водоем. С.-Двин. водн. системы: 172, pro sect. — *Typha* b. species bracteatae Schnizl. 1845, Typhaceae: 25, nom. nud. — Subsect. *Bracteatae* Riedl, 1970, Fl. Iranica, 71/30: 4.

Тип: *Typha angustifolia* L.

24. *T. angustifolia* L. 1753, Sp. Pl.: 971; Федченко, 1934, Фл. СССР, 1: 215; Тора, 1966, Fl. RSR 11: 94; Леонова, 1976, Новости сист. высш. раст. 13: 13; Леонова, 1979, Фл. европ. ч. СССР 4: 329; Casper, Krausch, 1980, 23, 1: 94; Краснова, 1987, Опр. высш. раст. Украины: 470; Красноборов, Короткова, 1988, Фл. Сиб., 1: 86; Цвелёв, 1996, Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 8: 355; Краснова, 1999, Структура гидроф. фл. техног. трансф. вод. С.-Двин. водн. систем.: 172; Лисицына, Папченко, 2000, Фл. вод. России: 30; Голуб и др. 2002, Консп. фл. сосуд. раст. долины ниж. Волги: 48; Sun Kun, Simpson, 2010, Fl. China, Typhaceae, 23: 162; Краснова, 2011, Гидроф. Род Рогоз (*Typha* L.) (в пределах б. СССР): 101; Зернов, 2013, Typhaceae. Иллюстр. Фл. юга Росс. Причерн.: 87.

Тип: Herb. Linn. N1094 (LINN, photo LE!).

По берегам рек. — В РФ: Европ. ч.: все районы; Кавказ (спорадически) во всех районах; Сиб.: все районы (спорадически); Дальн. Восток (занесен). — Общее распространение: Сред. Азия: все районы (редко).

25. *T. biarmica* A. Krasnova, in A. Krasnova et Vasjukov, 2016, Skvortsovia, 2: ?; Краснова, 1993, К сист. рогоза узколист. (*T. angustifolia* L.) на тер. Северо-Запада европ. ч. России и Таджикистана. Деп. Минск. Верас-Эко: 3, nom. invalid. — *T. angustifolia* L., Леонова, 1976, Нов. сист. высш. раст. 13: 13, р. р.; Леонова, 1979, Фл. европ. ч. СССР 4: 329, р. р.; Краснова, 2011, Гидроф. Род Рогоз *Typha* L (в пределах б. СССР): 101, nom. invalid.



Тип: Вологодская обл., Северо-Двинская водная система, озеро Кишемское, 24.07.1983, А. Краснова, А. Кузьмичев.

Растет на мелководьях водохранилищ, берегах каналов. — Европ. ч.: северо-западные районы России.

26. *T. sinantropica* A. Krasnova, in A. Krasnova et Vasjukov, 2016, Skvortsovia, 2: ?; Краснова, 1993, К сист. рогаз узколист. (*T. angustifolia* L.) на тер. Северо-Запада европ. ч. России и Таджикистана. Деп. Минск. Верас-Эко: 3, nom. invalid.; Краснова, 2011, Гидроф. Род Рогоз *Typha* L (в пределах б. СССР): 102, nom. invalid.

Тип: Вологодская обл. Шекснинское водохранилище дер. Иванов Бор. 10.07.1984 г. А. Краснова, А. Кузьмичев.

Растет по берегам искусственных водоёмов. — Европ. ч.: северо-западные р-ны России.

В 1982–1984 гг., изучая коллекции с Таджикистана (TW), мы обратили внимание на очень изящный рогоз узколистный. Такие образцы с территории Сибири и Дальнего Востока нам были уже известны. Наш рогоз существенно отличается от близкого вида *T. angustifolia*, прежде всего меньшими размерами, глыбовидным прицветничком и другими признаками. Узколинейные стеблевые листья схожи с таковыми у *T. laxmannii*, *T. veresczaginii* и видами их родства, за которые его иногда определяют. Филогенетически он более древний по отношению к *T. angustifolia*. Название дали в честь исследователя Таджикской флоры Рудольфа Владимировича Камелина.

27. *T. kamelinii* A. Krasnova, 1999, Структур. гидроф. фл. техн. трансф. вод. С.-Двин. водн. системы: 173. — *T. angustifolia* L., Федченко 1934, Фл. СССР, 1:215, р. р.; Краснова, 2011, Гидроф. Род Рогоз (*Typha* L.) (в пределах б. СССР): 104.

Тип: Таджикистан. Сев. Склон хр. Петра 1, окр. Плато Хазор-Чашма. Бывшее дно озера, асс. клубнекамышово-ситняковая. h=2100. 02.07.1967, Т. Стрижова, В. Соловьев, N4315 (TAD!).

Растет по берегам рек, ручьев, водоёмов, горных источников. — В РФ: Зап. Сиб.: все районы (часто определяется как *T. laxmannii*); Дальний Восток: Уссурийский и Приморский р-ны.

#### Ключ для определения прицветниковых видов рода *Typha*

- |   |                       |
|---|-----------------------|
| 1. Растения ≤250 см высоты. Стеблевые листья узколинейные, снизу выпуклые или толстоватые. Пестичный початок цилиндрический, бурый, темно-бурый. Пестичный цветок с бурым или буроватым, расширенным сверху плоским прицветничком .....   | 4.                    |
| – Растения ≤350 см высоты. Стеблевые листья снизу толстоватые. Пестичный початок цилиндрический, светло-бурый, рыжевато-красноватый. Пестичный цветок с длинным столбиком и длинным линейным рыльцем. Прицветничков несколько разной формы. Растения Центральной Азии и Африки .....  | 2.                    |
| 2. Растения ≤400 см высоты. Стеблевые листья снизу трехгранные, килеватые. Ось тычиночного початка с грязно-белыми волосками. Пестичный початок цилиндрический, бурый. Пестичный цветок с узколопатчатыми прицветничками .....  | <i>T. elephantina</i> |
| – Растения ≤350 см высоты. Стеблевые листья снизу килеватые (треугольновидные). Ось тычиночного початка с белыми, вильчатыми волосками, заполненными красными рафидами. Пестичный початок цилиндрический, бледно-коричневый, светло-бурый, на поверхности ячеистый. Прицветничков несколько разной формы. Карпидии в пучках ..... | 3.                    |
| 3. Пестичный початок цилиндрический, светло-бурый. Пестичный цветок с длинным, линейным рыльцем, 4 мм длины .....   | <i>T. androssovii</i> |
| – Пестичный початок цилиндрический, серо-черный. Пестичный цветок с линейным рыльцем, 2 мм длины .....  | <i>T. schimperi</i>   |
| 4. Пестичный початок цилиндрический, светло-бурый, ≤15 см длины. Рыльце пестичного цветка ланцетно-линейное, бурое. Прицветничков несколько .....   | 5.                    |
| – Рыльце пестичного цветка продолговато-ланцетно-линейное, светло-бурое. Прицветнички в пучках 1–2. Карпидии сверху усеченные .....   | <i>T. domingensis</i> |
| 5. Пестичный початок цилиндрический или узкоцилиндрический, светло-бурый. Пестичный цветок с длинным, линейным рыльцем .....  | 6.                    |
| – Пестичный початок цилиндрический, светло-бурый, рыжеватый. Пестичный цветок с длинным, линейным загнутым вниз рыльцем. Литоральные растения .....   | <i>T. australis</i>   |
| 6. Пестичный початок цилиндрический, светло-бурый, бурый. После цветения поверхность ячеистая или шероховатая .....   | 7.                    |
| – Пестичный початок цилиндрический, светло-бурый, бурый. После цветения поверхность ячеистая. Прицветничков несколько, нитевидных, некоторые расширены сверху. Карпидии в пучках по 2 .....   | <i>T. grossheimii</i> |
| 7. Пестичный початок узкоцилиндрический, светло-бурый, бурый. После цветения поверхность ячеистая. Карпидии одиночные или в пучках, сверху усеченные или вздутобулавовидные .....   | 8.                    |

- Пестичный початок коротко-цилиндрический, коротко-продолговатый, светло-бурый. Карподии в пучках по 2–3–4, булавовидные и вздуто-булавовидные. После цветения поверхность ячеистая. Столбик пестичного цветка штопоровидно или спиралевидно скрученный. Растения крайнего юга России ..... *T. pontica*
- 8. Пестичный початок узкоцилиндрический, светло-бурый, бурый. После цветения поверхность ячеистая или шероховатая ..... 9.
- Пестичная часть узкоцилиндрическая, светло-бурая. Карподии в пучках по 2. После цветения поверхность ячеистая. Столбик пестичного цветка прямой. Цветоносный стебель гладкий ..... *T. foveolata*
- 9. Пестичный початок цилиндрический, светло-бурый, бурый. После цветения поверхность ячеистая или шероховатая. Карподии вверх усеченные, короче прицветничков. Волоски гинофора белые, острые, немногочисленные ..... 10.
- Пестичный початок узкоцилиндрический, светло-бурый. После цветения поверхность шероховатая. Карподии одиночные, перемешаны с плодущими цветками. Цветоносный стебель с восковым налетом ..... *T. dagestanica*
- 10. Стеблевые листья равны цветоносу или превышают его, узколинейные, линейные, снизу толстоватые или выпуклые. Прицветнички нитевидные на вершине расширенные или прицветничек один на вершине расширенный, бурый ..... 11.
- Стеблевые листья превышают цветонос, узколинейные, серо-зеленые, снизу выпуклые. Прицветнички на вершине лопатчато расширенные. Растения Центральной Азии ..... *T. turcomanica*
- 11. Пестичная часть цилиндрическая, бурая или темно-бурая. Пестичный цветок с бурым, расширенным на вершине прицветничком или Прицветничек другой формы ..... 12.
- Пестичная часть узкоцилиндрическая бурая. Пестичный цветок с сжатым, глыбовидным или комковидным бурым,верху с ноготком прицветничком ..... *T. kamelinii*
- 12. Стеблевые листья превышают соцветие или равны ему. Пестичный початок  $\geq 10$  см длиной. Прицветничек нитевидный, бурый,верху расширенный ..... 13.
- Стеблевые листья превышают соцветие. Пестичный початок  $\leq 10$  см длины, бурый, темно-бурый ..... *T. angustifolia*
- 13. Пестичный початок  $\leq 20$  см длины, рыжевато или красновато-коричневый. Карподий булавовидный ..... *T. sinantropica*
- Пестичный початок  $\leq 12$  см длины, светло-бурый. Карподий обратноконусовидный, с усеченной вершиной и острячком в центре ..... *T. biarmica*

Секция *Bracteatae* образовалась в палеогене. В верхнем олигоцене происходит дифференциация популяций на литоральные и континентальные. Последние, вследствие осушения Тетиса постепенно исчезают, особенно это сказалось на древнесредиземноморском элементе флоры. Возрастает значение голарктического, евразийского и арктического (Клеопов, 1941). Развитие растительности, в том числе гидрофильной, в Европе и Сибири становится регрессивно-прогрессивным. Плейстоцен самый сложный по природной обстановке период, характеризовавшийся циклическими изменениями климата. В плейстоцене холодные эпохи чередовались с теплыми. Направленное похолодание индивидуально сказывалось на развитии отдельных природных регионов, на фоне общих закономерностей развития всей земной поверхности. Расчлененные в холодные эпохи популяции в теплые объединялись, что, по-видимому, способствовало видообразованию.

Адаптируясь к новым условиям среды, популяции рогозов переходили на новый эволюционный уровень. Способные к такому переходу таксоны выходили из состояния относительной устойчивости и эволюционировали крайне быстрыми темпами, достигая нового, относительно устойчивого состояния уже в новой адаптивной среде (Цвелёв, 1971, 1973, 1979). Изменения климата, как правило, растянуты во времени и влияют на флору и растительность в целом (Урусов, 2001). При похолодании преобладает фенотип вида, реализующий себя в оптимальной среде. При потеплении преобладают гибридные таксоны, что связано с перестройкой экотопов. Ротация климата приводит к ротации то гибридных, то родительских форм (Урусов, 2001). Спонтанные ротации оказывали влияние, прежде всего, на родительские формы, трансформируя их. Эцезис популяций видов секции происходил вдоль песчаных берегов бореальных континентальных водоёмов и рек. Специализация по сравнению с предыдущими секциями очевидна. Редукции были подвержены все органы. Стеблевые листья узколинейные, ушки влагалищ узкоплёчатые, тычиночный и пестичный початки узкоцилиндрические, в пестичном цветке сохранился один буроватый прицветничек и карподий.

В результате популяции *T. angustifolia* беспрепятственно расселилась в прибрежьях образовавшихся морей, после «спада» Тетиса. Однако расселение видов секции на восток носило драматический характер из-за мигрировавших в воды этих морей японо-китайских и монгольских популяций рогозов.

Эволюция секции, в целом, носила приспособительный характер, протекала быстро, образуя разного рода гибриды, мутации со встречно расселяющимися близкородственными видами. В настоящее время чистые популяции *T. angustifolia* в европейской России и не только практически отсутствуют. На техногенных водоёмах в северо-западных районах европейской России распространены стабилизовавшиеся интрогрессивные виды *T. biarmica* и *T. sinantropica*. В предгорных районах Сибири и в Таджикистане по берегам рек, ручьев, водоемов, горных источников встречается *T. kamelinii* с бурым, глыбковидным прицветничком, которая выработалась, по-видимому, в третьем (верхнем) периоде плейстоцена — очень холодном для территории Сибири и Дальнего Востока. Возможно, этот вид возник во время господства тургайской «узколистной» флоры.

### 3. Низкорослые виды секций подрода *Rohrbachia*

#### *Species nani sectiones subgeneris Rohrbachia*

Возникновение подрода *Rohrbachia* (Kronf. ex Riedl) A. Krasnova произошло, по-видимому, в верхнемеловом периоде, в азиатских тропиках, в прибрежьях многочисленных тихоокеанских островов Индо-Малазийской провинции, в результате конвергенции с мангровыми, низкорослыми панданусовыми популяциями (*Pandanus minor*) (Хохряков, 1975).

Современные секции *Rohrbachia* — *Turanicae*, *Minimae*, *Mongolica* экогенетически тесно связаны с Древнесредиземноморской (Тетисовой) областью (Тахтаджян, 2007). В третичный период воды эпиконтинентальных морей-проливов Тетиса покрывали всю Центральную и Восточную часть Азии. На рубеже эоцена и олигоцена происходил спад вод этих морей. Освобождалась огромная и сложная, насыщенная водоразделами и горными хребтами территория суши (Адаменко, 1974; Барабошкин, Найдин и др., 2007; Комаров, 1947; Криштофович, 1958). Поднявшиеся горные цепи закрыли доступ влажных тихоокеанских масс в Центральную Азию и Монголию, что привело к изоляции и иссушению этих территорий. В такой ситуации обособленные популяции неизбежно «принудительно» или вынужденно многократно скрещивались. Некоторые быстро исчезали, не имея времени для стабилизации, поскольку для выработки вида (и даже формы) необходимо было время (Филиппченко, 2012). Эволюционные процессы происходили быстро, адаптации мгновенно из-за драматических геологических и климатических смен. Низкорослые популяции преодолевали большие трудности расселения и эцезиса. В плейстоцене из-за суровых похолоданий, численность популяций значительно сокращается. В среднем голоцене с устойчивостью антропогенного фактора и изоляции, изменчивость в центральноазиатских (среднеазиатских) малочисленных популяциях, становятся всё более редкой. Снижается их репродуктивная способность.

Подрод *Rohrbachia* (Kronf. ex Riedl) A. Krasnova (=род *Rohrbachia* (Kronf. ex Riedl) Mavrodiev (Мавродиев, 2001) состоит из трёх недостаточно изученных в систематическом и морфологическом отношении секций:

Секция 7. *Turanicae* A. Krasnova, 2011, Гидрофил. род Рогоз (*Typha* L.) (в пределах б. СССР): 130. — Стеблевые листья очень узкие, линейные, длиннозаостренные, шириной 4 мм, сверху плоские, снизу полукруглые равны стеблю или превышают его. Центральная жилка выпуклая, темно-зеленая. Листовые влагалища раскрыты до основания, с гладкой, соломенного цвета, блестящей, пленчатой каймой. Ушки влагалища направлены кверху (вертикально), узко-пленчатые, узкотреугольновидные.

Тип: *T. kozlovii* A. Krasnova

28. *Typha kozlovii* A. Krasnova, 2011, Гидрофил. род Рогоз (*Typha* L.) (в пределах б. СССР): 130. — *T. laxmanii* Ledeb. non Lepech., Федченко, 1923, Бот. мат. герб. Глав. Ботсада РСФСР, 4, 1: 24.

Описан из Туркменистана. Тип: Туркменистан (Туркменская ССР). Среднеазиатская солодковая экспедиция. Чарджоу. Окр. Туркменабат (Чарджоу), р. 200 м направ. NE от Арны. Уч. № 38. 28. 08. 1934. П. К. Козлов (KW; Isotypus IBIW).

По берегам пересыхающих рек. Эндемик. Ср. Азия.

Формировалась секция *Turanicae* в палеоген-неогене (олигоцене), Центральной Азии (Средняя Азия, Северный Китай, Маньчжурия). Популяции этой секции в палеогене и неогене, расселяясь с юга к северу, входили в сообщества приморской литорали Древнего Средиземноморья, где в понижениях и увлажненных участках были развиты приморские луга, а на узкой полосе литорали, пересыпанной ракушняком, была развита, своеобразная песчаная саванноидная флора. Существование этой флоры не доказано, но, очевидно, что это была доступная реликтовая флора (Клоков, 1980). Впоследствии большинство её трансформированных представителей расселились в Центральной Азии (Средней Азии). Климатические факторы и ландшафт этих засушливых областей сформировали гидрофильную флору, адаптированную к периодам увлажнения, а в связи с автохтонностью развития, гидрофильной флоры был характерен высокий эндемизм.

Секция 8. *Minimae* A. Krasnova, 1999. Структура гидрофильн. фл. техног. трансф. вод. Сев.-Двин. водн. сист.: 176. — Растения многолетние, дернистые. Стебли  $\leq 30$  см высотой. Корневище короткое, одревесневшее, веревковидное. Листовая пластинка у стеблевых листьев имеется или она рудиментирована до  $\leq 2$  мм длины. Пестичная часть соцветия коротко-узко-цилиндрическая,  $\leq 6$  см длины,  $\leq 1.5$  см ширины. Карпидии многочисленные; волоски гинофора равны прицветничкам или отсутствуют. Везде в растении имеются карминно-красные рафиды.

Тип: *T. minima* Funck

Подсекция 8.1. *Rohrbachia* Riedl, 1970, Fl. Iranica, 71 : 6. — Subtrib. A. *Rohrbachia* Kronf., 1889, Verh. Zool.-Bot. Ges. in Wien. : 58, nom. invalid; Краснова, 1999. Структура гидрофильн. фл. техног. трансф. вод. Сев.- Двин. водн. сист.: 176.

Тип: *Typha minima* Funck

29. *T. minima* Funck, in Hoppe, 1794, Bot. Taschenbuch: 187 (descr.), 118, 181 (nomen); Федченко, 1934, Фл. СССР, 1: 216; Тора, 1966, Fl. RSR, 11: 94; Клоков, Краснова, 1972, Укр. ботан. журн., 29, 6: 688; Леонова, 1976, Новости сист. высш. раст. 13: 15; Леонова, 1979, Фл. европ. ч. СССР, 4: 330; Краснова, 1987, Опр. высш. раст. Украины: 470. — *Rohrbachia minima* (Funk) Mavrodiev, 2001, Ботан. журн. 89, 9: 121.

Описан из Австрии, бассейн р. Дуная. Тип: Salzburg, Untersperg (WE).

По берегам рек и озер, на болотах. — Европейская часть: Причерноморский (устье Дуная); Кавказ: (изредка); Ср. Азия: (редко). — Общее распр.: Средняя и Атлантическая Европа (крайний юг), Африка (северные р-ны), Иран, Афганистан, Индия, Китай, Монголия, Япония (мало изученный вид).

30. *T. pallida* Pobed., 1949, Ботан. мат. герб. 11 : 17; Краснова, 1999. Структура гидрофильн. фл. техног. трансф. вод. Сев.- Двин. водн. сист.: 176; Краснова, 2002. Укр. ботан. журн. 59, 6: 702.

Описан из Средней Азии. Тип: Устье р. Аму-Дарья, Кандузьяк, 23. 06. 1911, Л. А. Молчанов (LE!).

По берегам среднеазиатских рек. — Средняя Азия: Амударьинский, Сырдарьинский р-ны. Заходит на территорию Монголии.

Подсекция 8.2. *Gracillissima* A. Krasnova, 2002, Укр. ботан. журн. 59, 6: 702.

Тип: *Typha martinii* Jord.

31. *T. martinii* Jord., 1851, Catal. hort. Gratonopol; Краснова, 2002, Укр. ботан. журн. 59, 6: 702. — *Rohrbachia martinii* (Jord.) Mavrodiev, 2001, Ботан. журн. 89, 9: 121.

Описан из окр. Лиона. Тип: Gallia, in insulis fluvii Rhône prope Lyon, Jordan (GRM). Растет по берегам горных рек, ручьёв. — Общ. распр.: Европа (в Южных Альпах), Малая Азия (Ираке, Персии), Ц. Азия (Монголия).

32. *T. varsobica* A. Krasnova, 2002. Укр. ботан. журн., 59, 6: 702. — *T. minima* Funck, 1794, in Hoppe, Bot. Taschenbuch, 187: 118, 181 p. p. — *T. pallida* Pobed., 1949, Бот. мат. герб. 11: 17, p. p.

Описан из Таджикистана. Тип: Таджикистан, долина р. Варзоб, 16.04.1941, А. Королева (KW, LE).

#### Ключ для определения низкорослых видов подрода *Rohrbachia*

1. Растение 100(50) см высоты. Стеблевые листья узколинейные,  $\leq 0.3$  см ширины, плоские, к влагалищу желобчатые или листья без пластинки, влагалище, вытянутое в острие. Ушки прямые, широко-складчатые, 4 мм ширины или ушки отсутствуют. Тычиночная и пестичная части соцветия расставлены или сближены. Тычиночный початок без волосков, часто долго сохраняется, или рано опадает. Пестичный початок коротко-узко-цилиндрический, короткоовальный, бурый, светло-бурый, светло-коричневый ..... 2.
- Растение  $\leq 65$  см высоты. Стеблевые листья очень узкие, линейные, длиннозаостренные, шириной 4 мм, сверху плоские, снизу полуокруглые, равны стеблю или превышают его. Край листовая пластинки пленчатые. Влагалища стеблевых листьев раскрыты до основания, с гладкой, соломенного цвета, блестящей, пленчатой каймой. Ушки влагалища направлены вверх (вертикально), узко-пленчатые, треугольновидные. Тычиночная и пестичная части соцветия отстоят (на 3.5 см). Пестичный початок короткий длиной 4.5 см; 1–1.5 см в диаметре, бурый ..... *T. kozlovii*
2. Стеблевые листья узколинейные или шиловидные, 0.2(0.1) см ширины, сверху плоские, от влагалища желобчатые или ушки прямые, широко-складчатые, 2 мм ширины ..... *T. minima*
- Стеблевые листья узколинейные или шиловидные. Ушки прямые, широко-складчатые. Волоски гинофора сверху расширены или острые. Пестичный початок короткий или шаровидный ..... 3.
3. Волоски гинофора сверху острые. Пестичный початок шаровидный, короткоэллиптический, 3 см длины, 2 см в диаметре. Прицветничек лопатковидный, белый, светло-бурый. Карпидии многочисленные серо-желтые ..... *T. pallida*
- Волоски гинофора сверху острые. Пестичный початок другой формы ..... 4.
4. Волоски гинофора сверху расширены. Пестичный початок цилиндрический, 2 см длины,

- 1.5 см в диаметре. Прицветничек сверху расширенный, остро лопатковидный ..... *T. martinii*
- Волоски гинофора немногочисленные сверху острые или отсутствуют. Пестичный початок узкоцилиндрический, булабовидный 0.5 (0.4) см длины, 0.2 см в диаметре. Прицветничек сверху расширенный ..... *T. varsobica*

Секция *Minimae* формировалась в палеогене, на литоралих Ангарида-Берингийской области. Её популяции входили в состав песчаных гидрофильных сообществ пресноводных водоёмов Ангарида и проявляли полную терпимость по отношению к повышенной солености Берингийских водоёмов. В олигоцене краевые популяции *Turanicae* и *Minimae*, мигрировавшие в западном направлении, со спадом вод Тетиса, оказались в жестких климатических условиях аридной области, которая протянулась от Испании и Северной Африки через Западную и Центральную Азию до Восточного Китая и Северного Индокитая (Васильев, 1958; Бобров, 1965; Величко, 2012). Здесь происходило формирование степной и пустынной флоры и растительности Центральной (Средней) Азии. Этому событию было посвящено много работ русских и советских ученых с середины прошлого столетия (Краснов, 1888; Попов, 1927; Криштофович, 1958; Дорофеев, 1964, 1982; Лавренко, 1965; Адаменко, 1974; Пешкова, 2001; Барабошкин и др., 2007; и др.). К сожалению, гидрофильная флора не была отражена в этих работах. Однако внимание автора привлекли работы М. Г. Попова (1927), М. М. Ильина (1963), Е. Г. Боброва (1965) об автохтонном развитии флор этой территории, поскольку автохтонно развивалась и, связанная с ними гидрофильная флора. На границе палеогена и неогена (олигоцен-миоцена) популяции этих секций снова оказались в новых локусах прибрежных гидрофильных сообществ Туранского и Сарматского морей (Дорофеев, 1964, 1982). Трансформированные популяции в результате многочисленных мутаций (Филипченко, 2012) безвозвратно и стремительно избавлялись от «бесполезных органов»: длинных корневищ, широких влагалищ стеблевых листьев, волосков гинофора. Штопоровидно закручивается длинный столбик, а рыльце принимает вертикальное положение (Шенников, 1944). В современной гидрофильной флоре им могут соответствовать виды *T. minima*, *T. martinii*, *T. varsobica*.

Секция 9. *Mongolica* A. Krasnova, 2013, Еволюція підроду *Rohrbachia* (Kronf. ex Riedl) A. Krasnova гідрофіл. роду *Typha* L., Укр. бот. журн., 6: 741. — Растения многолетние. Миниатюрные. Стебель 2–5 см высоты. Корневище короткое, неползучее.

Тип: *Typha ephemeroida* A. Krasnova.

33. *T. ephemeroida* A. Krasnova, 2013. Укр. бот. журн. 6: 744. — *T. minima* Funk f. regelii Kronfeld.

Описан из Западной Монголии. Тип: Западная Монголия. Гоби. 13/25 июнь 1879. Pl. a N. M. Przewalski. Mongolia occidentalis. Gobi. 13/25 juli 1879. Pl. a N. M. Przewalski collectae (LE!).

По берегам пересыхающих рек в Западной Монголии (Гоби). Общ. распр.: Китай, Корея, Монголия, Манчжурия, Япония (очень редко).

Секция *Mongolica* формировалась, в период опустынивания Гобийской равнины, где, сохранившиеся популяции секции *Minimae*, приспосабливались к иной палеоландшафтной и климатической обстановке. Они развивались «сопряжено» с подошедшей степной флорой Восточной Сибири и Даурии (Комаров, 1947; Riedl, 1970). По мнению В. Л. Комарова (1947) в этот период наиболее молодой была флора Монголии, образовавшаяся на месте высохшего эпиконтинентального Ханхайского моря, т.е. монгольская флора находилась между даурской и маньчжурской, господствовавшими в бассейне пресноводного Ханхая. В молодой маньчжурской флоре древними элементами были североамериканский (берингийский) и южный (Комаров, 1947). К берингийскому элементу, по-видимому, можно отнести саванноидные популяции секции *Engleria* (Leonova) Tzvel. *Typha laxmannii* var. *bungei* и *T. laxmannii* var. *turczaninonii*, у которых укороченные корневища. Эти популяции холодных североамериканских саванн, успели пройти по «берингийскому мосту». Однако бо́льшая часть берингийских популяций, возможно, погибла в верхнем плейстоцене во время оледенений и мерзлотных явлений (Величко, 2012). К южному элементу, можно отнести японо-китайские популяции, расселившиеся в прибрежьях южных водоёмов Ангарида.

Расселившиеся в пустынно-степных районах Монголии, низкорослые популяции в нижнем плейстоцене оказались в сложных экологических условиях. От освещенности и резкого перепада температур у популяций были выработаны защитные механизмы, которые осуществляли клеточные пигменты, полностью заполнившие клеточное пространство, что также сыграло определенную роль в закреплении в зоне уреза вод. Однако изолированная от влажных воздушных тихоокеанских масс, поднявшаяся горами, Гобийская равнина, образовавшаяся вследствие усыхания Ханхайского моря, быстро иссушалась и превращалась в полупустыню (Васильев, 1958; Синицын, 1959). Оставшиеся на берегах, высохшего моря *in situ* популяции «стремительно», мгновенно адаптировались к новой среде пустынь и полупустынь. Условия существования характеризовались невыносимо жарким летом и сильнейшими



морозами и ветрами зимой. В этих, поражающих по климату контрастах, происходили мощные процессы флорогенеза, в результате которых возник рогоз эфемероидный. Последовавшие за ними, плейстоценовые холодные периоды заметно сократили ареалы низкорослых рогозов. К среднему голоцену сохранились — центральноазиатские (среднеазиатские) популяции *T. pallida*; ирано-туранские и древнесредиземноморские *T. varsobica*, *T. kozlovii*, *T. minima*, *T. martinii*. Однако дальнейшая эволюция низкорослых, миниатюрных популяций *Rohrbachia* связана с угасанием жизнеспособности в связи с сокращением экологических местообитаний и процесса воспроизводства (Победимова, 1949).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Физико-географические условия, сложившиеся в плейстоцене оказывали значительное влияние на процессы видообразования и формирование современных секций рода *Typha* и подрода *Rohrbachia*. Это прослеживается в редукции морфологических признаков: укорочении корневища, сужении листовой пластинки, укорочении соцветия, уменьшении числа карподиев в пестичном цветке, укорочении ножки карпофора и др.

В голоцене эволюция исследованных секций рода, в результате хозяйственной деятельности человека, происходила по линии интеграции с другими секциями рода. В стабилизационных процессах гибридогенеза секций наметилась тенденция к конвергенции (Цвелёв, 1996; Тахтаджян, 2007).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Адаменко О. М. Мезозой и кайнозой Степного Алтая. Новосибирск: Наука, 1974. 167 с. Adamenko O. M. Mezozoi i kainozoi Stepnogo Altaya. Novosibirsk: Nauka, 1974. 167 s. Adamenko O. M. [Mezozoe and Cainozoe of the Steppe Altai. Novosibirsk: Nauka, 1974. 167 p.] In Russian
- Артемчук И. В., Шеляг-Сосонко Ю. Р. О распространении рогоза бетулонского *Typha bethulona* Costa в западных областях УССР // Научн. ежегод. Черновецкого. ун-та. 1957. С. 352–353. Artemchuk I. V., Sheljag-Sosonko Ju. R. O rasprostraneni rogoza betulonskogo *Typha bethulona* Costa v zapadnykh oblastiakh USSR // Naucz. ezhegod. Chernovitskogo un-ta. 1957. S. 352–353. [Artemchuk I. V., Sheljag-Sosonko Yu. R. On the distribution of the *Typha bethulona* Costa in the west regions of the Ukrainian Soviet Socialist Republic // Scientific yearbook of Czernovitsk University. 1957. P. 352–353.] In Russian
- Ачимова А. А. Семейство Рогозовые Typhaceae // Определитель растений Республики Алтай. Новосибирск: изд-во СО РАН, 2012. С. 592–593. Achimova A. A. Semeistvo Typhaceae // Opredelitel' rastenii Respubliki Altai. Novosibirsk: Izd-vo SO RAN, 2012. S. 592–593. [Aczimova A. A. Family Typhaceae // The identification manual of vascular plants of the Altai Republic. Novosibirsk: Academic Press of the Siberian Branch of the RAS, 2012. C. 592–593.] In Russian
- Барабошкин Е. Ю., Найдин Д. П., Бен'ямовский В. Н., Герман А. Б., Ахметьев М. А. Проливы Северного полушария в мелу и палеогене. М.: МГУ, 2007. 182 с. Baraboshkin E. Ju., Naidin D. P., Ben'yamovskii V. N., German A. B., Akhmet'ev M. A. Prolivy Severnogo polushariya v melu i paleogene. M.: MGU, 2007. 182 s. [Baraboshkin E. Ju., Naidin D. P., Ben'yamovskii V. N., German A. B., Akhmet'ev M. A. The straits of Northern hemisphere in Cretaceous and Paleogene. Moscow: Moscow State University, 2007. 182 c.] In Russian
- Бобров Е. Г. О происхождении флоры пустынь Старого Света в связи с обзором рода *Nitraria* L. // Бот. журн. 1965. Т. 50. № 8. С. 1053–1067. Bobrov E. G. O proiskhozhdenii flory pustyn' Cnfhuj cdtntf v svyazi s obzorom roda *Nitraria* L. // Bot. zhurn. 1965. Vol. 50. № 8. S. 1053–1067. Bobrov E. G. On the Origin of the flora of deserts of the Old World in connection with review of the genus *Nitraria* L. // Bot. zhurn. 1965. Vol. 50. no. 8. P. 1053–1067. In Russian
- Васильев В. Н. Происхождение флоры и растительности Дальнего Востока и Восточной Сибири // Материалы по истории флоры и растительности СССР. 1958. Т. 3. С. 361–457. Vasilev V. N. Proiskhozhdenie flory i rastitel'nosti Dal'nego Vostoka i Vostochnoi Sibiri // Materialy po istorii flory i rastitel'nosti SSSR. 1958. T. 3. S. 361–457. [Vasilev V. N. The origin of the flora and vegetation of the Far East and Eastern Siberia // Proc. on history of flora and vegetation of the USSR. 1958. Vol. 3. P. 361–457.] In Russian
- Величко А. А. Эволюционная география: проблемы и решения. М.: Геос, 2012. 563 с. Velichko A. A. Evolyutsionnaya geografiya: problemy i resheniya. M.: Geos, 2012. 563 s. [Velichko A. A. Evolutionary geography: problems and decisions. Moscow: Geos, 2012. 563 p.] In Russian
- Віслюліна О. Д. Typhaceae // Флора УРСР. Київ: АН УРСР, 1940. Т. 2. С. 9–10. Visyulina O. D. Typhaceae // Flora URSS. Kiev: AN URSS, 1940. T. 2. S. 9–10. [Visyulina O. D. Typhaceae // Flora of the Ukrainian Soviet Socialist Republic. Kiev: Academic Press, 1940. Vol. 2. P. 9–10.] In Ukrainian
- Віслюліна О. Д. *Typha* L. // Визначник рослин УРСР. Харків: Сільгоспвид., 1950. С. 913–914. Visyulina E. D. *Typha* L. // Vuznachnik roslin URSS. Kharkiv: Silgospvud., 1950. S. 913–914. [Visyulina E. D. *Typha* L. // The identification manual of vaskular plants of the Ukrainian Soviet Republic. Khar'kov: Silgospvyd, 1950. P. 913–914.] In Ukrainian
- Володченко В. С. *Typha* L. // Визначник рослин УРСР. Київ: Урожай, 1965. С. 45. Volodchenko V. S. *Typha* L. // Vuznachnik roslin URSS. Kiev: Urozhaj, 1965. S. 45. [Volodchenko V. S. *Typha* L. // The identification manual of vaskular plants of the Ukrainian Soviet Republic. Kiev: Urozhai, 1965. P. 45.] In Ukrainian
- Ворошилов В. Н. *Typha* L. // Определитель растений советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. С. 36–37. Voroshilov V. N. *Typha* L. // Opredelitel' rastenii sovetskogo Dal'nego Vostoka. M.: Nauka, 1982. S. 36–37. Voroshilov V. N. *Typha* L. // The identification manual of vascular plants of the Soviet Far East. Moscow: Nauka, 1982. P. 36–37. In Russian

- Голуб В. Б., Лактионов А. П., Бармин А. Н., Пилипенко В. Н. Конспект флоры сосудистых растений долины Нижней Волги. Тольятти, 2002. 50 с. Golub V. B., Laktionov A. P., Barmin A. N., Pilipenko V. N. Konspekt flory sosudistykh rastenii Nizhnei Volgi. Tol'yatti, 2002. 50 s. [Golub V. B., Laktionov A. P., Barmin A. N., Pilipenko V. N. Checklist of flora of vascular plants of the Lower Volga valley. Tol'yatti, 2002. 50 p.] In Russian
- Дорофеев П. И. Третичные флоры Западной Сибири. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 346 с. Dorofeev P. I. Tretichnye flory Zapadnoi Sibiri. M.–L.: Academic Press, 1963. 346 s. [Dorofeev P. I. Tertiary floras of Western Siberia. Moscow–Leningrad: Academic Press, 1963. 346 p.] In Russian
- Дорофеев П. И. Развитие третичной флоры СССР по данным палеокарпологических исследований. Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. Л.: АН СССР, 1964. 45 с. Dorofeev P. I. Razvitie tretichnoy flory SSSR po dannym paleokarpologicheskikh issledovaniy. Aveoref. diss. dokt. biol. nauk. L.: Academic Press, 1964. 45 s. [Dorofeev P. I. The development of tertiary flora of the USSR according to paleokarpological research. Thesis of Doct. Biol. Sci. Leningrad: Academic Press, 1964. 45 s.] In Russian
- Дорофеев П. И. К систематике третичных *Typha* // Палеокарпологические исследования кайнозоя. Минск: Наука и техника, 1982. С. 5–26. Dorofeev P. I. K sistematike trenichnykh *Typha* // Paleokarpologicheskie issledovaniya kainozoya. Minsk: Nauka i tekhnika, 1982. S. 5–26. [Dorofeev P. I. By taxonomy of tertiary *Typha* // Paleokarpological researches of Cainozoe. Minsk: Nauka i tekhnika, 1982. P. 5–26.] In Russian
- Ильин М. М. Полиплоидия, видообразование и миграция // Материалы по истории флоры и растительности СССР. 1963. Т. 4. С. 181–238. Il'in M. M. Poliploidiya, vidoobrazovanie i migratsiya // Materialy po istorii flory i rastitel'nosti SSSR. 1963. T. 4. S. 181–238. [Il'in M. M. Poliploidiya, speciation and migration // Proc. on history of flora and vegetation of the USSR. 1963. Vol. 4. S. 181–238.] In Russian
- Капитонова О. А., Дюкина Г. Р. Новый вид *Typha* (Typhaceae) из Удмуртии // Бот. журн. 2008. Т. 93. № 7. С. 1132–1134. Kapitonova O. A., Dyukina G. R. Novyi vid *Typha* (Typhaceae) iz Udmurtii // Bot. zhurn. 2008. T. 93. № 7. S. 1132–1134. [Kapitonova O. A., Dyukina G. R. A new species of *Typha* (Typhaceae) from Udmurtia // Bot. zhurn. 2008. Vol. 93. no. 7. S. 1132–1134.] In Russian
- Клоков М. В. Псаммофильные флористические комплексы на территории УССР (Опыт анализа псаммофитона) // Новости сист. высш. и низш. раст. Киев: Наукова думка, 1980. С. 90–149. Klovov M. V. Psammophilnye floristicheskie komplekxy na territorii USSR (Opyt analiza pssamofitona) // Novosti Syst. Vyssh. i Nizsh. Rast. Kiev: Naukova dumka, 1980. S. 90–149. [Klovov M. V. Psammophile floristic complexes in the territori of USSR (Pssamofiton analysis experience) // Novosti Syst. Vyssh. i Nizsh. Rast. Kiev: Naukova dumka, 1980. P. 90–149.] In Russian
- Клоков В. М., Краснова А. М. Замітка про українські роги (під *Typha*) // Укр. бот. журн. 1972. Т. 29. № 6. С. 687–695. Klovov V. M., Krasnova A. M. Zamitka pro ucrainski rogozy (rid *Typha*) // Ukr. Bot. zhurn. 1972. T. 29. № 6. S. 687–695. [Klovov V. M., Krasnova A. M. Note about the Ukrainian cattails (genus *Typha*) // Ukr. Bot. Journ. 1972. Vol. 29. no. 6. P. 687–695.] In Russian
- Комаров В. Л. Введение к флорам Китая и Монголии // Избранные сочинения. М.–Л.: Изд-во АН СССР. 1947. Т. 2. 377 с. Komarov V. L. Vvedenie k floram Kitaya i Mongolii // Izbrannye sochineniya. M.–L.: Izd-vo AN SSSR. 1947. T. 2. 377 s. [Komarov V. L. Introduction to floras of China and Mongolia // Selected Writings. Moscow–Leningrad: Academic Press, 1947. Vol. 2. 377 p.] In Russian
- Красноборов И. М., Короткова Е. М. Семейство Typhaceae // Флора Сибири. Новосибирск: Наука, 1988. Т. 1. С. 86. Krasnoborov I. M., Korotkova E. M. Semeistvo Typhaceae // Flora Sibiri. Novosibirsk: Nauka, 1988. T. 1. S. 86. [Krasnoborov I. M., Korotkova E. M. Family Typhaceae // Flora of Siberia. Novosibirsk: Nauka, 1988. Vol. 1. P. 86.] In Russian
- Краснов А. Н. Опыт истории развития флоры южной части Восточного Тянь-Шаня // Записки Русск. географ. общ. по общей географ. СПб., 1888. Т. 19. С. 333–342. Krasnov A. N. Opyt istorii razvitiya flory yuzhnoi chasti Vostochnogo Tyan'-Shanya // Zapiski Russk. geograf. obsch. po obschey the geograf. SPb, 1888. T. 19. S. 333–342. [Krasnov A. N. Experience of history of flora of a southern part of East Tien Shan development // Notes of Russ. Geograph. Society on General geography. SPb, 1888. Vol. 19. P. 333–342.] In Russian
- Краснова А. Н. К систематике рогоза широколистного (*Typha latifolia* L.) на территории СССР // Фауна и биология пресноводных организмов. Л.: Наука, 1987. С. 43–59. Krasnova A. N. K sistematike rogoza shirokolistnogo (*Typha latifolia* L.) na territorii SSSR // Fauna i biologiya presnovodnykh organismov. L.: Nauka, 1987. S. 43–59. [Krasnova A. N. To the taxonomy of *Typha latifolia* L. in the territory of the USSR // The fauna and biology of freshwater organisms. Leningrad: Nauka, 1987. P. 43–59.] In Russian
- Краснова А. Н. Семейство Typhaceae // Определитель высших растений Украины. Киев: Наукова Думка, 1987. С. 470. Krasnova A. N. Semeistvo Typhaceae // Opredelitel' vysshikh rastenii Ukrainy. Kiev: Naukova Dumka, 1987. S. 470. [Krasnova A. N. Family Typhaceae // The identification manual of vascular plants of the Ukraine. Kiev: Naukova Dumka, 1987. P. 470.] In Russian
- Краснова А. Н. Структура гидрофильной флоры техногенно трансформированных водоёмов Северо-Двинской водной системы. Рыбинск: Рыбинский Дом печати, 1999. 200 с. Krasnova A. N. Structura hydrofil'noi flory tekhnogenno transformirovannykh vodoymov Severo-Dvinskoi vodnoi systemy. Rybinsk: Rybinskii Dom Pechati, 1999. 200 s. [Krasnova A. N. The structure of the hydrophilic flora of technogenic transformed reservoirs of the North Dvina water system. Rybinsk: Rybinsk House of Press, 1999. 200 p.] In Russian
- Краснова А. Н. К систематике *Typha* L. подсемейства *Rohrbachia* Kronf. ex Riedl. (Typhaceae) // Укр. бот. журн. 2002. Т. 59. № 6. С. 702–707. Krasnova A. N. K sistematike *Typha* L. podseksiya *Rohrbachia* Kronf. ex Riedl. (Typhaceae) // Ukr. Bot. zhurn. 2002. T. 59. № 6. S. 702–707. [Krasnova A. N. On the taxonomy of *Typha* L. subsections *Rohrbachia* Kronf. ex Riedl. (Typhaceae) // Ukr. Bot. zhurn. 2002. Vol. 59. no. 6. P. 702–707.] In Russian
- Краснова А. Н. Центрально-азиатские связи видов секции *Engleria* (Leonova) Tzvel. рода *Typha* L. // Аридные экосистемы. 2009. Т. 15. № 1 (37). С. 50–55. Krasnova A. N. Central'no-aziatskie svyazi vidov seksii *Engleria*

- (Leonova) Tzvel. roda *Typha* L. // Aridnye ekosystemy. 2009. T. 15. № 1 (37). S. 50–55. [Krasnova A. N. Central Asian relations of species from the section *Engleria* (Leonova) Tzvel. of the genus *Typha* L. // Arid ecosystems. 2009. Vol. 15. no. 1 (37). P. 50–55.] In Russian
- Краснова А. Н. К систематике секции *Engleria* (Leonova) Tzvel. гидрофильного рода *Typha* L. // Биология внутренних вод. 2010. Т. 3. № 3. С. 229–233. Krasnova A. N. K systematike sectsii *Engleria* (Leonova) Tzvel. gidrofil'nogo roda *Typha* L. // Biologiya vnutrennikh vod. 2010. T. 3. № 3. S. 229–233. [Krasnova A. N. On the systematics of section *Engleria* (Leonova) Tzvel. of hydrophilic genus *Typha* L. // Inland water biology. 2010. Vol. 3. no. 3. P. 229–233.] In Russian
- Краснова А. Н. Гидрофильный род Рогоз *Typha* L. (в пределах бывшего СССР). Ярославль: Принтхауз, 2011. 186 с. Krasnova A. N. Gidrofil'nyi rod rogoz *Typha* L. (v predelakh byvshego SSSR). Yaroslavl: Printkhauz, 2011. 186 s. [Krasnova A. N. Hydrophilic genus *Typha* L. (within the limits of former USSR). Yaroslavl: Printkhauz, 2011. 186 p.] In Russian
- Краснова А. М. Эволюция підроду *Rohrbachia* (Kronf. ex Riedl.) A. Krasnova гідрофільного роду *Typha* L. // Укр. бот. журн. 2013. № 6. С. 741–747. Krasnova A. N. Evolyutsiya pidrodu *Rohrbachia* (Kronf. ex Riedl.) A. Krasnova gidrofil'nogo rodru *Typha* L. // Ukr. Bot. zhurn. 2013. № 6. S. 741–747. [Krasnova A. N. Subgenus *Rohrbachia* (Kronf. ex Riedl.) A. Krasnova of hydrophilic genus *Typha* L. evolution // Ukr. Bot. zhurn. 2013. no 6. P. 741–747.] In Ukrainian
- Краснова А. Н. Новый вид гидрофильного рода *Typha* L. (Typhaceae) Евразии // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2016. Т. 25, № 2. С. 201–206. Krasnova A. N. Novyi vid gidrofil'nogo roda *Typha* L. (Typhaceae) Evrasii // Samarskaya Luka: problemy regional'noi i global'noi ekologii. 2016. T. 25. № 2. S. 201–206. [Krasnova A. N. New species of hydrophilic genus *Typha* L. (Typhaceae) of Eurasia // Samarskaya Luka: problems of regional and global ecology. 2016. Vol. 25. no. 2. P. 201–206.] In Russian
- Краснова А. Н., Дурников Д. А. К систематике сибирских таксонов секции *Engleria* (Leonova) Tzvel. рода *Typha* L. // Turczaninowia. 2003. Т. 6. Вып. 2. С. 8–15. Krasnova A. N., Durnikin D. A. K sistematike sibirskikh taksonov sectsii *Engleria* (Leonova) Tzvel. roda *Typha* L. // Turczaninowia. 2003. T. 6. Vup. 2. S. 8–15. [Krasnova A. N., Durnikin D. A. To the systematics of Siberian taxa of section *Engleria* (Leonova) Tzvel. of the genus *Typha* L. // Turczaninowia. 2003. Vol. 6. Iss. 2. P. 8–15.] In Russian
- Криштофович А. Н. Происхождение флоры Ангарской суши // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1958. Т. 3. С. 3–41. Krishtofovich A. N. Proiskhozhdenie flory Angarskoi sushi // Materialy po istorii flory i rastitel'nosti SSSR. M.–L.: Izd-vo AN SSSR, 1958. T. 3. S. 3–41. [Krishtofovich A. N. Origin of the flora of Angara land // Proc. on history of flora and vegetation of the USSR. Moscow–Leningrad: Academic Press, 1958. Vol. 3. P. 3–41.] In Russian
- Криштофович А. Н. Эволюция растительного покрова в геологическом прошлом и её основные факторы // Материалы по истории флоры и растительности СССР. 1946. Т. 2. С. 21–86. Krshitofovich A. N. Evolutsiya rastitel'nogo pokrova v geologicheskom proshlom i eyo osnovnye factory // Materialy po istorii flory i rastitel'nosti SSSR. 1946. T. 2. S. 21–86. [Krshitofovich A. N. Evolution of vegetation in the geological past and its main factors // Proc. on history of flora and vegetation of the USSR. 1946. Vol. 2. P. 21–86.] In Russian
- Кузьмичев А. И. Гидрофильная флора юго-запада Русской равнины и её генезис. СПб.: Гидрометеиздат, 1992. 215 с. Kuz'michyov A. I. Gidrofil'naya flora yugo-zapada Russkoi ravniny i eyo genesis. SPb.: Hydrometeoizdat, 1992. 215 s. [Kuz'michyov A. I. Hydrophilic flora of the southwest of Russian plain and it genesis. SPb.: Hydrometeoizdat, 1992. 215 p.] In Russian
- Крылов П. Н. Флора Западной Сибири. Томск, 1927. Т. 1. 117 с. Krilov P. N. Flora Zapadnoi Sibiri. Tomsk, 1927. T. 1. 117 s. [Krilov P. N. Flora of Western Siberia. Tomsk, 1927. Vol. 1. 117 p.] In Russian
- Лавренко Е. М. О некоторых основных задачах изучения географии и истории растительного покрова субаридных и аридных районов СССР и сопредельных стран // Бот. журн. 1965. Т. 50, № 9. С. 1260–1267. Lavrenko E. M. O nekotorykh osnovnykh zadachakh izucheniya geografii i istorii rastitel'nogo pokrova subaridnykh i aridnykh raionov SSSR i sopredel'nykh stran // Bot. zhurn. 1965. T. 50. № 9. S. 1260–1267. [Lavrenko E. M. About some basic problems of studying the geography and history of vegetation of subarid and arid regions of the USSR and adjacent countries // Bot. zhurn. 1965. Vol. 50. no. 9. P. 1260–1267.] In Russian
- Леонова Т. Г. Обзор видов рода *Typha* L. европейской части СССР // Нов. сист. высш. раст. 1976. Т. 13. С. 8–15. Leonova T. G. Obzor vidov roda *Typha* L. evropeiskoi chasti SSSR // Novosti Syst. Vyssh. Rast. 1976. T. 13. S. 8–15. [Leonova T. G. Review of species of the genus *Typha* L. in the European part of the USSR // Novosti Syst. Vyssh. Rast. 1976. Vol. 13. P. 8–15.] In Russian
- Леонова Т. Г. Семейство Рогозовые // Флора европейской части СССР. Л.: Наука, 1979. Т. 4. С. 326–330. Leonova T. G. Semeistvo Rogozovye // Flora evropeiskoi chasti SSSR. L.: Nauka, 1979. T. 4. S. 326–330. [Leonova T. G. Family Typhaceae // Flora of the European part of the USSR. L.: Nauka, 1979. Vol. 4. P. 326–330.] In Russian
- Летопись Российской Академии наук. СПб.: Наука, 2000. Т. 1.1. 867 с. [Letopis' Rossiiskoi Akademii nauk. SPb.: Nauka. 2000. T. 1.1. 867 s. Annals of the Russian Academy of Sciences. St.-Petersburg: Nauka, 2000. Vol. 1.1. 867 p.] In Russian
- Лисицына Л. И., Папченков В. Г. Флора водоёмов России: Определитель сосудистых растений. М.: Наука, 2000. 237 с. Lisitsyna L. I., Papchenkov V. G. Flora vodoymov Rossii: Opredelitel' sosudistykh rastenii. M.: Nauka. 2000. 237 s. [Lisitsyna L. I., Papchenkov V. G. Flora of the water bodies of Russia: The identification manual of vascular plants. Moscow: Nauka, 2000. 237 p.] In Russian
- Мавродиев Е. В. *Rohrbachia* — новый род семейства Typhaceae // Бот. журн. 2001. Т. 89, № 9. С. 120–124. Mavrodiiev E. V. *Rohrbachia* — novyi rod semeistva Typhaceae // Bot. zhurn. 2001. T. 89. № 9. S. 120–124. [Mavrodiiev E. V. *Rohrbachia* — a new genus of family Typhaceae // Bot. zhurn. 2001. Vol. 89. no. 9. P. 120–124.] In Russian

- Мавродиев Е. В., Капитонова О. А. Таксономический состав рогозовых (Typhaceae) флоры европейской части России // Новости сист. высш. раст. 2015. Т. 46. С. 5–24. Mavrodiev E. V., Kapitonova O. A. // Novosti Syst. Vyssh. Rast. 2015. Vol. 46 S. 5–24. [Mavrodiev E. V., Kapitonova O. A. Taxonomic composition of Typhaceae of the flora of European Russia // Novosti Syst. Vyssh. Rast. 2015. Vol. 46. P. 5–24.] In Russian
- Маринка–Волго–Балт. История создания и развития Мариинской водной системы. Альманах / Вологда, 2011. 336 с. Marinka–Volgo–Balt. Istoriya sozdaniya i razvitiya Mariinskoy vodnoi systemy. Al'manach / Vologda, 2011. 336 s. [Marinka–Volgo–Balt. History of building and development of Mariinskaya water system. Almanac / Vologda, 2011. 336 p.] In Russian
- Никитин В. П. Палеокарпология и стратиграфия палеогена и неогена Азиатской России. Новосибирск: Гео, 2006. 229 с. Nikitin V. P. Paleokarpologiya i stratigraphiya paleogena i neogena Aziatskoi Rossii. Novosibirsk: Geo, 2006. 229 s. [Nikitin V. P. Paleokarpologiya and stratigraphy of Paleogene and Neogene of Asiatic Russia. Novosibirsk: Geo, 2006. 229 p.] In Russian
- Пешкова Г. А. Флорогенетический анализ степной флоры Южной Сибири. Новосибирск: Наука, 2001. 192 с. Peshkova G. A. Florogeneticheskii analiz stepnoi flory Uyzhnoi Sibiri. Novosibirsk: Nauka, 2001. 192 s. [Peshkova G. A. Florogenetic analysis of the steppe flora of Southern Siberia. Novosibirsk: Nauka, 2001. 192 p.] In Russian
- Победимова Е. Г. Новые виды кавказской флоры // Бот. матер. гербария БИН АН СССР. 1950. Т. 12. С. 21. Pobedimova E. G. Novye vidy kavkazskoi flory // Bot. mater. gerbariya. BIN AN SSSR. 1950. T. 12. S. 21. [Pobedimova E. G. New species of Caucasian flora / Bot. proc. herbarium BIN AN SSSR. 1950. Vol. 12. P. 21.] In Russian
- Попов М. Г. Основные черты развития флоры Средней Азии // Бюлл. Среднеазиатского гос. пед. ун-та. 1927. Вып. 15. С. 239–292. Popov M. G. Osnovnye cherty razvitiya flory Tsentral'noi Azii // Byull. Sredneaziatskogo gos. ped. un-ta. 1927. Vyp. 15. S. 239–292. [Popov M. G. The main features of the development of Central Asian flora // Bull. of the Central Asian State pedagogical University 1927. Iss. 15. P. 239–292.] In Russian
- Реввердатто В. В., Сергиевская Л. П. Typhaceae // Конспект приенисейской флоры. Томск: ТГУ, 1937. Т. 1. С. 32–33. Reverdatto V. V., Sergievskaya L. P. Typhaceae // Konspekt prieniseiskoi flory. Tomsk: TGU, 1937. T. 1. S. 32–33. [Reverdatto V. V., Sergievskaya L. P. Typhaceae // Check list of the Yenisei flora. Tomsk: TGU, 1937. Vol. 1. P. 32–33.] In Russian
- Синицын В. М. Центральная Азия. М.: Гос. изд-во географич. лит., 1959. 456 с. Sinitsyn V. M. Tsentral'naya Aziya. M.: Gos. izd-vo geografich. lit., 1959. 456 s. [Sinitsyn V. M. The Central Asia. Moscow: State publishing house of geographical literature, 1959. 456 p.] In Russian
- Систематические заметки по материалам Гербария Томского университета (Typhaceae). Томск, 1927. Вып. 1. С. 1. Sistematische zametki po materialam Gerbariya Tomskogo universiteta (Typhaceae). Tomsk, 1927. Vyp. 1. S. 1. [Systematic reviews based on the Tomsk University Herbarium (Typhaceae), Tomsk, 1927. Iss. 1. P. 1.] In Russian
- Тахтаджян А. Л. Грани эволюции. СПб.: Наука, 2007. 326 с. Takhtadzhyan A. L. Grani evolyutsii. SPb.: Nauka, 2007. 326 s. [Takhtadzhyan A. L. Verge of evolution. St.-Petersburg: Nauka, 2007. 326 p.] In Russian
- Урусов В. М. О маятниковой гибридизации у сосудистых растений в системе стадиял–межстадиял в Евразии // Исследования и конструирование ландшафтов Дальнего Востока и Сибири. 2001. Вып. 5. С. 206–222. Urusov V. M. O mayatnikovoi hibridizatsii u sosudistyx rastenii v systeme stadial–mezhsadial v Eurazii // Issledovaniya i konstruirovaniye landshaftov Dalnego Vostoka i Sibiri. 2001. Vyp. 5. S. 206–222. [Urusov V. M. About pendular hybridization in vascular plants in stadial–interstadial system in Eurasia // Research and reconstruction of the Far East and Siberia landscapes. 2001. № 3. S. 206–222.] In Russian
- Федченко Б. А. Семейство Typhaceae // Флора СССР. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1934. Т. 1. С. 210–216. Fedchenko B. A. Semeistvo Typhaceae // M.–L.: AN SSSR, 1934. Vol. 1. S. 210–216. [Fedchenko B. A. Family Typhaceae // Flora of the USSR. Moscow–Leningrad: Academic Press, 1934. Vol. 1. S. 210–216.] In Russian
- Федченко Б. А. Заметка о *Typha minima* в Европейской России // Бот. матер. Гербария ГБС РСФСР. 1923. Т. 4. Вып. 1. С. 24. Fedchenko B. A. Zametka o *Typha minima* v Evropeiskoi Rossii // Bot. mater. Gerbariya GBs RSFSR. 1923. T. 4. Vyp. 1. S. 24. [Fedchenko B. A. Note about *Typha minima* in the European Russia // Bot. proc. of herbarium of the Main Bot. Garden of RSFSR. 1923. Vol. 4. Iss. 1. P. 24.] In Russian
- Филипченко Ю. А. Эволюционная идея в биологии: Исторический обзор эволюционных учений XIX века. М.: Librokom, 2012. 224 с. Filipchenko Yu. A. Evolyutsionnaya ideya v biologii: Istoricheskii obzor evolyutsionnykh uchenii XIX veka. M.: Librokom, 2012. 224 s. [Filipchenko Yu. A. The evolutionary idea in biology: Historical overview of the evolutionary doctrines of the XIX century. Moscow: Librokom, 2012. 224 p.] In Russian
- Хохряков А. П. Закономерности эволюции растений. Новосибирск: Наука, 1975. 202 с. Khokhryakov A. P. Zakonomernosti evolyutsii rastenii. Novosibirsk: Nauka, 1975. 202 s. [Khokhryakov A. P. The regularities of plants evolution. Novosibirsk: Nauka, 1975. 202 p.] In Russian
- Цвелёв Н. Н. Заметки о некоторых гидрофильных растениях флоры СССР // Новости сист. высш. раст. 1984. Т. 21. С. 232–242. Tzvelev N. N. Zametki o nekotorykh hydrophil'nykh rasteniaykh flory SSSR // Novosti Syst. Vyssh. Rast. 1984. T. 21. S. 232–242. [Tzvelev N. N. Note about some hydrophilic plants of USSR flora // Novosti Syst. Vyssh. Rast. 1984. Vol. 21. P. 232–242.] In Russian
- Цвелёв Н. Н. Typhoideae // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1996. Т. 8. С. 355–357. Tzvelev N. N. Typhoideae // Sosudistye rasteniya sovetского Dal'nego Vostoka. SPb., 1996. T. 8. S. 355–357. [Tzvelev N. N. Typhoideae // Vascular plants of the Soviet Far East. St.-Petersburg, 1996. Vol. 8. P. 355–357.] In Russian
- Цвелёв Н. Н. О лютиках (*Ranunculus* L., Ranunculaceae) секции *Ranunculus* в Восточной Европе // Новости сист. высш. раст. 1996. Т. 30. С. 53–78. Tzvelev N. N. O lyutikakh (*Ranunculus* L., Ranunculaceae) sektsii *Ranunculus* v Vostochnoi Evrope // Novosti Syst. Vyssh. Rast. 1996. Vol. 30. S. 53–78. [Tzvelev N. N. About buttercups (*Ranunculus* L., Ranunculaceae) section *Ranunculus* in the Eastern Europe // Novitates Systematicae Plantarum Vascularium. 1996. Vol. 30. P. 53–78.] In Russian

- Черепнин Л. М. Флора южной части Красноярского края. Красноярск, 1957. Вып. 1. 96 с. Cherepnin L. M. Flora yuzhnoi chasti Krasnoyarskogo kraia. Krasnoyarsk, 1957. Vyp. 1. 96 s. [Cherepnin L. M. Flora of a southern part of Krasnoyarsk Krai. Krasnoyarsk, 1957. Iss. 1. 96 p.] In Russian
- Чумаков Н. М. Теплая биосфера // Природа. 1997. № 5 S. 66–80. Chumakov N. M. Tyoplaya biosfera // Priroda. 1997. № 5. S. 66–80. [Chumakov N. M. Warm Biosphere // Priroda. 1997. no. 5. P. 66–80.] In Russian
- Шеляг-Сосонко Ю. Р., Артемчук И. В. О распространении рогоза бетулонского *Typha bethulona* Costa в западных областях УССР // Щорічн. Укр. бот. товари. 1959. С. 23. Shelyag-Sosonko Yu. R., Artemchuk I. V. O rasprostranenii rogoza betulonskogo *Typha bethulona* Costa v zapadnykh oblastiakh USSR // Schorichnik Ukr. bot. tovaristva. 1959. S. 23. [Shelyag-Sosonko Yu. R., Artemchuk I. V. On the distribution of the *Typha bethulona* Costa in the west regions of the Ukrainian Soviet Socialist Republic // Schorichnik. Ukrainskogo tovaristva. 1959. P. 23. In Russian
- Шенников А. П., Йоффе А. Ф. К биологии пустынных злаков-эфемеров // Бот. журн. 1944. № 1. С. 18–28. Shennikov A. P., Joffe A. F. K biologii pustynnykh zlakov-efemerov // Bot. zhurn. 1944. № 1. S. 18–28. [Shennikov A. P., Joffe A. F. On the biology of desert ephemera grasses // Bot. zhurn. 1944. 1944. № 1. S. 18–28.] In Russian
- Юрцев Б. А. Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии. Л.: Наука, 1974. 159 с. Yurtsev B. A. Problemy botanicheskoi geografii Severo-Vostochnoi Azii. L.: Nauka, 1974. 159 s. [Yurtsev B. A. Problems of botanic geography of Northeast Asia. Leningrad: Nauka, 1974. 159 p.] In Russian
- Ascherson P., Graebner P. Typhaceae // Synopsis der Mitteleuropaischen flora. Leipzig, 1893. Vol. 1. P. 270–278.
- Baranov A., Skvortzov B. Diagnoses plantarum novarum et minus cognitarum Mandshuriae. Harbin, 1943. 9 p. In Russian
- Borza A. Typhaceae // Flora si vegetatia vâii Sebeşului. Academiei Republicii Populare Romine. 1959. 318 p. (*Typha*, p. 78). In Romanian
- Casper S. J., Krausch H.-D. Familie Typhaceae // Sußwasserflora von Mitteleuropaea. Jena: Gustav Fischer Verlag, 1980. Band 23. Teil 1. 403 p. (*Typha*, p. 91).
- Fisch G., Meyer F. *Typha* // Bulletin de la classe physico-mathem. de l'Academie Imper. des scienc. St.-Petersburg, 1845. Vol. 3. No 1. P. 101–107. In Russian
- Graebner P. Typhaceae und Sparganiaceae // Das Pflanzenreich. Leipzig, 1900. Bd. 2. IV, 8. 18 s. In German
- Koch W. D. J., Sonder O. W. Typhaceae // Synopsis Flora Germanicae et Helveticae. Hamburg, 1844. S. 786.
- Krasnova A. N., Vasjukov V. M. Validation of three species of *Typha* L. (Typhaceae) from European Russia // Skvortsovia. 2016. Vol. 2 (in press).
- Kronfeld M. Monographie der Gattung *Typha* Tourn. // Verh. Zool.-bot. Ges. Wien, 1889. 192 p.
- Kulczynski S. Typhaceae, In: Das boreale und arktisch-aline Element in der Mitteleuropäischen Flora // Bull. Acad. Polon. Sci. Sér. Sci. Biol. 1923(1924). S. 127–214.
- Linnaei C. Typhaceae // Species plantarum. Holmiae, 1753. Vol. 2. P. 971.
- Presl C. *Typha orientalis* Presl. // Epimeliae Botanicae, 1849. P. 239.
- Riedl H. Typhaceae // Flora Iranica. Vienna, 1970. Vol. 71. P. 8–14.
- Schur P. I. F. *Typha* // Enumeratio plantarum Transsilvanicae. Vindobonae, 1876. P. 637.
- Simonkai L. *Typha* // Enumeratio plantarum Transsilvanicae. Budapest, 1886. P. 514–515.
- Schnizlein A. Typhaceae // Natuerliche pflanzen-familie. Noebdlingen: Drück und Verlag C. H. Beck'schen Buchhandlung, 1845. 28 s.
- Sonder O.W. *Typha* // Flora Hamburgensis. Hamburg, 1851. S. 506.
- Sun Kun, Simpson D. A. Typhaceae // Fl. China. Harvard, 2010. Vol. 23. P. 161–163.
- Stoyanov N., Stefanov B. Typhaceae // Flora на България. Sofia, 1933. Ed. 2. 479 s.
- Topa E. Typhaceae // Flora RSR. Bucurehti, 1966. Vol. 11. P. 94–100.
- Zapalowicz H. Typhaceae / Kriticzniy pereglad roslinnosti Galichii. Conspectus florae Galiciae criticus. Krakowie, 1906. Vol. 1. P. 234.

## HYDROPHILIC GENUS *TYPHA* L. AND SUBGENUS *ROHRBACHIA* (KRONF. EX RIEDL) A. KRASNOVA (TYPHACEAE) IN EURASIA: SYSTEMATICS, EVOLUTION

A. N. Krasnova

Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS

Russia, 152742, Yaroslavl reg., Nekouz distr., Borok, e-mail: krasa@ibiw.yaroslavl.ru

Systematics of modern sections of genus *Typha* L. and subgenus *Rohrbachia* (Kronf. ex Riedl) A. Krasnova (Typhaceae) of Eurasia is considered. Evolution scenarios in the different geological periods of Cainozoic are suggested.

**Key words:** genus *Typha*, subgenus *Rohrbachia*, evolution, Cainozoic, Eurasia.



## АННОТИРОВАННЫЙ СПИСОК ШТАММОВ ДЕСМИДИЕВЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ ТРОПИЧЕСКОГО РЕГИОНА ИЗ КОЛЛЕКЦИИ ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ ВНУТРЕННИХ ВОД ИМ. И. Д. ПАПАНИНА РАН

П. В. Кулизин<sup>1</sup>, Н. А. Мартыненко<sup>2,3</sup>, Е. С. Гусев<sup>4</sup>

<sup>1</sup>Нижегородский национальный исследовательский университет им. Н. И. Лобачевского  
603950, г. Нижний Новгород, просп. Гагарина, 23, e-mail: june10-07-95as@ya.ru

<sup>2</sup>Пермский государственный национальный исследовательский университет

614068, г. Пермь, ул. Букирева, 15.

<sup>3</sup>Пермское отделение ГосНИОРХ

614002, г. Пермь, ул. Чернышевского, 3.

<sup>4</sup>Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН

152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, Борок

В работе представлен аннотированный список штаммов водорослей порядка Desmidiales из тропического региона, поддерживаемых в коллекции Института биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН. В коллекции представлены штаммы, выделенные из водоёмов Вьетнама и Индонезии. Всего в коллекции поддерживается 60 видов тропических десмидиевых водорослей.

*Ключевые слова:* десмидиевые водоросли, Вьетнам, Индонезия, коллекция культур.

### ВВЕДЕНИЕ

Коллекция культур водорослей в Институте биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН образована в 50-х годах XX века. В 2003 году она была зарегистрирована в международной федерации коллекций культур (WFCC) как BOROK WDCM602. В коллекции широко представлены штаммы различных таксономических групп водорослей. Формирование коллекции культур тропических водорослей началось в 2011 г., когда были выделены первые штаммы водорослей из проб, собранных в Центральном и Южном Вьетнаме. Основные задачи создания коллекции — изучение биогеографии пресноводных водорослей, а также исследование их морфологического и генетического разнообразия и уточнение филогении различных групп. Одной из целей поддержания коллекции является поиск ценных штаммов для целей биотехнологии. Поддержание биологических коллекций — одно из приоритетных направлений при изучении и сохранении биоразнообразия и биоресурсов на территории Российской Федерации (Новаковская, Патова, 2012). В базе данных WDCM представлен ряд крупных российских коллекций водорослей, таких как IPPAS (Москва, Институт физиологии растений РАН), CALU (Санкт-Петербург, Санкт-Петербургский государственный университет), SYCO (Сыктывкар, Институт биологии Коми НЦ УрО РАН), BCAC (Башкортостан, Башкирский государственный педагогический университет).

Для вовлечения штаммов в научный оборот необходима публикация каталогов культивируемых штаммов и размещение информации о коллекции в интернете. Цель настоящей работы — представить аннотированный список штаммов десмидиевых водорослей (Desmidiales, Zygnematales) из коллекции BOROK WDCM602.

### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В коллекции тропических водорослей представлены штаммы, выделенные из водоёмов Вьетнама и Индонезии в 2010–2014 гг. Пробы отбирали планктонной сетью с ячейками 20 микрон. Пипеткой выделяли отдельные клетки, промывали в каплях стерилизованной воды и помещали в лунку (300 мкл) планшета для иммуноферментного анализа. После трех недель роста альгологически чистые культуры переносили в чашки Петри диаметром 40 мм. Для выращивания водорослей использовали среду Waris-H (McFadden, Melkonian, 1986) и WC (Andersen, 2005) с буфером TRIS. Культуры поддерживаются в камере с прозрачной дверью при температуре 10–12°C и искусственном освещении с циклом 12 ч освещения и 12 темноты. Для приведённых штаммов имеются выделенные образцы ДНК и фотографии. Виды определяли с использованием следующих литературных источников: Косинская (1960), Scott & Prescott (1961), Nurul Islam & Yusuf Haroon (1980), Паламарь-Мордвинцева (1982), Ling & Tyler (2000), Coesel & Meesters (2007), Coesel & Meesters (2013).

### РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В настоящее время в коллекции BOROK WDCM601 поддерживается в живом состоянии 42 штамма, представляющих 40 видов и внутривидовых таксонов десмидиевых водорослей из Вьетнама и 35 штаммов (20 видов и внутривидовых таксонов) из Индонезии, принадлежащих 17 родам. Также в работе представлен один штамм рода *Netrium* (Nägeli) Itzigsohn & Rothe (пор. Zygnematales).

**Список штаммов десмидиевых водорослей тропического региона,  
содержащихся в коллекции BOROK WDCM602**

**Штаммы, выделенные из водоёмов Вьетнама**

***Euastridium staurastroides* Carter.** Штамм BOROK VN 3.

Сбор и изол.: Е. С. Гусев (2010). Вьетнам, пров. Донгнай, нац. парк Каттъян, оз. Даучон (Hồ Dầu Tron), 10.09.10, коорд. 11°28.468' с.ш., 107°20.496' в.д. Идентификация: Е. С. Гусев. Среда WC и Waris-H.

***Euastrum spinulosum* Delp.** BOROK VN 7.

Сбор и изол.: Е. С. Гусев (2010). Вьетнам, пров. Кханьхоа, вдхр. Суоичау (Hồ Suối Trầu), коорд. 12°30.106' с.ш., 109°02.411' в.д. Идентификация: Е. С. Гусев. Среда Waris-H.

***Euastrum praemorsum* (Nordstedt) Schmidle.** BOROK VN 12.

Сбор и изол.: Е. С. Гусев (2010). Вьетнам, пров. Кханьхоа, п-ов Камрань, болото, 24.08.2010, коорд. 12°04.655' с.ш., 109°11.209' в.д. Идентификация: П. В. Кулизин. Среда WC.

***Euastrum gayanum* De Toni.** BOROK VN 14.

Сбор и изол.: Е. С. Гусев (2010). Вьетнам, пров. Кханьхоа, вдхр. Камлам (Hồ Cam Lâm), коорд. 12°06.233' с.ш., 109°05.083' в.д. Идентификация: Е. С. Гусев. Среда WC.

***Pleurotaenium cf. trabecula* Nägeli.** BOROK VN 21.

Сбор и изол.: Е. С. Гусев (2010). Вьетнам, пров. Донгнай, нац. парк Каттъян, оз. Баучим (Hồ Bàu Chim), 24.11.2010, коорд. 11°28.826' с.ш., 107°22.641' в.д. Идентификация: П. В. Кулизин. Среда WC.

***Pleurotaenium trabecula* Nägeli.** BOROK VN 28.

Сбор и изол.: Е. С. Гусев (2010). Вьетнам, пров. Ламдонг, река Даним (Đà Nhím) перевал Thuc Ong Thung, 28.10.2010, коорд. 12°11.302' с.ш., 108°41.127' в.д. Идентификация: П. В. Кулизин. Среда WC.

***Netrium digitus* (Ehrbg.) Itziges. & Rothe.** BOROK VN 41.

Сбор и изол.: Е. С. Гусев (2010). Вьетнам, пров. Ламдонг, вдхр. Намфыонг (Hồ Nam Phương), 31.10.2010, коорд. 11°33.546' с.ш., 107°49.281' в.д. Идентификация: П. В. Кулизин. Среда WC.

***Closterium braunii* Reinsch.** BOROK VN 42.

Сбор и изол.: Е. С. Гусев (2010). Вьетнам, пров. Кханьхоа, п-ов Камрань, болото, 7.10.2010, коорд. 12°00.285' с.ш., 109°12.715' в.д. Идентификация: П. В. Кулизин. Среда WC.

***Actinotaenium cf. wollei* (West & G.S.West) Teiling.** BOROK VN 57.

Сбор и изол.: Е. С. Гусев (2010). Вьетнам, пров. Кханьхоа, р. Зау (Dau), коорд. 12°08.267' с.ш., 109°02.307' в.д. Идентификация: П. В. Кулизин. Среда WC.

***Gonatozygon* sp.** BOROK VN 66.

Сбор и изол.: Е. С. Гусев (2010). Вьетнам, пров. Кханьхоа, п-ов Камрань, врем. водоём, 13.11.2010, коорд. 12°02.109' с.ш., 109°12.390' в.д. Идентификация: П. В. Кулизин. Среда WC.

***Cosmarium regulare* Schmidle.** BOROK VN 71.

Сбор и изол.: Е. С. Гусев (2010). Вьетнам, пров. Кханьхоа, п-ов Камрань, болото, 13.11.2010, коорд. 12°04.658' с.ш., 109°11.113' в.д. Идентификация: П. В. Кулизин. Среда WC.

***Cosmarium cf. subspicosum* Nordstedt.** BOROK VN 72.

Сбор и изол.: Е. С. Гусев (2010). Вьетнам, пров. Даклак, вдхр. Еао (Hồ Eao), 28.07.2010, коорд. 12°43.165' с.ш., 108°29.225' в.д. Идентификация: П. В. Кулизин. Среда WC.

***Cosmarium portianum* Arch. var. *nephroideum* Witr.** BOROK VN 75

Сбор и изол.: Е. С. Гусев (2010). Вьетнам, пров. Ламдонг, вдхр. Даша (Hồ Đa Sa), 30.10.2010, коорд. 11°42.882' с.ш., 108°07.970' в.д. Идентификация: П. В. Кулизин. Среда WC.

***Cosmarium regnesii* Reinsch.** BOROK VN 78

Сбор и изол.: Е. С. Гусев (2010). Вьетнам, пров. Кханьхоа, вдхр. Каудой (Hồ Cầu Đôi), 13.10.2010, коорд. 12°15.750' с.ш., 109°04.012' в.д. Идентификация: П. В. Кулизин. Среда WC.

***Cosmarium contractum* Kirch.** BOROK VN 80

Сбор и изол.: Е. С. Гусев (2010). Вьетнам, пров. Кханьхоа, п-ов Камрань, болото, 13.11.2010, коорд. 12°04.65' с.ш., 109°11.133' в.д. Идентификация: П. В. Кулизин. Среда WC.

***Cosmarium contractum* Kirch. var. *ellipsoideum* (Elfv.) West et West.** BOROK VN 82

Сбор и изол.: Е. С. Гусев (2010). Вьетнам, пров. Кханьхоа, п-ов Камрань, карьер (озеро), 13.11.2010, коорд. 12°04.824' с.ш., 109°10.996' в.д. Идентификация: П. В. Кулизин. Среда WC.

***Cosmarium portianum* Arch.** BOROK VN 85

Сбор и изол.: Е. С. Гусев (2010). Вьетнам, пров. Кханьхоа, п-ов Камрань, оз. Конхо (Hồ Con Hồ), 07.10.2010, коорд. 11°54.067' с.ш., 109°14.240' в.д. Идентификация: П. В. Кулизин. Среда WC.

***Cosmarium contractum* Kirch. var. *ellipsoideum* (Elfv.) West et West.** BOROK VN 87

Сбор и изол.: Е. С. Гусев (2010). Вьетнам, пров. Кханьхоа, пруд рядом с вдхр. Дабан (Hồ Đá Bàn), 16.09.2010, коорд. 12°37.723' с.ш., 109°06.669' в.д. Идентификация: П. В. Кулизин. Среда WC.

***Cosmarium quadrum* Lund. BOROK VN 88**

Сбор и изол.: Е. С. Гусев (2010). Вьетнам, пров. Кханьхоа, вдхр. Суоичау (Hồ Suối Trầu), коорд. 12°30.106' с.ш., 109°02.411' в.д. Идентификация: П. В. Кулизин. Среда WC.

***Cosmarium granatum* Breb. var. *delpontei* Gutwinski. BOROK VN 89**

Вьетнам, пров. Ламдонг, вдхр. Дарон (Hồ Đa Ròn), 29.10.2010, коорд. 11°46.785' с.ш., 108°26.868' в.д. Идентификация: П. В. Кулизин. Среда WC.

***Cosmarium* sp. BOROK VN 90**

Сбор и изол.: Е. С. Гусев (2010). Вьетнам, пров. Донгнай, нац. парк Каттхен, оз. Баучим (Hồ Bàu Chim), 24.11.2010, коорд. 11°28.826' с.ш., 107°22.641' в.д. Идентификация: П. В. Кулизин. Среда WC.

***Cosmarium regnesii* Reinsch. BOROK VN 92**

Сбор и изол.: Е. С. Гусев (2010). Вьетнам, пров. Кханьхоа, вдхр. Каудой (Hồ Câu Đồi), 13.10.2010, коорд. 12°15.750' с.ш., 109°04.012' в.д. Идентификация: П. В. Кулизин. Среда WC.

***Cosmarium* cf. *subadoxum* Gronblad. BOROK VN 94**

Сбор и изол.: Е. С. Гусев (2010). Вьетнам, пров. Донгнай, нац. парк Каттхен, временный водоём в лесу, 11.09.2010, коорд. 11°24.433' с.ш., 107°24.8' в.д. Идентификация: П. В. Кулизин. Среда WC.

***Staurostrum monticulosum* Brébisson in Ralfs. BOROK VN 95**

Сбор и изол.: Е. С. Гусев (2010). Вьетнам, пров. Донгнай, нац. парк Каттхен, временный водоём в лесу, 11.09.2010, коорд. 11°24.433' с.ш., 107°24.8' в.д. Идентификация: П. В. Кулизин. Среда WC.

***Xanthidium acanthophorum* Nordst. BOROK VN 102**

Сбор и изол.: Е. С. Гусев (2010). Вьетнам, пров. Кханьхоа, пруд рядом с вдхр. Дабан (Hồ Đá Bàn), 16.09.2010, коорд. 12°37.723' с.ш., 109°06.669' в.д. Идентификация: П. В. Кулизин. Среда WC.

***Cosmarium nudum* (W.B.Turner) Gutwinski BOROK VN 106**

Сбор и изол.: Е. С. Гусев (2010). Вьетнам, пров. Кханьхоа, п-ов Камрань, болото, 24.08.2010, коорд. 12°04.655' с.ш., 109°11.209' в.д. Идентификация: П. В. Кулизин. Среда WC.

***Cosmarium phaseolus* Ralfs. BOROK VN 109**

Сбор и изол.: Е. С. Гусев (2010). Вьетнам, пров. Кханьхоа, вдхр. Кэйсунг (Hồ Cây Sung), 18.08.2010, коорд. 12°13.958' с.ш., 108°58.360' в.д. Идентификация: П. В. Кулизин. Среда WC.

***Staurodesmus* cf. *dejectus* (Breb.) Teil. BOROK VN 122**

Сбор и изол.: Е. С. Гусев (2010). Вьетнам, пров. Ламдонг, вдхр. Даша (Hồ Đa Sa), 30.10.2010, коорд. 11°42.882' с.ш., 108°07.970' в.д. Идентификация: П. В. Кулизин. Среда WC.

***Staurodesmus clepsydra* (Nordst.) Teil. BOROK VN 123**

Вьетнам, пров. Кханьхоа, п-ов Камрань, карьер, 24.08.2010, коорд. 12°04.763' с.ш., 109°11.131' в.д. Идентификация: П. В. Кулизин. Среда WC.

***Staurostrum avicula* Breb. BOROK VN 125**

Сбор и изол.: Е. С. Гусев (2010). Вьетнам, пров. Кханьхоа, п-ов Камрань, оз. Конхо (Hồ Con Hổ), 07.10.2010, коорд. 11°54.067' с.ш., 109°14.240' в.д. Идентификация: П. В. Кулизин. Среда WC.

***Staurodesmus corniculatum* (Lundell) Teil. BOROK VN 131**

Сбор и изол.: Е. С. Гусев (2010). Вьетнам, пров. Кханьхоа, п-ов Камрань, оз. Конхо (Hồ Con Hổ), 07.10.2010, коорд. 11°54.067' с.ш., 109°14.240' в.д. Идентификация: П. В. Кулизин. Среда WC.

***Staurostrum punctulatum* Brébisson in Ralfs. BOROK VN 132**

Сбор и изол.: Е. С. Гусев (2010). Вьетнам, пров. Ламдонг, вдхр. Суоиванг (Hồ Suối Vàng), 28.10.2010, коорд. 12°00.373' с.ш., 108°22.658' в.д. Идентификация: П. В. Кулизин. Среда WC.

***Staurostrum indentatum* (West & G.S.West) Teiling f. *minus* BOROK VN 157**

Сбор и изол.: Е. С. Гусев (2010). Вьетнам, пров. Кханьхоа, п-ов Камрань, болото, 24.08.2010, коорд. 12°04.655' с.ш., 109°11.209' в.д. Идентификация: П. В. Кулизин. Среда WC.

***Staurostrum* sp. BOROK VN 175**

Сбор и изол.: Е. С. Гусев (2010). Вьетнам, пров. Ламдонг, вдхр. Нонтрунг (Hồ Nông Trường 3), 30.10.2010, коорд. 11°42.628' с.ш., 108°09.602' в.д. Идентификация: П. В. Кулизин. Среда WC.

***Staurostrum tetracerum* Ralfs ex Ralfs BOROK VN 179**

Сбор и изол.: Е. С. Гусев (2010). Вьетнам, пров. Ламдонг, вдхр. Даша (Hồ Đa Sa), 30.10.2010, коорд. 11°42.882' с.ш., 108°07.970' в.д. Идентификация: П. В. Кулизин. Среда WC.

***Staurostrum leptocladum* Nordst. BOROK VN 181**

Сбор и изол.: Е. С. Гусев (2010). Вьетнам, пров. Даклак, вдхр. Дукминь (Hồ Dục Minh), 29.07.2010, коорд. 12°54.362' с.ш., 107°48.488' в.д. Идентификация: П. В. Кулизин. Среда WC.

***Teilingia granulata* (J.Roy & Bisset) Bourrelly BOROK VN 190**

Сбор и изол.: Е. С. Гусев (2010). Вьетнам, пров. Кханьхоа, п-ов Камрань, болото, 24.08.2010, коорд. 12°04.655' с.ш., 109°11.209' в.д. Идентификация: П. В. Кулизин. Среда WC.

***Desmidium swartzii* Ag. BOROK VN 197**

Сбор и изол.: Е. С. Гусев (2010). Вьетнам, пров. Донгнай, нац. парк Катъен, оз. Даучон (Hồ Dầu Tron), 10.09.10, коорд. 11°28.468' с.ш., 107°20.496' в.д. Идентификация: Е. С. Гусев. Среда WC и Waris-H.

***Euastrum cf. coralloides* Josh var. *subintegrum* West & G.S. West. BOROK VN 200**

Сбор и изол.: Е. С. Гусев (2010). Вьетнам, пров. Кханьхоа, п-ов Камрань, болото, 24.08.2010, коорд. 12°04.655' с.ш., 109°11.209' в.д. Идентификация: П. В. Кулизин. Среда WC.

***Spondilosium planum* (Wolle) W. et G. S. West. BOROK VN 224**

Сбор и изол.: Е. С. Гусев (2010). Вьетнам, пров. Кханьхоа, п-ов Камрань, болото, 24.08.2010, коорд. 12°04.655' с.ш., 109°11.209' в.д. Идентификация: П. В. Кулизин. Среда WC.

***Staurastrum sexangulare* (Bulnh.) Lundell. BOROK BT 54**

Сбор и изол.: Е. С. Гусев (2012). Вьетнам, пров. Биньтхуан, окр. оз. Баучанг, 23.06.12, коорд. 11°03.846' с.ш., 108°25.836' в.д. Идентификация: Е. С. Гусев. Среда WC.

***Hyalotheca dissilens* (Smith) Breb. BOROK VN 265**

Сбор и изол.: Е. С. Гусев (2014). Вьетнам, пров. Биньтхуан, временный водоём, 25.04.14, коорд. 11°03.848' с.ш., 108°25.843' в.д. Идентификация: П. В. Кулизин. Среда WC.

**Штаммы, выделенные из водоёмов Индонезии**

***Staurastrum cf. reductum* (Messikommer) Coesel et Meesters BOROK IND 290, 301, 302.** Сбор Е. С. Гусев (2014), изол. П. В. Кулизин (2015). Индонезия, о. Ява, Серпонг, безымянное озеро, 01.10.2014, коорд. 06°21.380' ю.ш., 106°37.684' в.д. Идентификация: П. В. Кулизин. Среда WC.

***Cosmarium venustum* (Breb.) Arch. BOROK IND 291**

Сбор Е. С. Гусев (2014), изол. П. В. Кулизин (2015). Индонезия, о. Ява, Серпонг, безымянное озеро, 01.10.2014, коорд. 06°21.380' ю.ш., 106°37.684' в.д. Идентификация: П. В. Кулизин. Среда WC.

***Staurastrum cf. acanthastrum* W. West & G.S. West BOROK IND 292, 293**

Сбор Е. С. Гусев (2014), изол. П. В. Кулизин (2015). Индонезия, о. Сулавеси, оз. Матана, 05.11.2014, коорд. 02°25.778' ю.ш., 121°14.834' в.д. Идентификация: П. В. Кулизин. Среда WC.

***Staurastrum* sp. BOROK IND 294.**

Сбор Е. С. Гусев (2014), изол. П. В. Кулизин (2015). Индонезия, о. Сулавеси, оз. Матана, 05.11.2014, коорд. 02°25.778' ю.ш., 121°14.834' в.д. Идентификация: П. В. Кулизин. Среда WC.

***Cosmarium protractum* (Nag) De Bary. BOROK IND 312, 328.**

Сбор Е. С. Гусев (2014), изол. П. В. Кулизин (2015). Индонезия, о. Суматра, оз. Тоба, 21.11.2014, коорд. 02°27.005' с.ш., 98°58.081' в.д. Идентификация: П. В. Кулизин. Среда Waris-H.

***Desmidium aptogonum* Breb. BOROK IND 316.**

Сбор Е. С. Гусев (2014), изол. П. В. Кулизин (2015). Индонезия, о. Сулавеси, безымянное озеро недалеко от г. Макаassar, 06.11.2014, коорд. 05°05.552' ю.ш., 119°36.073' в.д. Идентификация: П. В. Кулизин. Среда Waris-H.

***Euastrum spinulosum* Delp. BOROK IND 317.**

Сбор Е. С. Гусев (2014), изол. П. В. Кулизин (2015). Индонезия, о. Сулавеси, безымянное озеро недалеко от г. Макаassar, 06.11.2014, коорд. 05°05.552' ю.ш., 119°36.073' в.д. Идентификация: П. В. Кулизин. Среда Waris-H.

***Staurastrum leptocladum* Nordst. var. *cornutum* Wille. BOROK IND 318.**

Сбор Е. С. Гусев (2014), изол. П. В. Кулизин (2015). Индонезия, о. Суматра, оз. Тоба, 21.11.2014, коорд. 02°40.421' с.ш., 98°51.628' в.д. Идентификация: П. В. Кулизин. Среда Waris-H.

***Staurastrum leptocladum* Nordst. var. *cornutum* Wille. BOROK IND 321, 322, 323, 324, 327, 331.**

Сбор Е. С. Гусев (2014), изол. П. В. Кулизин (2015). Индонезия, о. Суматра, оз. Тоба, 21.11.2014, коорд. 02°27.005' с.ш., 98°58.081' в.д. Идентификация: П. В. Кулизин. Среда Waris-H.

***Staurastrum cf. sublongipes* G. M. Smith. BOROK IND 325, 326.**

Сбор Е. С. Гусев (2014), изол. П. В. Кулизин (2015). Индонезия, о. Суматра, оз. Тоба, 21.11.2014, коорд. 02°27.005' с.ш., 98°58.081' в.д. Идентификация: П. В. Кулизин. Среда Waris-H.

***Penium* sp. BOROK IND 329.**

Сбор Е. С. Гусев (2014), изол. П. В. Кулизин (2015). Индонезия, о. Суматра, оз. Тоба, 21.11.2014, коорд. 02°27.005' с.ш., 98°58.081' в.д. Идентификация: П. В. Кулизин. Среда Waris-H.

***Euastrum spinulosum* Delp. BOROK IND 330.**

Сбор Е. С. Гусев (2014), изол. П. В. Кулизин (2015). Индонезия, о. Суматра, оз. Тоба, 21.11.2014, коорд. 02°27.005' с.ш., 98°58.081' в.д. Идентификация: П. В. Кулизин. Среда Waris-H.

***Staurostrum leptocladum* Nordst. var. *cornutum* Wille** BOROK IND 331.

Сбор Е. С. Гусев (2014), изол. П. В. Кулизин (2015). Индонезия, о. Суматра, оз. Тоба, 21.11.2014, коорд. 02°37.211' с.ш., 98°40.499' в.д. Идентификация: П. В. Кулизин. Среда Waris-H.

***Staurostrum* cf. *turgescens* De Notaris** BOROK IND 332.

Сбор Е. С. Гусев (2014), изол. П. В. Кулизин (2015). Индонезия, о. Сулавеси, оз. Товути, 05.11.2014, коорд. 2°39.902' ю.ш., 121°25.216' в.д. Идентификация: П. В. Кулизин. Среда Waris-H.

***Staurostrum* cf. *acanthastrum* W. West & G.S. West** BOROK IND 333.

Сбор Е. С. Гусев (2014), изол. П. В. Кулизин (2015). Индонезия, о. Сулавеси, оз. Товути, 05.11.2014, коорд. 2°39.902' ю.ш., 121°25.216' в.д. Идентификация: П. В. Кулизин. Среда Waris-H.

***Cosmariium punctulatum* Breb.** BOROK IND 334.

Сбор Е. С. Гусев (2014), изол. П. В. Кулизин (2015). Индонезия, о. Ява, окр. г. Серпонг, безымянное озеро, 01.10.2014, коорд. 06°21.271' ю.ш., 106°37.958' в.д. Идентификация: П. В. Кулизин. Среда Waris-H.

***Actinotaenium* cf. *capax* (Joshua) Teil.** BOROK IND 335.

Сбор Е. С. Гусев (2014), изол. П. В. Кулизин (2015). Индонезия, о. Ява, окр. г. Серпонг, безымянное озеро, 01.10.2014, коорд. 06°21.380' ю.ш., 106°37.684' в.д. Идентификация: П. В. Кулизин. Среда Waris-H.

***Staurostrum* sp.** BOROK IND 336, 337, 339, 340.

Сбор Е. С. Гусев (2014), изол. П. В. Кулизин (2015). Индонезия, о. Ява, окр. г. Серпонг, безымянное озеро, 01.10.2014, коорд. 06°21.380' ю.ш., 106°37.684' в.д. Идентификация: П. В. Кулизин. Среда Waris-H.

***Micrasterias pinnatifida* (Kutz.) Ralfs.** IND 338.

Сбор Е. С. Гусев (2014), изол. П. В. Кулизин (2015). Индонезия, о. Ява, окр. г. Серпонг, безымянное озеро, 01.10.2014, коорд. 06°21.380' ю.ш., 106°37.684' в.д. Идентификация: П. В. Кулизин. Среда Waris-H.

***Onychonema leave* Nordst. var. *latum* West & G.S. West** BOROK IND 341.

Сбор Е. С. Гусев (2014), изол. П. В. Кулизин (2015). Индонезия, о. Ява, окр. г. Серпонг, безымянное озеро, 01.10.2014, коорд. 06°21.380' ю.ш., 106°37.684' в.д. Идентификация: П. В. Кулизин. Среда Waris-H.

***Cosmariium quadrum* Lund.** BOROK IND 344.

Сбор Е. С. Гусев (2014), изол. П. В. Кулизин (2015). Индонезия, арх. Тукангбеси, о. Ванги-Ванги, карьер, 23.10.2014, коорд. 05°20.075' ю.ш., 123°35.846' в.д. Идентификация: П. В. Кулизин. Среда Waris-H.

***Actinotaenium* sp.** BOROK IND 345.

Сбор Е. С. Гусев (2014), изол. П. В. Кулизин (2015). Индонезия, арх. Тукангбеси, о. Ванги-Ванги, карьер, 23.10.2014, коорд. 05°20.075' ю.ш., 123°35.846' в.д. Идентификация: П. В. Кулизин. Среда Waris-H.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят за помощь организации экспедиции сотрудников Российско-Вьетнамского Тропического научно-исследовательского и технологического центра. Работа выполнена в рамках проекта РФФИ 15-29-02739 офи\_м.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Новаковская И. В., Патова Е. Н. Коллекция живых штаммов микроводорослей Института биологии Коми НЦ УрО РАН и перспективы ее использования // Известия Коми научного центра УрО РАН. 2012. Вып. 2 (10). С. 36–41. Novakovskaya I. V., Patova E. N. Kolleksiya zhivvykh shtammov mikrovdorosley Instituta biologii Komi NTs UrO RAN i perspektivy ee ispolzovaniya // Izvestiya Komi nauchnogo tsentra UrO RAN. 2012. Vyp. 2 (10). S. 36–41. [Novakovskaya I. V., Patova E. N. Collection of living microalgae strains of the Institute of biology, Komi Science Centre, Ural Branch, RAS, and its perspective using // Proceedings of the Komi Science Centre UB RAS. 2012. Issue 2 (10). P. 36–41]. In Russian
- Паламарь-Мордвинцева Г. М. Зеленые водоросли. Класс Конъюгаты. Порядок Десмидиевые // Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 11(2). Л.: Наука, 1982. 624 с. Palamar-Mordvintseva G. M. Zelenye vdorosli. Klass Konjugaty. Poryadok Desmidiyeve // Opredelitel presnovodnykh vdorosley SSSR. L.: Nauka, 1982. 624 s. [Palamar-Mordvintseva G. M. Chlorophyta: Conjugatophyceae, Desmidiaceae (2) // Identification manual of freshwater algae of the USSR. Issue 11 (2). L.: Nauka, 1982. 624 p.] In Russian
- Косинская Е. К. Конъюгаты, или сцеплянки (2). Десмидиевые водоросли // Флора споровых растений СССР. Т. 5. Вып. 1. М.–Л.: Наука, 1960. 706 с. Kosinskaya E. K. Konjugaty, ili stseplyanki (2). Desmidiyeve vdorosli // Flora sporovykh rasteniy SSSR. T. 5. Vyp. 1. M.–L.: Nauka, 1960. 706 s. [Kosinskaya E. K. Conjugatae (II). Desmidiaceae // Flora of cryptogamic plants of the USSR. Vol. 5. Issue 1. M.–L.: Nauka, 1960. 706 p.] In Russian.



- McFadden G. I., Melkonian M. Use of HEPES buffer for algal culture media and electron microscopy // *Phycologia*. 1986. Vol. 25. P. 551–557.
- Andersen R. A., Berges J. A., Harrison P. J., Watanabe M. M. Recipes for freshwater and seawater media // *Algal culturing techniques* / Ed. by R. A. Andersen. London: Elsevier Academic Press, 2005. P. 429–538.
- Coesel P. F. M., Meesters J. European flora of the desmid genera *Staurastrum* and *Staurodesmus*. Zeist: KNNV Publishing, 2013. 357 p.
- Coesel P. F. M., Meesters J. Desmids of the Lowlands. Zeist: KNNV Publishing, 2007. 352 p.
- Ling H. U., Tyler P. A. Australian Freshwater Algae (exclusive of diatoms) // *Bibl. Phycol.* 2000. Bd. 105. 653 p.
- Nurul Islam A. K. M., Yusuf Haroon A. K. Desmids of Bangladesh // *Int. Rev. ges. Hydrobiol. Hydrogr.* 1980. Vol. 65. N 4. P. 551–604.
- Scott A. M., Prescott G. W. Indonesian desmids // *Hydrobiologia*. 1961. Vol. 17. N 1. P. 1–132.

## ANNOTATED LIST OF DESMID ALGAE STRAINS FROM TROPICAL REGION IN COLLECTION OF THE I. D. PAPANIN INSTITUTE FOR BIOLOGY OF INLAND WATERS RAS

**P. V. Kulizin<sup>1</sup>, N. A. Martynenko<sup>2,3</sup>, E. S. Gusev<sup>4</sup>**

<sup>1</sup>*Lobachevsky State University of Nizhniy Novgorod  
603950, Russia, Nizhniy Novgorod, Gagarina Ave., 23, e-mail: june10-07-95as@yandex.ru*

<sup>2</sup>*Perm State University  
Russia, 614068, Perm, Bukireva Str., 15*

<sup>3</sup>*GosNIORH, Perm Branch  
Russia, 614002, Perm, Chernyshevskogo Str., 3*

<sup>4</sup>*I. D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS  
Russia, 152742, Yaroslavl region, Nekouz district, Borok*

Annotated list of tropical desmid algae strains, maintaining in collection of living algae BOROK WDCM602, is presented. Strains are isolated from Vietnam and Indonesia. Totally, 60 species and varieties are maintaining in the collection now. Among them 40 taxa are from Vietnam and 20 taxa are from Indonesia.

*Key words:* desmids, Vietnam, Indonesia, collection of living algae BOROK WDCM602.

## СЕЗОННАЯ И МЕЖГОДОВАЯ ДИНАМИКА ХЛОРОФИЛЛА В ПЛАНКТОНЕ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА ПО ДАННЫМ ФЛУОРЕСЦЕНТНОЙ ДИАГНОСТИКИ

Н. М. Минеева

*Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН*

*152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок, e-mail: mineeva@ibiw.yaroslavl.ru*

С использованием флуоресцентного метода в модификации, разработанной в Красноярском университете, в мае–октябре 2009–2014 гг. выполнено определение хлорофилла *a* диатомовых, синезеленых и зеленых водорослей (Хл<sub>Вас</sub>, Хл<sub>С<sub>у</sub>ан</sub>, Хл<sub>С<sub>н</sub>л</sub>, соответственно) в планктоне шести стандартных станций Рыбинского водохранилища. В разные годы содержание пигмента достигало 18.4–92 мкг/л для Хл<sub>Вас</sub>, 25.1–130 мкг/л для Хл<sub>С<sub>у</sub>ан</sub> и 1–4 мкг/л для Хл<sub>С<sub>н</sub>л</sub>. В их суммарном количестве (ΣХл) преобладали концентрации в диапазоне 10–30 мкг/л, характерные для умеренно эвтрофных и эвтрофных вод. Распределение Хл<sub>Вас</sub> в толще воды в основном было равномерным, количество Хл<sub>С<sub>у</sub>ан</sub> снижалось с глубиной. Проанализирована связь содержания хлорофилла с температурой и прозрачностью воды. Показано, что интервал температуры, благоприятной для развития синезеленых водорослей, ограничен 20–25°C, а для диатомовых он значительно шире (от 5°C до 20°C). Увеличение встречаемости концентраций ΣХл, превышающих 10 мкг/л, высокая доля Хл<sub>С<sub>у</sub>ан</sub> и длительная вегетация синезеленых водорослей, возрастающая роль фитопланктона в формировании подводного светового режима свидетельствуют о повышении трофии водохранилища. Условия аномально жаркого лета 2010 г. дали толчок для роста содержания ΣХл, Хл<sub>С<sub>у</sub>ан</sub> и Хл<sub>Вас</sub> в последующие годы.

*Ключевые слова:* хлорофилл, фитопланктон, отделы водорослей, флуоресцентный метод, Рыбинское водохранилище

### ВВЕДЕНИЕ

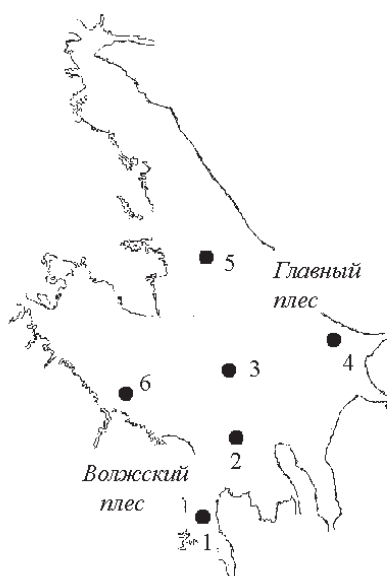
Водоросли планктона образуют в процессе фотосинтеза основной фонд первичного органического вещества во многих пресноводных экосистемах, создавая энергетическую основу для функционирования организмов более высоких трофических уровней. Для получения оперативной информации об их развитии и состоянии на протяжении последних десятилетий используют содержание фотосинтетических пигментов. Основной пигмент зеленых растений хлорофилл *a* характеризует продукционные возможности водорослей, служит маркером их биомассы, а также трофического статуса водных объектов (Винберг, 1960). Уникальные оптические свойства хлорофилла (способность высвечивать поглощенное световое излучение в узком диапазоне длин волн) положены в основу методов его определения.

Исследование пигментов фитопланктона Рыбинского водохранилища спектрофотометрическим методом (SCOR-UNESCO, 1966) проводится в ИБВВ РАН с середины XX века. Получены многолетние данные о сезонной и межгодовой динамике пигментов, ее связи с региональными и глобальными факторами среды (Фитопланктон..., 1999; Экологические проблемы..., 2001; Сигарёва и др., наст. сб.). В 2009 г. мы начали использовать флуоресцентный метод, основанный на способности молекул хлорофилла испускать часть поглощенной световой энергии в виде электромагнитного излучения при переходе из возбужденного синглетного состояния в основное (Holm-Hansen et al., 1965; Fallowski, Kiefer, 1985). История вопроса и механизмы флуоресценции подробно описаны в литературе (Гольд и др., 1984; Маторин и др., 2011; Лысенко и др., 2013; Raven, Beardall, 2006). Определение флуоресценции хлорофилла непосредственно в природной воде позволяет оценивать ряд характеристик фитопланктона без воздействия на его целостность и оперативно анализировать большой объем материала. Используемая нами модификация метода (Гольд и др., 1986; Гаевский и др., 1993), дает возможность оценивать суммарное количество хлорофилла *a* по его содержанию у основных компонентов фитопланктона пресных вод — диатомовых, синезеленых и зеленых водорослей.

Цель настоящей работы — с помощью флуоресцентной диагностики исследовать сезонную и межгодовую динамику хлорофилла *a* в планктоне Рыбинского водохранилища и оценить вклад основных отделов водорослей в суммарное содержание пигмента.

### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал собран на шести стандартных станциях Волжского и Главного плесов Рыбинского водохранилища (рис. 1) в течение вегетационных сезонов 2009–2014 гг. с периодичностью 1–2 раза в месяц. Пробы отбирали метровым батометром Элгморка из слоев 0–2 м (фотическая зона), 2–6 м (до средней глубины водохранилища) и 6 м–дно, смешивали в общем объеме и наливали в непрозрачные пластмассовые емкости. За период исследования выполнено около 300 наблюдений на станциях водохранилища и отобрано около 1200 проб для определения хлорофилла.

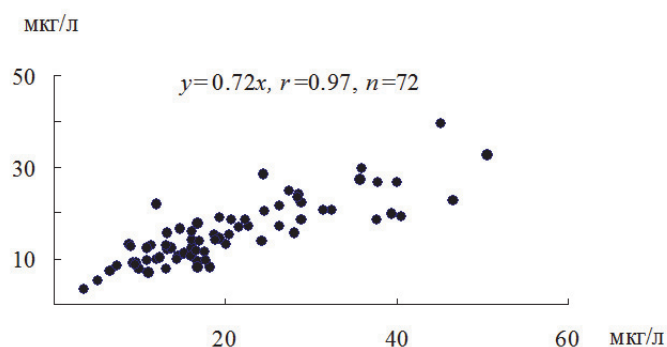


**Рис. 1.** Карта-схема Рыбинского водохранилища с расположением станций наблюдения. Цифры — номера станций (Коприно, Молога, Наволок, Измайлово, Средний Двор, Брейтово — 1–6, соответственно).

Флуоресценцию хлорофилла измеряли на стационарном флуориметре ПФЛ-3004, изготовленном в Красноярском госуниверситете. Модификация метода основана на специфике светособирающих пигмент-белковых комплексов водорослей трех отделов: зеленых, содержащих хлорофиллы *a* и *b* (Хл *a* и Хл *b*); диатомовых (Хл *a*, Хл *c* и фукоксантин); синезеленых (Хл *a* и фикобилины). Особенности организации фотосинтетического пигментного аппарата водорослей разных отделов обуславливает различия спектров возбуждения хлорофилла и различный выход флуоресценции на единицу содержания пигмента (Yentsch, Yentsch 1979; Millie et al., 2002).

В ходе анализа природную воду наливали в кювету объемом 10 мл, снабженную магнитной мешалкой, и измеряли интенсивность флуоресценции  $F_{\lambda}^0$  в красной области (~680 нм) при возбуждении светом с длинами волн ( $\lambda$ ) 410, 490 и 540 нм. Измерение повторяли после добавления в кювету симазина (в концентрации  $10^{-5}$  М), который является ингибитором ЭТЦ и увеличивает выход флуоресценции до максимального уровня  $F_{\lambda}^{max}$ . Чтобы ввести поправку на присутствие окрашенного органического вещества, при тех же длинах волн измеряли флуоресценцию воды ( $F_{\lambda}^{\Phi}$ ), профильтрованной через мембранный фильтр с диаметром пор ~0.5 мкм, т.е., лишенной водорослей. Для расчетов концентрации хлорофилла использовали систему линейных уравнений, включающих «чистый» сигнал флуоресценции ( $F_{\lambda}^{max} - F_{\lambda}^{\Phi}$  и  $F_{\lambda}^0 - F_{\lambda}^{\Phi}$ ) для трех указанных длин волн. В уравнения входит удельный выход флуоресценции каждого из трех отделов водорослей  $K_{\lambda}^i$ , который для данного прибора получен экспериментально (при параллельном спектрофотометрическом определении хлорофилла в культурах или природном фитопланктоне с преобладанием водорослей определенного отдела). Общее содержание хлорофилла *a* ( $\Sigma\text{Хл}$ ) рассчитывали как сумму концентрации пигмента диатомовых, синезеленых и зеленых водорослей (соответственно, Bacillariophyta —  $\text{Хл}_{\text{Лвас}}$ , Cyanophyta —  $\text{Хл}_{\text{ЛСян}}$ , Chlorophyta —  $\text{Хл}_{\text{ЛЧл}}$ ) (Гольд и др., 1986; Гаевский и др., 1993). Концентрацию  $\Sigma\text{Хл}$  в столбе воды рассчитывали как среднее арифметическое для трех слоев водной толщи, из которых отбирали пробы. Анализ данных и построение графиков выполнены с помощью стандартных программных пакетов для персонального компьютера.

Флуоресцентное определение хлорофилла хорошо совпадает с результатами спектрофотометрии (Гаевский и др., 1993; Минеева, Мухутдинов, 2016). Об этом свидетельствует и сравнение данных, полученных двумя методами в годы исследования (рис. 2). При измерении флуоресценции в исходной воде в ряде случаев получены более высокие концентрации пигмента (различия в среднем составляют около 30%). Это, возможно, связано с потерями мелких форм при фильтрации, применяемой при подготовке проб для спектрофотометрии.



**Рис. 2.** Соотношение средних для станций концентраций хлорофилла, полученных спектрофотометрическим (ось ординат) и флуоресцентным (ось абсцисс) методами. Данные спектрофотометрии приведены в работе (Сигарёва и др., наст. сб.).

Рыбинское водохранилище (третья ступень волжского каскада) расположено в подзоне южной тайги (58°00'–59°05' СШ, 37°28'–39°00' ВД) и относится к крупным относительно мелководным водоемам замедленного водообмена (площадь зеркала 4500 км<sup>2</sup>, средняя глубина 5.6 м, средний коэффициент условного водообмена 1.9 год<sup>-1</sup>). Акваторию водохранилища подразделяют на четыре разнородных участка (плеса), занятых водными массами со специфическими гидрофизическими и гидрохимическими характеристиками. Три плеса расположены по затопленным руслам основных притоков — рек Волга, Молога и Шексна, сток которых формируется под влиянием различающихся природно-климатических условий и освоенности водосборного бассейна. Речные воды постепенно трансформируются в водную массу собственно водохранилища, занимающую его обширную озеровидную центральную часть — Главный плес (Рыбинское водохранилище..., 1972).

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

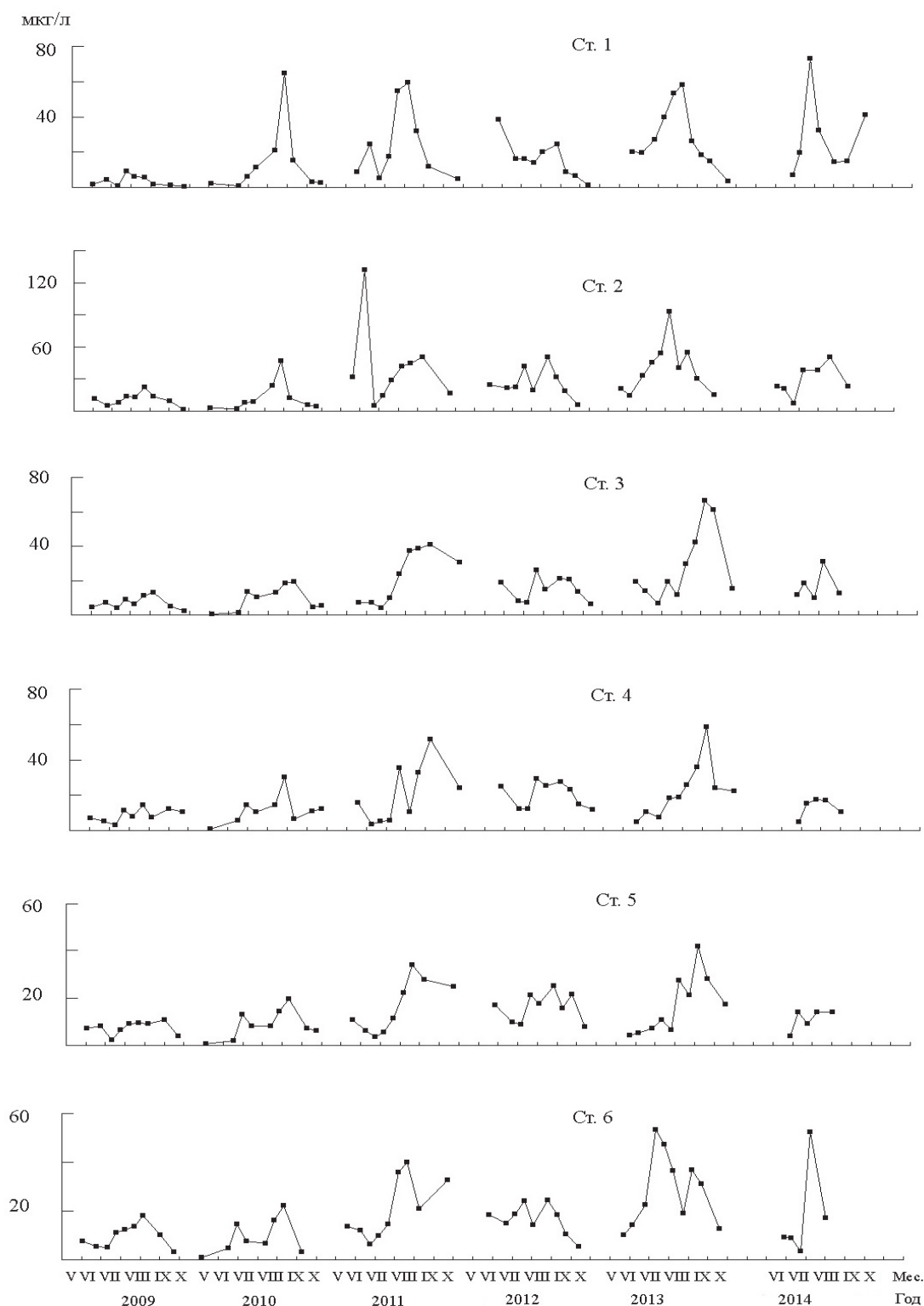
Развитие фитопланктона в значительной степени зависит от гидрометеорологических условий. В период наших исследований температура воды в отдельные сроки, а также средняя для каждого года, превышала среднюю многолетнюю, а в ряде случаев — и многолетний максимум (Экологические проблемы..., 2001). Летом 2010 г. прогрев достигал аномально высоких значений, а в мае 2010 г. и в конце августа 2012 г. был близок к многолетнему минимуму. Прозрачность воды, которая служит показателем подводных световых условий, колебалась в обычных для водохранилища пределах (табл. 1). По условиям водности 2009–2013 гг. относились к многоводным с объемом притока, превышающим норму, и уровнем, близким к НПУ. В 2014 г. объем притока резко сократился, что вызвало значительное падение уровня (Структура и функционирование..., 2016).

**Таблица 1.** Температура и прозрачность воды на станциях Рыбинского водохранилища в период исследования

Год, период наблюдения	Температура, °С			Прозрачность, м	
	Пределы	Средняя		Пределы	Средняя
		За лето	За сезон		
2009, 1 VI–19 X	6.4–22.8	19.9±0.4	16.9±0.6	1.0–2.7	1.3±0.1
2010, 4 V–19 X	2.7–27.9	23.1±0.8	16.1±2.2	0.5–1.9	1.2±0.1
2011, 18 V–19 IX	7.1–24.2	22.2±0.5	18.2±0.6	0.6–2.1	1.0±0.0
2012, 24 V–19 X	9.4–23.3	20.3±0.4	16.7±0.5	0.7–1.5	1.1±0.0
2013, 21 V–15 X	6.6–23.8	20.6±0.6	17.5±0.6	0.5–1.2	0.9±0.0
2014, 26 VI–15 X	7.2–24.0	19.5±0.6	18.5±0.7	0.4–1.7	1.0±0.1

Суммарное содержание хлорофилла *a* (ΣХл) в период исследований изменялось в широких пределах. Минимальные величины менее 1–3 мкг/л составили около 14% общего числа наблюдений; максимальные, которые обычно отмечались в эвфотной зоне, достигали 26 мкг/л в 2009 г., 73 и 69 мкг/л соответственно в 2010 и 2012 гг., а в 2011, 2013 и 2014 гг. превышали 100 мкг/л. Такие высокие концентрации в единичных случаях регистрировались в водохранилище и раньше (Минеева, 2004). Наибольшей частотой встречаемости (42.4%) характеризовался диапазон концентраций от 10 до 30 мкг/л.

Сезонная динамика хлорофилла, отражающая динамику биомассы фитопланктона, менялась в разные годы на разных участках водохранилища (рис. 3).



**Рис. 3.** Сезонная динамика содержания хлорофилла (ΣХл) на станциях Рыбинского водохранилища в 2009–2014 гг. (средние для водной толщи величины).

Весенний максимум при средней для толщи воды концентрации ΣХл 10–36 мкг/л наблюдался в мае 2011–2013 гг. Он был зарегистрирован на всех станциях в 2012 гг., на ст. 1, 2, 4–6 — в 2011 г., на ст. 3 — в 2013 г. Температура воды, при которой отмечены высокие весенние концентрации ΣХл, на станциях Волжского и Главного плесов составляла соответственно 12–17°C и 7–13°C. Согласно многолетним данным, весенний максимум хлорофилла в Главном плесе формируется при более низкой температуре, чем в Волжском (Минеева, 2004). В этот период снижается объем притока, завершается весеннее поступление аллохтонных веществ, но продолжается интенсивное поступление солнечной

энергии и прогрев водной толщи. При самой низкой (менее 5°C) температуре воды в начале мая в 2010 г. содержание ΣХл не превышало 4 мкг/л. Весенний максимум сменяется раннелетней депрессией в конце июня–начале июля (рис. 3), во время которой происходит сезонная смена видового состава фитопланктона.

В разгар лета содержание ΣХл достигает наибольших величин, которые сохраняются на протяжении длительного периода. В 2009 г. летний подъем продолжался с середины июля до начала сентября и характеризовался самыми низкими за годы наблюдения концентрациями ΣХл. В 2010 г. развитие летнего пика началось в конце июня. В Волжском плесе (ст. 1, 2) максимум концентраций был непродолжительным и приходился на август, после чего последовал их резкий спад. В Главном плесе максимум был ниже, чем в Волжском, но повышенные величины сохранялись до сентября. В 2011 г. летний подъем ΣХл в Волжском плесе начался в первой декаде июля, длился до августа на ст. 1 и до сентября на ст. 2. В Главном плесе динамика ΣХл на ст. 3 характеризовалась одновершинной кривой с высокими значениями с июля по октябрь, на ст. 4 плавный ход ΣХл прерывался в начале августа, на ст. 5 и 6 менее продолжительный пик приходился на август. В 2012 г. летний максимум начался в середине июля и продолжался до сентября на ст. 2–4 и 6, а на ст. 1 и 5 он охватывал июль и август. В 2013 г. в Волжском плесе динамика ΣХл характеризовалась одновершинной кривой с наибольшими величинами в июле–августе. Такая же картина наблюдалась на ст. 4–6. На ст. 3 мощный подъем концентрации ΣХл в августе–сентябре следовал после небольшого спада во второй декаде июля. В 2014 г. на ст. 1, 3 и 6 период летнего подъема был коротким, а на ст. 2, 4 и 5 более длительным. Осенний пик в октябре был отмечен лишь в 2014 г. на ст. 1 при концентрации ΣХл 41 мкг/л и температуре воды 7.8°C (рис. 3). Этот подъем обычно наблюдается при более низкой температуре, чем весной (в среднем ~5°C), но при высокой инсоляции (Минеева, 2004).

Сезонный ход содержания ΣХл в водной толще (от поверхности до дна) соответствует его динамике в отдельных слоях воды. Подтверждением служат высокие коэффициенты корреляции между концентрацией ΣХл в разных слоях (табл. 2).

**Таблица 2.** Коэффициенты корреляции между содержанием хлорофилла в слоях водной толщи Рыбинского водохранилища в годы исследования

Год	Слой	0–2 м	2–6 м	6 м–дно	Слой	2–6 м	6м–дно	Слой	6 м–дно
2009	0 м–дно	0.85	0.89	0.75	0–2 м	0.62	0.45	2–6 м	0.61
2010		0.91	0.98	0.93		0.88	0.72		0.89
2011		0.87	0.91	0.91		0.66	0.60		0.96
2012		0.93	0.90	0.89		0.80	0.73		0.79
2013		0.90	0.92	0.89		0.73	0.62		0.83
2014		0.89	0.81	0.73		0.52	0.39		0.71

При обширной открытой акватории и небольшой средней глубине Рыбинское водохранилище подвержено частому ветровому перемешиванию, способствующему гомотермии. Такие условия предполагают равномерное вертикальное распределение водорослей. Однако, несмотря на тесную связь между содержанием хлорофилла в отдельных слоях водной толщи (табл. 2), в действительности оно не всегда одинаково. За весь шестилетний период по данным более чем 300 наблюдений содержание ΣХл в эвфотной зоне (0–2 м) лишь в 67% случаев было таким же, как в слое 2–6 м и в 64% случаев — как в слое 6 м–дно. Разница в 2–5 раз отмечена соответственно в 30 и 16% случаев, более высокая — в 3 и 20%. Соотношение ΣХл в слоях 2–6 м и 6 м–дно выглядит аналогично: в 63% случаев получены близкие величины, в 30% случаев они различаются в 2–5 раз и в 7% — более существенно. При выявленных различиях, как правило, происходит снижение содержания ΣХл с глубиной. В обобщенном виде эту тенденцию отражают средние величины (табл. 3). Снижение ΣХл в слое 2–6 м по сравнению с эвфотной зоной более чем в 1.6 раза отмечено в 11 из 36 случаев. Однако эта разница оказалась статистически значимой ( $t \geq 1.64$ ,  $p < 0.10$ ) только для ст. 3–5 в 2009 г. и ст. 5, 6 в 2013 г. Концентрация ΣХл в слое 2–6 м была значимо выше, чем в слое 6 м–дно, только в трех случаях (ст. 3, 5 и 6 соответственно в 2011, 2014 и 2009 гг.). Самые существенные и многочисленные различия (20 из 28 случаев) выявлены между ΣХл в фотическом и придонном слоях. Однако и здесь разница была значимой только в 10 случаях: в 2009 и 2013 гг. на ст. 2, 6; в 2011 на ст. 3; во все годы, кроме 2011 г., — на ст. 5, причем (за исключением ст. 2) — с более высокой 95%-ной вероятностью.



**Таблица 3.** Содержание хлорофилла (мкг/л) основных отделов фитопланктона в слоях водной толщ на станциях Рыбинского водохранилища в годы наблюдения (среднее со стандартной ошибкой, прочерк — отсутствие данных)

Год	Слой, м	ХЛ <sub>Cyan</sub>	ХЛ <sub>Bac</sub>	ХЛ <sub>Chl</sub>	ΣХЛ	ХЛ <sub>Cyan</sub>	ХЛ <sub>Bac</sub>	ХЛ <sub>Chl</sub>	ΣХЛ
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Ст. 1, Коприно						Ст. 2, Молога			
2009	0–2	2.8±0.8	2.3±1.1	0.1±0.0	5.2±1.8	10.2±3.0	3.4±1.2	0.1±0.1	13.7±2.7
	2–6	1.7±0.6	1.3±0.7	0.0±0.0	3.1±1.0	7.2±2.3	4.1±1.5	0.1±0.1	11.4±2.5
	6–дно	1.3±0.4	1.0±0.3	0.0±0.0	2.3±0.5	4.9±2.0	2.4±0.9	0.1±0.0	7.4±1.9
2010	0–2	4.7±3.0	9.9±5.8	0.1±0.0	14.7±6.3	6.9±3.9	9.2±5.2	0.1±0.0	16.2±6.5
	2–6	4.1±2.8	11.8±8.3	0.2±0.2	16.1±9.2	4.9±2.6	9.0±5.0	0.1±0.0	14.1±5.8
	6–дно	1.8±0.8	10.7±8.3	0.1±0.1	12.7±9.1	1.9±0.8	7.5±4.7	0.1±0.0	9.5±5.3
2011	0–2	29.9±15.3	7.3±2.2	0.4±0.3	37.7±16.1	26.5±6.5	18.1±9.5	2.0±1.8	46.6±13.1
	2–6	11.5±4.4	6.9±2.5	0.1±0.0	18.5±4.9	20.2±4.4	17.1±9.4	2.0±1.8	39.3±13.0
	6–дно	9.4±5.0	7.1±2.7	0.1±0.0	16.6±6.0	16.3±4.8	17.2±9.0	2.0±1.8	35.5±13.4
2012	0–2	10.0±2.3	8.5±2.2	0.2±0.1	18.6±4.1	22.3±6.9	9.1±2.2	0.2±0.1	31.5±6.4
	2–6	9.1±2.1	8.7±3.2	0.1±0.0	17.8±5.0	17.8±4.9	8.2±1.5	0.2±0.0	26.1±4.7
	6–дно	5.5±1.6	6.4±1.8	0.2±0.1	12.1±3.1	12.5±3.5	8.8±1.6	0.1±0.0	21.4±3.5
2013	0–2	23.7±6.5	8.5±2.7	0.3±0.2	32.5±6.2	39.9±7.9	10.0±2.5	0.6±0.4	50.5±8.4
	2–6	23.9±7.7	7.2±2.1	0.3±0.2	31.4±7.5	31.1±7.0	8.4±2.6	0.6±0.4	40.1±8.2
	6–дно	14.6±4.3	5.8±1.3	0.3±0.2	20.6±5.2	21.7±6.8	7.3±2.6	0.6±0.4	29.6±8.4
2014	0–2	23.7±19.7	13.5±4.8	0.7±0.4	37.8±17.8	22.3±8.4	13.0±4.1	0.3±0.1	35.7±7.8
	2–6	16.8±8.3	9.2±4.6	0.2±0.1	26.3±7.3	14.5±6.1	13.0±4.6	0.3±0.1	27.8±6.3
	6–дно	9.9±4.7	12.2±6.5	0.6±0.5	22.7±7.3	9.5±3.1	12.6±4.7	0.3±0.1	22.4±6.3
Ст. 3, Наволок						Ст. 4, Измайлово			
2009	0–2	6.9±1.8	2.4±0.4	0.1±0.1	9.4±2.0	7.5±1.9	4.3±1.9	0.2±0.1	12.0±1.7
	2–6	3.6±0.7	1.9±0.3	0.1±0.1	5.6±0.9	3.9±1.2	1.5±0.4	0.1±0.1	5.6±1.3
	6–дно	3.0±2.0	1.4±0.6	0.2±0.1	4.6±2.4	-	-	-	-
2010	0–2	7.1±2.2	4.1±2.0	0.1±0.1	11.3±3.0	10.7±3.7	2.3±0.7	0.1±0.0	13.1±3.8
	2–6	3.7±1.6	3.3±1.9	0.1±0.1	7.1±2.5	8.0±2.8	2.6±0.6	0.1±0.0	10.7±3.0
2011	0–2	22.1±6.8	4.0±1.2	0.2±0.1	26.4±6.4	17.9±6.3	4.2±1.4	0.2±0.1	22.3±6.1
	2–6	17.6±5.8	4.1±1.1	0.2±0.0	22.0±5.8	14.4±6.4	4.0±1.3	0.2±0.0	18.6±6.4
	6–дно	8.5±4.9	1.2±0.3	0.1±0.0	9.8±4.8	-	-	-	-
2012	0–2	12.7±2.7	4.7±1.1	0.1±0.0	17.5±2.8	14.7±2.3	4.5±0.9	0.1±0.1	19.4±2.5
	2–6	8.8±1.7	5.0±1.6	0.1±0.0	13.8±2.6	16.2±2.6	4.6±1.0	0.1±0.0	20.9±2.9
	6–дно	7.8±2.5	6.4±1.8	0.2±0.1	14.4±3.5	-	-	-	-
2013	0–2	31.2±9.6	4.4±1.5	0.4±0.2	36.0±9.0	21.2±5.1	3.1±0.5	0.3±0.1	24.7±5.1
	2–6	22.6±7.3	3.4±1.2	0.3±0.1	26.3±6.9	17.3±5.6	2.9±1.0	0.3±0.1	20.5±5.7
	6–дно	20.2±7.8	3.7±1.6	0.3±0.1	24.2±7.5	-	-	-	-
2014	0–2	13.6±6.1	3.9±1.8	0.2±0.0	17.7±5.6	13.8±4.9	2.7±1.4	0.2±0.1	16.8±5.1
	2–6	11.2±4.2	4.3±2.8	0.2±0.0	15.7±3.1	7.1±2.7	2.2±0.8	0.2±0.0	9.5±2.5
Ст. 5, Средний Двор						Ст. 6, Брейтово			
2009	0–2	7.8±1.8	2.8±0.8	0.2±0.1	10.8±2.2	9.5±1.8	3.6±0.8	0.1±0.1	13.3±2.0
	2–6	3.8±1.1	1.9±0.5	0.1±0.1	5.8±1.1	6.9±1.6	3.6±1.2	0.1±0.0	10.6±2.2
	6–дно	3.8±1.4	1.7±0.6	0.1±0.0	5.5±1.3	2.4±0.8	2.5±0.7	0.1±0.0	5.0±1.3
2010	0–2	7.0±2.4	7.1±3.9	0.7±0.5	14.8±4.3	6.0±2.1	6.1±1.8	0.2±0.1	12.3±3.8

Таблица 3 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
2011	2–6	5.9±1.7	1.9±0.6	0.0±0.0	7.8±2.2	3.8±1.5	6.4±2.2	0.2±0.0	10.3±3.4
	6–дно	2.8±1.3	1.2±0.4	0.1±0.0	4.1±1.7	1.2±0.5	5.7±3.1	0.1±0.1	7.0±3.6
	0–2	13.4±4.4	3.2±0.9	0.2±0.0	16.8±4.2	17.7±5.8	6.4±1.5	0.3±0.1	24.4±5.9
2012	2–6	13.7±4.3	3.8±0.9	0.2±0.0	17.6±4.2	11.0±2.6	9.0±2.5	0.2±0.1	20.2±3.5
	6–дно	10.6±4.2	3.4±1.3	0.1±0.0	14.2±4.4	9.9±3.1	7.4±2.0	0.2±0.1	17.5±4.8
	0–2	17.1±3.6	4.3±1.2	0.1±0.0	21.6±3.6	10.6±1.9	8.2±2.0	0.1±0.0	18.9±2.9
2013	2–6	11.3±1.8	3.7±1.0	0.1±0.0	15.1±2.0	8.0±1.4	7.7±1.7	0.1±0.0	15.7±2.2
	6–дно	7.9±2.1	3.4±1.0	0.1±0.0	11.5±2.4	6.0±1.5	9.1±2.4	0.1±0.0	15.2±3.1
	0–2	23.7±7.8	3.4±1.0	0.4±0.2	27.5±7.6	36.9±9.3	7.9±1.6	0.4±0.2	45.2±8.6
2014	2–6	10.4±2.5	2.5±0.8	0.3±0.1	13.2±2.8	17.1±6.1	6.3±1.3	0.2±0.1	23.6±6.0
	6–дно	8.0±3.1	1.9±0.9	0.2±0.1	10.1±3.4	10.3±2.7	5.9±1.5	0.3±0.2	16.4±3.6
	0–2	11.3±4.2	3.0±1.5	0.1±0.0	14.3±3.6	35.9±28.1	3.4±1.2	0.2±0.1	39.4±27.3
	2–6	10.0±2.5	3.3±1.9	0.1±0.0	13.4±3.8	5.0±1.7	3.2±0.9	0.1±0.0	8.3±1.9
	6–дно	2.8±1.8	2.6±1.0	0.1±0.1	5.5±2.1	3.7±1.7	3.2±0.9	0.1±0.0	7.0±1.9

Особенностью используемой модификации флуоресцентного метода является дифференцированная оценка содержания хлорофилла трех отделов водорослей, типичных для пресных водоемов (Гольд и др., 1984, 1986; Гаевский и др., 1993). При различиях удельного содержания хлорофилла у водорослей разных отделов (Минеева, 2011; Минеева, Щур, 2012) эти данные не дают количественной оценки биомассы, однако представляют интерес для сравнительного анализа динамики крупных таксономических групп.

Содержание хлорофилла каждого из трех отделов водорослей изменялось в широком диапазоне. Все минимальные величины были ниже 1 мкг/л. Содержание хлорофилла зеленых водорослей ( $X_{LChl}$ ) не превышало 1–4 мкг/л и лишь в 2011 г. достигало 16 мкг/л. Максимальная концентрация хлорофилла диатомовых ( $X_{LBac}$ ) в разные годы изменялась от 18.4 до 92 мкг/л, хлорофилла синезеленых ( $X_{LCyan}$ ) — от 25.1 до 130 мкг/л. Преобладающие концентрации  $X_{LBac}$  были ниже 10 мкг/л, а в массиве значений  $X_{LCyan}$  преобладали величины до 30 мкг/л (рис. 4).

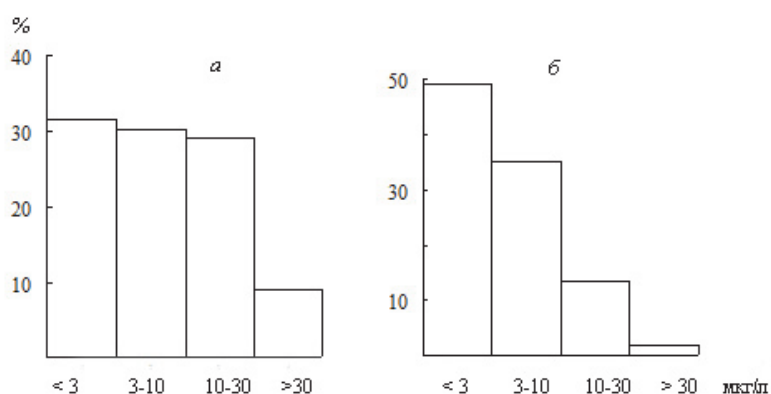


Рис. 4. Частота встречаемости концентрации  $X_{LCyan}$  (а) и  $X_{LBac}$  (б) в Рыбинском водохранилище в 2009–2014 гг. (% общего числа проб  $n=1120$ ).

Основной вклад в суммарное содержание хлорофилла вносили  $X_{LBac}$  и  $X_{LCyan}$ , а в отдельные периоды каждый из них мог составлять весь фонд  $\Sigma X_L$ . Это согласуется с фактическими данными по таксономическому составу фитопланктона водохранилища, который характеризуется как диатомово-синезеленый (Минеева и др., 2013; Корнева, 2016). Корреляционный анализ (табл. 4) показывает, что суммарное содержание хлорофилла в основном определялось  $X_{LCyan}$ , в 2010 г. роль синезеленых снижалась, и доминирующее положение переходило к диатомовым, а в 2011 г.  $\Sigma X_L$  в равной мере зависел от развития водоросли всех трех отделов.

**Таблица 4.** Коэффициенты корреляции между общим содержанием хлорофилла и его содержанием у водорослей трех отделов в годы наблюдения (здесь и в табл. 5:  $n$  — число наблюдений,  $r_{0.05}$  — табличное значение коэффициента корреляции при  $p < 0.05$ )

Год	$n$	$r_{0.05}$	Хл <sub>С<sub>уан</sub></sub>	Хл <sub>Вас</sub>	Хл <sub>С<sub>л</sub></sub>
2009	53	0.22	0.90	0.49	0.10
2010	46	0.24	0.51	0.89	0.43
2011	53	0.22	0.79	0.71	0.69
2012	53	0.22	0.88	0.54	0.29
2013	60	0.21	0.96	0.35	0.44
2014	34	0.27	0.89	0.33	0.25

В сезонной динамике Хл<sub>Вас</sub> прослеживался весенний подъем при концентрации от 10–15 до 20–30 мкг/л (рис. 5–10). В 2011–2014 гг. он отмечен на всех станциях, в 2009 г. — на ст. 2, 4–6, а в 2010 г., возможно, был пропущен из-за большого интервала между съемками. Экстремальный всплеск (>80 мкг/л) зафиксирован в начале июня 2011 г. на ст. 2 (рис. 6). После непродолжительного спада повсеместно следовал летний подъем Хл<sub>Вас</sub>, который или уступал весеннему, или был соизмерим с ним. И только в 2010 г. именно Хл<sub>Вас</sub> формировал летний максимум хлорофилла на большинстве станций при величинах, превосходивших весенние. Осенний рост концентрации Хл<sub>Вас</sub> от 20 до 46 мкг/л отмечен в 2014 г. на станциях 1 и 2 (рис. 5, 6).

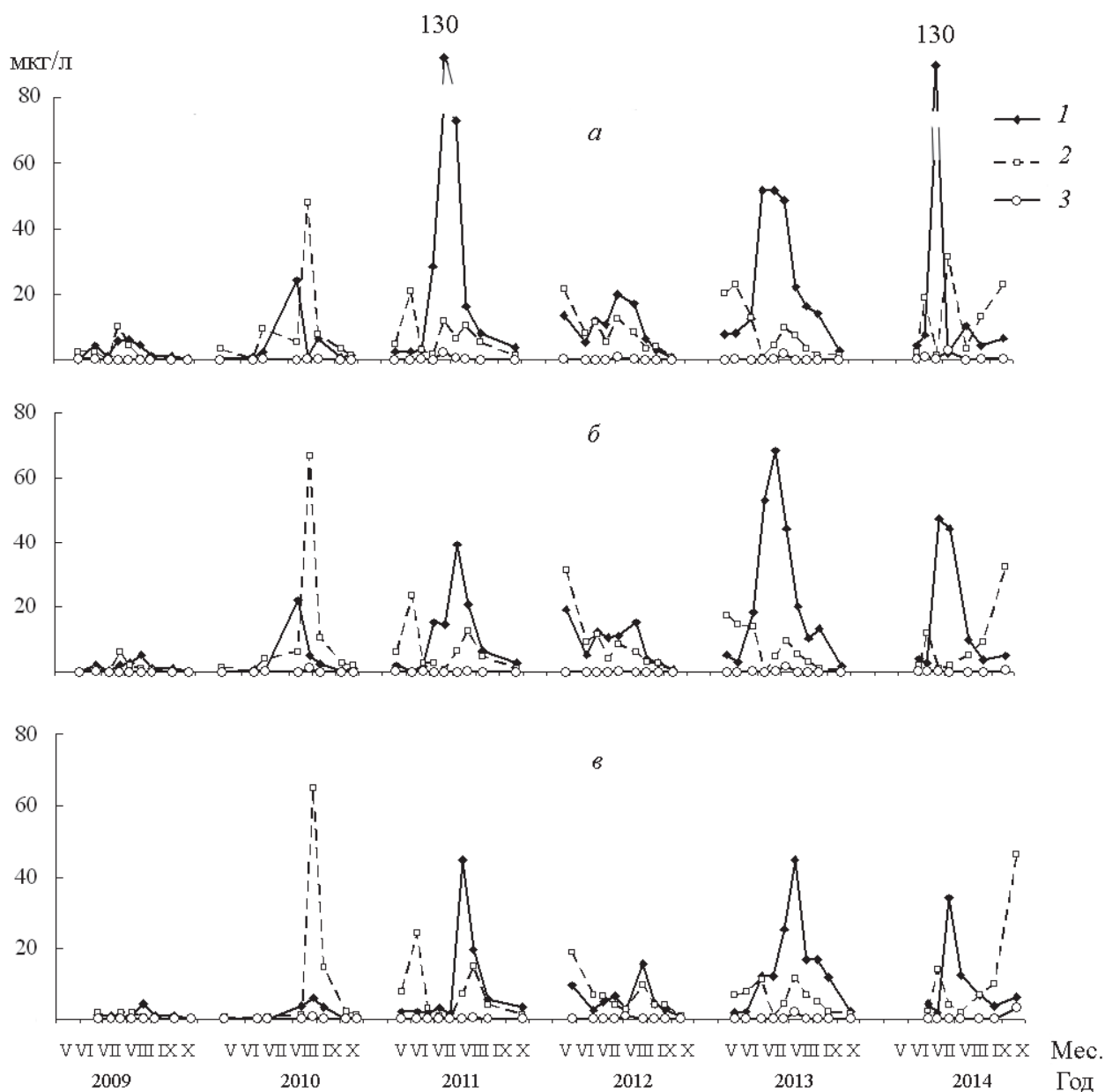
Вклад Хл<sub>Вас</sub> в суммарный фонд хлорофилла в Волжском плесе в основном колебался в пределах 30–50%, возрастал до 60–70% в 2010 г. и снижался до 25–27% в 2013 г. на ст. 2. Различия между Хл<sub>Вас</sub> в слоях 0–2 м и 2–6 м отмечались крайне редко, а в фотическом и придонном слоях — чаще (в 30% случаев), в основном при массовой вегетации синезеленых водорослей. В целом средние концентрации Хл<sub>Вас</sub> в слоях водной толщи были близкими (табл. 3), что объясняется типичной для Рыбинского водохранилища гомотермией. Диатомовые, обладающие отрицательной плавучестью, хорошо приспособлены к существованию в условиях перемешиваемого водного столба (Moreno-Ostos et al., 2008).

Среднее за сезон содержание Хл<sub>Вас</sub> на станциях Главного плеса не превышало 6 мкг/л и мало менялось в годы наблюдения. Лишь на ст. 6 оно увеличивалось до 8–9 мкг/л в 2011–2013 гг. Иная картина наблюдалась в Волжском плесе, где среднее содержание Хл<sub>Вас</sub> было минимальным (1–4 мкг/л) в 2009 г., с 2010 г. оно начало увеличиваться и достигло максимального в 2011 г. на ст. 2 (табл. 3).

Сезонная динамика Хл<sub>С<sub>уан</sub></sub> характеризовалась летним подъемом, во время которого отмечены максимальные для каждой станции величины (рис. 5–10). Они существенно превосходили концентрации Хл<sub>Вас</sub> (в июле–сентябре 2009 и 2011–2014 гг. превышение могло быть 10-кратным), а в августе 2010 г. на ст. 1 уступали им. Вклад Хл<sub>С<sub>уан</sub></sub> в суммарный фонд хлорофилла весной и в начале лета не превышал 20–30% и в придонных слоях мог приближаться к нулю, а в июле–сентябре часто увеличивался до 90% и более. Средние за сезон показатели составляли 57–61%, возрастая до 67% в 2013 г. и снижаясь до 45% в 2010 г. Относительное количество Хл<sub>С<sub>уан</sub></sub> возрастало пропорционально его концентрации при коэффициентах корреляции в годы наблюдения 0.59–0.64.

Содержание Хл<sub>С<sub>уан</sub></sub> в толще воды в большинстве случаев снижалось с глубиной. Разница Хл<sub>С<sub>уан</sub></sub> в слоях 0–2 м и 2–6 м, 2–6 м и 6 м–дно, составившая 1.5 и более раз, отмечена в 40 и 45% случаев, а в фотическом и придонном слоях — в 60%. Средние за сезон величины в слоях водной толщи отражали эту тенденцию (табл. 3). Существенные различия между Хл<sub>С<sub>уан</sub></sub> на глубине 0–2 м и 2–6 м отмечены на ст. 1 (2011 г.), на ст. 5 и 6 (2013 г.), на ст. 6 (2014 г.); на глубине 2–6 м и 6 м–дно — на ст. 3 в 2011 г. и на ст. 5 в 2014 г. В наибольшей степени (в 2–4 раза) различались средние показатели в фотическом и придонном слоях, а на ст. 6 в 2014 г. Хл<sub>С<sub>уан</sub></sub> у дна снизился в 10 раз. Распределение в толще воды соответствует физиологическим особенностям синезеленых водорослей, которые обладают положительной плавучестью, активно регулируют свое положение, удерживаясь на плаву у поверхности даже при слабом или умеренном перемешивании (Moreno-Ostos et al., 2008).

За весь период наблюдения среднее содержание Хл<sub>С<sub>уан</sub></sub> на станциях было минимальным в 2009 и 2010 гг. и не превышало 10 мкг/л в верхнем 6-метровом слое, а в придонном — 5 мкг/л. В 2011 г. отмечен резкий подъем Хл<sub>С<sub>уан</sub></sub> до 22–26 мкг/л в Волжском плесе и до 13–17 мкг/л в Главном, в 2012 г. — небольшое снижение на всех станциях, а в 2013 и 2014 гг. — новый подъем (табл. 3).

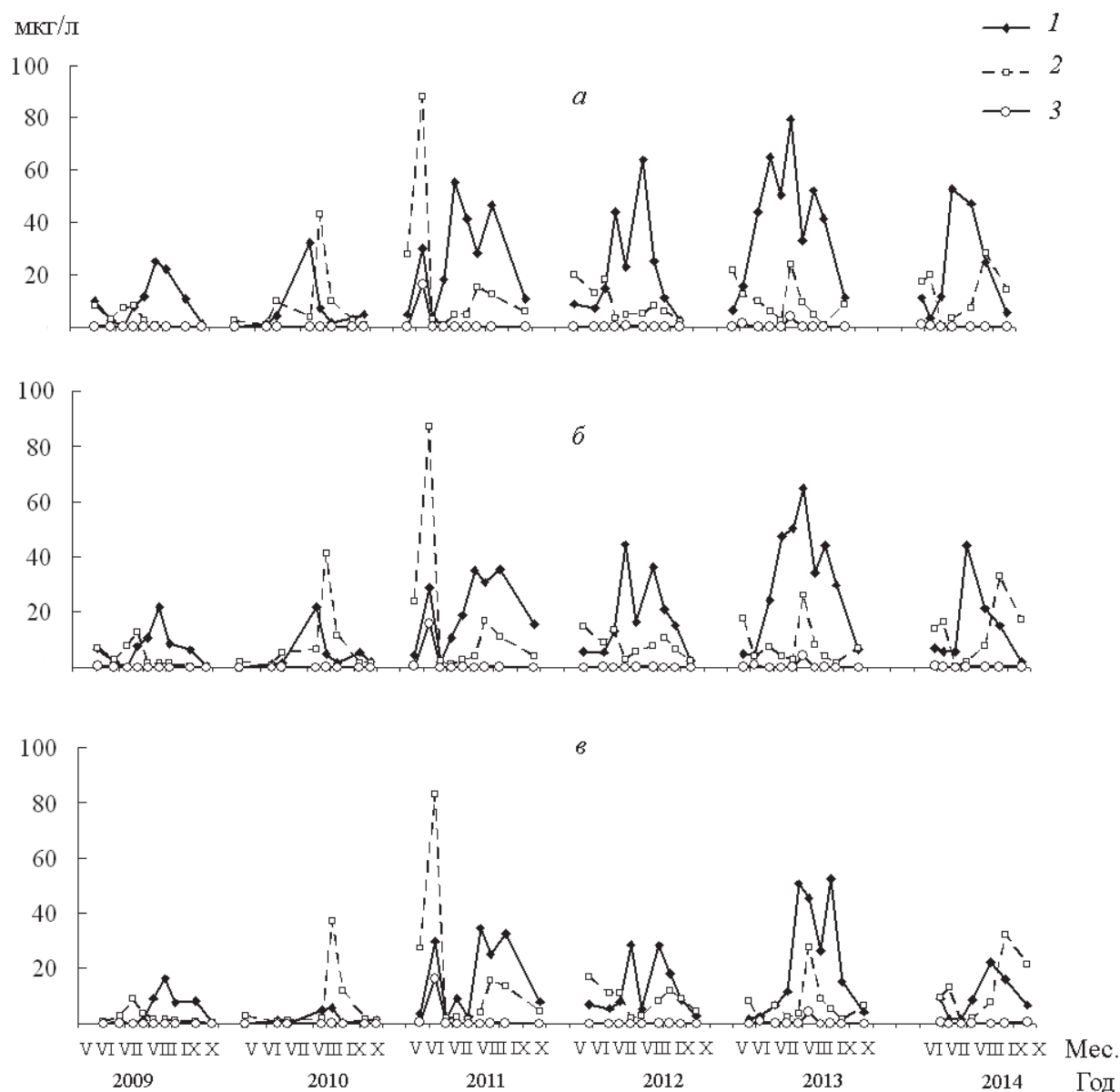


**Рис. 5.** Сезонная динамика содержания хлорофилла синезеленых, диатомовых и зеленых водорослей в слоях водной толщи на ст. 1 в 2009–2014 гг. Здесь и на рис. 6–10: 1 — Хл<sub>Cyan</sub>, 2 — Хл<sub>Вас</sub>, 3 — Хл<sub>Chl</sub>; а — слой 0–2 м, б — слой 2–6 м, в — слой 6 м — дно.

Для Хл<sub>Chl</sub> сезонные изменения не прослеживались. Его содержание в редких случаях превышало 2–5 мкг/л, средние составляли 0.1–0.7 мкг/л и лишь на ст. 2 в 2011 г. достигали 2 мкг/л (табл. 3). Относительное количество Хл<sub>Chl</sub> в общем фонде незначительно (до 3–13%) возрастало при низких концентрациях общего хлорофилла на спадах развития фитопланктона. Изменений Хл<sub>Chl</sub> в толще воды не выявлено, что соответствует нейтральной плавучести зеленых водорослей, которые имеют ряд приспособлений, позволяющих им предотвращать оседание (Moreno-Ostos et al., 2008).

Развитие фитопланктона регулируется совокупностью внешних факторов. Одним из основных факторов, влияющих на обилие, географическое распространение водорослей, их временную и пространственную динамику, считают температуру воды (Harris, 1986; Seip, Reynolds, 1995; Butterwick et al., 2005; Tan, 2011). При наличии погодных аномалий анализ температурной зависимости заслуживает пристального внимания (Jeppesen et al., 2005).

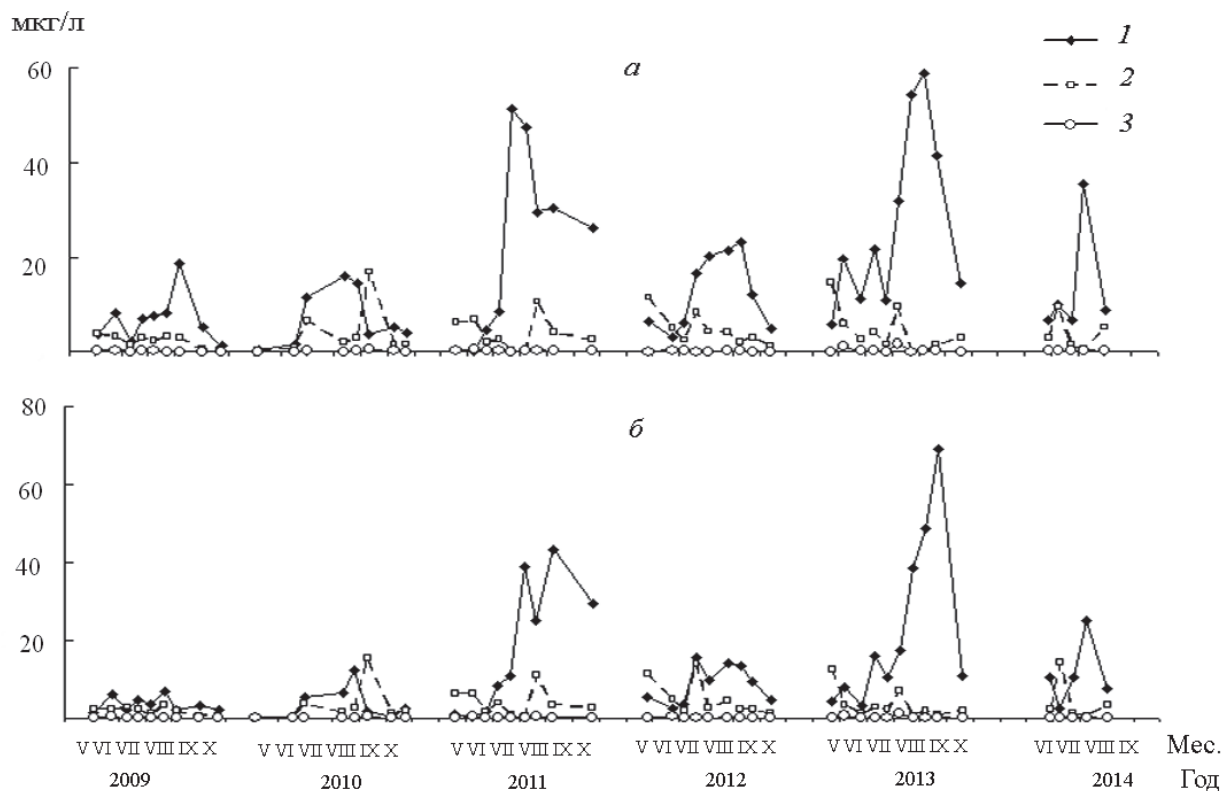
Судя по коэффициентам парной корреляции ( $r$ ), рассчитанным по фактическим данным, в годы исследования связь сезонной динамики Хл<sub>Cyan</sub>, Хл<sub>Вас</sub> и  $\Sigma$ Хл с температурой воды была слабой или умеренной (табл. 5).



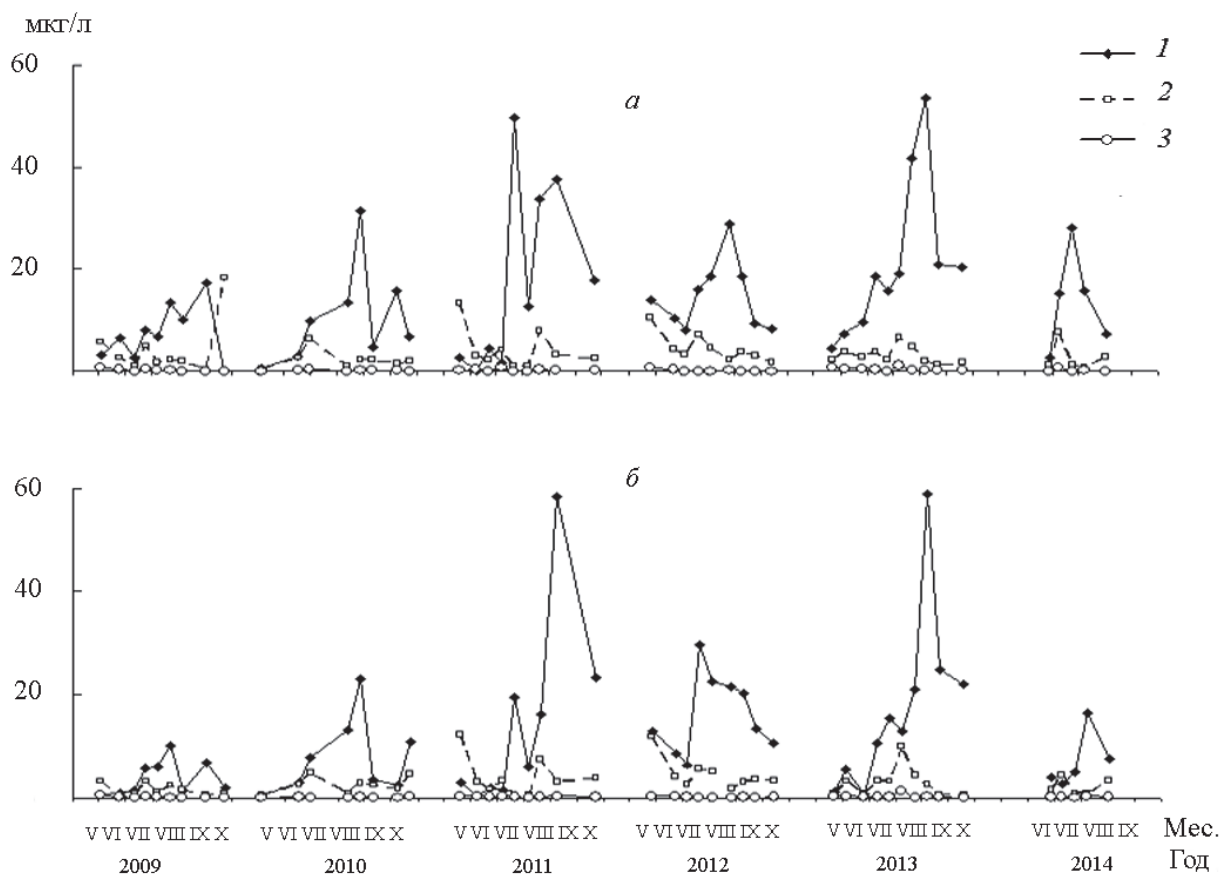
**Рис. 6.** Сезонная динамика содержания хлорофилла синезеленых, диатомовых и зеленых водорослей в слоях водной толщи на ст. 2 в 2009–2014 гг.

**Таблица 5.** Коэффициенты корреляции содержания хлорофилла с температурой (Т) и прозрачностью воды (Пр) в годы наблюдения

Год	n	$r_{0.05}$	ХЛ <sub>Сyan</sub>		ХЛ <sub>Вас</sub>		ХЛ <sub>Chl</sub>		ΣХЛ	
			Т	Пр	Т	Пр	Т	Пр	Т	Пр
2009	53	0.22	0.27	-0.04	0.21	-0.23	0.21	-0.14	0.36	-0.16
2010	46	0.24	0.52	-0.28	0.18	-0.33	0.02	-0.38	0.40	-0.42
2011	53	0.22	0.39	-0.48	-0.19	-0.11	-0.05	-0.06	0.15	-0.40
2012	53	0.22	0.28	-0.23	0.09	-0.45	0.20	-0.05	0.28	-0.43
2013	60	0.21	0.23	-0.39	0.07	-0.19	0.15	-0.02	0.25	-0.42
2014	34	0.27	0.39	-0.38	-0.47	-0.10	0.02	-0.36	0.17	-0.42

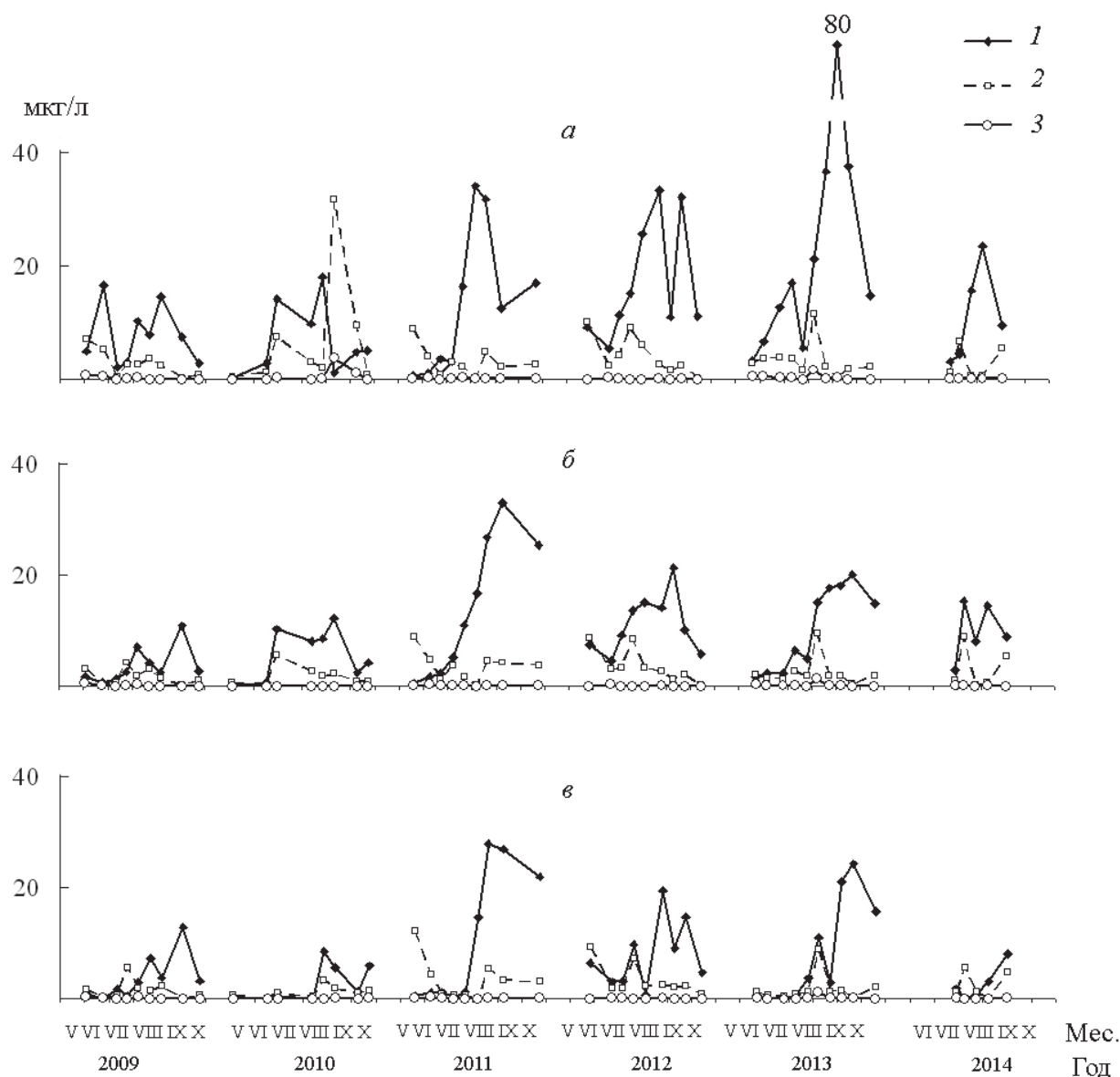


**Рис. 7.** Сезонная динамика содержания хлорофилла синезеленых, диатомовых и зеленых водорослей в слоях водной толщи на ст. 3 в 2009–2014 гг.



**Рис. 8.** Сезонная динамика содержания хлорофилла синезеленых, диатомовых и зеленых водорослей в слоях водной толщи на ст. 4 в 2009–2014 гг.

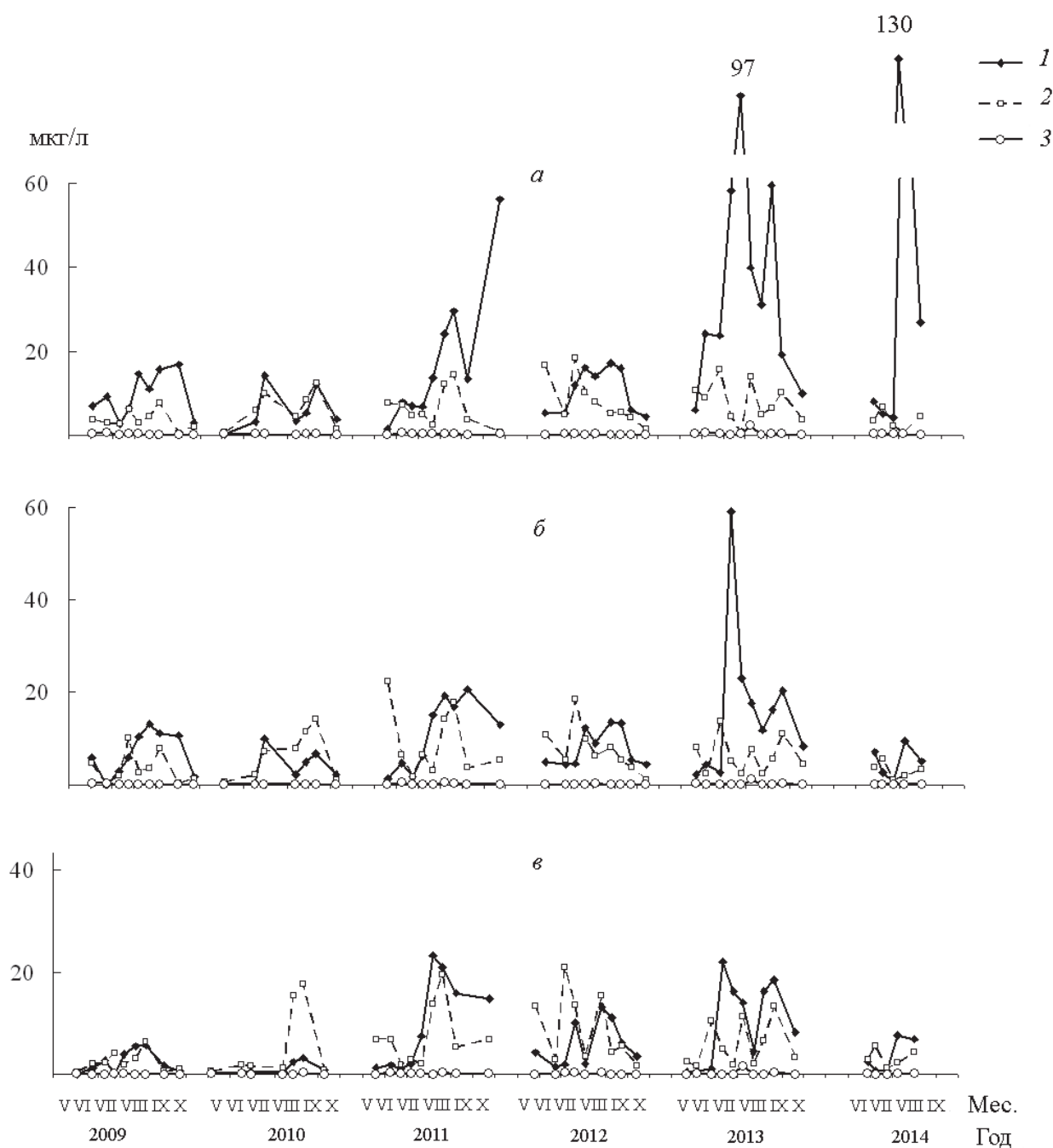




**Рис. 9.** Сезонная динамика содержания хлорофилла синезеленых, диатомовых и зеленых водорослей в слоях водной толщи на ст. 5 в 2009–2014 гг.

Наибольшее положительное влияние температуры на  $X_{L_{Cyan}}$  и  $\Sigma X_L$  выявлено в аномально жарком 2010 г. и отрицательное — на  $X_{L_{Bac}}$  при низком уровне водохранилища в 2014 г. Для  $X_{L_{Chl}}$  коэффициенты корреляции были незначимыми (табл. 5). Следует отметить, что отрицательную корреляцию биомассы диатомовых с температурой связывают с их обеспеченностью биогенным питанием (Tryfon, Moustaka-Gouni, 1997), а при низкой облученности связь развития фитопланктона с температурой не обнаруживается (Gibson, Foy, 1989).

Парный корреляционный анализ не всегда выявляет непосредственное влияние того или иного фактора среды ввиду их сложного взаимодействия. Изменение пигментных показателей более четко прослеживается при ранжировании всего массива данных по градиенту температуры (табл. 6). При низкой ( $<5^{\circ}C$ ) температуре воды содержание хлорофилла характеризуется минимальными величинами, рост которых начинается по мере прогрева водной толщи, а резкий (в 5–9 раз) подъем происходит в температурном диапазоне  $5\text{--}10^{\circ}C$ . Для  $X_{L_{Cyan}}$  и  $\Sigma X_L$  отмечено дальнейшее увеличение в 2 и 1.6 раза в интервале температуры  $10\text{--}15^{\circ}C$ , замедление нарастания при  $15\text{--}25^{\circ}C$  и снижение при ее дальнейшем росте. Содержание  $X_{L_{Bac}}$  незначительно увеличивается в интервале температуры  $10\text{--}20^{\circ}C$ , а затем снижается. При температуре  $<10^{\circ}C$  в состав  $\Sigma X_L$  в близком соотношении входят  $X_{L_{Cyan}}$  и  $X_{L_{Bac}}$ , по мере прогрева начинает преобладать  $X_{L_{Cyan}}$ , и доля  $X_{L_{Bac}}$  при максимальной температуре снижается до 30%.



**Рис. 10.** Сезонная динамика содержания хлорофилла синезеленых, диатомовых и зеленых водорослей в слоях водной толщи на ст. 6 в 2009–2014 гг.

**Таблица 6.** Изменение содержания хлорофилла (мкг/л) по градиенту температуры и прозрачности воды

Температура, °С	ХЛ <sub>Cyan</sub>	ХЛ <sub>Bac</sub>	ХЛ <sub>Chl</sub>	ΣХЛ	Прозрачность, м	ХЛ <sub>Cyan</sub>	ХЛ <sub>Bac</sub>	ХЛ <sub>Chl</sub>	ΣХЛ
< 5	0.9±0.6	0.6±0.2	0.1±0.0	1.5±0.8	0.4–0.8	25.1±2.0	6.1±0.3	0.4±0.0	31.6±1.9
5–10	5.1±1.0	5.4±1.3	0.1±0.0	10.1±1.7	0.8–1.0	17.7±0.7	8.0±0.5	0.4±0.0	26.1±0.9
10–15	14.7±1.7	5.9±0.9	0.2±0.0	16.7±1.6	1.0–1.2	8.6±0.8	5.3±0.6	0.2±0.0	14.0±1.0
15–20	15.9±1.7	6.6±1.4	0.4±0.1	19.4±2.4	1.2–1.4	8.7±0.8	4.5±0.9	0.2±0.0	13.4±1.2
20–25	26.3±2.9	4.8±0.5	0.2±0.0	22.4±1.6	1.4–1.9	5.5±0.8	2.5±0.3	0.1±0.0	8.1±0.9
> 25	16.5±4.3	3.0±0.7	0.0	14.5±3.1	1.9–2.7	3.3±1.4	1.0±0.4	0.0	4.3±1.6

Таким образом, для вегетации синезеленых водорослей Рыбинского водохранилища наиболее благоприятной можно считать температуру 20–25°C, а для диатомовых этот интервал имеет более широкие границы от 5°C до 20°C. Выявленные тенденции соответствуют результатам исследования температурного влияния на рост пресноводного фитопланктона, согласно которым температурный оптимум синезеленых водорослей выше, чем оптимум диатомовых (Butterwick et al., 2005). Авторы отмечают, что экспериментальные лабораторные данные, как правило, не совпадают с натурными, и в их опытах с культурами оптимум приурочен к более высоким температурам, чем следует из наших оценок. Широкий температурный диапазон, благоприятный для диатомей, соответствует развитию холодолюбивых (весной и осенью) и теплолюбивых (летом) видов. Экстремально высокая (более 25°C) температура в 2010 г., не свойственная водоемам умеренных широт, приводит к снижению содержания хлорофилла и угнетению развития фитопланктона.

Гидрооптический режим, характеристикой которого служит прозрачность воды, играет существенную роль в формировании первичной продукции, оказывает влияние на потребление биогенных веществ водорослями, их реакцию на изменение температуры. Вместе с тем, подводные световые условия зависят от развития фитопланктона, содержащего оптически активное вещество хлорофилл, который непосредственно поглощает лучистую энергию. В годы исследования коэффициенты корреляции хлорофилла с прозрачностью воды, не превышавшие -0.48, свидетельствовали о слабой и умеренной отрицательной связи между этими показателями (табл. 5). Для  $X_{L_{Cyan}}$  и  $\Sigma X_L$  в 2009 г., для  $X_{L_{Bac}}$  в 2011, 2013 и 2014 гг. связь отсутствовала, а для  $X_{L_{Chl}}$  была отмечена лишь в 2010 г. Отсутствие тесной корреляции объясняется влиянием на прозрачность воды водохранилища неводорослевой взвеси (Минеева, 2009). Ее содержание существенно возрастает при взмучивании терригенного материала, поэтому вклад планктонных водорослей в общее ослабление света в воде мелководных водоемов зависит от метеорологических условий и увеличивается при штилевой солнечной погоде (Havens, 1994).

Как и при анализе температурной зависимости, прием ранжирования позволил получить более определенную картину связи прозрачности с развитием фитопланктона (табл. 6). Во всем диапазоне прозрачности от 0.4 до 2.7 м ее рост сопровождается снижением содержания хлорофилла. При этом количество  $X_{L_{Cyan}}$  и  $\Sigma X_L$  не меняется при прозрачности 1–1.4 м, количество  $X_{L_{Bac}}$  начинает снижаться при прозрачности 0.8–1 м, а количество  $X_{L_{Chl}}$  остается низким во всем ее диапазоне. Максимальному содержанию  $X_{L_{Cyan}}$  при самой низкой прозрачности соответствует его повышенная доля (более 70%) в составе  $\Sigma X_L$  при снижении доли  $X_{L_{Bac}}$ .

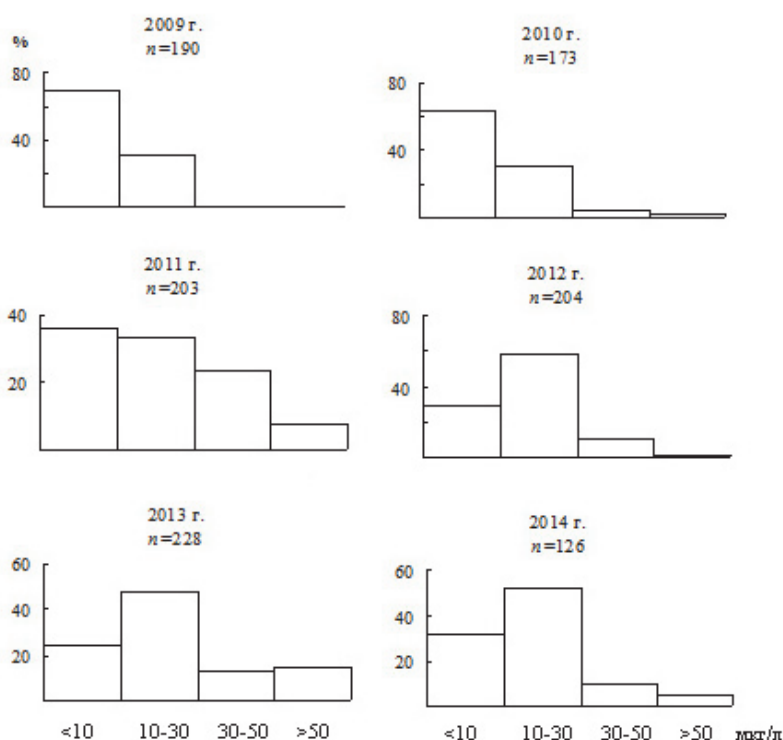
Сопряженное изменение прозрачности, отражающей условий подводного светового режима, и содержания хлорофилла, характеризующего трофическое состояние водоемов, соответствует предложенной нами оптической классификации вод (Минеева, 2009). Содержание суммарного хлорофилла менее 10 мкг/л, 10–15 мкг/л и более 15 мкг/л присуще, соответственно, мезотрофным, умеренно эвтрофным и эвтрофным водам. В первом случае фитопланктон не оказывает заметного влияния на формирование гидрооптических условий. Доля хлорофилла в составе взвешенного вещества ( $0.07 \pm 0.01\%$ ) и его вклад в общее ослабление подводной облученности ( $5.5 \pm 0.6\%$ ) невелики. С ростом трофии это влияние усиливается. Доля хлорофилла во взвешенном веществе увеличивается до  $0.25 \pm 0.03\%$ , а вклад хлорофилльной компоненты в ослабление подводной облученности составляет в среднем  $24.9 \pm 1.0\%$  в умеренно эвтрофных и  $41.4 \pm 2.0\%$  в эвтрофных водах (Минеева, 2009).

Полученные данные по содержанию хлорофилла позволяют сделать два важных заключения. Первое касается соотношения весенних и летних концентраций пигмента, второе — его сезонной динамики. В водоемах с невысокой продуктивностью весенний максимум фитопланктона обычно превосходит летний, как это наблюдалось в мезотрофном Шекснинском водохранилище и в 1970-е годы в Рыбинском, когда его трофический статус также соответствовал мезотрофному (Минеева, 2004). В дальнейшем в Рыбинском водохранилище это соотношение изменилось за счет роста летних показателей, которые стали выше весенних. В годы наших исследований наблюдались различные ситуации. За счет вспышки диатомовых водорослей весенние концентрации  $\Sigma X_L$  в Волжском плесе в 2011 г. (ст. 2) и в 2012 г. (ст. 1) были существенно (в 2–3 раза) выше летних. Весенние и летние величины различались незначительно на всех станциях в 2009 г. при самом низком за 6-летний период обилии фитопланктона, а также в 2012 г. в Главном плесе. Летний максимум стал существенно преобладать над весенним при высоком обилии синезеленых водорослей, характерном для эвтрофных вод, в 2011 г. на станциях 1, 4–6 и в 2013 г. на всех станциях (рис. 3, 5–10).

В мезотрофных и умеренно эвтрофных водах в течение вегетационного сезона, как правило, отмечается два–три подъема биомассы фитопланктона (хлорофилла), в эвтрофных — чаще один продолжительный летний. Наступление, длительность и величина максимумов меняется в годы с разными

погодными условиями (Минеева, 2004). Одновершинные кривые с продолжительным периодом высоких значений, которыми характеризовалась сезонная динамика  $\Sigma\text{Хл}$  большинства станций в 2010 и в 2013 гг., являются признаком повышения уровня трофии водохранилища.

Еще одним свидетельством изменения трофического статуса водохранилища служит многолетняя динамика частоты встречаемости концентрации хлорофилла. В первые 10 лет наблюдений (1969–1979 гг.) в водохранилище преобладали мезотрофные воды с содержанием пигмента менее 10 мкг/л. В 80-е и 90-е гг. XX в. существенно возросла доля эвтрофных вод с содержанием хлорофилла 10–30 мкг/л. Одновременно вырос верхний предел величин, которые достигали 100 мкг/л и выше. В начале 2000-х гг. наметилась тенденция к снижению уровня трофии, и гистограмма частотного распределения концентрации хлорофилла повторила таковую конца 1970-х гг. (Минеева, 2004; Структура и функционирование..., 2016). Данные 2011–2014 гг. продемонстрировали резкий подъем  $\Sigma\text{Хл}$  с абсолютным (64–75% общего числа наблюдений) преобладанием величин, свойственных эвтрофным и высоко эвтрофным водам (рис. 11), стимулом которому послужили условия аномально жаркого 2010 г.



**Рис. 11.** Частота встречаемости концентрации хлорофилла (% общего числа наблюдений  $n$ ) в Рыбинском водохранилище в годы исследования.

Межгодовые изменения содержания хлорофилла дополняют картину его многолетней динамики, которая носит циклический характер, связанный с гидроклиматическими особенностями лет наблюдения и условиями водности (Минеева, 2004; Пырина и др., 2006; Mineeva, Litvinov, 1998). Хлорофилл как физиологический показатель служит маркером изменений внешней среды, реагируя на них быстрее, чем биомасса или видовой состав фитопланктона. За весь многолетний период наблюдений с 60-х гг. прошлого века в разные фазы водности отмечались годы с антициклональным типом погоды. В 1972 и 1981 гг. содержание пигмента резко возрастало при преобладании штилей, низком уровне водохранилища и повышенной температуре водной толщи. Условия этих лет давали толчок для интенсивного развития фитопланктона. В последующие годы содержание хлорофилла постепенно снижалось, но в целом оставалось более высоким, чем в предыдущий период, отражая повышение трофии водоема.

Сходным гидроклиматическим режимом при аномально высоком прогреве воды характеризовался 2010 г., однако, значительного прироста  $\Sigma\text{Хл}$  по сравнению в 2009 г. в этом году не наблюдалось. На пяти станциях увеличились максимальные и средние концентрации  $\text{Хл}_{\text{Вас}}$  и, соответственно,  $\Sigma\text{Хл}$ , а среднее содержание  $\text{Хл}_{\text{Суп}}$  или снизилось (на ст. 2, 3 и 6), или не изменилось (на ст. 5). В формировании летнего максимума существенную роль играл  $\text{Хл}_{\text{Вас}}$ , и лишь на ст. 4 преобладал  $\text{Хл}_{\text{Суп}}$ . Отсутствие резкого увеличения концентрации хлорофилла в 2010 г. отмечено нами также на Средней Волге (Копылов и др., 2012).

Интенсивное развитие фитопланктона наблюдалось в последующие годы. В 2011 г. начался рост  $\Sigma\text{Хл}$  за счет  $\text{Хл}_{\text{Cyan}}$ , при этом среднее содержание  $\text{Хл}_{\text{Вас}}$  менялось незначительно (рис. 5–10). В июне 2011 г. на ст. 2 была отмечена вспышка  $\text{Хл}_{\text{Chl}}$ . В целом содержание  $\Sigma\text{Хл}$  в 2010–2014 гг. стало существенно выше, чем в предшествующие периоды. Повышение температуры считают эвтрофирующим фактором, способствующим росту внутренней фосфорной нагрузки, а также более обильной и продолжительной вегетации синезеленых водорослей (Jeppesen et al., 2005). Последнее подтверждается данными по динамике хлорофилла этого отдела.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Содержание хлорофилла *a* ( $\Sigma\text{Хл}$ ) в планктоне Рыбинского водохранилища, как и в предшествующие годы, характеризовалось широким диапазоном величин. Наиболее часто встречаемые (42.4% общего числа наблюдений) составили 10–30 мкг/л, что характерно для умеренно эвтрофных и эвтрофных вод. За период исследований (2009–2014 гг.) доля высоких концентраций  $\Sigma\text{Хл}$  увеличилась. Оценка хлорофилла синезеленых, диатомовых и зеленых водорослей показала, что их минимальное содержание было ниже 1 мкг/л, а максимальное в разные годы составляло от 18.4 до 92 мкг/л для  $\text{Хл}_{\text{Вас}}$ , от 25.1 до 130 мкг/л для  $\text{Хл}_{\text{Cyan}}$  и 1–4 мкг/л для  $\text{Хл}_{\text{Chl}}$ . Большая часть концентраций  $\text{Хл}_{\text{Вас}}$  (>80%) не превышала 10 мкг/л, а в массиве  $\text{Хл}_{\text{Cyan}}$  преобладали величины до 30 мкг/л. Несмотря на обширную открытую акваторию Рыбинского водохранилища, небольшие глубины и частое ветро-волновое перемешивание, способствующее гомотермии, распределение хлорофилла в толще воды не всегда было равномерным и более чем в 30% случаев снижалось с глубиной. В соответствии с физиологическими особенностями диатомовых и синезеленых водорослей, характеризующихся различной плавучестью, разница между содержанием  $\text{Хл}_{\text{Вас}}$  в отдельных слоях водной толщи отмечалась редко, а содержание  $\text{Хл}_{\text{Cyan}}$  в толще воды снижалось. Корреляционный анализ не выявил тесной связи между содержанием хлорофилла, температурой и прозрачностью воды, однако использование градиентного анализа позволило оценить это влияние. Интервал температуры, наиболее благоприятной для развития синезеленых водорослей, составил 20–25°C, для диатомовых характеризовался более широкими границами от 5°C до 20°C. Снижение прозрачности, сопровождавшееся увеличением содержания  $\Sigma\text{Хл}$ ,  $\text{Хл}_{\text{Cyan}}$  и  $\text{Хл}_{\text{Вас}}$  соответствовало возрастающей роли фитопланктона в формировании подводного светового поля.

Условия аномально жаркого лета 2010 г. дали толчок для роста содержания  $\Sigma\text{Хл}$ ,  $\text{Хл}_{\text{Cyan}}$  и  $\text{Хл}_{\text{Вас}}$  в последующие годы. Увеличение встречаемости концентраций  $\Sigma\text{Хл}$ , превышающих 10 мкг/л, высокая доля  $\text{Хл}_{\text{Cyan}}$  и длительная вегетация синезеленых водорослей, возрастающая роль фитопланктона в формировании подводного светового режима свидетельствуют о повышении трофии водохранилища.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Винберг Г. Г. Первичная продукция водоемов. Минск: Изд-во АН БССР, 1960. 329 с. Vinberg G. G. Pervichnaya produktsiya vodoemov. Minsk: Izd-vo AN BSSR, 1960. 329 s. [Vinberg G. G. Primary Production of the Basins. Minsk: Academic Press, 1960. 329 p.] In Russian
- Гаевский Н. А., Шатров И. Ю., Гольд В. М. Флуоресцентный анализ пигментов фитопланктона // Методические вопросы изучения первичной продукции внутренних водоемов. СПб: Гидрометеиздат. 1993. С. 101–109. Gaevskiy N. A., Shatrov I. Yu., Gold V. M. Fluorescentnyy analiz pigmentov fitoplanktona // Metodicheskie voprosy izucheniya pervichnoy produktii vnutrennih vodoemov. SPb: Gidrometeizdat. 1993. S. 101–109. [Gaevskiy N. A., Shatrov I. Yu., Gold V. M. Fluorescence analysis of phytoplankton pigments // Methodological problems of study the primary production of inland waters. SPb: Gidrometeizdat. 1993. P. 101–109.] In Russian
- Гольд В. М., Гаевский Н. А., Григорьев Ю. С. и др. Теоретические основы и методы изучения флуоресценции хлорофилла. Красноярск: КрГУ, 1984. 84 с. Gold V. M., Gaevskiy N. A., Grigoriev Yu. S. i dr. Teoreticheskie osnovy i metody izucheniya fluorestsentsii khlorofilla. Krasnoyarsk: KrGU, 1984. 84 s. [Gold V. M., Gaevskiy N. A., Grigoriev Yu. S., et al. Theoretical Bases and Methods of Study Chlorophyll Fluorescence. Krasnoyarsk: State University Press, 1984. 84 p.] In Russian
- Гольд В. М., Гаевский Н. А., Шатров И. Ю. и др. Опыт использования флуоресценции для дифференциальной оценки содержания хлорофилла *a* у планктонных водорослей // Гидробиол. журн. 1986. Т. 22, № 3. С. 80–85. Gold V. M., Gaevskiy N. A., Shatrov I. Yu. i dr. Opyt ispolzovaniya fluorestsentsii dlya differentsialnoy otsenki soderzhaniya khlorofilla a u planktonnykh vodorosley // Gidrobiol. zhurn. 1986. T. 22, № 3. S. 80–85. [Gold V. M., Gaevskiy N. A., Shatrov I. Yu., et al. Experience of using fluorescence for differential evaluation of chlorophyll contents in a planktonic algae // Hydrobiol. J. 1986. Vol. 22. № 3. P. 80–85.] In Russian
- Копылов А. И., Лазарева В. И., Минеева Н. М. и др. Влияние аномально высокой температуры воды на развитие планктонного сообщества водохранилищ Средней Волги летом 2010 года // ДАН РАН. 2012. Т. 442. № 1. С. 1–3. (Kopylov A. I., Lazareva V. I., Mineeva N. M., et al. Influence of Anomalous High Water Temperatures on the Development of the Plankton Community in the Middle Volga Reservoirs in Summer 2010 // Doklady Biological Sciences. 2012. Vol. 442. № 1. P. 11–13. DOI: 10.1134/S0012496612010012).

- Корнева Л. Г. Фитопланктон водохранилищ бассейна Волги. Кострома: Дом печати, 2015. 284 с. Korneva L. G. Fitoplankton vodokhranilishch basseyna Volgi. Kostroma: Dom pechati, 2015. 284 s. [Korneva L. G. Phytoplankton of Volga River Basin Reservoirs. Kostroma. Print House. 2015. 284 p.] In Russian
- Лысенко В. С., Вардуни Т. В., Сойер В. Г., Краснов В. П. Флуоресценция хлорофилла растений как показатель экологического стресса: теоретические основы применения метода // Фундаментальные исследования. 2013. № 4. С. 112–120. Lysenko V. S., Varduni T. V., Soyer V. G., Krasnov V. P. Fluorescentsiya hlorofilla rasteniy kak pokazatel ekologicheskogo stressa: teoreticheskie osnovyi primeneniya metoda // Fundamentalnyie issledovaniya. 2013. № 4. S. 112–120. [Lysenko V. S., Vardun T. V., Sawyer V. G., Krasnov V. P. Plant chlorophyll fluorescence as an indicator of environmental stress: the theoretical foundations of the method // Basic Research. 2013. № 4. P. 112–120.] In Russian
- Маторин Д. Н., Осипов В. А., Венедиктов П. С., Рубин А. Б. Замедленная флуоресценция растений и водорослей: теоретические и практические аспекты. М.: Альтекс, 2011. 220 с. Matorin D. N., Osipov V. A., Venediktov P. S., Rubin A. B. Zamedlennaya fluorestsentsiya rasteniy i vodorosley: teoreticheskie i prakticheskie aspekty. M.: Alteks, 2011. 220 s. [Matorin D. N., Osipov V. A., Venediktov P. S., Rubin A. B. Delayed Fluorescence of Plants and Algae: Theoretical and Practical Aspects. Moscow: Altex, 2011. 220 p.] In Russian
- Минеева Н. М. Растительные пигменты в воде волжских водохранилищ. М.: Наука, 2004. 158 с. Mineeva N. M. Rastitelnyie pigmenty v vode volzhskih vodokhranilishch. M.: Nauka, 2004. 158 s. [Mineeva N. M. Plant Pigments in the Waters of the Volga River Reservoirs. Moscow: Nauka, 2004. 158 p.] In Russian
- Минеева Н. М. Первичная продукция планктона в водохранилищах Волги. Ярославль: Принтхаус, 2009. 279 с. Mineeva N. M. Pervichnaya produktsiya planktona v vodokhranilishchah Volgi. Yaroslavl: Printhaus, 2009. 279 s. [Mineeva N. M. Plankton Primary Production in the Volga River Reservoirs. Yaroslavl: Print House, 2009. 279 p.] In Russian
- Минеева Н. М. Растительные пигменты как показатели биомассы фитопланктона // Альгология. 2011. Т. 21. № 3. С. 1–10. (Mineeva N. M. Plant Pigments as Indicators of Phytoplankton Biomass (Review) // Internat. J. Algae. 2011. Vol. 13. № 4. P. 330–340. DOI: 10.1615/InterJAlgae.v13.i4.20).
- Минеева Н. М., Корнева Л. Г., Соловьева В. В. Сезонная и многолетняя динамика содержания хлорофилла *a* в единице биомассы фитопланктона Шекснинского и Рыбинского водохранилищ (Россия) // Альгология. 2013. Т. 23. № 2. С. 150–166. Mineeva N. M., Korneva L. G., Soloveva V. V. Sezonnaya i mnogoletnyaya dinamika soderzhaniya hlorofilla *a* v edinitse biomassyi fitoplanktona Sheksninskogo i Rybinskogo vodokhranilishch (Rossiya) // Algologiya. 2013. T. 23. № 2. S. 150–166. [Mineeva N. M., Korneva L. G., Solovyova V. V. Seasonal and long-term dynamics of chlorophyll *a* content per unit of phytoplankton biomass in Sheksna and Rybinsk reservoirs (Russia) // Algology. 2013. Vol. 23. № 2. P. 150–166.] In Russian
- Минеева Н. М., Мухутдинов В. Ф. Сравнительная оценка содержания хлорофилла в водохранилищах Верхней Волги по данным спектрофотометрического и флуоресцентного методов // Вода: химия и экология. 2016 (в печати). Mineeva N. M., Muhutdinov V. F. Sravnitel'naya otsenka soderzhaniya hlorofilla v vodokhranilishchah Verhney Volgi po dannym spektrofotometricheskogo i fluorestsennogo metodov // Voda: himiya i ekologiya. 2016 (v pechati). [Mineeva N. M., Mukhutdinov V. F. Comparative evaluation of chlorophyll content in the Upper Volga reservoirs according to spectrophotometric and fluorescent methods // Water: Chemistry and Ecology. 2016. (In press).] In Russian
- Минеева Н. М., Щур Л. А. Содержание хлорофилла в единице биомассы фитопланктона (Обзор) // Альгология. 2012. Т. 22. № 4. С. 423–435. Mineeva N. M., Schur L. A. Soderzhanie hlorofilla v edinitse biomassyi fitoplanktona (Obzor) // Algologiya. 2012. T. 22. № 4. S. 423–435. [Mineeva N. M., Schur L. A. Chlorophyll content in phytoplankton biomass (Review) // Algology. 2012. Vol. 22. № 4. P. 423–435.] In Russian
- Пырина И. Л., Литвинов А. С., Кучай Л. А. и др. Многолетние изменения первичной продукции фитопланктона в Рыбинском водохранилище в связи с действием климатических факторов // Состояние и проблемы продукционной гидробиологии. М.: КМК, 2006. С. 38–46. Pyrina I. L., Litvinov A. S., Kuchay L. A. i dr. Mnogoletnie izmeneniya pervichnoy produktsii fitoplanktona v Rybinskom vodokhranilishche v svyazi s deystviem klimaticheskikh faktorov // Sostoyanie i problemyi produktsionnoy gidrobiologii. M.: KMK, 2006. S. 38–46. [Pyrina I. L., Litvinov A. S., Kuchay L. A. et al. Long-term changes of phytoplankton primary production in the Rybinsk reservoir due to the influence of climatic factors // Status and Problems of Production Hydrobiology. Moscow: KMK, 2006. P. 38–46.] In Russian
- Рыбинское водохранилище и его жизнь / Под ред. Б. С. Кузина. Л.: Наука, 1972. 364 с. Rybinskoe vodokhranilishche i ego zhizn / Pod red. B. S. Kuzina. L.: Nauka, 1972. 364 s. [Rybinsk Reservoir and its life / B. S. Kuzin Ed. L.: Nauka, 1972. 364 p.] In Russian
- Сигарёва Л. Е., Пырина И. Л., Тимофеева Н. А. Межгодовая динамика хлорофилла в воде и донных отложениях Рыбинского водохранилища // Наст. сб. Sigareva L. E., Pyrina I. L., Timofeeva N. A. Mezhdogovaya dinamika hlorofilla v vode i donnyih otlozheniyah Rybinskogo vodokhranilishcha // Nast. sb. [Sigareva L. E., Pyrina I. L., Timofeeva N. A. Interannual chlorophyll dynamics in the water and sediments of the Rybinsk reservoir // This Book.] In Russian
- Структура и функционирование экосистемы Рыбинского водохранилища в начале XXI века / Под ред. В. И. Лазаревой. Борок: ИБВВ РАН, 2016 (в печати). Struktura i funktsionirovanie ekosistemy Rybinskogo vodokhranilishcha v nachale XXI veka / Pod red. V. I. Lazarevoy. Borok: IBVV RAN, 2016 (v pechati). [The Structure and Functioning of the Rybinsk Reservoir Ecosystem at the Beginning of the XXI Century / V. I. Lazareva Ed. Borok: IBIW RAS, 2016 (in press).] In Russian



- Фитопланктон Волги. Экология фитопланктона Рыбинского водохранилища / Под ред. В. Н. Паутовой и Г. С. Розенберга. Тольятти: Самарский науч. центр РАН. 1999. 264 с. Fitoplankton Volgi. Ekologiya fitoplanktona Rybinskogo vodохранилища / Pod red. V. N. Pautovoy i G. S. Rozenberga. Tolyatti: Samarskiy nauch. tsentr RAN. 1999. 264 s. [Phytoplankton of the Volga River. Ecology of Phytoplankton in the Rybinsk Reservoir / V. N. Pautova and G. S. Rosenberg Eds. Togliatti: Samara Scientific Center RAS. 1999. 264 p.] In Russian
- Экологические проблемы Верхней Волги. / Под ред. А. И. Копылова. Ярославль: ЯГТУ, 2001. 427 с. Ekologicheskie problemyi Verhney Volgi. / Pod red. A. I. Kopylova. Yaroslavl: YaGTU, 2001. 427 s. [Ecological Problems of the Upper Volga / A. I. Kopylov Ed. Yaroslavl: YAGTU 2001. 427 p.] In Russian
- Butterwick C., Heaney S. I., Talling J. F. Diversity in the influence of temperature on the growth rates of freshwater algae, and its ecological relevance // *Freshwater Biol.* 2005. Vol. 50. № 2. P. 291–300.
- Falkowski P., Kiefer D. A. Chlorophyll a fluorescence in phytoplankton: relationship to photosynthesis and biomass // *J. Plankton Res.* 1985. Vol. 7. № 5. P. 715–731.
- Gibson C. E., Foy R. H. On temperature-independent growth of phytoplankton // *J. Plankton Res.* 1989. Vol. 11. № 3. P. 605–607.
- Harris G. P. *Phytoplankton Ecology. Structure, Functioning and Fluctuation.* London, N.Y.: Chapman and Hall, 1986. 384 p.
- Havens K. E. Particulate light attenuation in a large subtropical lake // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1995. Vol. 52. № 8. P. 1803–1811.
- Holm-Hansen O. C. J., Lorenzen C. J., Holmes R. W., Strickland J. D. H. Fluorometric determination of chlorophyll // *J. Cons. Int. Explor. Mer.* 1965. Vol. 30. № 1. P. 3–15.
- Jeppesen E., Sondergaard M., Jensen J. P., et al. Lake responses to reduced nutrient loading — an analysis of contemporary long-term data from 35 case studies // *Freshwater Biol.* 2005. Vol. 50. № 9. P. 1747–1771.
- Millie D. F., Schofield O. M. E., Kirkpatrick G. J., et al. Using absorbance and fluorescence spectra to discriminate microalgae // *Eur. J. Phycol.* 2002. Vol. 37. P. 313–322.
- Mineeva N. M., Litvinov A. S. Long-term variation of chlorophyll content in Rybinsk reservoir (Russia) in relation to its hydrological regime // *Management of Lakes and Reservoirs During Global Climate Change.* Dordrecht, Boston, L.: Kluwer Academic Publisher, 1998. P. 159–183.
- Moreno-Ostos E., Cruz-Pizarro L., Basanta A., George D. G. The spatial distribution of different phytoplankton functional groups in a Mediterranean reservoir // *Aquat. Ecol.* 2008. Vol. 42. P. 115–128.
- Raven J. A., Beardall J. Chlorophyll fluorescence and ecophysiology: seeing red? // *New Phytol.* 2006. Vol. 169. P. 449–451.
- SCOR-UNESCO Working Group 17. Determination of photosynthetic pigments // *Determination of photosynthetic pigments in sea water. Monographs on oceanographic methodology.* Montreux: UNESCO, 1966. P. 9–18.
- Seip K. L., Reynolds C. S. Phytoplankton functional attributes along trophic gradient and season // *Limnol., Oceanogr.* 1995. Vol. 40. № 3. P. 589–597.
- Tan X. Effects of temperature on recruitment and phytoplankton community composition // *African J. Microbiol. Res.* 2011. Vol. 5. № 32. P. 5896–5901.
- Tryfon E., Moustaka-Gouni M. Species composition and seasonal cycles of phytoplankton with special reference to the nanoplankton of Lake Mikri Prespa // *Hydrobiologia.* 1997. Vol. 351. P. 61–75.
- Yentsch C. S., Yentsch C. M. Fluorescent spectral signatures the characterization of phytoplankton populations by the use of excitation and emission spectra // *J. Mar. Res.* 1979. Vol. 37. P. 471–483.

## SEASONAL AND INTERANNUAL DYNAMICS OF CHLOROPHYLL IN PLANKTON OF THE RYBINSK RESERVOIR BASED ON FLUORESCENCE DIAGNOSIS

N. M. Mineeva

*I. D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS  
Russia, 152742, Yaroslavl reg., Nekouz distr., Borok, e-mail: mineeva@ibi.w.yaroslavl.ru*

Using fluorescence method in modification developed in Krasnoyarsk State University, chlorophyll determination of the diatoms, bluegreens and green algae (CHL<sub>Bac</sub>, CHL<sub>Cyan</sub>, CHL<sub>Chl</sub>, respectively) was made during May–October 2009–2014 in plankton at six standard stations in the Rybinsk Reservoir. Over the years, pigment content reached 18.4–92 µg/l for CHL<sub>Bac</sub>, 25.1–130 µg/l for CHL<sub>Cyan</sub> and 1–4 µg/l for CHL<sub>Chl</sub>. In their total amount (ΣCHL) values of 10–30 µg/l typical for moderate eutrophic and eutrophic waters dominated. CHL<sub>Bac</sub> distribution in the water column was the most uniform, while CHL<sub>Cyan</sub> amount decreased over the depth. Relationship of chlorophyll content with temperature and water transparency was under consideration. It was shown that temperature range favorable for the blue-green algae is limited by 20–25°C and for diatom it makes from 5°C to 20°C. Increased amount of ΣCHL values exceeding 10 µg/l, a high proportion of CHL<sub>Cyan</sub> values and the long vegetation of blue-green algae, essential role of phytoplankton in formation of the underwater light climate indicate the growth of the trophic status of the reservoir. Conditions of the abnormally hot summer in 2010 gave an impetus to the growth of ΣCHL, CHL<sub>Cyan</sub> and CHL<sub>Bac</sub> content in subsequent years.

*Key words:* chlorophyll, phytoplankton, fluorescent method, Rybinsk Reservoir.

## СРАВНИТЕЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ И БИОЛОГИЯ ВОДЯНЫХ ЛЮТИКОВ *RANUNCULUS CIRCINATUS*, *R. TRICHOPHYLLUS* И *R. KAUFFMANNII* (*BATRACHIUM*, *RANUNCULACEAE*) В СРЕДНЕЙ РОССИИ

Е. А. Мовергоз, А. А. Бобров

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН

152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок, e-mail: [keterina@inbox.ru](mailto:keterina@inbox.ru), [lsd@ibiw.yaroslavl.ru](mailto:lsd@ibiw.yaroslavl.ru)

Проведено сравнение морфологии, онтогенеза, ритма сезонного развития и модульной организации водяных лютиков *Ranunculus circinatus* Sibth., *R. trichophyllus* Chaix и *R. kauffmannii* Clerc. (секция *Batrachium* DC., *Ranunculaceae* Juss.) в Средней России. Представлен ключ для определения этих видов на данной территории. Установлены ключевые признаки вегетативной и генеративной сфер растений, выяснен тип онтогенеза, проведён индивидуальный и сравнительный анализ ритмов сезонного развития. Обнаружена видовая специфичность в строении универсальных модулей.

**Ключевые слова:** водяные лютики, *Batrachium*, морфология, онтогенез, ритм развития, модульная организация, Средняя Россия.

### ВВЕДЕНИЕ

Водяные лютики, шелковники (*Ranunculus* L. секция *Batrachium* DC., *Ranunculaceae* Juss.) заметный компонент в сложении растительного покрова различных водных объектов, однако до сих пор они изучались в основном с позиции систематики и разнообразия (Cook, 1966; Turała, 1969; Vollrath, Kohler, 1972; Holmes, 1979; Wiegleb, Herr, 1983; Wiegleb, 1988; Hong, 1991; Dahlgren, 1995; Pizarro, 1995; Preston, Croft, 1997; Цвелёв, 1998; Dahlgren, Jonsell, 2001; Иванова, 2001; Цвелёв, Гринталь, 2001; Бобров, 2003; Луферов, 2006; Telford et al., 2011; Щербakov, 2014; Butkuvienė et al., 2014; Lumbresas et al., 2014; Bobrov et al., 2015; Zalewska-Gałosz et al., 2015; и др.). Их экология, фитоценология, роль в водных экосистемах (Lumbresas et al., 2011, 2013a, b; см. обзор в Бобров, Мовергоз, 2014; и др.) в целом оставлены без должного внимания. Особенности биологии рассмотрены во многих публикациях (Zander, Wiegleb, 1987; Барыкина, 1988; Лебедева, Лапиров, 2000, 2005, 2009; Лапиров, Лебедева, 2004; Мовергоз и др., 2011a, б; Мовергоз, 2012, 2014; и др.), но в основном для ограниченного числа широко распространённых видов, на малом числе популяций и небольшой территории. В работах по биологии практически не затронуты сравнительный аспект морфологии и биологии разных видов *Batrachium* и вопросы видоспецифичности их модульной организации.

В рамках проводимой нами ревизии шелковников России и других регионов (Бобров, 2003; Бобров и др., 2013, 2014, 2015; Бобров, Мочалова, 2013, 2014; Бобров, Мовергоз, 2014; Мовергоз, 2014; Bobrov et al., 2015; и др.) мы рассмотрели эти вопросы для *Ranunculus circinatus* Sibth., *R. trichophyllus* Chaix и *R. kauffmannii* Clerc. — 3 наиболее распространённых видов в Средней России на основании критического изучения литературных данных и оригинальных исследований.

### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для изучения морфологии водяных лютиков с 2005 по 2014 гг. были проведены исследования в Ярославской и Ивановской областях. В природных условиях собирали 10–15 растений с каждой точки. Биоморфологический анализ проводили на живом материале, измеряли длину побега, число и длину междоузлий, число и порядок ветвления придаточных корней, длину и ширину, форму, локализацию и число плавающих и погружённых листьев, длину черешка, длину цветоножки, размеры цветка и отдельных его параметров (диаметр венчика, размерные величины лепестков, число тычинок и др.), число плодов в соплодии, длина плода и др.

Камеральная обработка включала в себя морфометрический анализ гербарных образцов и собранных почек. Для полной характеристики каждого типа листовой пластинки мы использовали наиболее важные качественные и количественные признаки: форма и диаметр листовой пластинки, длина средней доли листа, число конечных сегментов и длина черешка. Кроме того, отмечались и некоторые эпиморфологические признаки: наличие или отсутствие опушения и характер рассечённости плавающей и погружённой листовой пластинки. Наряду с собственными сборами был использован гербарный материал, хранящийся в ИВИВ. На всех этапах работы проводились зарисовка и фотосъёмка растений.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

### Ключ для определения рассматриваемых видов

*Ranunculus* L. sect. *Batrachium* DC. — Шелковник, водяной лютик

(*Ranunculus* L. subgen. *Batrachium* (DC.) Peterm., *Batrachium* (DC.) S. F. Gray)

1. Листья 1–2(3) см дл., 3-трёхрасчёрченные, сидячие, немного стеблеобъемлющие, в очертании от округлых до почковидных, жёсткие, вне воды не спадающие, расположены перпендикулярно стеблю, обычно во много (3–5) раз короче междоузлий, сегменты размещены в одной плоскости. Цветки 12–20 мм в диам., нектарная ямка полулунная. Листья, их влагалища и верхние части стебля обычно без волосков. — **1. *R. circinatus* Sibth. — Лютик, шелковник завитой.**

Одн., мн. 30–80(100). VI–VIII. Озёра, водохранилища, плёсы и затишные участки рек.

Примечание. В местах совместного обитания *R. circinatus* и *R. trichophyllus* может быть встречен их стерильный гибрид — *R. × glueckii* A. Félix ex C. D. K. Cook, обладающий промежуточными морфологическими признаками (см. Мовергоз и др., 2011б; Мовергоз, 2012).

— Листья 2–10(12) см дл., с черешками, часто довольно длинными, не стеблеобъемлющие, в очертании от полукруглых до обратотреугольных, вне воды не спадающие или спадающие, расположены под углом к стеблю, обычно немного (1.5–2 раза) короче, равны или длиннее междоузлий, сегменты размещены в разных плоскостях. Листья, их влагалища и верхние части стебля в той или иной степени волосистые. .... 2.

2. Листья 2–4(5) см дл., 3-трёхрасчёрченные, на коротких черешках или почти сидячие, вне воды не спадающие или частично спадающие, б.м. растопыренные, немного короче или равны междоузлиям, внутренняя часть пластинки равна боковым, конечные сегменты короче 1 см. Цв. 7–11 мм в диам., нектарная ямка полулунная. Плодики 1.2–1.7 мм дл., довольно широкие, округлой формы, светлой и равномерной окраски, щетинки в верхней части развиты слабо или почти отсутствуют, носик длинный и менее смещён на брюшную сторону, поперечные морщины на плодиках б. м. ровные. Листья, их влагалища и верхние части стебля, как правило, сильно волосистые, однако встречаются и почти голые формы. Растение преимущественно стоячих вод. — **2. *R. trichophyllus* Chaix — Лютик, шелковник волосистостебельный.**

Одн., мн. До 100. VI–VIII. Реки, озёра, водохранилища, старицы, пруды, на мелководных, часто обсыхающих местах.

Примечание. Образует гибриды с *R. aquatilis* L. (*R. × lutzii* A. Félix), *R. circinatus* (*R. × glueckii*) и *R. kauffmannii*.

— Листья 5–10(12) см дл., 3–4(5)-трёхрасчёрченные, на довольно длинных черешках, вне воды кистевидно спадающие, длиннее междоузлий, внутренняя часть пластинки короче боковых, их конечные сегменты длиннее 1 см. Цветки 10–15 мм в диам., нектарная ямка полулунная. Плодики обычно более 1.7 мм дл., неравнобоко-эллиптические, ярко зелёные, к вершине тёмные, почти чёрные, отчётливо щетинистые в верхней части, носик короткий, смещённый на брюшную сторону, поперечные морщины неровные, изогнутые или волнистые. Листья и их влагалища, как правило, голые, однако во время цветения верхние из них могут быть покрыты волосками. Растения проточных вод. — **3. *R. kauffmannii* V. I. Krecz. — Лютик, шелковник Кауфмана.**

Мн. До 150–200. VI–VIII. Быстрины, перекаты рек и ручьёв.

Примечание. Гибридизирует с *R. circinatus*, *R. trichophyllus*. Скорее всего, представляет собой реофильное производное от *R. trichophyllus* гибридогенной природы.

### *Ranunculus circinatus* Sibth — Лютик, шелковник завитой

#### Номенклатура и систематическое положение

*Ranunculus circinatus* Sibth. 1794, Fl. Oхon. : 175; Сырейщиков, 1907, Илл. фл. Моск. губ. 2 : 155; Ворошилов, 1966, Опред. раст. Моск. обл. : 168; Cook, 1964, Fl. Europ. 1 : 237; id. 1966, Mitt. Bot. Staatssamml. München, 6 : 144; id. 1993, Fl. Europ., ed. 2, 1 : 286; Губанов и др., 1995, Опред. сосуд. раст. центра европ. России : 264; Иванова, 2001, Экол. вестн. Чуваш. Респ. 2001 (24) : 58; Луферов, 2006, в Маевский, Фл. сред. пол. европ. ч. Рос., 10 изд. : 242; Щербakov, 2014, в Маевский, Фл. сред. пол. европ. ч. Рос. 11 изд. : 67. — *Batrachium circinatum* (Sibth.) Spach, 1839, Hist. Nat. Vég. Phan. 7 : 201; Лисицына и др. 1993, Фл. вод. волж. басс. : 140; Цвелёв, 1998, Нов. сист. высш. раст. 31 : 80; Лисицына, Папченко, 2000, Фл. вод. России : 152; Цвелёв, Гринталь, 2001, Фл. Вост. Европы, 10 : 174; Бобров, 2003, Гидрбот.: методол., методы : 79; Лисицына и др. 2009, Фл. вод. волж. басс. : 141. — *B. foeniculaceum* (Gilib.) V. I. Krecz. 1937, Фл. СССР, 7 : 338, nom. illeg.

### Географическая и экологическая характеристика

По современным данным (Бобров, Мовергоз, 2014; Бобров, Мочалова, 2014) это плюризональный европейский вид. В России широко распространён в умеренной зоне (южнее 60° с.ш.) в европейской части до Урала, возможно проникает восточнее до юго-западных р-нов Западной Сибири. В азиатской России замещается близким видом *R. subrigidus* W. B. Drew. Произрастает в озёрах, водохранилищах, плёсах и затишных участках рек.

### Морфологическое описание

Лютик завитой — симподиально нарастающий олиго- или поликарпик, малолетник вегетативного происхождения с неспециализированной морфологической дезинтеграцией, анизотропными и плагиотропными удлинёнными укореняющимися и/или плавающими моноциклическими побегами, гемикриптофит (Мовергоз и др., 2011а). Внешний вид и некоторые особенности морфологии *R. circinatus* представлены на рис. 1.

Корневая система у взрослых особей всех представителей группы водяных лютиков поверхностная кистевидная (мочковатая) и «бахромчатая», характеризующаяся обильным новообразованием недолговечных придаточных корней (Барыкина, 1988). Корни однолетние, тонкие (диаметр до 1.5 мм), узловые или подузловые, придаточные, ветвятся до IV порядка и проникают в субстрат не более чем на 5 см.

Побеги от 10 до 100(120) см дл., поддерживаются выталкивающей силой воды. Несмотря на то, что на всём протяжении побега длина междоузлий *R. circinatus* непостоянна, они располагаются в соответствии с определёнными закономерностями. При этом в базальной части побега формируются короткие междоузлия, которые затем сменяются более длинными и в апикальной части снова образуются короткие. Боковые побеги лютика завитого развиваются по такому же плану, но, как правило, не превышают длины главного, хотя подобное возможно в случае механического повреждения апикального участка последнего. К цветению боковые побеги переходят редко, однако способны на это после накопления определённого числа метамеров. При этом особое значение имеет положение бокового побега на главном — чем ближе к базальной части главного побега, тем большее число метамеров формируется у бокового побега до первого цветка. Кроме того, значительное влияние на внешний габитус растения и структуру особи оказывает глубина произрастания и скорость течения. Так, на одинаковой глубине до 1 м побеги лютика завитого при небольшой скорости течения и илисто-песчаном грунте большей частью ортотропные и анизотропные и только с переходом к цветению приобретают плагиотропное направление, тогда как побеги формы, обитающей на более сильном течении, ещё до цветения, благодаря постоянной силе потока воды, сразу растут плагиотропно. По нашим данным, на глубине 1.5 м ортотропный исходный побег *R. circinatus* имел от 15 до 22 метамеров, средней длиной  $10.2 \pm 4.8$  см, при максимальной — 22.5 см и насчитывал от 8 до 10 боковых, также ортотропных побегов  $n+1$  порядка и 4–6 побегов  $n+2$  порядка.

Соотношение длин листа и междоузлия 1 : 3. Листья простые, очерёдные, стеблеобъемлющие, сидячие или с коротким (2–7 мм) черешком. У расположенных ближе к апексу (3–4 лист от верхушки) есть медианные яйцевидные, плёчатые неопущённые прилистники с притупленным краем, более чем на 1/2 сросшиеся с черешком. У *R. circinatus* — листовая пластинка является наиболее морфологически постоянной, и именно её характеристика обуславливает специфичность вида. Листовая пластинка 0.7–1.4 см в диаметре, от округлой до полукруглой формы, многократно перисто-рассечённая (конечные части листовой пластинки рассматриваемых видов называем «сегментом»), с равными длинами средней и боковых частей листа; сегменты оканчиваются 4–7 щетинками. Согласно нашим данным, число конечных сегментов в весенний период составляет 40–60, в летний период увеличивается до 90–180 и к осени их число снижается до 40–70. Все сегменты располагаются в горизонтальной плоскости перпендикулярно стеблю. При вынимании из воды листовая пластинка не слипается в кисточку.

Рассечение листа на центрические сегменты у полностью погружённых гомофильных видов водяных лютиков связано с задержкой развития пластинок (на стадии колонки), в фазе верхушечного роста (Серебрякова и др., 2006), в результате чего и возникают листовые сегменты.

В процессе развития, на побегах лютика завитого формируются вегетативные и вегетативно-генеративные почки, а также сериальные комплексы.



© Рис. МOVERГОЗ Е.А.

**Рис. 1.** Морфология *Ranunculus circinatus*.

1 — внешний вид верхней части вегетативного побега; 2 — бутон в пазухе верхнего листа; 3 — внешний вид одного из вариантов антокладия; 4 — цветок; 5 — орешек.

Вегетативные верхушечная и боковые почки растущих побегов являются открытыми. При этом верхушечная почка *R. circinatus* на стадии развитых семядольных листьев скрыта их основаниями. В процессе дальнейшего роста терминальную почку защищает основание последнего из развернувшихся листьев и прилистники.

По нашим данным ёмкость верхушечной почки меняется в ходе онтогенеза побега. Так, на начальных стадиях развития генеты (проросток, ювенильное и имматурное возрастные состояния) число листовых зачатков в ней не превышает 3 (1 листовый зачаток и 2 валика). Боковые почки в данных возрастных состояниях нами не обнаружены. Весной, при развитии раметы, перезимовавшая открытая терминальная вегетативная почка состоит из 3–4 листовых зачатков. К взрослому вегетативному состоянию её ёмкость достигает 7 зачатков (5 листовых зачатков и 2 валика). Возможен иной ход развития, при котором терминальная почка отмирает, и в рост пускаются боковые почки. Изначально число листовых зачатков в них не более 2, затем, с ростом побега увеличивается и достигает величины ёмкости терминальной почки. Боковые вегетативные почки по ритму развития функционально относятся к почкам возобновления, а по длительности периода покоя являются почками обогащения.

Терминальная вегетативно-генеративная почка исходного побега *R. circinatus* открытая, состоит из 1–2 листовых зачатков и 2–3 зачаточных цветков. У бокового побега ёмкость терминальной вегетативно-генеративной почки составляет столько же листовых зачатков и 1–2 зачаточных цветка.

Сериальные комплексы, обнаруженные нами у лютика завитого (МOVERГОЗ, 2012), в зависимости от расположения на побеге состоят из: 1) 2 вегетативных боковых побегов ( $n+1$  порядка); 2) 1 бокового вегетативного побега ( $n+1$  порядка) и почки; 3) 2 почек. Развитие таких побегов не доходит до генеративного состояния и прекращается после формирования 4–5 метамеров. Своих пазушных почек силептические побеги не несут. Биологическое значение сериальных комплексов очень велико, поскольку с их помощью растения существенно увеличивают фотосинтетическую и репродуктивную поверхность за счёт появления новых побегов обогащения и возобновления.

Соцветие организовано по типу антокладия или монохазия-извилины (МOVERГОЗ и др., 2011a) с терминальными цветками, входящими в их состав.

Цветоножка во много раз длиннее листьев, сгибается после цветения, её длина ко времени плодоношения 5–10 см. Цветоложе опушенное, шаровидное. Цветки обоеполые, актиноморфные, с двойным околоцветником, от 1 до 2 см в диам. Чашечка из 5 свободных светло-зелёных отстоящих чашелистиков, 3–6 мм дл., опадающих при плодах. Двухцветный венчик из 5 белых матовых лепестков ( $9.3 \pm 0.6$  мм дл.) с жёлтым пятном в основании и непокрытой нектарной ямкой полулунной формы. Лепестки обратнойцевидные с цельными краями и дуговидным жилкованием (Мовергоз, Лапиров, 2010).

Андроцей из 15–20 жёлтых тонких длинных ( $2.7 \pm 0.4$  мм) расходящихся тычиночных нитей, изогнутых по направлению к пестику; связник продолжается в тычиночную нить. Пыльники 1.0 мм продолговатые неподвижные, короче тычиночной нити. Пыльцевые зёрна округлые или слегка овальные, трёхгранные, трёхбороздные. Гинецей апокарпный, из многих плодолистиков с 1 семязачатком в каждом. Столбик густо опушён.

Плод апокарпный полимерный — многоорешек — состоит из 24–50 голых или щетинистых (после созревания плодов щетинки быстро отмирают и заполняются воздухом) поперечно морщинистых, неравнобоких орешков, без каймы, выпуклых, обратнойцевидной формы, 1–2 мм дл. и 1–2 мм шир. (размерные величины зависят от положения на цветоложе). Форма носика у орешков (загнутая, прямая и т. п.) изменчива, как в пределах вида, так и у отдельной особи.

Наряду с водной формой лютика завитого, встречается и наземная, которая служит для переживания экстремальных условий, связанных с переменным уровнем воды в течение вегетационного сезона.

Наземную форму *R. circinatus* мы определяем (Мовергоз, 2012) как моноподиально или симподиально нарастающий монокарпик, однолетник вегетативного происхождения с ортотропными и/или анизотропными моноциклическими укороченными побегами, закреплёнными в увлажнённом грунте, гигрофит. Морфологическая дезинтеграция отсутствует.

**Таблица 1.** Основные морфометрические показатели наземных растений *Ranunculus circinatus*, возникших из вегетативно-генеративных фрагментов водной формы (мелководье Рыбинского вдхр., окр. пос. Борок)

Морфометрические показатели	Сроки сбора	
	17.07.08	14.08.08
Длина растения, см	$29.2 \pm 11.8^*$ 14.0–58**	$38.9 \pm 7.3$ 26.5–49.0
Число метамеров	$5.4 \pm 1.3$ 4–8	$7.2 \pm 2.2$ 3–11
Средняя длина междоузлий, см	$5.1 \pm 2.0$ 3.5–7.0	$6.4 \pm 2.5$ 3.3–11.0
Число листьев	$5.2 \pm 2.2$ 3–9	$2.8 \pm 1.4$ 1–6
Число всех генеративных органов	$3.0 \pm 1.2$	$1.3 \pm 0.4$
Число бутонов	$1.0 \pm 0.0$	$1.0 \pm 0.0$
Число открытых цветков	$1.0 \pm 0.0$	0.0
Число отцветших цветков	$1.5 \pm 0.5$	$1.0 \pm 0.0$
Число плодов	$2.5 \pm 1.8$	$1.0 \pm 0.0$
Число придаточных корней	$5.6 \pm 3.9$ 1–15	$4.6 \pm 1.1$ 3–7
Максимальная длина придаточных корней, см	$10.8 \pm 4.0$ 4.5–18.0	$17.8 \pm 6.9$ 9.3–29.4
Порядок ветвления корней	до II–III	до II–III
Ёмкость верхушечных почек	3–5	3–5
Ёмкость боковых почек	2–3	2–3

Примечание: первое значение — среднее значение и отклонение от средней, второе значение — минимальные и максимальные значения признака.

В изученных нами водных объектах на Верхней Волге формирование наземной формы начинается в конце мая на базе укореняющихся во влажном грунте вегетативных и вегетативно-генеративных (с заложёнными цветоносами) фрагментов побегов водной формы, возникших в результате неспециа-



лизированной морфологической дезинтеграции. С выходом в наземную среду меняется и самый видо-специфичный признак водяных лютиков — морфология листовой пластинки. Вновь возникающие на главном и боковых побегах листья становятся длинночерешковыми и разделёнными на уплощённые доли, расположенные примерно в одной плоскости. Наземная форма растения, образующаяся на основе вегетативного фрагмента водной формы, не способна перейти к цветению. При благоприятных условиях её побеги продолжают нарастать моноподиально, сохраняя возможность «перехода» к водной форме при повышении уровня воды. В отличие от неё, наземная форма из вегетативно-генеративного фрагмента (табл. 1), переходит к цветению, за счёт наличия в верхушечной почке побега  $n$ -го порядка уже сформированных ранее зачатков генеративных органов (цветка). Сопоставляя основные биоморфологические параметры наземной и водной форм, отметим их существенное отличие (табл. 2).

**Таблица 2.** Характеристика водной и наземной форм *Ranunculus circinatus*

Признаки	Водная форма	Наземная форма
Положение побегов в пространстве	Анизотропные и плагитропные	Ортотропные и анизотропные пол-
Характер междоузлий побега	укореняющиеся в узлах	зучие, укореняющиеся в узлах
Диаметр листовой пластинки (см)	Удлиненные	Укороченные сближенные
Степень рассечения или разделения	0.7–1.4	0.6–1
листа	Множественно рассеченный	Множественно раздельный
Сегменты листа	Тонкие, нитевидные	Широкие, уплощенные
Число конечных сегментов	90–180	12–25
Диаметр цветка (см)	1–2	До 0.5
Размеры цветоножки	Во много раз длиннее листьев, её длина ко времени плодоношения достигает 5–10 см	Длина цветоножки приближена к длине листьев, длина ко времени плодоношения не более 5 см
Число тычиночных нитей	15–20	5
Число плодиков в многоорешке	24–50	Не более 20

### Онтогенез

В естественных условиях особи семенного происхождения не обнаружены, поэтому изучение начальных этапов онтогенеза проведено в лабораторных условиях. Схема онтогенеза представлена на рис. 2.

*R. circinatus*, как и другие представители группы, имеет семена с недоразвитым и недифференцированным зародышем (Мовергоз и др., 2011а). Масса 1000 сухих орешков 0.182 г. Свежие орешки, опавшие с материнского растения, сразу не прорастают. Длительный период сухого хранения орешков в лаборатории (6 месяцев) оказался более эффективен, чем короткий (1.5 месяца): процент конечного прорастания  $52.0 \pm 6.5$  и  $16.4 \pm 7.7$ , соответственно, при примерно равном лаг-времени ( $6.2 \pm 0.2$  и  $5.4 \pm 2.2$  суток). При длительной стратификации (1.4 г.) процент прорастания достигал  $31.6 \pm 3.6$ , а лаг-время —  $10.2 \pm 0.8$  суток.

Прорастание *R. circinatus* надземное, гипокотиллярное, как на свету, так и в темноте, начинается с растрескивания набухшего орешка по вентральному шву и появления первичного корня, через 2 ч появляется гипокотиль.

Спустя 3 суток после появления первичного корня гипокотиль, благодаря дугообразному изгибанию, выносит семядоли из семени. В течение следующих 2 дней семядоли находятся в сложенном состоянии, а затем раскрываются. Полное раскрытие наступает за 6–9 часов. Семядоли светло-зелёные, неопушённые, цельнокрайные, эллиптические, с округлой верхушкой. Через 10 дней от начала прорастания полностью формируется первый настоящий лист, на длинном черешке и с 3 широкими уплощёнными сегментами. Семядольные и первый ассимилирующий лист образуют «розетку», далее, при развитии проростка в камеральных условиях, на побеге развиваются только удлиненные междоузлия. Чуть выше базальной части гипокотилия появляется первый придаточный корень (рис. 2, 1). Через 3 недели главный корень достигает  $4.3 \pm 1.7$  см дл., придаточный корень —  $0.9 \pm 0.3$  см дл. Сформированный проросток представляет собой моноподиально нарастающее полурозеточное растение с 2–3 настоящими зелёными листьями (и 2 семядолями), главным и первым придаточным корнями (рис. 2, 2). На 23–25 сутки с момента прорастания семени семядоли отмирают (Мовергоз и др., 2011а).



© Рис. Мовержоз Е.А.

**Рис. 2.** Онтогенез *Ranunculus circinatus*.

Онтогенез генеты: 1, 2 — проросток, 3 — ювенильное растение, 4 — имматурное растение; онтогенез раметы: А — диаспоры, Б — молодое вегетативное растение, В — взрослое вегетативное растение, Г — клон, Д — генеративное растение.

Растения в ювенильном возрастном состоянии (рис. 2, 3) от 2.2 до 2.7 см дл. и несут 4–7 зелёных листьев. С четвёртого листа возрастает рассечённость листовой пластинки до 5 сегментов. Главный корень отмирает, у семядольного и 3 последующих узлов появляются придаточные корни I порядка  $4.6 \pm 1.9$  см дл. Первые 2 листа отмирают. Длительность этого возрастного состояния в лабораторных условиях 1 месяц.

Имматурное возрастное состояние (рис. 2, 4) идентифицируется по наличию листьев переходного (полувзрослого) вида, когда число конечных сегментов листа возрастает до 11. Длина моноподиально нарастающего главного побега, который несёт 11–13 листьев, увеличивается в 1.3 раза, число междоузлий — в 1.6 раз. Сформированные ранее 4–5 листьев отмирают, зелёными сохраняются последующие 5–6. Почек в их пазухах не обнаружено. Появляются тонкие питающие корни II порядка. В дальнейшем розеточная часть побега перегнивает. Данное возрастное состояние в экспериментальных условиях длилось около 2 месяцев. Затем развитие в лабораторных условиях прекращалось: зелёные листья, также как и придаточные корни бурели, перегнивали, и в конечном итоге, отмирал весь побег.

Мы определяем такой онтогенез как обрывающийся или неполный. Биоморфа генеты — моноцентрическое, компактное с невыраженной вегетативной подвижностью растение.

По нашим многолетним наблюдениям основной вклад в формирование популяций *R. circinatus* вносят растения, развившиеся из вегетативных диаспор. Поэтому в природных условиях мы изучали сокращённый онтогенез — онтогенез раметы, развитие особи от состояния вегетативной диаспоры до морфологической дезинтеграции.

Вегетативные диаспоры у лютика завитого имеют вид фрагментов растений, естественно отделившихся от материнской особи осенью прошлого года и переживших зимний период на дне водоёма.

Обнаруженные на мелководье в начале апреля вегетативные диаспоры лютика завитого (рис. 2, А) 4–5 см дл., с 3–4 зелёными ассимилирующими листьями с почками. Они соответствуют имматурному онтогенетическому состоянию и представлены одноосным моноподиально нарастающим плагиотропным побегом со сближенными узлами. Придаточные корни расположены по 1 в каждом узле. У отдельных побегов сохраняется бурая перегнившая базальная часть разной длины.

В первой половине мая растение переходит в молодое вегетативное состояние (рис. 2, Б). Длина плагиотропного исходного побега возрастает в 3 раза за счёт увеличения длины междоузлий вновь возникающих метамеров. Появляются 2–4 боковых ортотропных вегетативных побега (побеги n+1 порядка) с удлинёнными междоузлиями. Они имеют от 3 до 10 зелёных листьев. Число почек в пазухах

листьев главного и/или боковых побегов варьирует в зависимости от длины побега. Число листовых зачатков в верхушечной почке материнского побега не превышает 3. Растения закрепляются в грунте за счёт имеющихся и вновь появляющихся узловых придаточных корней. В этот период растение остаётся одноосным, базальная розеточная часть исходного побега полностью перегнивает.

К концу мая растение переходит во взрослое вегетативное состояние (рис. 2, В). Направление роста материнского побега меняется на ортотропное; он достигает 20–25 см дл. (при глубине 35–40 см); несёт 10–12 листьев, с округлой листовой пластинкой. Боковых побегов не более 8. Придаточные корни ветвятся до II–III порядка

Ёмкость верхушечной почки исходного побега — 6 листовых зачатков.

По мере роста материнского побега меняется распределение боковых побегов в пространстве — с базитонного на мезоакротонное, что обеспечивает вынос будущего соцветия на поверхность воды. Такая последовательная смена связана с частичной неспециализированной морфологической дезинтеграцией и приводит к автономизации отдельных частей. При этом обособление отдельных боковых побегов существенно не перестраивает побеговую систему материнской особи. Таким образом, начиная с молодого вегетативного онтогенетического состояния, происходит морфологическая дезинтеграция, и фрагменты существуют в фазе клона (рис. 2, Г).

Отделившиеся боковые побеги в благоприятных условиях, укореняясь в грунте, способны к самостоятельному существованию и дальнейшему развитию вплоть до цветения. Неукоренившиеся побеги распространяются на значительные расстояния по течению, обеспечивая тем самым вегетативное размножение. Исходный побег во взрослом вегетативном состоянии, после морфологической дезинтеграции продолжает моноподиально нарастать и развиваться.

Онтогенетические состояния в генеративном периоде развития краткосрочны (рис. 2, Д) и уловить чёткий переход из одного в другое достаточно сложно, поэтому мы выделяем фазы бутонизации, зацветания, полного цветения, отцветания и плодоношения.

В июне растения зацветают, цветки терминальные, боковые побеги зацветают базипетально. Длина исходного побега возрастает в 4–5 раз; число метамеров увеличивается в 3 раза. Придаточные корни в базальной части 10–12 см дл., III–IV порядка ветвления. На боковых побегах и в срединной части материнского побега новые придаточные корни 3–4 см дл., не ветвятся. За 1 вегетационный сезон растение успевает дважды цвести и плодоносить.

Как во время цветения, так и во время плодоношения разветвлённый генеративный материнский побег теряет свою целостность вследствие ранней неспециализированной морфологической дезинтеграции, теперь уже полностью переходя к фазе клона. На данном этапе отделившиеся элементы особи представлены вегетативными и вегетативно-генеративными участками, уровень развития и дальнейшая судьба которых различны.

У вегетативно-генеративных фрагментов формируются на верхушке монохазия-извилины или антокладия участки вегетативных побегов со сближенными узлами. Вегетативные фрагменты формируют антокладий, состоящий из 2–3 генеративных и 1 вегетативного участка. С этим связана вторая волна цветения растений, наблюдаемая с середины июля до начала августа. Участок вторичного вегетативного нарастания они не образуют.

К концу вегетационного сезона у этих 2 типов фрагментов продолжается морфологическая дезинтеграция.

К концу периода развития сохранившиеся придаточные корни (2–4, II порядка ветвления) и зелёные листья округлой или полукруглой формы сосредоточены только у верхушки побега. Вновь образующиеся междоузлия укороченные; степень рассечённости листовой пластинки уменьшается. Базальная и средняя части побега (с остатками придаточных корней и листьев) становятся тёмно-коричневыми и постепенно отмирают. Все эти процессы приводят к появлению обособленных самостоятельных вегетативных образований — диаспор. Онтогенез *R. circinatus* мы склонны относить к Г-типу, Г2-подтипу (по классификации Жуковой, 1995).

### Сезонное развитие

Ритм сезонного развития *R. circinatus* изучен на Рыбинском вдхр. и малых реках Ильд и Сунога (Ярославская обл.) (Лебедева, Лапиров, 2009; Лебедева, Мовергоз, 2010; Мовергоз, Лапиров, 2010; Мовергоз и др., 2011а, б; Мовергоз, 2012). Феноритмотип *R. circinatus* определяем как длительновегетирующий весенне-летне-осеннезелёный с зимним покоем или рассматриваем растение как вегетативный малолетник весенне-летне-осеннезелёный вегетативно малоподвижный вид с длинным периодом

вегетации (Лебедева, Мовергоз, 2010). Вегетативные диаспоры лютика завитого в начале вегетационного сезона имеют небольшое число метамеров (до 5) от 1.5 до 7 см дл., 3–4 зелёных листа (сосредоточенных ближе к верхушке побега), от 2 до 2.5 см дл. с длинным черешком (до 15 мм) и ослабевающими при вынимании из воды конечными сегментами и 1–2 подузловых придаточных корней. Однако к началу вегетации в весенний период такие растения «приходят в другой форме», изменённой за счёт частичного (в разной степени) отмирания побега с базальной части.

Начало вегетации *R. circinatus* обычно приходится на середину или конец апреля (рис. 3). Весной, при развитии раметы, перезимовавшая открытая терминальная вегетативная почка состоит из 3–4 листовых зачатков. Увеличивается число ассимилирующих листьев у растений, удлиняются междоузлия (до 11.5 см). С середины мая до начала июня плагиотропные побеги меняют направление роста на ортотропное и выходят к поверхности воды. На материнском и боковых побегах появляются многочисленные придаточные корни. В зависимости от глубины растения могут достигать 50–70 см и иметь 1–2 боковых побега (развиваются в базальной части растения). В течение 1 месяца продолжается активное нарастание вегетативной массы путём увеличения длины растения, изменения направления его роста, появления новых листьев и боковых побегов.



**Рис. 3.** Фенологический спектр *Ranunculus circinatus* в условиях Ярославской обл.  
1 — вегетация, 2 — цветение, 3 — плодоношение.

Начало генеративного периода связано с появлением в верхушечной почке побега полностью сформированных бутонов. Период бутонизации *R. circinatus* начинается в июне (средняя температура воздуха +24.9°C, воды — +21°C). Сроки зацветания варьируют от конца мая до первой половины июня (в зависимости от сезона). Период от появления в верхушечной почке полностью сформированных бутонов до полного раскрытия цветка занимает от 3 до 5 суток. Причём неопылённый цветок лютика «живёт» до 1.5 недель, опылённый — от 3 до 4 суток. Перераспределение и перенос пыльцы в большинстве случаев происходит зоо- или анемохорно.

Период массового цветения приходится на июнь. Этот этап очень растянут, поскольку после главного побега, зацветающего первым, к этому этапу переходят и боковые, ранее дезинтегрированные побеги. Тогда имеет место связанная с этим вторая волна бутонизации, зацветания и цветения (из единичных цветков). В таком случае процесс идёт не так интенсивно и с интервалом в 2 недели от первой волны (фаза повторного осеннего цветения). Отцветание и плодоношение приходятся на конец июня–начало июля. Образование и созревание плодов после первой волны приходится на начало июля. По окончании второй волны цветения семена успевают образоваться, но не созревают.

Далее к концу вегетационного сезона наблюдается частичная морфологическая дезинтеграция побегов. Повторная вегетация продолжается до конца сентября. Зимний период *R. circinatus* переживает на дне водоёма в виде обособленных самостоятельных диаспор.

По нашим данным (Мовергоз, Лапиров, 2010), в среднем длительность вегетационного сезона *R. circinatus* на Рыбинском вдхр. составляет 126 дней (период вегетации занимает 56 дней, а цветение и созревание плодов — 70). Вегетационный период на реке (на примере р. Корожечна, Ярославская обл.) более растянут (164 дня).

### Способы размножения и распространения

Время цветения *R. circinatus* практически по всему ареалу приходится с апреля по август, но цветение очень непостоянное и популяции могут цвести не каждый год (Cook, 1966; Preston, Croft, 1997; Dahlgren, Jonsell, 2001). Н. Luther (1951a, b) отмечает, что в Финляндии, особенно в солоноватых водах, вид цветёт и плодоносит редко и нерегулярно, а размножение семенами не имеет большого значения. Распространение вида происходит за счёт верхушечных фрагментов побегов, которые хорошо разносятся течением, а также прикрепляясь к лодкам и другим судам. Наши наблюдения в Верхнем Поволжье также свидетельствуют о преобладании вегетативного размножения над семенным.

### Консортивные связи

*R. circinatus* поедается брюхоногим моллюском *Melanopsis dufouri* Férussac, 1823 (Monotocardia, Melaniidae) (Гаевская, 1966).

### Хозяйственное значение и охрана

*R. circinatus* включён в Красные книги Восточной Фенноскандии (Red Data Book..., 1998) (статус по регионам 2, 3), Вологодской обл. (2004) (статус 4), респ. Татарстан (2006) (статус 3), Чувашской респ. (2001) (статус 4).

## *Ranunculus trichophyllus* Chaix — Лютик, шелковник волосистolistный

### Номенклатура и систематическое положение

*Ranunculus trichophyllus* Chaix, 1768, in Vill., Hist. Pl. Dauph. 1 : 335; Cook, 1964, Fl. Europ. 1 : 237; id. 1966, Mitt. Bot. Staatssamml. München, 6 : 126; id. 1993, Fl. Europ., ed. 2, 1 : 285; Губанов и др., 1995, Опред. сосуд. раст. центра европ. России : 264; Луферов, 2006, в Маевский, Фл. сред. пол. европ. ч. Рос., 10 изд. : 243; Щербаков, 2014, в Маевский, Фл. сред. пол. европ. ч. Рос. 11 изд. : 67. — *R. divaricatus* Schrank, 1789, Baier. Fl. 2 : 104; Ворошилов, 1966, Опред. раст. Моск. обл. : 168; Губанов и др., 1995, Опред. сосуд. раст. центра европ. России : 264. — *R. confervoides* auct. non (Fries) Fries, 1846: Сырейщиков, 1907, Илл. фл. Моск. губ. 2 : 154. — *R. aquatilis* auct. non L.: Иванова, 2001, Экол. вестн. Чуваш. Респ. 2001 (24) : 57, p. max p. — *R. eradicatus* auct. non (Laest.) Johans. 1934: Луферов, 2006, в Маевский, Фл. сред. пол. европ. ч. Рос., 10 изд. : 244, p. min p.; Щербаков, 2014, в Маевский, Фл. сред. пол. европ. ч. Рос. 11 изд. : 67, p. min p. — *Batrachium trichophyllum* (Chaix) Bosch, 1850, Prodr. Fl. Batav. 1 : 7; Кречетович, 1937, Фл. СССР, 7 : 344; Лисицына и др. 1993, Фл. вод. волж. басс. : 141; Цвелёв, 1998, Нов. сист. высш. раст. 31 : 78; Лисицына, Папченков, 2000, Фл. вод. России : 153; Цвелёв, Гринталь, 2001, Фл. Вост. Европы, 10 : 172; Бобров, 2003, Гидробиот.: методол., методы : 80; Лисицына и др. 2009, Фл. вод. волж. басс. : 141. — *B. divaricatum* (Shrank) Wimm. 1840, Fl. Schles. : 9; Кречетович, 1937, Фл. СССР, 7 : 340; Цвелёв, 1998, Нов. сист. высш. раст. 31 : 78; Цвелёв, Гринталь, 2001, Фл. Вост. Европы, 10 : 172. — *B. eradicatum* auct. non Fries, 1943: Кречетович, 1937, Фл. СССР, 7 : 339, p. min p.; Лисицына и др. 2009, Фл. вод. волж. басс. : 142, p. min p.

### Географическая и экологическая характеристика

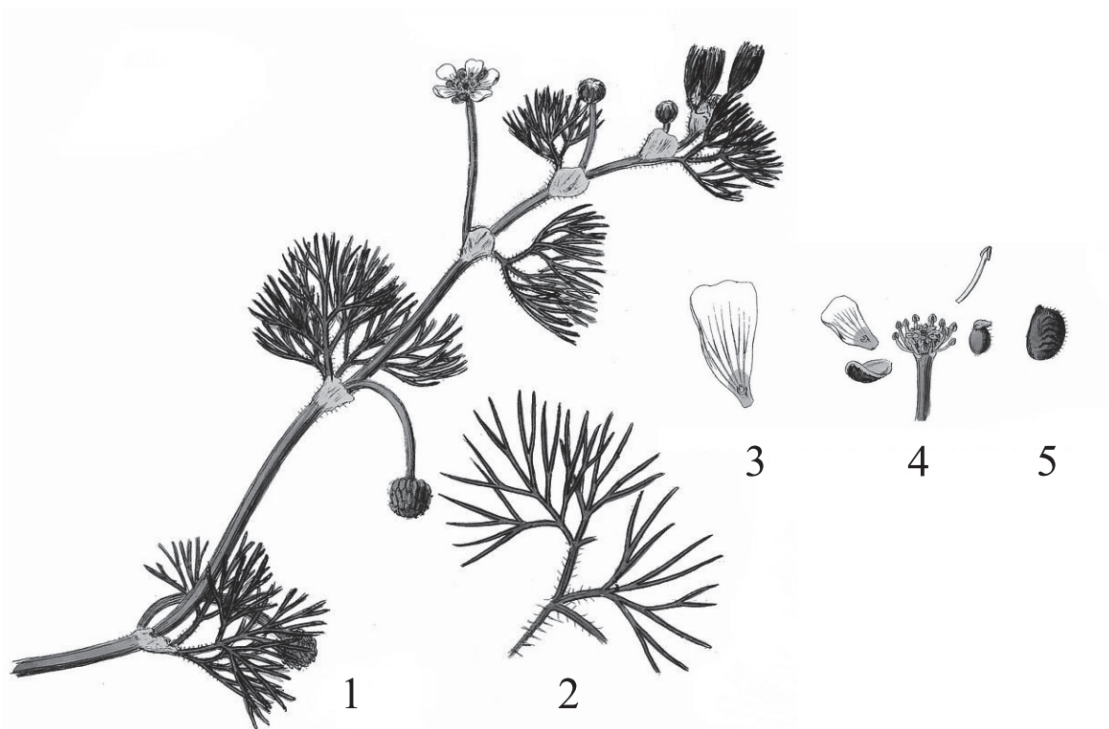
Плюризональный плюрирегиональный (биполярный) вид, с самым обширным ареалом в роде. В России распространён по всей территории. На протяжении от Атлантики до Тихого океана представлен не менее чем 5 гаплотипами, обусловленными географически и экологически (Bobrov et al., 2015), которые несколько отличаются по морфологии, экологии и биологии. Встречается в реках, озёрах, водохранилищах, старицах, прудах, на мелководных, часто обсыхающих местах, представлен как однолетними, так и многолетними популяциями.

### Морфологическое описание

Лютик волосистolistный — симподиально нарастающий поликарпик; малолетник вегетативного происхождения с неспециализированной морфологической дезинтеграцией, анизотропными и плагиотропными удлинёнными укореняющимися и/или плавающими моноциклическими побегами, гемикриптофит. Внешний вид и особенности морфологии *R. trichophyllus* в генеративном периоде отражены на рис. 4.

Корневая система *R. trichophyllus* интенсивная. Подузловые придаточные корни формируются практически у каждого метамера, исключая самые верхние. При этом их число может достигать 9–11 (редко до 17–20), при таком же или меньшем числе метамеров исходного побега (Лебедева, 2006). По нашим данным, корни могут быть также и узловыми и ветвиться до II порядка.

Побеговая система растения в генеративном состоянии образована совокупностью вегетативно-генеративных симподиев — симподиально нарастающих осей нескольких порядков ветвления, развивающихся на главной оси акропетально. Длина побегов зависит от глубины произрастания. Растения относительно крупные, от 32.0±10.3 до 47.0±10.4 см дл., включают от 11–14 метамеров (как у речных, так и водохранилищных форм). При этом средняя длина метамеров у речных растений в 1.5 раза выше, чем у водохранилищных, хотя у отдельных экземпляров превышение может достигать и больших величин (Лебедева, 2006). По нашим данным, на глубинах до 0.5 м к генеративному периоду растения достигали 38.5±2.2 см дл. и насчитывали от 4 до 8 метамеров.



**Рис. 4.** Морфология *Ranunculus trichophyllus* (по: English botany..., 1877; с изм.).

1 — внешний вид верхней части вегетативно-генеративного побега, 2 — увеличенные сегменты листа, 3 — лепесток, 4 — отдельные части цветка, 5 — орешек.

Соотношения длины листьев и междоузлий 1 : 1. Листья простые, листорасположение в розеточной части исходного побега супротивное, далее очерёдное; прикорневые листья обычно имеют более длинные черешки и широкие влагалища, у листьев срединной формации черешки короче, а верхушечные листья могут быть почти сидячими (Лебедева, 2006). Длина черешков листьев срединной формации не превышает  $1.1 \pm 0.2$  см. Основание листа широкое волосистое.

Прилистники, сросшиеся с черешком на  $2/3$  длины или более, продолговатой или яйцевидной формы (Cook, 1966). Они медианные, срастаются с черешком своими внутренними сторонами, плёчатые, тонкие, заметно опушённые, зеленоватого цвета, развиваются на адаксиальной стороне листа (Лебедева, 2006). У вновь образующихся листьев прилистники имеют более плотную, кожистую текстуру, которая в процессе роста и развития листа становится тоньше и прозрачнее (Лебедева, 2006). На старых же растениях прилистники приобретают уже слюдянистую текстуру, постепенно ссыхаются и опадают (Cook, 1966).

Листовая пластинка лютика волосистоллистного более пластична, чем у лютика завитого, от  $3.7 \pm 1.5$  до  $5.2 \pm 0.8$  см в диам. По форме она может быть почковидной, полукруглой (Кречетович, 1937; Луферов, Стародубцев, 1995), округлой, обратноконической (Cook, 1966; Лебедева, 2006). По степени рассечения на тонкие нитевидные сегменты — в основном 3-трёхрассечённая (Кречетович, 1937; Тимохина, 1993; Луферов, Стародубцев, 1995; Бобров, 2003; Лебедева, 2006). Средняя доля листа меньше или почти равна боковым. Число конечных сегментов от 60 до 100. Сегменты листа лежат преимущественно в одной плоскости. Листовая пластинка при вынимании из воды слипается в кисточку.

Ёмкости и строение вегетативных и вегетативно-генеративных почек и сериальных комплексов идентичны с лютиком завитым. Вегетативные верхушечная и боковые почки растущих побегов являются открытыми.

Соцветие — монохазий-извилина. Структуры, подобные антокладии, показаны О. А. Лебедевой (2006), отмечавшей наличие на вегетативно-генеративном побеге до 5–6 цветков, разделённых 2–3 вегетативными участками. Длина цветоножек зависит от их положения в составе соцветия: чем ближе к верхушке побега, тем короче цветоножка. По разным данным цветоножки не длиннее или немного длиннее листьев (Кречетович, 1937; Тимохина, 1993), немного короче их (Луферов, Стародубцев,



1995). Они удлинённые, безлистные, достигают 5.5 см (Лебедева, 2006). Цветоложе опушённое, коническое (Иванова, 1996а; Лебедева, 2006). Цветки обоеполые, актиноморфные, с двойным околоцветником,  $1.1 \pm 0.2$  см в диаметре. Чашечка из 5 свободных зелёных отогнутых чашелистиков, 0.4–0.6 мм дл., опадающих при плодах. Лепестки в числе 5, белые, матовые, обратнойцевидные,  $5.4 \pm 0.1$  мм дл., с жёлтым пятном в основании, образуют двуцветный венчик. Нектарная ямка полулунная.

Строение андроеца и пыльников такое же, как и у *R. circinatus*. Пыльцевые зёрна большего размера, чем у лютика завитого, но такой же формы. Гинецей апокарпный, из многих плодолистиков с одним семязачатком в каждом. Столбик густо опушён. Рыльце с овальными сосочками (Кречетович, 1937).

Плод апокарпный полимерный. Многоорешек состоит из 25–49 неравнобоких, эллиптических орешков (Кречетович, 1937; Тимохина, 1993; Лебедева, 2006). Яйцевидные по форме орешки покрыты редкими до довольно густых щетинок (Кречетович, 1937; Тимохина, 1993; Луферов, Стародубцев, 1995; Лебедева, 2006). Форма орешков, а также характер их носика и его расположение чрезвычайно изменчивы, как и у лютика завитого.

Лютик волосистolistный, как и *R. circinatus*, формирует наземную форму. Особи становятся низкорослыми, междоузлия у них сближены и поэтому трудноопределимы, листовые пластинки упрощаются до трёхраздельной ювенильной формы, а листовые доли становятся более плоскими, широкими и короткими (Лебедева, 2006; Лебедева, Лапиров, 2006). По данным этих авторов, биоморфа наземной формы лютика волосистolistного — летнезелёный однолетник вегетативного происхождения.

### Онтогенез

В условиях водоёмов с переменным уровнем проростки этого растения обнаружить чрезвычайно трудно, особенно в годы с высокой водой. Поэтому в природных местообитаниях особей семенного размножения было обнаружено крайне мало и, в основном, на глубинах от 5 до 10 см (Лебедева, Лапиров, 2005). Общий ход онтогенеза показан на рис. 5.

В лабораторных условиях у орешков *R. trichophyllus* обнаружено наличие морфобиологического простого неглубокого покоя (Б-В1) и/или простого промежуточного покоя (Б-В2) (Лебедева, Лапиров, 2000). Масса 1000 сухих орешков 0.252 г. Зародыш очень мелкий и занимает всего 1/4 длины орешка (Николаева, 1988; Лебедева, 2006). Показано (Лебедева, Лапиров, 2000), что у более 30% орешков созревание зародыша происходит уже через 2 недели после опадения с растения. Оптимальными условиями для прорастания орешков этого вида являются: полное покрытие водой, наличие света и температуры в пределах от 14 до 28°C. Высокий процент конечного прорастания (50–74%) и энергии прорастания (21–60%) был получен также при сочетании длительного сухого хранения (70 и 150 дней) и высокой обеспеченности орешков водой при прорастании (под слоем воды от 3 до 10 мм) (Лебедева, Лапиров, 2000; Лапиров, Лебедева, 2004; Лебедева, 2006). У свежесобранных орешков основные показатели прорастания (конечное прорастание, энергия и период прорастания и т.п.) гораздо ниже, чем у прошедших стратификацию (Лебедева, Лапиров, 2005; Лебедева, 2006). При этом стратификация ускоряет созревание зародыша лишь тогда, когда следует сразу за периодом диссеминации, а не после периода сухого хранения.

Онтогенез этого растения изучен и описан О. А. Лебедевой и А. Г. Лапировым (Лебедева, Лапиров, 2005; Лебедева, 2006), дополнен здесь Е. А. Мовергоз.

Прорастание надземное, гипокотиллярное. В лабораторных условиях вскрытие орешка и начальные этапы развития семядолей такие же, как и у предыдущего вида (рис. 5, 1). Раскрытые семядоли нежно-зелёные, неопушённые, цельнокрайные, продолговато-овальные с более острой верхушкой. Через 3–4 дня проросток имеет 2 ассимилирующих листа и такое же число придаточных корней. Оба листа округлые, веерообразные, трёхлопастные на длинном черешке. С появлением третьего листа часто наблюдается отмирание верхушки главного корня и дальнейшее образование 5–6 придаточных корней (I порядка) от основания семядолей. Рост семядольных листьев продолжается 7–10 суток, за это время они достигают своей максимальной величины (до 4.5 мм). В этом периоде на базальном конце гипокотилия хорошо заметны многочисленные корневые волоски, образующие кольцевое опушение, которое при дальнейшем росте растения полностью исчезает. Эпикотиль на этом этапе развития выражен крайне слабо, узлы сближены и побег первого порядка — розеточный. Постепенно начинают желтеть и отмирать семядольные листья.



**Рис. 5.** Онтогенез *Ranunculus trichophyllus* (по: Лебедева, Лапиров, 2005; с изм.).

1 — проросток, 2 — ювенильное растение, А — имматурное растение, Б — вегетативное растение, В, Г — генеративное растение, Д — одиночные побеги, Е — укоренённые фрагменты базальных участков исходного побега.

В ювенильном возрастном состоянии (рис. 5, 2) растение в составе розеточной части главного побега несёт листья разных размеров и разных стадий развития — 4–5 полностью развёрнутых (1.0–1.8 см дл.), 2–3 полуразвёрнутых (0.5–1.0 см дл.) и 1–2 неразвёрнутых (0.2–0.5 см дл.). При этом первые 4–5 пар листьев располагаются супротивно по отношению к паре полностью пожелтевших семядолей. Продолжает функционировать главный корень и некоторое число придаточных корней, растущих от основания семядолей, из которых 1–2 контрактильные, которые частично втягивают в почву базальную часть побега. Другая немногочисленная часть корней этого вида — тонкие, питающие, почти лишённые корневых волосков, как у большинства водных растений. Этот этап в онтогенезе лютика волосистого непродолжителен (в лабораторных условиях 10–12 суток).

Последующие стадии развития в лабораторных условиях проследить не удалось.

Онтогенез раметы начинается с имматурного возрастного состояния (рис. 5, А). По мере нарастания молодых листьев, междоузлия начинают заметно удлиняться, побег вытягивается, супротивное листорасположение меняется на очередное. На этом этапе развития побег у лютика моноподиальный, одноосный, нижняя его зона образована укороченными междоузлиями розетки. Растение может достигать в длину 3.5–5.5 см (при благоприятных условиях больше), иметь междоузлия от 0.4–1.0 см дл. и 5–8 листьев. При этом листья в розеточной части побега перегибаются.

Переход в вегетативное возрастное состояние (рис. 5, Б) сопровождается дальнейшим ростом растения, развитием корневой системы и началом ветвления. Характерной чертой этого периода является развитие системы моноподиального побега, в которой растения могут иметь кроме исходного, 2–3 боковых побега второго порядка ветвления, выходящих, как правило, из пазух листьев, расположенных в базальной части. Их число, степень и темп развития напрямую зависят от мощности самого растения и благоприятности экологических условий. Боковые побеги заметно слабее материнского побега, их образование протекает в акропетальной последовательности — чем выше ветви, тем они моложе. Моноподиальное нарастание сохраняется и на боковых побегах последующих порядков. Вегетативные растения при благоприятных условиях могут достигать в длину 15–20 см, иметь 2–3 побега второго порядка длиной от 6 до 8 см и несущих по 4–5 листьев. На этом этапе развития ортотропный рост исходного побега сменяется плагиотропным, а корневая система растения располагается горизонтально в поверхностных слоях субстрата.

С переходом в генеративное состояние (рис. 5, В, Г) у растений моноподиальная форма роста сменяется на симподиальную. Это связано с постепенным формированием синфлоресценции.

В этом периоде развития растения достигают максимальной мощности. Симподиальное нарастание главного и боковых побегов приводит к формированию сложных систем 4–8 порядков ветвления. Цветущее растение достигает длины 60–70 см, формируя на главном побеге 6–8 цветоносов последовательных порядков, а на боковых побегах 4–6. Исходный побег лютика волосистого развивается раньше боковых побегов, но те проходят свой цикл развития настолько быстро, что зацветают практически одновременно с главным. Тем не менее, растения цветут и плодоносят 2 раза за вегетационный сезон с интервалом в 7 недель (время от закладки бутонов первой волны цветения до закладки бутонов во вторую волну цветения). Междоузлия базальной части материнского побега вытягиваются до 12.5 см, стеблеродные придаточные корни удлиняются до 15–20 см, их число только на главном побеге может достигать 9–11. Утолщаются придаточные корни, находящиеся в базальной части стебля и закрепляющие полегающий стебель в субстрате. Процесс корнеобразования активизируется: начинается формирование придаточных корней не только на базальной, но и от средней части побега. На этом этапе формируется не 1, а 2–3 придаточных подузловых корня. Кроме того, начинается развитие и междоузлевых корней, как правило, 1. В этом возрастном состоянии начинается неспециализированная морфологическая дезинтеграция, приводящая к клонированию. Распад особей приводит к тому, что остаются диаспоры  $15.5 \pm 0.2$  см дл. с укороченными или сближенными междоузлиями, 5–7 метамерами и 10 листьями, лишёнными части сегментов. Придаточные корни в числе 2–3,  $4.5 \pm 0.8$  см дл., тёмно-красного, коричневого цвета I порядка ветвления.

К концу вегетационного сезона растения приходят в виде отделившихся диаспор, представленных верхнерозеточными побегами, одиночными системами моноподиальных побегов (рис. 5, Д) и фрагментами базальных участков исходного побега (рис. 5, Г) с 2–3 развитыми розетками. Только последние структурные элементы были обнаружены нами на Рыбинском вдхр. после перезимовки. Онтогенез *R. trichophyllus* на Рыбинском вдхр. и впадающих в него малых реках относится к Г-типу, Г2-подтипу, на прудах — к А-типу (Лебедева, 2006).

#### Сезонное развитие

Особенности сезонного развития *R. trichophyllus* изучены в водоёмах и водотоках Ярославской обл. (Лебедева, 2006; Мовергоз, Лапиров, 2010; Мовергоз, 2012). Феноритмотип определяем как весенне-летне-осеннезелёный с зимним покоем (Мовергоз, Лапиров, 2010).

Фазы ритма развития речных и водохранилищных особей водяных лютиков одинаковы, но соотношение периодов и сроков вегетации и цветения различаются (рис. 6). Пятилетние наблюдения на Рыбинском вдхр. показывают, что *R. trichophyllus* начинает вегетацию в середине апреля. Моноподиально нарастающие плагиотропные побеги со сближенными междоузлиями быстро переходят к стадии разветвлённых плагиотропных побегов с удлинёнными междоузлиями. Далее в течение 1 месяца продолжается активное нарастание вегетативной массы, путём увеличения длины растения, изменения направления его роста, появления новых листьев и боковых побегов.



**Рис. 6.** Фенологический спектр водохранилищных и речных популяций *Ranunculus trichophyllus* в условиях Ярославской обл.

1 — вегетация, 2 — цветение, 3 — плодоношение.

Лютик волосистый на Рыбинском вдхр. к бутонизации переходит в конце апреля–начале мая. После чего в течение 3–4 недель последовательно идут процессы зацветания, цветения, отцветания и плодоношения. Образование и созревание плодов после первой волны приходится на начало июня. Когда к цветению переходят боковые побеги наступает вторая волна бутонизации, следом зацветание и цветение. По окончании этих процессов семена образуются, но не созревают.

До начала зимнего покоя после морфологической дезинтеграции растения проходят повторную вегетацию. В зиму растения уходят в виде обособленных самостоятельных диаспор.

Вегетационный период *R. trichophyllus* на Рыбинском вдхр. составляет 119 дней, из которых фаза вегетации занимает 49 дней, а цветение и созревание плодов — 70 (Мовергоз, Лапиров, 2010).

Ритмы развития речных особей отличаются в виду ярко выраженных фаз водного режима на реке (весеннее половодье, летне-осенняя низкая межень, прерываемая иногда паводками, и зимняя межень). В половодье *R. trichophyllus* только начинает вегетацию, пик которой приходится на начало мая. Ближе к межени наступает пора бутонизации, в конце мая–начале июня — зацветания и цветения. От начала цветения до образования и созревания плодов проходит столько же дней, сколько у водохранилищных особей. Вторая волна цветения приходится ко второй половине июля. Вегетационный период на реке более растянут, чем на водохранилище и продолжается в среднем 164 дня (Мовергоз, Лапиров, 2010).

### Способы размножения и распространения

Хорошо размножается вегетативно и семенами. В проточных и глубоководных местообитаниях в популяциях *R. trichophyllus* преобладает вегетативное возобновление, тогда как семенное размножение подавлено. В мелководных и эфемерных экотопах, особенно в южных регионах, для вида характерен укороченный жизненный цикл по типу однолетника и с большой семенной продукцией. Сходная картина показана О. А. Лебедевой (2006) для Верхней Волги, где на мелководье Рыбинского вдхр. и впадающих в него малых рек лютик волосистостлистный проявляет стратегию пациент-рудерала (RS), обладающего развитым вегетативным размножением, но в условиях прудов с оптимальными условиями (постоянным уровнем воды и небольшой глубиной) он типичный эксплерент (S) с интенсивным семенным размножением. Распространение вегетативных зачатков и плодиков происходит в основном за счёт течения воды.

### Консортивные связи

Для *R. trichophyllus* были описаны эпифитные бактерии и диатомовые (Lorch, Ottow, 1986). Также есть данные (Гаевская, 1966) о близко родственном виде *R. aquatilis*, который служит пищей для моллюсков *Radix pereger* (Müller, 1774) (Basommatophora, Limnaeidae), *Melanopsis dufouri*, рака *Cambarus affinis* Say, 1817 (Decapoda, Astacidae).

### Хозяйственное значение и охрана

Есть сведения о применении гербицида (дикват альгинат) для контроля зарослей *R. trichophyllus* в одном из озёр Шотландии, которое используется для разведения лосося (Murphy, Pearce, 1987).

Вид включён в Красные книги Восточной Финноскандии (Red Data Book..., 1998) (статус по регионам 3, 4), респ. Карелия (2007) (статус 3), Нижегородской обл. (2005) (список охраняемых растений), респ. Мордовия (2003) (статус 3), респ. Татарстан (2006) (статус 2).

### *Ranunculus kauffmannii* Clerc — Лютик, шелковник Кауфмана

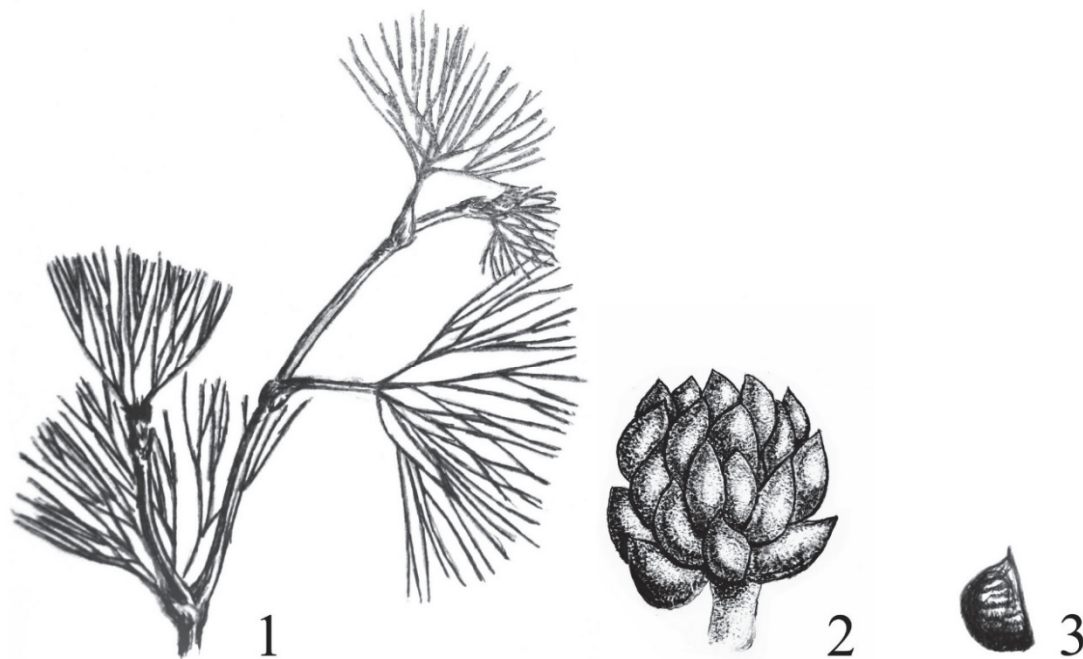
#### Номенклатура и систематическое положение

*Ranunculus kauffmannii* Clerc, 1878, Зап. Уральск. общ. любит. естествозн. 4 : 107; Ворошилов, 1966, Опред. раст. Моск. обл. : 168; Губанов и др., 1995, Опред. сосуд. раст. центра европ. России : 264; Иванова, 2001, Экол. вестн. Чуваш. Респ. 2001 (24) : 59; Луферов, 2006, в Маевский, Фл. сред. пол. европ. ч. Рос., 10 изд. : 243; Щербаков, 2014, в Маевский, Фл. сред. пол. европ. ч. Рос. 11 изд. : 67. — *R. pseudoflaccidus* Petunn. 1907, в Сырейщиков, Илл. фл. Моск. губ. 2 : 153. — *R. pseudofluitans* auct. non (Syme) Newbold ex Baker et Foggitt, 1865: Cook, 1964, Fl. Europ. 1 : 237, p. p. — *R. trichophyllus* auct. non Chaix, 1768: Cook, 1966, Mitt. Bot. Staatssamml. München, 6 : 126, p. min p. — *R. penicillatus* var. *penicillatus* auct. non (Dumort.) Bab., 1874: Cook, 1966, Mitt. Bot. Staatssamml. München, 6 : 155, p. p. — *R. penicillatus* (Dumort.) Bab. subsp. *pseudofluitans* auct. non (Syme) S. D. Webster, 1988: Cook, 1993, Fl. Europ., ed. 2, 1 : 286, p. p. — *Batrachium kauffmannii* (Clerc) V. I. Krecz. 1937, Фл. СССР, 7 : 343; Лисицына и др. 1993, Фл. вод. волж. басс. : 140; Цвелёв, 1998, Нов. сист. высш. раст. 31 : 78; Лисицына, Папченко, 2000, Фл. вод. России : 152; Цвелёв, Гринталь, 2001, Фл. Вост. Европы, 10 : 172; Бобров, 2003, Гидрбот.: методол., методы : 79; Лисицына и др. 2009, Фл. вод. волж. басс. : 142.

#### Географическая и экологическая характеристика

Бореальный, евросибирский вид. В России обычен в лесной полосе европейской части, Западной Сибири, Алтае-Саянском регионе, Прибайкалье. В Забайкалье, Даурии и на юге Дальнего Востока,

скорее, распространён другой морфологически близкий таксон. Облигатный реофильный вид, произрастает на быстринах и перекатах рек и ручьёв.



© Рис. Мовергоз Е.А.

**Рис. 7.** Морфология *Ranunculus kauffmannii*.

1 — внешний вид верхней части вегетативного побега, 2 — созревший многоорешек, 3 — орешек.

#### Морфологическое описание

Лютик Кауфмана — симподиально нарастающий поликарпик; малолетник вегетативного происхождения с неспециализированной морфологической дезинтеграцией, плагиотропными полурозеточными и удлинёнными, укореняющимися и/или плавающими побегами, гемикриптофит. Также жизненную форму определяют как многолетний летнезелёный травянистый симподиально нарастающий поликарпик с удлинённым плавающим побегом (Бездеlev, Безделева, 2006). Внешний вид верхней части вегетативного побега *R. kauffmannii* (рис. 7, 1).

Корневая система интенсивная, образована многочисленными (12–26), ветвящимися (до II порядка), узловыми и подузловыми сосущими и контрактильными (только в базальной части побега) придаточными корнями. Придаточные корни располагаются по всему побегу или только в его базальной части (Луферов, Стародубцев, 1995). За счёт последних растения укореняются в грунте.

Анизотропные побеги лютика Кауфмана тёмно-зелёного насыщенного цвета,  $42.5 \pm 9.4$  см дл., включают от 6 до 10 метамеров, длина которых изменяется также по одновершинной кривой. Побеги, толщиной 1–3.5 мм, ветвятся (Луферов, Стародубцев, 1995). Распределение боковых побегов идёт по типу базитонии.

Соотношение длины листа и междоузлия 2 : 1 (рис. 7, 1). Листорасположение очерёдное. Черешковые стеблеобъемлющие или полустеблеобъемлющие листья (Кречетович, 1937; Тимохина, 1993; Луферов, Стародубцев, 1995). Форма листьев в очертании вееровидно-плетевидная (Кречетович, 1937), обратноконическая (Иванова, 1996а, б), что связано с расположением сегментов относительно друг друга под острым углом, которые сходятся к основанию листа в виде конуса (Иванова, 1996а, б). По нашим данным, листовая пластинка от  $7.0 \pm 1.0$  до  $14.2 \pm 1.6$  см в диаметре, черешок  $1.1 \pm 0.3$  см дл.; прилистники более чем на  $2/3$  длины сросшиеся с черешком, продолговатой формы, голые и опушённые.

Листья простые, многократно (до 4–6 раз) трёхрассечённые (Кречетович, 1937; Тимохина, 1993; Луферов, Стародубцев, 1995). С. В. Иванова (1996) приводит, что большее число особей в популяциях *R. kauffmannii* имеет 3-трёхрассечённую листовую пластинку, однако, по нашим наблюдениям (Бобров, 2003), листья обычно 3–4-трёхрассечённые, редко 5-трёхрассечённые. Изменчиво в популяциях этого растения (Иванова, 1996а) и соотношение длин средней и боковых частей листа. По литературным (Кречетович, 1937; Тимохина, 1993; Лисицына, Папченков, 2000) и нашим данным, чаще средняя часть



короче боковых. У исследованных нами растений листовая пластинка насчитывает от 25 до 50 конечных сегментов, которые расположены практически в одной плоскости. Вне воды лист лютика Кауфмана слипается в кисточку.

Строение и ёмкости вегетативных и вегетативно-генеративных почек сходны с таковыми предыдущих двух видов. Сериальные комплексы присутствуют не на всех побегах и состоят: 1) из 2 почек, 2) почки и бокового побега.

Соцветие из терминальных цветков у лютика Кауфмана может быть в виде типичного монохазия-извилины или содержать в составе монохазия одиночные нераскрывшиеся или недоразвитые цветки на коротких цветоножках, что в целом не меняет структурную организацию генеративной части, однако может являться дополнительным критерием при идентификации вида. На одном побеге число таких видоизменённых цветков не превышает 3.

Цветоножки большей частью короче листьев (Луферов, Стародубцев, 1995), но могут быть длиннее или равны им (Кречетович, 1937; Тимохина, 1993), что по нашим наблюдениям зависит от положения цветка в структуре соцветия. Взаимосвязь между длинами листа, цветоножек и глубиной произрастания отмечены С. В. Ивановой (1996а). Она обнаружила, что с увеличением глубины цветоножки у *R. kauffmannii* удлинняются. В среднем, по нашим материалам, их длина составляет  $4.2 \pm 1.3$  см. Цветоложе опушённое, коническое (Иванова, 1996а). Диаметр цветка варьирует незначительно: 1.0–1.5 см (наши данные), 1.2–1.5 см (Кречетович, 1937), 1.0–1.5(2.0) см (Луферов, Стародубцев, 1995). В популяциях *R. kauffmannii* обнаружена корреляция между размером цветка и месяцем его цветения (Иванова, 1996а, б). В начале генеративного периода цветки более крупного размера, чем в последующие волны цветения. Чашелистики зелёные, 0.2–0.3 мм дл. Лепестки обратнойцевидные, 2 раза длиннее отогнутых чашелистиков. Нектарная ямка полулунная.

Андроцей из 10–12 тонких тычиночных нитей. Гинецей апокарпный. Рыльце с цилиндрическими сосочками (Кречетович, 1937).

По литературным данным (Кречетович, 1937; Тимохина, 1993) в многоорешке до 30 орешков, по нашим материалам — их от 32 до 48, 2 мм дл. Орешки неравнобоко-эллиптические, голые или щетинистые (Кречетович, 1937; Луферов, Стародубцев, 1995) (рис. 7, 2, 3).

### Онтогенез

В природных условиях особи семенного размножения *R. kauffmannii* нами найдены в первой половине сентября на отмелях на каменистых перекатах, на покрытых мхом гальке и валунах, на растительных остатках в прибрежной зоне. Нам удалось пронаблюдать за такими проростками до наступления заморозков.

Тип покоя орешков *R. kauffmannii* морфологический простой неглубокий покой (Б-В1). Масса 1000 сухих орешков 0.458 г. Показатели прорастания орешков после 3-месячной стратификации выше, чем у 2 других видов (лаг-время 7 суток, лабораторная всхожесть до 80%). Период прорастания растянут (22 дня).

Прорастание надземное, гипокотиллярное. Главный побег проростков розеточный, включающий 2 семядольных (нежно-зелёного цвета, неопушённые, длинные, с округлой верхушкой) и 7–9 настоящих листьев. С увеличением числа листьев возрастает число конечных сегментов. У первого настоящего листа 3, редко 4 уплощённых широких сегмента; у второго листа всегда 5; далее постепенно число сегментов увеличивается до 9–12, они уже длиннее и тоньше. Придаточных корней I порядка ветвления 2–3: 1 отходит от основания гипокотиля, а 2 от семядольного узла.

К ювенильному возрастному состоянию отмирают семядоли, длина побега составляет  $12.5 \pm 2.7$  см, он несёт 12–15 метамеров (5–6 из которых уже с удлинёнными междоузлиями). Побег становится полурозеточным с листьями полувзрослого вида (сегменты длинные тонкие, диаметр листовой пластинки приближается к 6 см). Увеличивается порядок ветвления (II) и число (5–6) придаточных корней. В этом виде особи семенного происхождения уходят в зиму и на следующий год продолжают своё развитие из сохранившихся фрагментов уже как вегетативные диаспоры.

Онтогенез раметы начинается в марте с плагиотропных фрагментов побегов в вегетативном состоянии ( $19.5 \pm 2.9$  см дл.) без боковых побегов, с короткими междоузлиями (средняя длина менее 1 см), с 2–3 придаточными корнями I порядка ветвления. Далее в процессе развития растения направление роста исходного побега меняется на анизотропное. Возрастают длина побегов ( $24.3 \pm 3.9$  см), средняя длина междоузлий ( $4.8 \pm 2.0$  см), число придаточных корней (12 и более) и порядок ветвления (II), число боковых побегов (до 5). Листовая пластинка  $12.3 \pm 3.5$  см дл., черешок —  $2.0 \pm 0.6$  см дл.

С переходом к цветению длина побега увеличивается в 2 раза, новых боковых побегов не появляется, в 1.3 раза уменьшается средняя длина новых междоузлий, вновь появляющиеся листья имеют

уже меньшие размеры ( $7.0 \pm 1.0$  см), соответственно изменяется и длина черешка ( $1.1 \pm 0.3$  см). На протяжении всего июня и в начале июля проходит несколько волн цветения (от 2 до 4). После цветения происходит единственная непродолжительная частичная морфологическая дезинтеграция (в отсутствие антропогенного фактора). Она приводит к тому, что вегетативные побеги ( $20.3 \pm 7.4$  см дл.) вновь без боковых побегов, насчитывают 5–6 междоузлий ( $3.4 \pm 1.1$  см дл.), 3–4 придаточных корня (I порядка ветвления). Увеличиваются линейные размеры листовой пластинки ( $14.2 \pm 1.6$  см) и черешка ( $2.2 \pm 0.6$  см).

На протяжении осени и в зимний период длина растения от 17.5 до 29.8 см, придаточных корней от 4 до 26 (II порядка ветвления), листовая пластинка около 6 см в диам. Онтогенез *R. kauffmannii* относим к Г-типу, Г2-подтипу.

### Сезонное развитие

Ритм развития *R. kauffmannii* изучен на р. Ильд (Ярославская обл.) (рис. 8). Феноритмотип — длительновегетирующее вечнозелёное растение. Вегетация начинается ближе ко второй половине марта, трогаются в рост почки возобновления, активное нарастание вегетативной массы продолжается до конца мая. Плагитропные побеги с укороченными междоузлиями и немногочисленными придаточными корнями уже имеют 2–3 зелёных листа нынешнего года. С начала июня наблюдается 3 волны последовательных процессов: бутонизации, зацветания, цветения, отцветания и плодоношения, которые накладываются (во временном аспекте) друг на друга. Так, например, наряду с бутонизацией, зацветанием и цветением 18 и 28 июня (вторая волна), идут процессы отцветания и плодоношения (после первой волны). Третья волна начинается 28 июня. Таким образом, к середине июля заканчиваются все отцветание и плодоношение и начинается этап повторной вегетации. Нарастание вегетативной массы идёт до конца октября, после чего все ростовые процессы приостанавливаются, и растения с зелёными листьями уходят в зиму и в таком виде сохраняются до весны.

От рассмотренных *R. circinatus* и *R. trichophyllus* отличается наиболее продолжительной вегетацией и наличием 3 волн в генеративном периоде. Сравнение фенологических спектров показано на рис. 9.

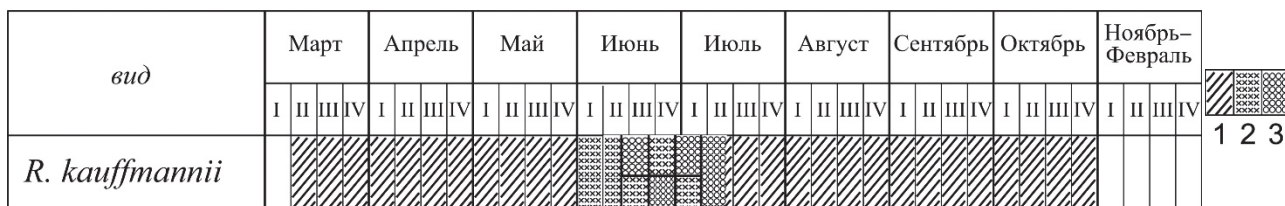


Рис. 8. Фенологический спектр *Ranunculus kauffmannii* в условиях Ярославской обл.

1 — вегетация, 2 — цветение, 3 — плодоношение.

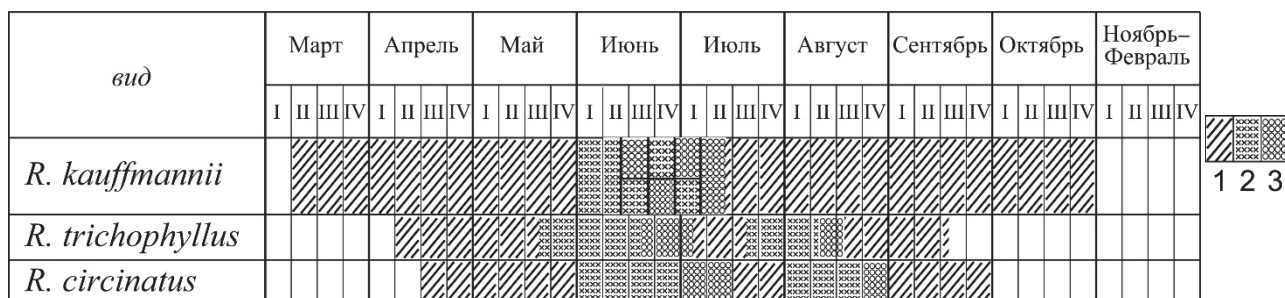


Рис. 9. Сравнение фенологических спектров *Ranunculus circinatus*, *R. trichophyllus* и *R. kauffmannii* в условиях Ярославской обл.

1 — вегетация, 2 — цветение, 3 — плодоношение.

### Способы размножения и распространения

Как и у большинства речных видов водяных лютиков с жизненным циклом по типу мало- или многолетника, у *R. kauffmannii* важнейшее значение имеет вегетативное размножение за счёт фрагментов побегов. Семенная продукция этого вида достаточно высокая, однако всходы наблюдаются редко и нерегулярно, обычно в конце августа–начале сентября на отмелях и косах в русле. При сильных осенних дождевых паводках практически все проростки могут быть уничтожены. Вегетативные диаспоры и плодики распространяются течением.



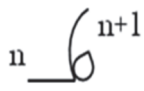
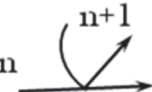
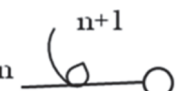
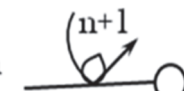
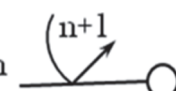

### Консортивные связи

Ранее мы уже говорили о том, что *R. kauffmannii* является важнейшим элементом экосистемы рек Верхнего Поволжья. Он служит субстратом для беспозвоночных, местом нереста многих видов рыб, а сообщества лютика во время массового цветения оказывают активное влияние на гидрологические параметры (Бобров, Мовергоз, 2014).

### Хозяйственное значение и охрана

*R. kauffmannii* включён в Красные книги Нижегородской обл. (2005) (статус 3), Смоленской обл. (1997) (статус 3), респ. Мордовия (2003) (статус 3), Удмуртской респ. (2001) (статус 3).

**Таблица 10.** Состав элементарных модулей видов *Ranunculus (Batrachium)*

№	Характеристика ЭМ	Схемы
1.1	удлинённое междоузлие с листом и пазушной почкой	
2.2	удлинённое междоузлие с листом, пазушной почкой и боковым вегетативным побегом	
3.3	удлинённое междоузлие с листом, почкой в его пазухе и терминальным цветком	
4.1	удлинённое междоузлие с листом, пазушным боковым побегом и терминальным цветком	
4.2	удлинённое междоузлие с листом и пазушными боковым побегом, сериальной почкой и терминальным цветком	
4.3	удлинённое междоузлие с листом, терминальным цветком и двумя пазушными цветами	

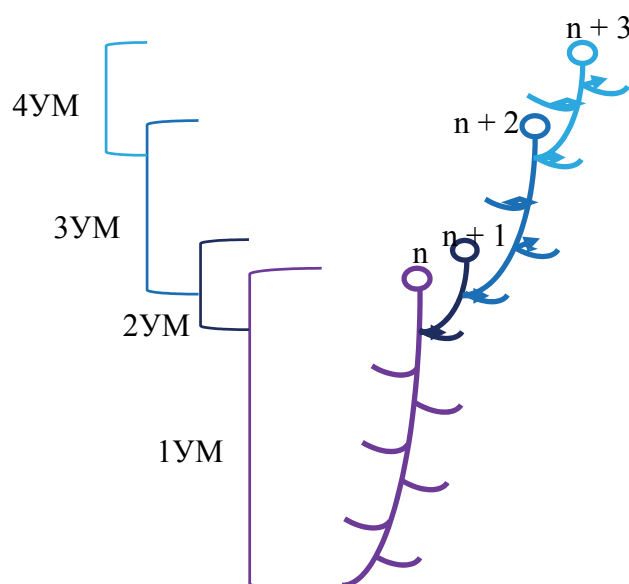
### ОБСУЖДЕНИЕ

#### Общая модульная организация

Модульная организация растений изучена с позиций Н. П. Савиных (2002). В пространственной структуре водяных лютиков мы выделяем 3 типа модулей: элементарный, универсальный и основной.

Для элементарного модуля (ЭМ) мы указываем специфику формаций листьев и пазушных структур, поскольку побеги имеют только удлинённые междоузлия. Для *R. circinatus*, *R. trichophyllus* и *R. kauffmannii* выделены 4 типа ЭМ: 1 — междоузлие, лист и почка; 2 — междоузлие, лист и боковой вегетативный побег; 3 — междоузлие, лист и пазушный цветок; 4 — междоузлие, лист и вегетативно-генеративный побег (в трех вариантах). Кроме того, могут присутствовать ЭМ с добавочными почками и пазушными комплексами (табл. 10). Все типы ЭМ присутствуют лишь у *R. circinatus*, для *R. kauffmannii* характерно отсутствие 4.3 ЭМ, у *R. trichophyllus* не выражены 4.2 и 4.3 ЭМ.

Универсальный модуль (УМ) у изученных видов — одноосный, моноциклический монокарпический побег — представлен четырьмя типами: многометамерный вегетативно-генеративный 1 УМ образует основу побеговой системы (у всех). Число метамеров зависит от глубины и условий произрастания. Заканчивается этот модуль первым терминальным цветком; однометамерный вегетативно-генеративный 2УМ (у всех) из одного метамера с удлинённым междоузлием, листом, пазушной структурой (почкой или (и) боковым побегом в его пазухе) и терминальным цветком; трехметамерный вегетативно-генеративный 3УМ (*R. circinatus*, редко у *R. kauffmannii*) из трёх метамеров с удлинёнными междоузлиями, первые два метамера с пазушной структурой (почкой или (и) боковым побегом). В пазухе листа третьего метамера развивается боковой побег, заканчивается модуль терминальным цветком; двуметамерный вегетативно-генеративный 4 УМ (*R. circinatus*, *R. trichophyllus*) из двух метамеров (первый из которых имеет удлинённое междоузлие, а второй укороченное) с листом, пазушной структурой у каждого и терминальным цветком (рис. 10).



**Рис. 10.** Структура универсальных модулей *Ranunculus circinatus*, *R. trichophyllus* и *R. kauffmannii*.  
1 УМ — встречается у всех; 2 УМ — у всех; 3 УМ — есть у *R. circinatus*, редко у *R. kauffmannii*; 4 УМ — присутствует у *R. circinatus*, *R. trichophyllus*.

Именно на уровне универсального модуля, в случае спорных вопросов, можно проводить дополнительную диагностику в целях систематики видов (табл. 3).

**Таблица 3.** Состав элементарных и универсальных модулей *Ranunculus circinatus*, *R. trichophyllus* и *R. kauffmannii*

Модули		<i>R. circinatus</i>	<i>R. trichophyllus</i>	<i>R. kauffmannii</i>
ЭМ	1	+	+	+
	2	+	+	+
	3	+	+	+
	4.1	+	+	+
	4.2	+	—	+
	4.3	+	—	—
УМ	1	+	+	+
	2	+	+	+
	3	+	—	редко
	4	+	+	—

Мультипликация УМ определяет тип биоморфы и приводит к возникновению основного модуля (ОМ). Отличия на предыдущем уровне не вносят существенных изменений в общий план строения особи и позволяет предположить существование единой модели формообразования для трех водных представителей рода *Ranunculus*.

Проведённые многочисленные исследования позволили нам выделить две группы наиболее значимых признаков вегетативной и генеративной сферы у представителей этой группы (табл. 4).

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Наиболее существенным признаком вегетативной сферы, который легко можно проверить в полевых условиях, является способность слипания листовой пластинки в кисточку при вынимании из воды. Среди рассматриваемых видов, только у *Ranunculus circinatus* сегменты листовой пластинки не слипаются, а располагаются в горизонтальной плоскости перпендикулярно стеблю. Помимо такого «яркого» признака, характерными видовыми маркерами являются соотношение длин листа и междоузлия, размеры листовой пластинки, долей листа и черешка, число сегментов листа в летний период и наличие сериальных комплексов в почках. В генеративной сфере таким первоочередным параметрами стали размеры цветоножки относительно листа, размеры цветка, тип соцветия, форма цветоложа и орешков.

**Таблица 4.** Ключевые признаки морфологии вегетативной и генеративной сферы *Ranunculus circinatus*, *R. trichophyllus* и *R. kauffmannii*

Группы	Признаки	<i>R. circinatus</i>	<i>R. trichophyllus</i>	<i>R. kauffmannii</i>
Признаки вегетативной сферы	Соотношение длин листа и междоузлия	1 : 3	1 : 1	2 : 1
	Размеры черешка	0 см, очень редко 0.1–0.5 см; прилистники, сросшиеся с черешком на 3/4 длины или более	1–1.5 см; прилистники, сросшиеся с черешком на 2/3 длины или более	0.8–1.4 см; прилистники более чем на 2/3 длины сросшиеся с черешком
	Диаметр листовой пластинки	0.7–1.4 см	2.2–6 см	6–15.7 см
	Расположение сегментов	располагаются в горизонтальной плоскости перпендикулярно стеблю	лежат преимущественно в одной плоскости	расположены практически в одной плоскости
	Размеры долей листа	средняя доля равна боковым	средняя доля листа меньше или почти равна боковым	средняя часть короче боковых
	Число сегментов листа в летний период	до 90–180	60–100	25–50
	Листовая пластинка вне воды	не слипается в кисточку	слипается в кисточку	слипается в кисточку
	Наличие сериальных комплексов	присутствуют	нет	присутствуют
Признаки генеративной сферы	Соцветие	антокладий или монохазий-извилина	монохазий-извилина	антокладий или монохазий-извилина, в состав могут входить одиночные нераскрывшиеся или недоразвитые цветки на коротких цветоножках
	Размеры цветоножки	во много раз длиннее листьев, (5–10 см)	равна листьям или немного длиннее (4–8 см)	большой частью короче листьев
	Цветоложе	опушенное, шаровидное	опушенное, коническое	опушенное, коническое
	Размеры цветка	от 1 до 2 см	0.8–1 см	1.0–1.5 см
	Форма орешков	обратнойцевидная	яйцевидная	неравнобокоэллиптическая

Для многих исследователей сложным является определение *R. trichophyllus* и *R. kauffmannii*, видов морфологически близких между собой. Однако при детальном изучении вегетативной сферы имеются признаки, позволяющие исключить неверную диагностику вида. Такими признаками являются соотношение длин листа и междоузлия (у *R. kauffmannii* 2 : 1), размеры листовой пластинки в совокупности с размерным соотношением долей листа (при перекрывании значений длины листовой пластинки если средняя часть короче боковых, то это точно *R. kauffmannii*), а также число конечных сегментов листа. При наличии цветков необходимо сразу смотреть на размеры цветоножки, если она большей частью короче листа, то это также говорит в пользу лютика Кауфмана.

Если проводить дополнительную диагностику видов с помощью модульного подхода, тогда необходимо обратить внимание на наличие или отсутствие 3 и 4 универсальных модулей. Так, одноосный, моноциклический монокарпический побег *R. circinatus* представлен всеми 4 типами универсальных модулей: метамерный вегетативно-генеративный (1 УМ), метамерный вегетативно-генеративный (2 УМ), метамерный вегетативно-генеративный (3 УМ) и метамерный вегетативно-генеративный (4 УМ). Если отсутствует 3 УМ, при прочих доминирующих признаках, то вероятно перед вами *R. trichophyllus*. В случае же если нет 4 УМ, то в таком случае перед вами *R. kauffmannii*.

Необходимо помнить, что в случае спорных моментов при определении таксономической принадлежности необходимо смотреть на комплекс признаков, особенно учитывая экологическую пластичность водяных лютиков и активную гибридизацию в группе.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 12-04-00904-а, 16-04-01308-а).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Барыкина Р. П. Особенности структуры и развития водных лютиков // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1988. Т. 93. Вып. 2. С. 134–144. Barykina R. P. Osobennosti struktury i razvitiya vodnyh lyutikov // Byul. MOIP. Otd. biol. 1988. T. 93. Vyp. 2. S. 134–144. [Barykina R. P. Features of structure and development of water crowfoots // Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological Series. 1988. Vol. 93. № 2. P. 134–144.] In Russian
- Безделев А. Б., Безделева Т. А. Жизненные формы семенных растений российского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука, 2006. 296 с. Bezdelev A. B., Bezdeleva T. A. Zhiznennyye formy semennykh rastenii rossiiskogo Dal'nego Vostoka. Vladivostok: Dal'nauka, 2006. 296 s. [Bezdelev A. B., Bezdeleva T. A. Life forms of seed plants of the Russian Far East. Vladivostok: Dal'nauka. 2006. 296 p.] In Russian
- Бобров А. А. Шелковники (*Batrachium* (DC.) S. F. Gray, Ranunculaceae) европейской части России и их систематика // Гидрботаника: методология, методы: Матер. Школы по гидрботанике (п. Борок, 8–12 апреля 2003 г.). Рыбинск: Рыбинский Дом печати, 2003. С. 70–81. Bobrov A. A. Shelkovniki (*Batrachium* (DC.) S. F. Gray, Ranunculaceae) evropeiskoi chasti Rossii i ih sistematika // Gidrobotanika: metodologiya, metody: Mater. Shkoly po gidrobotanike (p. Borok, 8–12 aprelya 2003 g.). Rybinsk: Rybinskii Dom pechati, 2003. S. 70–81. [Bobrov A. A. Water crowfoots (*Batrachium* (DC.) S. F. Gray, Ranunculaceae) of European part of Russia and their systematics // Hydrobotany: methodology, methods: Proceedings of Courses on hydrobotany (Borok, 8–12 April 2003). Rybinsk: Rybinsk Publishing House, 2003. P. 70–81.] In Russian
- Бобров А. А., Мочалова О. А. Заметки о водных сосудистых растениях Магаданской области // Бот. журн. 2013. Т. 98. № 10. С. 1287–1299. Bobrov A. A., Mochalova O. A. Zametki o vodnykh sosudistyykh rasteniyah Magadanskoi oblasti // Bot. zhurn. 2013. T. 98. № 10. S. 1287–1299. [Bobrov A. A., Mochalova O. A. Notes on aquatic vascular plants in Magadan region // Botanical Journal (St. Petersburg). 2013. Vol. 98. № 10. P. 1287–1299.] In Russian
- Бобров А. А., Моввергоз Е. А., Мочалова О. А., Эрст А. С., Залевска-Галosz Й. К изучению водяных лютиков (*Batrachium*, Ranunculaceae) флоры России // Современная ботаника в России: Тр. XIII Съезда РБО и конф. «Научные основы охраны и рационального использования растительного покрова Волжского бассейна» (Тольятти, 16–22 сентября 2013 г.). Т. 2. Систематика и география сосудистых растений. Сравнительная флористика. Геоботаника. Тольятти: Кассандра, 2013. С. 10–11. Bobrov A. A., Movergoz E. A., Mochalova O. A., Erst A. S., Zalewska-Galosz J. K izucheniuyu vodyanykh lyutikov (*Batrachium*, Ranunculaceae) flory Rossii // Sovremennaya botanika v Rossii: Tr. XIII S'ezda RBO i konf. «Nauchnye osnovy okhrany i racional'nogo ispol'zovaniya rastitel'nogo pokrova Volzhskogo basseina» (Tol'yatti, 16–22 sentyabrya 2013 g.). T. 2. Sistematika i geografiya sosudistyykh rastenii. Sravnitel'naya floristika. Geobotanika. Tol'yatti: Kassandra, 2013. S. 10–11. [Bobrov A. A., Movergoz E. A., Mochalova O. A., Erst A. S., Zalewska-Galosz J. On the study of water crowfoots (*Batrachium*, Ranunculaceae) of flora of Russia // Modern botany in Russia: Proc. XIII Congress of Russian botanical society and conf. «Scientific bases of protection and rational use of vegetation cover of the Volga basin» (Togliatti, 16–22 September, 2013). Vol. 2. Systematics and geography of vascular plants. Comparative floristics. Geobotany. Togliatti: Cassandra, 2013. P. 10–11.] In Russian
- Бобров А. А., Моввергоз Е. А. Экологические и фитоценотические особенности *Batrachium circinatum*, *B. trichophyllum* и *B. kauffmannii* (Ranunculaceae) // Бот. журн. 2014. Т. 99. № 3. С. 325–339. Bobrov A. A., Movergoz E. A. Ekologicheskie i fitocenoticheskie osobennosti *Batrachium circinatum*, *B. trichophyllum* i *B. kauffmannii* (Ranunculaceae) // Bot. zhurn. 2014. T. 99. № 3. S. 325–339. [Bobrov A. A., Movergoz E. A. Ecological and phytocenotic features of *Batrachium circinatum*, *B. trichophyllum* and *B. kauffmannii* (Ranunculaceae) // Botanical Journal (St. Petersburg). 2014. Vol. 99. № 3. P. 325–339.] In Russian
- Бобров А. А., Мочалова О. А. Заметки о водных сосудистых растениях Якутии по материалам якутских гербариев // Нов. сист. высш. раст. 2014. Т. 45. С. 122–144 + табл. I, II. Bobrov A. A., Mochalova O. A. Zametki o vodnykh sosudistyykh rateniyakh Yakutii po materialam yakutskikh gerbariev // Nov. sist. vyssh. rast. 2014. T. 45. S. 122–144 + tabl. I, II. [Bobrov A. A., Mochalova O. A. Notes on aquatic vascular plants of Yakutia on materials of the Yakutian herbariums // Novitates Systematicae Plantarum Vascularium. 2014. Vol. 45. P. 122–144 + tabl. I, II.] In Russian
- Бобров А. А., Мочалова О. А., Чемерис Е. В. Заметки о водных и прибрежно-водных сосудистых растениях Камчатки // Бот. журн. 2014. Т. 99. № 9. С. 1025–1043. Bobrov A. A., Mochalova O. A., Chemeris E. V. Zametki o vodnykh i pribrezhno-vodnykh sosudistyykh rateniyakh Kamchatki // Bot. zhurn. 2014. T. 99. № 9. S. 1025–1043. [Bobrov A. A., Mochalova O. A., Chemeris E. V. Notes on aquatic and semiaquatic vascular plants of Kamchatka // Botanical Journal (St. Petersburg). 2014. Vol. 99. № 9. P. 1025–1043.] In Russian
- Бобров А. А., Эрст А. С., Анькова Т. В., Моввергоз Е. А. Числа хромосом водяных лютиков (*Ranunculus* секция *Batrachium*, Ranunculaceae) флоры России // Бот. журн. 2015. Т. 100. № 6. С. 595–601. Bobrov A. A., Erst A. S., An'kova T. V., Movergoz E. A. Chisla khromosom vodyanykh lyutikov (*Ranunculus* sektsiya *Batrachium*, Ranunculaceae) flory Rossii // Bot. zhurn. 2015. T. 100. № 6. S. 595–601. [Bobrov A. A., Erst A. S., An'kova T. V.,

- Movergoz E. A. Chromosome numbers of water crowfoots (*Ranunculus* section *Batrachium*, Ranunculaceae) of the flora of Russia // Botanical Journal (St. Petersburg). 2015. Vol. 100. № 6. P. 595–601.] In Russian
- Гаевская Н. С. Роль высших водных растений в питании животных пресных водоёмов. М.: Наука, 1966. 327 с. Gaevskaya N. S. Rol' vysshikh vodnykh rastenii v pitanii zhiivotnykh presnykh vodoyomov. M.: Nauka, 1966. 327 s. [Gaevskaya N. S. The role of higher aquatic plants in the nutrition of the animals of freshwater basins. M.: Nauka, 1966. 327 p.] In Russian
- Иванова С. В. Изменчивость и таксономия подрода *Batrachium* (DC.) Peterm. рода *Ranunculus* L. (Ranunculaceae Juss.) Европейской России и Украины: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1996а. 17 с. Ivanova S. V. Izmenchivost' i taksonomiya podroda *Batrachium* (DC.) Peterm. roda *Ranunculus* L. (Ranunculaceae Juss.) Evropeiskoi Rossii i Ukrainy: Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. M., 1996a. 17 s. [Ivanova S. V. Variability and taxonomy of subgenus *Batrachium* (DC.) Peterm. of genus *Ranunculus* L. (Ranunculaceae Juss.) in European part of Russia and Ukraine: Abstract of PhD Thesis. Moscow, 1996a. 17 p.] In Russian
- Иванова С. В. О таксономическом статусе *Ranunculus divaricatus* Schrank (подрод *Batrachium* (DC.) Peterm., Ranunculaceae Juss.) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1996б. Т. 101. Вып. 4. С. 58–63. Ivanova S. V. O taksonomicheskom statuse *Ranunculus divaricatus* Schrank (podrod *Batrachium* (DC.) Peterm., Ranunculaceae Juss.) // Byul. MOIP. Otd. biol. 1996b. T. 101. Vyp. 4. S. 58–63. [Ivanova S. V. About taxonomical status of *Ranunculus divaricatus* Schrank (subgenus *Batrachium* (DC.) Peterm., Ranunculaceae Juss.) // Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological Series. 1996b. Vol. 101. № 4. P. 58–63.] In Russian
- Иванова С. В. К систематике подрода *Batrachium* (DC.) Peterm. (Ranunculaceae Juss.) европейской России // Экол. вестн. Чуваш. Респ. Чебоксары, 2001. Вып. 24. С. 54–62. Ivanova S. V. K sistematike podroda *Batrachium* (DC.) Peterm. (Ranunculaceae Juss.) evropeiskoi Rossii // Ekol. vestn. Chuvash. Resp. Cheboksary, 2001. Vyp. 24. S. 54–62. [Ivanova S. V. On taxonomy of subgenus *Batrachium* (DC.) Peterm. (Ranunculaceae Juss.) of European Russia // Ecological Bulletin of Chuvash Republic. Cheboksary, 2001. № 24. P. 54–62.] In Russian
- Красная книга Вологодской области. Т. 2. Растения и грибы. Вологда: ВГПУ, Русь. 2004. 359 с. Krasnaya kniga Vologodskoi oblasti. T. 2. Rasteniya i griby. Vologda: VGPU, Rus'. 2004. 359 s. [Red Book of Vologda region. Vol. 2. Plants and fungi. Vologda: VSPU, Rus'. 2004. 359 p.] In Russian
- Красная книга Нижегородской области. Т. 2. Сосудистые растения, водоросли, лишайники и грибы. Нижний Новгород: Комит. охр. прир. и упр. природопольз. Нижегород. обл., 2005. 328 с. Krasnaya kniga Nizhegorodskoi oblasti. T. 2. Sosudistye rasteniya, vodorosli, lishainiki i griby. Nizhnii Novgorod: Komit. okhr. prir. i upr. prirodopol'zov. Nizhegor. obl., 2005. 328 s. [Red Book of Nizhnii Novgorod region. Vol. 2. Vascular plants, algae, lichens and fungi. Nizhnii Novgorod: Comm. nat. prot. and wildlife mangmt. Nizhn. Novgor. region, 2005. 328 p.] In Russian
- Красная книга Республики Карелия. Петрозаводск: Карелия, 2007. 364 с. Krasnaya kniga Respubliki Kareliya. Petrozavodsk: Karelia. 2007. 364 s. [Red Book of Republic of Karelia. Petrozavodsk: Karelia. 2007. 364 p.] In Russian
- Красная книга Республики Мордовия. Т. 1. Редкие виды растений, лишайников и грибов. Саранск: Мордов. кн. изд-во. 2003. 288 с. Krasnaya kniga Respubliki Mordoviya. T. 1. Redkie vidy rastenii, lishainikov i gribov. Saransk: Mordov. kn. izd-vo. 2003. 288 s. [Red Book of Republic of Mordovia. Vol. 1. Rare species of plants, lichens and fungi. Saransk: Mordovia Publ. House, 2003. 288 p.] In Russian
- Красная книга Республики Татарстан (животные, растения, грибы). Изд. 2-е. Казань: Идел-Пресс, 2006. 831 с. Krasnaya kniga Respubliki Tatarstan (zhivotnye, rasteniya, griby). Izd. 2-e. Kazan': Idel-Press. 2006. 831 s. [Red Book of Republic of Tatarstan (animals, plants, fungi). 2nd ed. Kazan': Idel-Press. 2006. 831 p.]
- Красная книга Смоленской области. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. Смоленск: Изд-во СГПИ, 1997. 283 с. Krasnaya kniga Smolenskoi oblasti. Redkie i nakhodyashchiesya pod ugrozoi ischeznoveniya vidy zhiivotnykh i rastenii. Smolensk: Izd-vo SGPI, 1997. 283 s. [Red Book of Smolensk region. Rare and endangered species of animals and plants. Smolensk: SSPI Press. 1997. 283 p.] In Russian
- Красная книга Удмуртской Республики. Сосудистые растения, лишайники, грибы. Ижевск: Удмуртия, 2001. 290 с. Krasnaya kniga Udmurtskoi Respubliki. Sosudistye rasteniya, lishainiki, griby. Izhevsk: Udmurtiya, 2001. 290 s. [Red Book of Udmurt Republic. Vascular plants, lichens, fungi. Izhevsk: Udmurtiya. 2001. 290 p.] In Russian
- Красная книга Чувашской Республики. Том 1. Часть 1. Редкие и исчезающие растения и грибы. Чебоксары: Чувашия, 2001. 275 с. Krasnaya kniga Chuvashskoi Respubliki. Tom 1. Chast' 1. Redkie i ischezayushchie rasteniya i griby. Cheboksary: Chuvashiya, 2001. 275 s. [Red Book of Chuvash Republic. Vol. 1. Part. 1. Rare and endangered plants and fungi. Cheboksary: Chuvashiya 2001. 275 p.] In Russian
- Кречетович В. И. Род 536. Шелковник, водяной лютик — *Batrachium* S. F. Gray // Флора СССР. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1937. Т. 7. С. 335–350. Kreczetovicz V. I. Rod 536. Shelkovnik, vodyanoi lyutik — *Batrachium* S. F. Gray // Flora SSSR. M.–L.: Izd-vo AN SSSR, 1937. T. 7. S. 335–350. [Kreczetovicz V. I. Rod 536. Water crowfoot, aquatic buttercup — *Batrachium* S. F. Gray // Flora of USSR. Moscow–St. Petersburg: AS USSR Publ. 1937. Vol. 7. P. 335–350.] In Russian
- Лапиров А. Г., Лебедева О. А. К биологии *Batrachium trichophyllum* (Chaix) Bosch (Ranunculaceae Juss.): условия, способствующие развитию семян с недоразвитым зародышем, и особенности прорастания семян // Биол. внутр. вод. 2004. № 4. С. 55–58. Lapirov A. G., Lebedeva O. A. K biologii *Batrachium trichophyllum* (Chaix) Bosch (Ranunculaceae Juss.): usloviya, sposobstvuyushchie razvitiyu semyan s nedorazvitym zarodyshem, i osobennosti prorstaniya semyan // Biol. vnutr. vod. 2004. № 4. S. 55–58. [Lapirov A. G., Lebedeva O. A. On the biology of *Batrachium trichophyllum* (Chaix) Bosch (Ranunculaceae Juss.): conditions suitable for developing of seeds with the underdeveloped germ, and features of germination // Inland Water Biology. 2004. № 4. S. 55–58.] In Russian

- Лебедева О. А. Биология шелковника волосистolistного (*Batrachium trichophyllum* (Chaix) Bosch): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2006. 18 с. Lebedeva O. A. Biologiya shelkovnika volosistolistnogo (*Batrachium trichophyllum* (Chaix) Bosch): Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. Syktyvkar, 2006. 18 s. [Lebedeva O. A. Biology of threadleaf water buttercup (*Batrachium trichophyllum* (Chaix) Bosch): Abstract of PhD Thesis. Syktyvkar. 2006. 18 p.] In Russian
- Лебедева О. А., Лапиров А. Г. К биологии *Batrachium trichophyllum* (Chaix) Bosch: особенности прорастания семян и начальных этапов развития проростка в лабораторных условиях // Биол. внутр. вод. 2000. № 4. С. 14–20. Lebedeva O. A., Lapirov A. G. K biologii *Batrachium trichophyllum* (Chaix) Bosch: osobennosti prorastaniya semyan i nachal'nykh etapov razvitiya prorostka v laboratornykh usloviyakh // Biol. vnutr. vod. 2000. № 4. S. 14–20. [Lebedeva O. A., Lapirov A. G. To biology of *Batrachium trichophyllum* (Chaix) Bosch: features of seed germination and first stages of development of seedling under laboratory conditions // Inland Water Biology. 2000. № 4. P. 14–20.] In Russian
- Лебедева О. А., Лапиров А. Г. Особенности онтогенеза *Batrachium trichophyllum* (Ranunculaceae) // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 11. С. 1744–1752. Lebedeva O. A., Lapirov A. G. Osobennosti ontogeneza *Batrachium trichophyllum* (Ranunculaceae) // Bot. zhurn. 2005. T. 90. № 11. S. 1744–1752. [Lebedeva O. A., Lapirov A. G. Features of *Batrachium trichophyllum* (Ranunculaceae) ontogenesis // Botanical Journal (St. Petersburg). 2005. T. 90. № 11. P. 1744–1752.] In Russian
- Лебедева О. А., Лапиров А. Г. Ритм сезонного развития и морфологическая поливариантность *Batrachium circinatum* (Sibth.) Spach на Рыбинском водохранилище // Биол. внутр. вод. 2009. № 3. С. 36–40. Lebedeva O. A., Lapirov A. G. Ritm sezonnogo razvitiya i morphologicheskaya polivariantnost' *Batrachium circinatum* (Sibth.) Spach na Rybinskom vodokhranilishche // Biol. vnutr. vod. 2009. № 3. S. 36–40. [Lebedeva O. A., Lapirov A. G. Rhythm of seasonal development and morphological polyvariation of *Batrachium circinatum* (Sibth.) Spach in Rybinsk reservoir // Inland Water Biology. 2009. № 3. P. 223–227.] In Russian
- Лисицына Л. И., Папченко В. Г. Флора водоёмов России. Определитель сосудистых растений. М.: Наука, 2000. 237 с. Lisitsyna L. I., Papchenkov V. G. Flora vodoymov Rossii. Opredelitel' sosudistyykh rastenii. M.: Nauka, 2000. 237 s. [Lisitsyna L. I., Papchenkov V. G. Flora of waterbodies of Russia. Manual of vascular plants. Moscow: Nauka, 2000. 237 p.] In Russian
- Луферов А. Н. 1. *R. aquatilis* L.–6. *R. trichophyllum* Chaix // Маевский П. Ф. Флора средней полосы европейской части России. 10-е испр. и дополн. изд. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2006. С. 242–243. Luferov A. N. 1. *R. aquatilis* L.–6. *R. trichophyllum* Chaix // Maevskii P. F. Flora srednei polosy evropeiskoi chasti Rossii. 10-e ispr. i dopoln. izd. M.: T-vo nauch. izd. KMK, 2006. S. 242–243. [Luferov A. N. 1. *R. aquatilis* L.–6. *R. trichophyllum* Chaix // Maevskii P. F. Flora of Central European part of Russia. 10th ed., corr. and add. Moscow: KMK Scientific Press, 2006. P. 242–243.] In Russian
- Луферов А. Н., Стародубцев В. Н. Род 31. Шелковник, водяной лютик — *Batrachium* (DC.) S. F. Gray // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб.: Наука, 1995. Т. 7. С. 127–130. Luferov A. N., Starodubtsev V. N. Rod 31. Shelkovnik, vodyanoi lyutik — *Batrachium* (DC.) S. F. Gray // Sosudistye rasteniya sovetskogo Dal'nego Vostoka. SPb.: Nauka, 1995. T. 7. S. 127–130. [Luferov A. N., Starodubtsev V. N. Genus 31. Water crowfoot, aquatic buttercup — *Batrachium* (DC.) S. F. Gray // Vascular plants of Russian Far East. St. Petersburg: Nauka, 1995. Vol. 7. P. 127–130.] In Russian
- Мовергоз Е. А. Биоморфология *Ranunculus circinatus* и *R. × glueckii* (Ranunculaceae) в Верхнем Поволжье: Дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2012. 192 с. Movergoz E. A. Biomorfologiya *Ranunculus circinatus* i *R. × glueckii* (Ranunculaceae) v Verkhnem Povolzhie: Dis. ... kand. biol. nauk. Syktyvkar, 2012. 192 s. [Movergoz E. A. Biomorphology of *Ranunculus circinatus* and *R. × glueckii* (Ranunculaceae) in Upper Volga region: PhD Thesis. Syktyvkar, 2012. 192 p.] In Russian
- Мовергоз Е. А. Биоморфологические особенности гетерофильного водяного лютика *Ranunculus schmalhauseni* (Ranunculaceae) // Бот. журн. 2014. Т. 99. № 2. С. 178–187. Movergoz E. A. Biomorphologicheskie osobennosti geterofil'nogo vodyanogo lyutika *Ranunculus schmalhauseni* (*Batrachium*, Ranunculaceae) // Bot. zhurn. 2014. T. 99, № 2. S. 178–187. [Movergoz E. A. Biomorphological features of heterophyllous water crowfoot *Ranunculus schmalhauseni* (*Batrachium*, Ranunculaceae) // Botanical Journal (St. Petersburg). 2014. Vol. 99. № 2. P. 178–187.] In Russian
- Мовергоз Е. А., Лапиров А. Г. Особенности ритма сезонного развития комплекса родительских видов *Batrachium circinatum* (Sibth.) Spach и *B. trichophyllum* (Chaix) Bosch и их гибрида *B. × felixii* Soó // Современные проблемы биомониторинга и биоиндикации: Матер. Всерос. конф. с междунар. участием. Киров, 2010. Ч. 2. С. 85–89. Movergoz E. A., Lapirov A. G. Osobennosti ritma sezonnogo razvitiya kompleksa roditel'skikh vidov *Batrachium circinatum* (Sibth.) Spach i *B. trichophyllum* (Chaix) Bosch i ih gibrida *B. × felixii* Soó // Sovremennye problemy biomonitoringa i bioindikatsii: Mater. Vseros. konf. s mezhdunar. uchastiem. Kirov, 2010. Ch. 2. S. 85–89. [Movergoz E. A., Lapirov A. G. Features of seasonal development of complex of parental species *Batrachium circinatum* (Sibth.) Spach and *B. trichophyllum* (Chaix) Bosch and their hybrid *B. × felixii* Soó // Modern problems in biomonitoring and bioindication: Proceedings of All-Russian conference with international participation. Kirov, 2010. Part. 2. P. 85–89.] In Russian
- Мовергоз Е. А., Лапиров А. Г., Лебедева О. А. Онтогенез *Batrachium circinatum* (Sibth.) Spach в условиях Рыбинского водохранилища // Бот. журн. 2011а. Т. 96. № 6. С. 794–804. Movergoz E. A., Lapirov A. G., Lebedeva O. A. Ontogenez *Batrachium circinatum* (Sibth.) Spach v usloviyakh Rybinskogo vodokhranilishcha // Bot. zhurn. 2011a. T. 96. № 6. S. 794–804. [Movergoz E. A., Lapirov A. G., Lebedeva O. A. Ontogenesis of *Batrachium circinatum*



- (Sibth.) Spach in conditions of Rybinsk reservoir // Botanical Journal (St. Petersburg). 2011a. Vol. 96. № 6. P. 794–804.] In Russian
- Мовергоз Е. А., Синюшин А. А., Зайцева А. Я., Лапиров А. Г. О гибридной природе *Ranunculus* × *glueckii* A. Félix ex C. D. K. Cook (Ranunculaceae) // Turczaninowia. 2011b. Т. 14. № 4. С. 29–40. Movergoz E. A., Sinyushin A. A., Zaitseva A. Ya., Lapirov A. G. O gibridnoi prirode *Ranunculus* × *glueckii* A. Félix ex C. D. K. Cook (Ranunculaceae) // Turczaninowia. 2011b. Т. 14. № 4. С. 29–40. [Movergoz E. A., Sinyushin A. A., Zaitseva A. Ya., Lapirov A. G. About hybrid nature of *Ranunculus* × *glueckii* A. Félix ex C. D. K. Cook (Ranunculaceae) // Turczaninowia. 2011b. Vol. 14. № 4. P. 29–40.] In Russian
- Савиных Н. П. Модули у растений // Тез. докл. II Междунар. конф. по анатомии и морфологии растений (С.-Петербург, 14–18 октября 2002 г.). СПб., 2002. С. 95–96. Savinykh N. P. Moduli u rastenii // Tez. dokl. II Mezhdunar. konf. po anatomii i morfologii rastenii (S.-Peterburg, 14–18 oktyabrya 2002 g.). SPb., 2002. S. 95–96. [Savinykh N. P. Modules in plants // Proceedings of II International conference on anatomy and morphology of plants (St. Petersburg, 14–18 October 2002). St. Petersburg, 2002. P. 95–96.] In Russian
- Тимохина С. А. 27. *Batrachium* S. F. Gray — Шелковник (водяной лютик) // Флора Сибири. Т. 6: Portulacaceae–Ranunculaceae. Новосибирск: Наука, 1993. С. 161–165, 260–264. Timokhina S. A. 27. *Batrachium* S. F. Gray — Shelkovnik (vodyanoi lyutik) // Flora Sibiri. T. 6: Portulacaceae–Ranunculaceae. Novosibirsk: Nauka, 1993. S. 161–165, 260–264. [Timokhina S. A. 27. *Batrachium* S. F. Gray — Water crowfoot (aquatic buttercup) // Flora of Siberia. Vol. 6: Portulacaceae–Ranunculaceae. Novosibirsk: Nauka, 1993. P. 161–165, 260–264.] In Russian
- Цвелёв Н. Н. Род *Batrachium* (DC.) S. F. Gray (Ranunculaceae) в Восточной Европе // Нов. сист. высш. раст. 1998. Т. 31. С. 67–81. Tzvelev N. N. Rod *Batrachium* (DC.) S. F. Gray (Ranunculaceae) v Vostochnoi Evrope // Nov. sist. vyssh. rast. 1998. T. 31. S. 67–81. [Tzvelev N. N. Genus *Batrachium* (DC.) S. F. Gray (Ranunculaceae) in East Europe // Novitates Systematicae Plantarum Vascularium. 1998. Vol. 31. P. 67–81.] In Russian
- Цвелёв Н. Н., Гринталь А. Р. Род 26. Шелковник — *Batrachium* (DC.) S. F. Gray // Флора Восточной Европы. СПб.: Мир и семья, Изд-во СПХФА, 2001. Т. 10. 165–174. Tzvelev N. N., Grintal A. R. Rod 26. Shelkovnik — *Batrachium* (DC.) S. F. Gray // Flora Vostochnoi Evropy. Spb.: Mir i sem'ya–Izdatel'stvo SPKhFA, 2001. T. 10. S. 165–174. [Tzvelev N. N., Grintal A. R. Genus 26. Water crowfoot — *Batrachium* (DC.) S. F. Gray // Flora of East Europe. St. Petersburg: Mir i sem'ya–SPKhFA Press, 2001. Vol. 10. P. 165–174.] In Russian
- Щербakov А. В. 1. *R. aquatilis* L.–6. *R. trichophyllus* Chaix // Маевский П. Ф. Флора средней полосы европейской части России. 11-е испр. и дополн. изд. М.: Т-во. науч. изд. КМК, 2014. С. 67. Shcherbakov A. V. 1. *R. aquatilis* L.–6. *R. trichophyllus* Chaix // Maevskii P. F. Flora srednei polosity evropeiskoi chasti Rossii. 11-e ispr. i dopoln. izd. M.: T-vo nauch. izd. KMK, 2014. С. 67. [Shcherbakov A. V. 1. *R. aquatilis* L.–6. *R. trichophyllus* Chaix // Maevskii P. F. Flora of Central European part of Russia. 11th ed., corr. and add. Moscow: KMK Scientific Press, 2014. P. 67.] In Russian
- Baker J. H., Orr D. R. Distribution of epiphytic bacteria on freshwater plants // J. Ecol. 1986. Vol. 74. № 1. P. 155–165.
- Baldock B. M., Backer J. H., Sleight M. A. Abundance and productivity of protozoa in chalk streams // Holarct. Ecol. 1983. Vol. 6. № 3. P. 238–246.
- Bobrov A. A., Zalewska-Galosz J., Jopek M., Movergoz E. A. *Ranunculus schmalhauseni* (section *Batrachium*, Ranunculaceae), a neglected water crowfoot endemic to Fennoscandia — a case of rapid hybrid speciation in postglacial environment of North Europe // Phytotaxa. 2015. Vol. 233. N 2. P. 101–138.
- Butkuvienė J., Sinkevičienė Z., Žvingila D. *Batrachium* (Ranunculaceae) in the rivers of Lithuania // Bot. Lith. 2014. Vol. 20. N 1. P. 46–56.
- Cook C. D. K. A monographic study of *Ranunculus* subgenus *Batrachium* (DC.) A. Gray // Mitt. Bot. Staatssamml. München. 1966. Bd. 6. S. 47–237.
- Cotton J. A., Wharton G., Bass J. A. B., Heppell C. M., Wotton R. S. Plant-water-sediment interactions in lowland permeable streams: investigating the effect of seasonal changes in vegetation cover on flow patterns and sediment accumulation // Geomorphology. 2006. Vol. 77. P. 320–334.
- Dahlgren G. Differentiation patterns in *Ranunculus* subgenus *Batrachium* (Ranunculaceae) // Pl. Syst. Evol. Suppl. 1995. Vol. 9. P. 305–317.
- Dahlgren G., Jonsell B. 13. *Ranunculus hederaceus* L.–19. *Ranunculus penicillatus* (Dumort.) Bab. // Flora Nordica. Vol. 2. Chenopodiaceae to Fumariaceae / B. Jonsell (ed.). Stockholm: the Bergius Foundation, 2001. P. 229, 259–269.
- Gunn R. J. M. The biology of *Brachyantrix subnubilis* Curtis (Trichoptera) in the River Frome, Dorset // Hydrobiologia. 1985. Vol. 120. № 2. P. 133–140.
- Holmes N. T. H. A guide to identification of *Batrachium* *Ranunculus* species of Britain // NCC CST Notes № 14. London: NCC, 1979. 31 p.
- Hong D.-Y. A biosystematic study on *Ranunculus* subgenus *Batrachium* in S Sweden // Nord. J. Bot. 1991. Vol. 11. № 1. P. 41–59.
- Hossell J. C., Baker J. H. Epiphytic bacteria of the freshwater plant *Ranunculus penicillatus*: enumeration, distribution and identification // Arch. Hydrobiol. 1979. Vol. 86. № 3. P. 322–337.
- Lorch H. J., Ottow J. C. G. Scanning electron microscopy of bacteria and diatoms attached to a submerged macrophyte in an increasingly polluted stream // Aquat. Bot. 1986. Vol. 26. № 4. P. 377–384.
- Lumbreras A., Navarro G., Pardo C., Molina J. A. Aquatic *Ranunculus* communities in the northern hemisphere: A global review // Plant Biosystems. 2011. Vol. 145 Suppl. P. 118–122.
- Lumbreras A., Pardo C., Molina J. A. Bioindicator role of aquatic *Ranunculus* in Mediterranean freshwater habitats // Aquatic Conserv: Mar. Freshw. Ecosyst. 2013. Vol. 23. № 4. P. 582–593.

- Lumbreras A., Pardo C., Molina J. A. Distribution patterns of *Batrachium* communities in Mediterranean hard waters // Acta Oecologica. 2013. Vol. 52. P. 10–14.
- Lumbreras A., Molina J. A., Benavent A., Marticorena A., Pardo C. Disentangling the taxonomy and ecology of South American *Ranunculus* subgen. *Batrachium* // Aquat. Bot. 2014. Vol. 114. P. 21–28.
- Luther H. Verbreitung und Ökologie der höheren Wasserpflanzen im Brackwasser der Ekenäs-Gegend in Südfinnland. I. Allgemeiner Teil // Acta Bot. Fenn. 1951a. Bd. 49. S. 1–232 + 1 Beilage.
- Luther H. Verbreitung und Ökologie der höheren Wasserpflanzen im Brackwasser der Ekenäs-Gegend in Südfinnland. II. Spezieller Teil // Acta Bot. Fenn. 1951b. Bd. 50. S. 1–370.
- Müller T. Die Fluthahnenfußgesellschaften unserer Fleißgewässern // Veröff. Landesst. Naturschutz u. Landschaftspflege Bad.-Württemb. 1962. Hf. 30. S. 152–163.
- Murphy K. J., Pearce H. G. Habitat modification associated with freshwater angling // Angling & Wildlife in Fresh Waters: ITE Symposium 19 / Ed. by P. S. Maitland, A. K. Turner. Cumbria: Inst. of Terrest. Ecol., 1987. P. 31–46.
- Pizarro J. Contribución al estudio taxonómico de *Ranunculus* L. subgen. *Batrachium* (DC.) A. Gray (Ranunculaceae) // Lazaroa. 1995. Vol. 15. P. 21–113.
- Preston C. D., Croft J. M. Aquatic plants in Britain and Ireland. Martins: Harley Books, 1997. 365 p.
- Red Data Book of East Fennoscandia. Helsinki: Finn. Environ. Inst., 1998. 351 p.
- Spink A. J. The ecological strategies of aquatic *Ranunculus* species: Ph. D. Thesis Univ. of Glasgow. 1992. 360 p.
- Telford A., O'Hare M. T., Cavers S., Holmes N. Can genetic bar-coding be used to identify aquatic *Ranunculus* L. subgenus *Batrachium* (DC) A. Gray? A test using some species from the British Isles // Aquat. Bot. 2011. Vol. 95. № 1. P. 65–70.
- Trimmer M., Sanders I. A., Heppell C. M. Carbon and nitrogen cycling in a vegetated lowland chalk river impacted by sediment // Hydrological Processes. 2009. Vol. 23. № 15. P. 2225–2238.
- Turała K. Cyto-taxonomical studies in *Ranunculus* subgenus *Batrachium* (DC.) A. Gray from Poland // Acta Biol. Cracov. Ser. Bot. 1969. Vol. 12. № 1–2. P. 9–20 + pl. 6–11.
- Vollrath H., Kohler A. *Batrachium*-Fundorte aus bayerischen Naturräumen // Ber. Bayer. Bot. Ges. 1972. Bd. 43. S. 63–75.
- Wiegand G. Notes on Japanese *Ranunculus* subgenus *Batrachium* // Acta Phytotax. Geobot. 1988. Vol. 29. № 4–6. P. 117–132.
- Wiegand G., Herr W. Taxonomie und Verbreitung von *Ranunculus* subgenus *Batrachium* in niedersächsischen Fleißgewässern unter besonderer Berücksichtigung des *Ranunculus penicillatus*-Komplexes // Gött. Flor. Rundbr. 1983. Bd. 17. Hf. 3–4. S. 101–150.
- Zalewska-Gałosz J., Jopek M., Ilnicki T. Hybridization in *Batrachium* group: Controversial delimitation between heterophyllous *Ranunculus penicillatus* and the hybrid *Ranunculus fluitans* × *R. peltatus* // Aquat. Bot. 2015. Vol. 120. P. 160–168.
- Zander B., Wiegand G. Biosystematische Untersuchungen an Populationen von *Ranunculus* subgen. *Batrachium* in Nord-west-Deutschland // Bot. Jahrb. Syst. 1987. Bd. 109. Hf. 1. S. 81–130.

## COMPARATIVE MORPHOLOGY AND BIOLOGY OF WATER CROWFOOTS *RANUNCULUS CIRCINATUS*, *R. TRICHOPHYLLUS* AND *R. KAUFFMANNII* (*BATRACHIUM*, *RANUNCULACEAE*) IN CENTRAL RUSSIA

**E. A. Movergoz, A. A. Bobrov**

*I. D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS*

*Russia, 152742, Yaroslavl reg., Nekouz distr., Borok, e-mail: keterina@inbox.ru, lsd@ibiw.yaroslavl.ru*

Comparison of morphology, ontogeny, rhythm of seasonal development and modular structure of water crowfoots *Ranunculus circinatus* Sibth., *R. trichophyllus* Chaix and *R. kauffmannii* Clerc. (section *Batrachium* DC., Ranunculaceae Juss.) is conducted. The key for identification of these species is presented. The key characters of vegetative and generative area of the plants are determined, the type of ontogenesis is recognized, individual and comparative analysis of rhythm of seasonal development is described. Species specific is found in structure of universal modules.

*Key words:* water crowfoots, *Batrachium*, morphology, ontogenesis, rhythm of seasonal development, modular structure.

## МЕЖГОДОВАЯ ДИНАМИКА ХЛОРОФИЛЛА В ПЛАНКТОНЕ И ДОННЫХ ОТЛОЖЕНИЯХ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Л. Е. Сигарёва, И. Л. Пырина, Н. А. Тимофеева

*Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН, п. Борок  
152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок, e-mail: sigareva@ibiw.yaroslavl.ru*

Изучали содержание хлорофилла *a* в планктоне и донных отложениях Рыбинского водохранилища в годы (2008–2014), относящиеся к периоду потепления климата и фазе роста текущего цикла солнечной активности. Показано, что в верхнем 2-метровом слое воды средние за май–октябрь концентрации хлорофилла на станциях изменялись от 3.8 до 39.5 мкг/л, а содержание хлорофилла с феопигментами в поверхностном слое донных отложений варьировало от 1.8 до 299 мкг/г сухого осадка. Между средними за вегетационный период концентрациями хлорофилла в столбе воды (мг/м<sup>2</sup>) и содержанием осадочных пигментов (мг/м<sup>2</sup>мм) установлена положительная зависимость ( $R^2=0.57$ ,  $P<0.05$ ). С 2008 по 2014 гг. выявлена тенденция возрастания концентрации пигментов в планктоне и донных отложениях, которая совпала с увеличением чисел Вольфа. В исследуемые годы концентрации пигментов как в планктоне, так и донных отложениях достигали наибольших значений для всего периода наблюдений на водохранилище.

*Ключевые слова:* хлорофилл *a*, феопигменты, межгодовая динамика, водная толща, донные отложения, водохранилище.

### ВВЕДЕНИЕ

На современном этапе эволюции биосферы, характеризующемся сильной климатической вариативностью, особый интерес вызывает изучение влияния глобальных и региональных факторов на продуктивность фитопланктона — главного продуцента первичного органического вещества в крупных водоемах (Александров, 2010; Антонюк, 2013; Вайновский, Девяткин, 1995; Девяткин и др., 1996, 2001; Литвинов и др., 2005, 2012; Минеева, 2004; Пырина, 2000; Смирнов и др., 1993; Arhonditsis et al., 2004; Izmet'eva et al., 2011; Freiberg et al., 2011; Signorini et al., 2015).

Универсальный и общепринятый показатель продуктивности растительных сообществ — хлорофилл *a* используется в изучении внутренних вод и Мирового океана. В разнотипных водоемах были отмечены неодинаковые тренды динамики хлорофилла даже в годы, относящиеся к сходным периодам: например, в Нарочанских озерах (Адамович и др., 2015) и Рыбинском водохранилище (Литвинов и др., 2005, 2012; Пырина, 2000).

С концентрацией хлорофилла в воде связано содержание феопигментов — дериватов хлорофилла в донных отложениях, что дает основание использовать осадочные пигменты для получения палеонтологической информации (Leavitt, 1993; Swain, 1985). В гидроэкологии сведения об осадочных пигментах привлекаются при изучении эвтрофирования водоемов и последствий глобального потепления (Сигарёва, Тимофеева, 2012; Brenner, Binford, 1988; Karmakar et al., 2015; Reuss et al., 2010; Szymczak-Zyła, Kowalewska, 2009; Swain, 1985). Специальные работы, посвященные исследованию зависимости распределения растительных пигментов в донных отложениях от продуктивности фитопланктона, немногочисленны (Номоконова, 2011; Сигарёва, 2010, 2012; Сигарёва, Тимофеева, 2011а, б; Сигарёва и др., 2013а, б; Тарасова и др., 2015; Freiberg et al., 2011; Leavitt, Findlay, 1994).

Интерпретация данных о хлорофилле базируется на закономерностях пространственно-временной динамики концентрации этого пигмента. Однако причины особенностей динамики хлорофилла в разнотипных экосистемах до сих пор недостаточно ясны. Неодинаковые тенденции в многолетней динамике хлорофилла в водных экосистемах являются причиной необходимости продолжения исследований для выявления факторов изменчивости этого показателя в разных экологических условиях.

Цель работы — выявление особенностей пространственно-временной динамики содержания хлорофилла *a* в планктоне и донных отложениях в крупном мелководном Рыбинском водохранилище в 2008–2014 гг., относящиеся к периоду интенсивного потепления климата.

Рыбинское водохранилище (площадь — 4550 км<sup>2</sup>, объем — 25.4 км<sup>3</sup>, средняя глубина — 5.6 м) — крупный водный объект многоцелевого назначения с огромными запасами пресной воды. На водохранилище проводится мониторинг гидрологических, гидрохимических и биологических показателей с 1954 г. (Рыбинское водохранилище, 1972). Сведения о содержании хлорофилла *a* в воде получены в 1958 г. и 1969–2015 гг., в донных отложениях — с 1993 г. Сопряженные наблюдения за содержанием хлорофилла в планктоне и донных отложениях проводились регулярно с 2008 по 2014 гг. В предыдущих исследованиях акцентировалось внимание на сезонной динамике соотношения пигментов в планктоне и донных отложениях водохранилища (Сигарёва, 2010, 2012). В настоящей работе этот показатель изучали в межгодовом аспекте.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалы собирали в стандартных рейсах ИБВВ РАН, проводившихся с интервалом в 2–3 недели с мая по октябрь 2008–2014 гг. Пробы планктона для определения пигментов отбирались метровым батометром на 6 станциях: в Волжском плесе это ст. Коприно на бывшем русле р. Волги, ст. Молога на русле р. Волги при слиянии с р. Мологой, переходная зона от речных условий к озерным; в Главном плесе — ст. Наволок в открытой части в междуречье Мологи и Шексны, ст. Измайлово на левой пойме Шексны, ст. Средний Двор на русле р. Шексны, ст. Брейтово на русле р. Мологи. На каждой станции отбирались пробы фитопланктона в период открытой воды из 3-х слоев. Верхний слой водного столба (0–2 м) — освещенный и наиболее перемешиваемый, представляет собой основную часть фотосинтезирующей зоны водохранилища; средний слой (2–6 м) — достаточно хорошо перемешиваемый, составляет большую часть водного столба на многих участках; нижний слой (6 м–дно) — слабо перемешиваемый, охватывает, главным образом, русловые участки и другие углубления. Донные отложения отбирали стратометром или коробчатым дночерпателем из верхнего слоя толщиной 2.5 см. Концентрацию хлорофилла *a* в планктоне определяли стандартным спектрофотометрическим методом в ацетоновом экстракте на регистрирующем спектрофотометре Лямбда-25 фирмы Perkin Elmer (США) и рассчитывали по формуле (Jeffrey, Humphrey, 1975). В донных отложениях определяли сумму хлорофилла *a* и продуктов его разрушения — феопигментов (Lorenzen, 1967).

Средние для периода наблюдений значения показателей в слое 0–2 м рассчитывали с учетом числа дней между отборами проб, принимая концентрации хлорофилла за ноль 1 мая и 31 октября. В расчетах интегральной концентрации хлорофилла *a* в водном столбе (0–дно) учитывали толщину исследуемых слоев. Для оценки различий концентраций пигментов в пространстве и во времени сравнивали данные, сгруппированные по станциям и по годам, с использованием коэффициента корреляции Пирсона (*r*). Считали, что с повышением значений *r* степень сходства сравниваемых данных возрастает, а с уменьшением — снижается.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Характеристика погодных условий (табл. 1) свидетельствует о том, что в годы наблюдений (2008–2014) отмечались чрезмерно резкие и частые повышения (или понижения) температуры воздуха до несвойственных соответствующим сезонам значениям, а также существенное варьирование ветровой активности и количества осадков. В районе Рыбинского водохранилища, по данным с 1947 по 2010 г., погодные аномалии проявились положительным трендом температуры поверхностного слоя воды и воздуха (Литвинов и др., 2012). Потепление началось после 1975 г. и наиболее отчетливо наблюдалось в 1990–2010 гг. (Литвинов и др., 2012). Региональное потепление согласуется с положительными трендами температуры поверхностных вод, отмеченными в работах на внутренних морях (Антонюк, 2013) и Мировом океане (Signorini et al., 2015). Текущий 24 цикл солнечной активности характеризуется беспрецедентно низкими числами Вольфа (табл. 1). Потепление климата сохраняется по настоящее время, несмотря на некоторое замирение солнечной активности (Ишков, 2013; Лучков, 2007).

Поступление суммарной солнечной радиации и средняя за май–октябрь температура воды в Рыбинском водохранилище в 2008–2014 гг. варьировали незначительно (табл. 2). Прозрачность воды (по диску Секки) оставалась в тех же пределах, что и в прежние годы наблюдений. В период с 2008 по 2014 гг. средняя прозрачность уменьшалась от 1.6 до 0.8 м (табл. 2).

Результаты показали, что в воде уровень концентраций хлорофилла *a* изменяется по годам и станциям (рис. 1), однако концентрации пигмента в верхнем слое и всей водной толще скоррелированы достаточно тесно ( $r=0.87$ ,  $n=42$ ). За период наблюдений среднегодовое содержание хлорофилла *a* в фитопланктоне верхнего 2-метрового слоя воды на станциях варьировало от 3.8 до 39.5 мкг/л (рис. 1). При этом пределы концентрации хлорофилла в речном Волжском и озеровидном Главном плесах практически не различались. Средние в водном столбе концентрации немного меньше (3.2–26.5 мкг/л), чем в верхнем слое. Наиболее четко проявились различия участков водохранилища по содержанию хлорофилла в столбе воды под единицей площади ( $42.8\text{--}394\text{ мг/м}^2$ ), поскольку глубины на станциях отличались почти в два раза: ст. Коприно —  $11.5\pm 0.2$ , Молога —  $12.8\pm 0.3$ , Наволок —  $7.2\pm 0.2$ , Измайлово —  $6.0\pm 0.2$ , Средний Двор —  $12.0\pm 0.7$ , Брейтово —  $12.1\pm 0.2$  м. Минимальное содержание хлорофилла в столбе воды отмечено на пойменных ст. Наволок и Измайлово с небольшими глубинами в открытой акватории Главного плеса. Сгруппированные по станциям данные для всех лет наблюдений (рис. 2) подтверждают пространственные различия, отмеченные в отдельные годы.

**Таблица 1.** Аномальные природные явления в 2008–2014 гг.

Год	Числа Вольфа*	Аномальные природные явления в разные годы**
2008	3.1	Аномально теплые вторая половина ноября и начало декабря.
2009	4.6	Значительные морозы зимой, холодное начало июня и июля, теплая вторая половина ноября. Аномально теплое начало декабря.
2010	17.5	Значительные морозы зимой, продолжительный антициклон вызвал аномальную жару летом — 44 дня с температурой воздуха выше 30°C (норма — 4 дня), температура воды в р. Москве достигала 29°C. Средняя температура июля близка к норме в субтропиках Египта. Такая экстремальная жара не отмечалась за всю историю метеонаблюдений с 1879 г.
2011	55.6	Морозы во второй половине февраля, сильная жара в конце июля. Аномально теплый декабрь.
2012	58.8	Аномально тёплый конец апреля с температурой на 6 и более градусов выше нормы и максимумом +28.9°C. Холодное начало июня.
2013	64.9	Очень холодный и аномально снежный март оказался самым холодным за последние 44 года, высота снежного покрова достигла 77 см при норме 21 см, ночная температура опускалась до –28.6°C, –19.1°C, –15.4°C. Аномально теплая середина мая. Несмотря на холодный конец июля, лето 2013 года вошло в тройку самых тёплых в XXI веке. Холодными были конец сентября и начало октября. Впервые за последние 10 лет в сентябре шёл снегопад, и максимальная суточная температура была меньше +10°C. Наивысшая температура за сутки 30 сентября составила +2.9°C, что соответствует началу ноября. Почти весь ноябрь оказался самым тёплым за всю историю метеонаблюдений. Было установлено несколько суточных температурных рекордов, в том числе и абсолютный максимум ноября (+16.2°C). Аномально тёплый декабрь.
2014	79.1	Самый солнечный и сухой год. Необычайно тёплый март с абсолютным максимумом месяца +19.7°C. Прохладный июнь. В отдельные дни июня температура опускалась до величин, характерных для начала апреля или конца октября. Июль — самый сухой месяц за последние 130 лет — 4 мм осадков. Аномально холодной выдалась последняя декада в октябре с минимумом температуры до –11.7°C, максимумом –6°C. Среднесуточная температура октября (–8.5°C) соответствует таковой в середине декабря. Минимум температуры октября оказался самым низким за последние 46 лет, во второй декаде максимальная дневная температура была отрицательной, а затем приблизилась к рекордно минимальной. Морозная и сухая вторая половина ноября. Аномально тёплый декабрь.

Примечание. \* По данным Мирового центра индексов солнечных пятен (WDC for Sunspot Index), \*\* по: (Климат Москвы..., 2016).

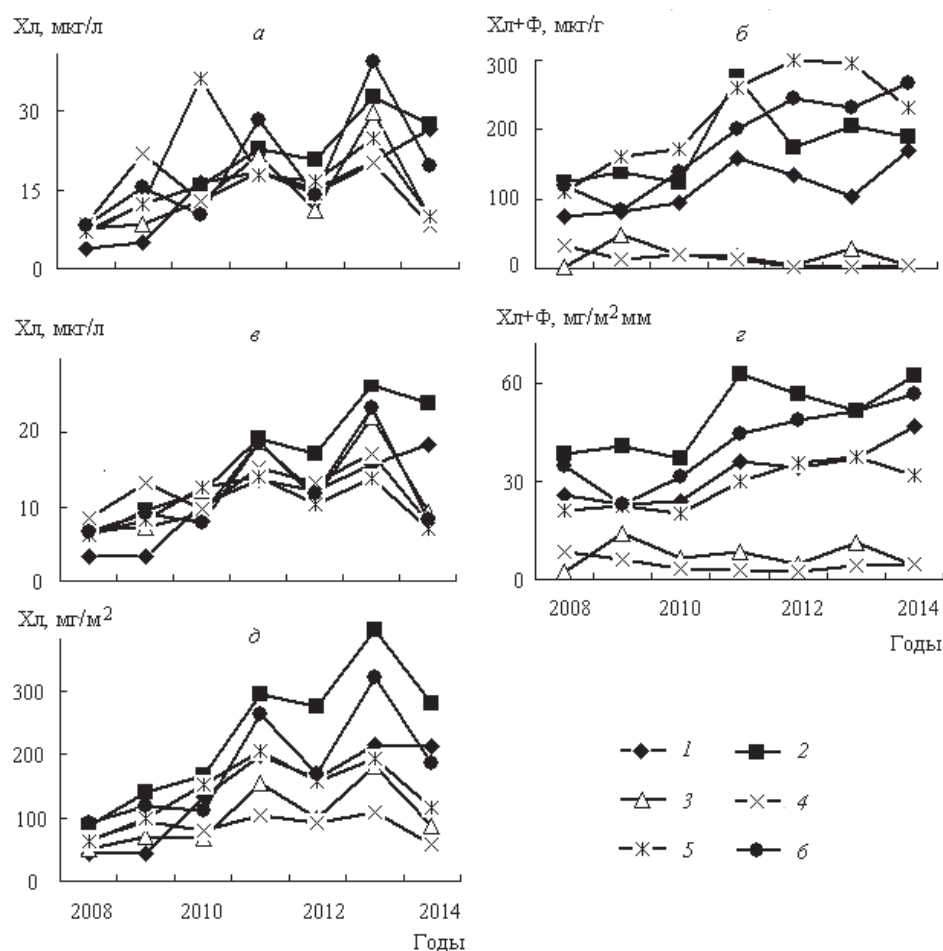
Средние для 6 станций концентрации хлорофилла, рассчитанные как для верхнего слоя, так и для всего столба воды, изменялись по годам единообразно (рис. 3). При этом отмечался постепенный рост значений с 2008 по 2011 гг., некоторое понижение в 2012 и максимум в 2013 г. Примечательно, что уровень величин в год с необычно жарким летом (2010) был близок к среднему за 7 лет (2008–2014 гг.), или несколько уступал таковому. Основная часть значений в верхнем слое превышает предельную величину (10 мкг/л) для мезотрофных вод (Винберг, 1960) и относится к эвтрофной категории.

**Таблица 2.** Суммарная солнечная радиация, температура и прозрачность воды

Год	Солнечная радиация*, МДж/м²	Температура воды, °C			Средняя прозрачность, м
		Средняя**	Средняя	Максимальная	
2008	2415	15.4	15.5	20.3	1.6
2009	2602	15.7	16.9	22.8	1.3
2010	2728	16.3	17.1	27.9	1.2
2011	2731	16.6	18.2	24.2	1.0
2012	2447	16.0	16.7	23.3	1.1
2013	—	—	17.5	23.8	0.8
2014	—	—	18.6	24.0	1.0

Примечание. \* Сумма за май–октябрь по данным Костромской метеорологической станции, \*\* средняя за май–октябрь по данным ст. Переборы Рыбинской гидрометеобсерватории. Остальные показатели — по данным на стандартных станциях в сроки отбора проб на Рыбинском водохранилище. Прочерк — нет данных.

Хлорофилл в донных отложениях представлен в основном (80%) продуктами его деградации — феопигментами, в отличие от планктона, где дериватов обычно 20–30%. Содержание осадочных пигментов, рассчитанное в виде суммы хлорофилла *a* с феопигментами, варьировало в более широких пределах (от 2.5 до 299.2 мкг/г сухого осадка), чем хлорофилл в планктоне (рис. 1). Большая часть значений (50%) превышает 120 мкг/г сухого осадка и, согласно (Möller, Scharf, 1986), относится к гипертрофной категории, остальные величины почти равномерно распределились между олиготрофной, мезотрофной и эвтрофной категориями. Максимальные концентрации осадочных пигментов (средние за 7 лет) относятся к ст. Средний Двор, минимальные — к ст. Наволок и Измайлово (рис. 2). По средним для всех станций значениям можно выделить два периода: первый, с 2008 по 2010 гг., с концентрациями 77–95 мкг/г сухого осадка (20–22 мг/м<sup>2</sup>мм) и второй, с 2011 по 2014 гг., с концентрациями 143–155 мкг/г сухого осадка (30–34 мг/м<sup>2</sup>мм) (рис. 3).

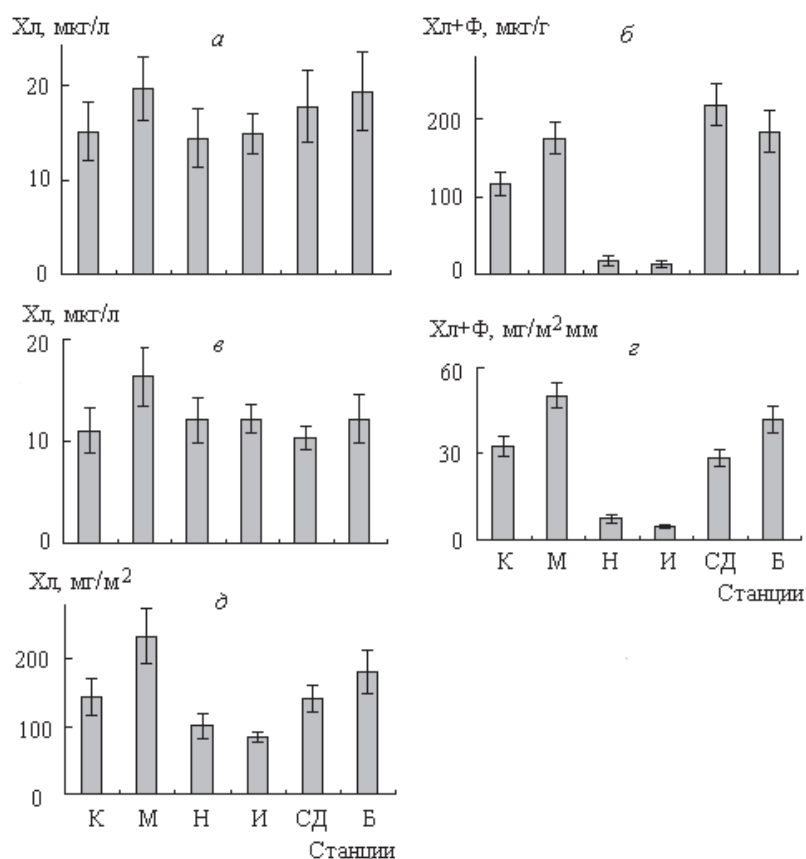


**Рис. 1.** Динамика содержания пигментов в планктоне (*a*, *в*, *д*) и донных отложениях (*б*, *г*) на станциях Рыбинского водохранилища в 2008–2014 гг. 1–6 — станции: Коприно, Молога, Наволок, Измайлово, Средний Двор, Брейтово, соответственно.

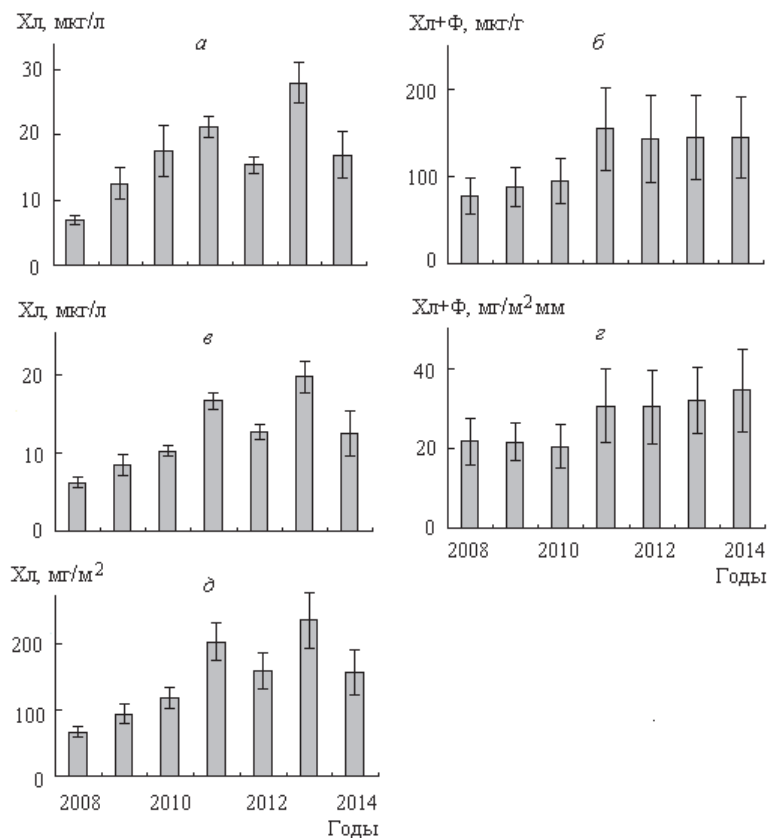
Здесь и на рис. 2, 3: Хл — хлорофилл, Ф — феопигменты. *a* — в слое воды 0–2 м, *б* — в расчете на сухой грунт в слое отложений 0–2.5 см, *в* — в слое воды 0–дно, *г* — в слое сырого грунта 0–2.5 см, *д* — в слое воды 0–дно.

Межгодовая динамика концентрации пигментов на станциях в планктоне и донных отложениях существенно различается. Годы подъемов концентрации часто совпадают для всех станций (рис. 1). В целом для периода наблюдений отмечается положительный тренд всех показателей содержания пигментов. Исключение составляют данные по содержанию пигментов в грунтах на центральных станциях открытой акватории водохранилища (Наволоки, Измайлово), где отложения практически не накапливаются и динамика осадочного хлорофилла слабо выражена. Наиболее четкие и плавные изменения характерны для донных отложений на русловой ст. Средний Двор (рис. 1). Вместе с тем, на той же станции в верхнем слое воды максимальная концентрация хлорофилла отмечалась на несколько лет раньше (2010), чем на других станциях (2013, 2014) (рис. 1). Примечательно, что самые низкие концентрации хлорофилла отмечались в 2008 и 2009 гг., характеризующиеся крайне низкими числами Вольфа. В 2010 и последующие годы числа Вольфа увеличивались, и возрастание солнечной активности совпадало с положительным трендом концентраций пигментов в планктоне и донных отложениях.





**Рис. 2.** Средняя за 7 лет концентрация пигментов в планктоне (а, в, д) и донных отложениях (б, г) на станциях Рыбинского водохранилища. Станции: К — Коприно, М — Молога, Н — Наволок, И — Измайлово, СД — Средний Двор, Б — Брейтово.



**Рис. 3.** Динамика среднего за безледный период содержания пигментов в планктоне (а, в, д) и донных отложениях (б, г) Рыбинского водохранилища с 2008 по 2014 гг.

Характер межгодовой динамики пигментов на отдельных станциях существенно различается, что подтверждается в большинстве случаев невысокими коэффициентами корреляции (табл. 3). Наиболее сильно различаются станции по среднегодовым концентрациям хлорофилла в верхнем слое, а наименее — в целом столбе воды (табл. 3). Так, в слое 0–2 м коэффициенты корреляции между концентрациями хлорофилла на станциях статистически значимы только в 3-х вариантах из 15. В целом столбе воды (0–дно) достоверная связь между концентрациями хлорофилла, рассчитанными в мкг/л, была в 7 вариантах, а хлорофилла, рассчитанного в мг/м<sup>2</sup>, — 9 вариантах. В донных отложениях межгодовая динамика пигментов на станциях различалась сильнее, чем в воде (табл. 3). При этом, коэффициенты корреляции варьировали в широких пределах, отражая как положительную, так и отрицательную связь между рассматриваемыми показателями. Наибольшее сходство динамики пигментов (по всем рассматриваемым показателям) выявлено для станций (Коприно и Молога) Волжского плеса.

**Таблица 3.** Коэффициенты корреляции между средними за май–октябрь концентрациями растительных пигментов на станциях Рыбинского водохранилища в 2008–2014 гг.

Станции	Хлорофилл в воде			Хлорофилл+феопигменты в отложениях	
	0–2 м, мкг/л	0–дно, мкг/л	0–дно, мг/м <sup>2</sup>	мкг/г сухого грунта	мг/м <sup>2</sup> мм сырого грунта
К–М	<u>0.88</u>	<u>0.93</u>	<u>0.91</u>	<u>0.75</u>	<u>0.89</u>
К–Н	0.46	0.58	0.74	–0.42	–0.25
К–И	–0.13	0.17	0.24	–0.59	–0.35
К–СД	0.30	0.41	<u>0.77</u>	0.62	<u>0.76</u>
К–Б	0.54	0.49	<u>0.80</u>	<u>0.80</u>	<u>0.94</u>
М–Н	0.73	0.73	<u>0.90</u>	–0.06	–0.11
М–И	0.23	0.42	0.52	–0.47	–0.55
М–СД	0.26	0.46	<u>0.81</u>	0.70	<u>0.78</u>
М–Б	<u>0.84</u>	0.69	<u>0.94</u>	0.60	<u>0.83</u>
Н–И	0.54	<u>0.81</u>	0.74	–0.09	–0.12
Н–СД	0.46	<u>0.81</u>	<u>0.86</u>	–0.09	0.05
Н–Б	<u>0.92</u>	<u>0.98</u>	<u>0.99</u>	–0.52	–0.36
И–СД	0.26	<u>0.75</u>	0.73	<u>–0.87</u>	–0.53
И–Б	0.55	<u>0.89</u>	0.63	<u>–0.76</u>	–0.42
СД–Б	0.18	<u>0.78</u>	<u>0.81</u>	<u>0.82</u>	<u>0.85</u>

Примечание. К, М, Н, И, СД, Б — станции Коприно, Молога, Наволок, Измайлово, Средний Двор, Брейтово, соответственно. Подчеркнуты достоверные значения ( $P < 0.05$ ).

Распределение пигментов фитопланктона по акватории в разные годы неодинаковое (табл. 4). О существенных межгодовых различиях распределения хлорофилла по станциям свидетельствует широкий диапазон коэффициентов корреляции для верхнего, фотосинтезирующего, слоя (от –0.63 до 0.95) и целого столба воды (от –0.59 до 0.96). Более тесно связаны между собой концентрации пигментов под единицей площади водного столба (0.34–0.97). Распределение пигментов в грунтах по площади дна сходно во все сравниваемые годы (2008–2014). Коэффициенты корреляции между концентрациями осадочных пигментов на 6 станциях в разные годы высокие и статистически значимые: 0.76–0.99 для концентраций, рассчитанных в мкг/г сухого осадка, и 0.84–0.99 для концентраций, рассчитанных на площадь донных отложений 1 м<sup>2</sup> толщиной слоя 1 мм (табл. 4).

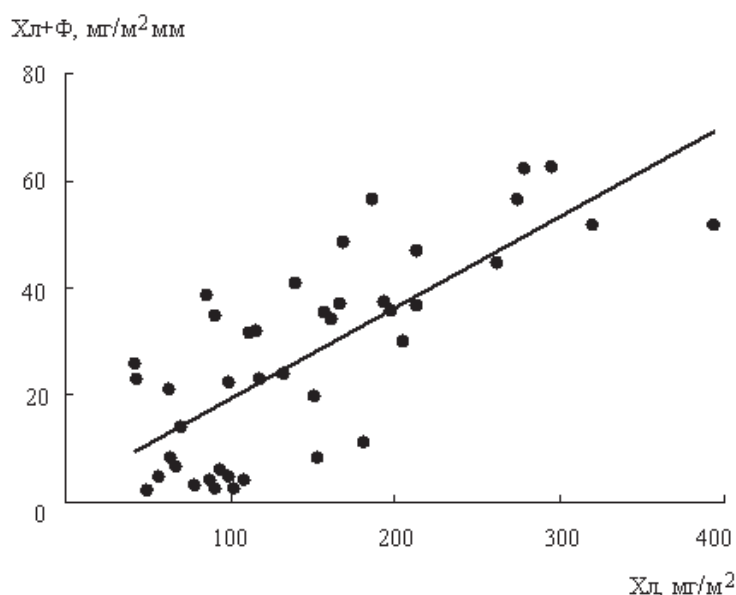
*Сравнение содержания хлорофилла в воде и отложениях.* Корреляционный анализ показал, что связь содержания пигментов в воде (мкг/л) и отложениях (мкг/г сухого осадка) довольно слабая ( $r = 0.24–0.39$ ,  $n = 42$ ). Наиболее тесно коррелируют между собой концентрации хлорофилла, рассчитанного в мг/м<sup>2</sup> водного столба, и концентрации хлорофилла с феопигментами в мг/м<sup>2</sup>мм сырого грунта (рис. 4). Между этими показателями содержания пигментов в фитопланктоне и донных отложениях установлена положительная корреляционная связь с коэффициентом детерминации ( $R^2$ ) 0.57 для всех станций и 0.59 без центральных станций (Наволоки, Измайлово) с размываемыми отложениями. Самая тесная связь выявлена для объединенных данных на станциях (Коприно+Молога) речного Волжского плеса ( $R^2 = 0.67$ ), а самая слабая ( $R^2 = 0.09$ ) — для двух пойменных станций (Наволоки+Измайлово), где отложения не накапливаются. На отдельных участках коэффициенты детерминации ( $R^2$ ) варьируют от 0.15 (ст. Наволок) до 0.70 (ст. Коприно). Полученные данные свидетельствуют, что содержание пигментов в отложениях зависит не только от их концентрации в планктоне, но и от условий для седиментации растительной взвеси. Наиболее тесная зависимость концентрации пигментов в донных

**Таблица 4.** Коэффициенты корреляции между средними в отдельные годы концентрациями растительных пигментов на станциях Рыбинского водохранилища

Годы	Хлорофилл в воде			Хлорофилл+феопигменты в отложениях	
	0–2 м, мкг/л	0–дно, мкг/л	0–дно, мг/м <sup>2</sup>	мкг/г сухого грунта	мг/м <sup>2</sup> мм сырого грунта
2008–2009	<u>0.80</u>	<u>0.91</u>	<u>0.94</u>	<u>0.79</u>	<u>0.84</u>
2008–2010	–0.19	–0.26	0.34	<u>0.93</u>	<u>0.98</u>
2008–2011	0.40	0.33	0.65	<u>0.95</u>	<u>0.96</u>
2008–2012	–0.24	0.00	0.57	<u>0.90</u>	<u>0.98</u>
2008–2013	0.43	0.16	0.71	<u>0.90</u>	<u>0.95</u>
2008–2014	–0.63	–0.59	0.40	<u>0.94</u>	<u>0.99</u>
2009–2010	–0.16	–0.06	0.40	<u>0.89</u>	<u>0.92</u>
2009–2011	0.12	0.25	0.59	<u>0.93</u>	<u>0.95</u>
2009–2012	0.03	0.29	0.60	<u>0.84</u>	<u>0.90</u>
2009–2013	0.04	0.19	0.65	<u>0.90</u>	<u>0.86</u>
2009–2014	–0.47	–0.35	0.34	<u>0.76</u>	<u>0.86</u>
2010–2011	–0.55	–0.39	<u>0.76</u>	<u>0.95</u>	<u>0.99</u>
2010–2012	0.32	0.28	<u>0.86</u>	<u>0.99</u>	<u>0.99</u>
2010–2013	–0.32	–0.30	0.64	<u>0.98</u>	<u>0.98</u>
2010–2014	–0.26	0.39	<u>0.76</u>	<u>0.96</u>	<u>0.99</u>
2011–2012	–0.06	0.43	<u>0.91</u>	<u>0.90</u>	<u>0.98</u>
2011–2013	<u>0.95</u>	<u>0.96</u>	<u>0.97</u>	<u>0.93</u>	<u>0.96</u>
2011–2014	0.31	0.19	<u>0.88</u>	<u>0.91</u>	<u>0.97</u>
2012–2013	0.06	0.63	<u>0.91</u>	<u>0.98</u>	<u>0.99</u>
2012–2014	0.57	<u>0.79</u>	<u>0.92</u>	<u>0.95</u>	<u>0.98</u>
2013–2014	0.25	0.43	<u>0.89</u>	<u>0.92</u>	<u>0.97</u>

Примечание. Подчеркнуты достоверные значения ( $P < 0.05$ ).

отложениях от содержания хлорофилла в планктоне отмечается на участках илонакопления. Соотношение (среднее для 2008–2014 гг.) между содержанием пигментов в водном столбе и отложениях составляет на ст. Коприно — 4, Молога — 5, Наволок — 16, Измайлово — 23, Средний Двор — 5, Брейтово — 4. Среднее соотношение для всех станций в отдельные годы варьирует от 6 до 13 (табл. 5). Исследуемое соотношение в зонах илонакопления (4–5) в Рыбинском водохранилище сопоставимо со скоростью накопления илов (6.7 мм/год) (Законнов, 2002). Ранее (в 1993 г.) при анализе сезонной динамики было показано, что соотношение пигментов в водной толще и донных отложениях в зонах илонакопления составляет 1.3 (ст. Коприно), 1.9 (ст. Молога), 3.7 (ст. Средний Двор) и 2.3 (ст. Брейтово) (Сигарёва, 2010). Более высокий уровень пигментного отношения в последние годы обусловлен в основном возрастанием концентрации хлорофилла в планктоне.



**Рис. 4.** Зависимость содержания хлорофилла с феопигментами (Хл+Ф) в донных отложениях (в расчете на 1 м<sup>2</sup> и слой грунта 1 мм) от концентрации хлорофилла в столбе воды (мг/м<sup>2</sup>) в Рыбинском водохранилище. 2008–2014 гг. Уравнение связи:  $y = 0.17x + 2.22$ ,  $R^2 = 0.57$ ,  $P < 0.05$ ,  $n = 42$ .

**Таблица 5.** Соотношение между концентрациями хлорофилла в водной толще (мг/м<sup>2</sup>) и донных отложениях (мг/м<sup>2</sup>мм) на станциях Рыбинского водохранилища в 2008–2014 гг.

Год	Станции						
	Коприно	Молога	Наволоч	Измайлово	Средний Двор	Брейтово	Среднее
2008	1.7	2.2	21.8	7.6	3.0	2.6	6.5
2009	1.9	3.4	5.0	15.2	4.4	5.1	5.9
2010	5.5	4.5	10.1	23.9	7.6	3.6	9.2
2011	5.5	4.7	18.5	38.0	6.9	5.9	13.3
2012	4.7	4.9	21.1	36.5	4.4	3.5	12.5
2013	5.8	7.6	16.4	26.5	5.2	6.2	11.3
2014	4.5	4.5	20.4	11.9	3.6	3.3	8.1
Среднее	4.3	4.6	16.2	22.8	5.0	4.3	9.5

## ОБСУЖДЕНИЕ

Пространственно-временная динамика планктонных сообществ — одна из наиболее часто исследуемых характеристик экосистем и их ответных реакций на изменения экологических условий. Среди причин межгодовой изменчивости продуктивности фитопланктона выделяют ряд основных факторов (свет, температура, минеральное питание), действие которых в разных водоемах проявляется неодинаково. Так, за 16-летний период (1998–2013 гг.) на значительной части субтропической акватории Тихого, Индийского и Атлантического океанов было отмечено уменьшение концентрации хлорофилла, наряду с увеличением температуры поверхностных вод (Signorini et al., 2015). Разное направление трендов в динамике хлорофилла показано в 1998–2012 гг. на внутренних морях (Черном, Азовском, Каспийском) (Антонюк, 2013). С влиянием климатических изменений связывается повышение скорости эвтрофирования Куршского залива Балтийского моря в период с 1991 по 2007 гг. (Александров, 2010). В Нарочанских озерах (Нарочь, Мясстро, Баторино) в современный период (1991–2013 гг.) произошла дивергенция динамики хлорофилла, наряду с уменьшением содержания этого пигмента в планктоне, а также изменениями в структурно-функциональной организации озерных экосистем по сравнению с более ранним периодом наблюдений (1978–1983 гг.) (Адамович и др., 2015). На днепровских водохранилищах отмечен неодинаковый характер связи концентрации хлорофилла с солнечной активностью (Курейшевич, 2004). Положительный тренд хлорофилла в планктоне выявлен на оз. Байкал (Izmest'eva et al., 2011). В связи с климатическими факторами изменялась динамика планктонных популяций в мезотрофном оз. Красном в 1964–2000 гг. (Трифорова и др., 2003).

Первые для Рыбинского водохранилища данные о связи динамики микробиологических процессов с солнечной активностью (числами Вольфа) приведены в монографии (Романенко, 1985). Статистически значимые связи гидробиологических показателей (биомассы бактерий, фитопланктона и зоопланктона) с ритмами климатических процессов и солнечной активности установлены на материалах полевых наблюдений 1959–1981 гг. (Смирнов и др., 1993). Сопряженность многолетних колебаний продуктивности фитопланктона, оцененной по содержанию хлорофилла, с поступающей солнечной радиацией выявлена за период 1969–1995 гг. (Литвинов и др., 2005). Было установлено, что многолетняя динамика пигмента в 1969–1995 гг. характеризуется цикличностью с ритмами колебаний около 11 лет (Пырина, 2000). Однако строгая синхронность между изменениями концентрации хлорофилла, солнечной радиации и солнечной активности не была выявлена, поскольку динамика этих показателей не совпадала во времени (Литвинов и др., 2005). Межгодовая динамика осадочных пигментов в период с 1993 по 2001 гг. характеризовалась отрицательным трендом (Сигарёва, Тимофеева, 2011а). Цикличность в динамике осадочных пигментов была выявлена в колонках отложений, накопленных за период существования Рыбинского водохранилища (Сигарёва и др., 2013а). Пространственная динамика пигментов, рассмотренная по материалам 1993 г., в донных отложениях выражена сильнее, чем в воде (Сигарёва, 2010).

В настоящей работе выявлены особенности динамики пигментов в планктоне и донных отложениях Рыбинского водохранилища в 2008–2014 гг. Между концентрациями пигментов в воде и отложениях установлена тесная корреляционная связь в межгодовом аспекте. Отмечены положительные тренды как для концентрации хлорофилла в фитопланктоне, так и для хлорофилла с продуктами его деградации в донных отложениях (в зонах накопления илов). Учитывая полученные ранее данные (Литвинов и др., 2012), можно подчеркнуть, что направление трендов растительных пигментов в водохранилище зависит от «точки отсчета». Если за начало принять 1969 г., то к настоящему времени положительный тренд достаточно четко выявляется для всего периода наблюдений. Однако в отдельные периоды тренд хлорофилла практически не прослеживался. Так, средняя концентрация пигмента в 1976–1997 гг. составляла 13.1 мкг/л, в 2001, 2004–2010 гг. — 13.0 мкг/л (Литвинов и др., 2012).

Современный уровень концентрации пигментов в планктоне и донных отложениях характеризуется сравнительно высокими значениями. Среднее за вегетационный период (с мая по октябрь) содержание хлорофилла в воде в 2011, 2012 гг. достигало максимума для всех лет наблюдений на водохранилище, а в 2013 г. превышало его. Примечательно, что предельно высокие концентрации отмечались не в 2010 г. с экстремально жарким летом, а в последующие годы с менее интенсивным прогревом воды и на фоне роста солнечной активности. Минимальные (для исследованного периода) значения содержания хлорофилла в воде наблюдались в 2008 г. и были близки к величинам, отмеченным до начала потепления (1958, 1969–1975 гг.). На участках накопления илов среднегодовые концентрации осадочных пигментов, рассчитанные в мкг/г сухого осадка, в 2011–2014 гг. в большинстве случаев были выше, чем в прежние годы (1993, 2008, 2009, 2010). Причиной увеличения концентрации хлорофилла в планктоне и, следовательно, в донных отложениях могло бы быть обогащение водоема элементами минерального питания водорослей (Dillon, Rigler, 1974). Однако на современном этапе не выявлено каких-либо трендов в динамике содержания биогенных элементов за период существования Рыбинского водохранилища (Степанова и др., 2013; Литвинов, Степанова, 2015).

В последние годы в Рыбинском водохранилище закономерности пространственно-временной динамики растительных пигментов в планктоне и донных отложениях сохранились теми же, что были и в другие периоды наблюдений. Пространственная динамика пигментов сильнее выражена в донных отложениях, тогда как временная — в планктоне. Особенности варьирования на станциях отражают 10-кратные межгодовые изменения концентраций хлорофилла в планктоне и более чем 100-кратные — в донных отложениях. Интересно, что в 2008–2014 гг. тренды изменения концентрации пигментов (в воде и зонах накопления илов) и чисел Вольфа совпадали.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Получены новые данные об особенностях пространственно-временной динамики содержания хлорофилла в Рыбинском водохранилище в период (2008–2014 гг.), характеризующийся потеплением регионального климата, а также сильной изменчивостью погодных условий и низкой солнечной активностью. Соотношение между концентрациями пигментов в воде и донных отложениях водохранилища, характеризующееся высоким коэффициентом корреляции в межгодовом аспекте, подтверждает существование зависимости состояния донных отложений от продуктивности фитопланктона. Совпадение направленности межгодовых изменений содержания пигментов в планктоне и донных отложениях свидетельствует о скоррелированности процессов новообразования и деструкции органического вещества, что дает основание считать состояние экосистемы водохранилища устойчивым. Полученные данные могут использоваться в изучении глобальных и региональных факторов продуктивности фитопланктона.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Адамович Б. В., Ковалевская Р. З., Радчикова Н. П., Жукова Т. В., Михеева Т. М., Медвинский А. Б., Нуриева Н. И., Русаков А. В. Дивергенция динамики хлорофилла в Нарочанских озерах // Биофизика. 2015. Т. 60. Вып. 4. С. 769–776. (Adamovich B. V., Kovalevskaya R. Z., Radchikova N. P., Zhukova T. V., Mikheyeva T. M., Medvinsky A. B., Nurieva N. I., Rusakov A. V. The Divergence of Chlorophyll Dynamics in the Naroch Lakes // Biophysics. 2015. Vol. 60. № 4. P. 632–638. DOI: 10.1134/S0006350915040028)
- Александров С. В. Влияние климатических изменений на уровень эвтрофирования Куршского залива // Вестник Балтийского Федерального университета им. И. Канта. 2010. № 1. С. 49–57. Aleksandrov S. V. Vliyanie klimaticheskikh izmeneniy na uroven' evtrofirovaniya Kurshskogo zaliva // Vestnik Baltiyskogo Federal'nogo universiteta im. I. Kanta. 2010. № 1. S. 49–57. [Aleksandrov S. V. Climate Change Impact on the Curonian Lagoon Eutrophication Level // Vestnik Immanuel Kant Baltic Federal University. 2010. № 1. P. 49–57]. In Russian
- Антонюк А. Ю. Изменчивость океанологических процессов и полей во внутренних морях (Черном, Азовском, Каспийском) на основе дистанционного зондирования: Автореф. дисс. ... канд. геогр. наук. М., 2013. 32 с. Antonyuk A. Yu. Izmenchivost' okeanologicheskikh protsessov i poley vo vnutrennikh moryakh (Chernom, Azovskom, Kaspiyskom) na osnove distantsionnogo zondirovaniya: Avtoref. diss. ... kand. geogr. nauk. M., 2013. 32 s. [Antonyuk A. Yu. The variability of oceanographic processes and fields in the inland seas (Black, Azov and Caspian Seas) based on remote sensing: Extended Abstract of Cand. Sci. (Geogr.) Dissertation, Moscow, 2013. 32 p.]. In Russian
- Вайновский П. А., Девяткин В. Г. О влиянии изменчивости гидрометеорологических характеристик на фотосинтетическую активность фитопланктона // Вод. ресурсы. 1995. Т. 22. № 4. С. 435–438. Vaynovskiy P. A., Devyatkin V. G. O vliyaniy izmenchivosti gidrometeorologicheskikh kharakteristik na fotosinteticheskuyu aktivnost' fitoplanktona // Vodnye resursy. 1995. T. 22. № 4. S. 435–438. [Vaynovskiy P. A., Devyatkin V. G. About the influence of variability of meteorological characteristics on the phytoplankton photosynthetic activity // Water resources. 1995. V. 22. № 4. P. 435–438.] In Russian
- Винберг Г. Г. Первичная продукция водоемов. Минск: Изд-во АН БССР, 1960. 329 с. Vinberg G. G. Pervichnaya produktsiya vodoemov. Minsk: Izd-vo AN BSSR, 1960. 329 s. [Vinberg G. G. Primary production of water bodies. Minsk: Akad. Nauk BSSR, 1960. 329 p.] In Russian

- Девяткин В. Г., Клайн Б. И., Вайновский П. А. Связь некоторых характеристик водных экосистем с активностью геомагнитного поля // Вод. ресурсы. 1996. Т. 23. № 3. С. 326–333. (Devyatkin V. G., Klain B. I., Vainovskii P. A. Correlation of Some Characteristics of Aquatic Ecosystems with the Activity of the Geomagnetic Field // Water Resources. 1996. Vol. 23. № 3. P. 298–303.)
- Девяткин В. Г., Метелева Н. Ю., Митропольская И. В. Гидрофизические факторы продуктивности литорального фитопланктона: оценка и прогноз содержания хлорофилла и интенсивности фотосинтеза // Биология внутр. вод. 2001. № 1. С. 36–45. Devyatkin V. G., Meteleva N. Yu., Mitropol'skaya I. V. Gidrofizicheskie faktory produktivnosti litoral'nogo fitoplanktona: otsenka i prognoz soderzhaniya khlorofilla i intensivnosti fotosinteza // Biologiya vnutrennikh vod. 2001. № 1. S. 36–45. [Devyatkin V. G., Meteleva N. Yu., Mitropol'skaya I. V. Hydrophysical factors of littoral phytoplankton productivity: assessment and forecast of chlorophyll content and rate of photosynthesis // Inland Water Biology. 2001. № 1. P. 36–45.] In Russian
- Законнов В. В. Пространственно-временная трансформация грунтов Рыбинского водохранилища // Актуальные проблемы экологии Ярославской области: Матер. конф. Ярославль, 2002. Т. 1. Вып. 2. С. 186–190. Zakonnov V. V. Prostranstvenno-vremennaya transformatsiya gruntov Rybinskogo vodokhranilishcha // Aktual'nye problemy ekologii Yaroslavskoy oblasti: Mater. konf. Yaroslavl', 2002. T. 1. Vyp. 2. S. 186–190. [Zakonnov V. V. Spatiotemporal Bottom Transformation in the Rybinsk Reservoir // Actual Environmental Problems of Yaroslavl Oblast: Proc. Conf. Yaroslavl, 2002. Vol. 1. Iss. 2. P. 186–190.] In Russian
- Ишков В. Н. Текущий момент развития 24 цикла солнечной активности // Астрономический циркуляр. 2013. № 1595. С. 1–8. Ishkov V. N. Tekushchiy moment razvitiya 24 tsikla solnechnoy aktivnosti // Astronomicheskii tsirkulyar. 2013. № 1595. S. 1–8. [Ishkov V. N. Current development of the 24 Solar Cycle // Astronomical circular. 2013. № 1595. P. 1–8.] In Russian
- Климат Москвы. [https://ru.wikipedia.org/wiki/Климат\\_Москвы](https://ru.wikipedia.org/wiki/Климат_Москвы) (доступ 12.02.2016). Klimat Moskvyy. [https://ru.wikipedia.org/wiki/Климат\\_Москвы](https://ru.wikipedia.org/wiki/Климат_Москвы) (dostup 12.02.2016). [Moscow Weather. [https://ru.wikipedia.org/wiki/Климат\\_Москвы](https://ru.wikipedia.org/wiki/Климат_Москвы) (access 12.02.2016).] In Russian
- Курейшевич А. В. Зависимость многолетней динамики содержания хлорофилла *a* в планктоне днепровских водохранилищ от суммарной солнечной радиации и активности Солнца // Гидробиол. журнал. 2004. Т. 40. № 3. С. 16–29. (Kureyshevich A. V. Relationship between Long-Term Dynamics of Chlorophyll *a* Content in Plankton of the Dnieper Reservoirs and the Total Solar Radiation and its Activity // Hydrobiological Journal. V. 40. 2004. Iss. 5. P. 15–25. DOI: 10.1615/HydrobJ.v40.i5.20)
- Литвинов А. С., Пырина И. Л., Законнова А. В., Кучай Л. А., Соколова Е. Н. Изменение термического режима и продуктивности фитопланктона Рыбинского водохранилища в условиях потепления климата // Бассейн Волги в XXI веке: структура и функционирование экосистем водохранилищ: Матер. Всерос. конф. Ижевск: Издатель Пермьяков С.А., 2012. С. 167–169. Litvinov A. S., Pyrina I. L., Zakonnova A. V., Kuchay L. A., Sokolova E. N. Izmenenie termicheskogo rezhima i produktivnost' fitoplanktona Rybinskogo vodokhranilishcha v usloviyakh potepeniya klimata // Basseyn Volgi v XXI veke: struktura i funktsionirovanie ekosistem vodokhranilishch: Mater. Vseros. konf. Izhevsk: Izdatel' Permyakov S.A., 2012. S. 167–169. [Litvinov A. S., Pyrina I. L., Zakonnova A. V., Kuchay L. A., Sokolova E. N. The thermal regime change and productivity of phytoplankton in the Rybinsk reservoir under warming conditions // Volga River basin in the XXI century: the structure and functioning of reservoir ecosystems: Proc. Conf. Izhevsk: Permyakov S.A., 2012. P. 167–169.] In Russian
- Литвинов А. С., Пырина И. Л., Рошчупко В. Ф., Соколова Е. Н. Роль гидрометеорологических условий в многолетней динамике продуктивности фитопланктона во внутренних водоемах // Природно-ресурсные, экологические и социально-экономические проблемы окружающей среды в крупных речных бассейнах. М.: Медиа-Пресс, 2005. С. 70–81. Litvinov A. S., Pyrina I. L., Roshchupko V. F., Sokolova E. N. Rol' gidrometeorologicheskikh usloviy v mnogoletney dinamike produktivnosti fitoplanktona vo vnutrennikh vodoemakh // Prirodno-resursnye, ekologicheskie i sotsial'no-ekonomicheskie problemy okruzhayushchey sredy v krupnykh rechnykh basseynakh. M.: Media-Press, 2005. S. 70–81. [Litvinov A. S., Pyrina I. L., Roshchupko V. F., Sokolova E. N. The role of meteorological conditions in the long-term dynamics of phytoplankton productivity in inland waters // Natural, ecological and socioeconomic environmental problems in the large river basins. Moscow: Media-Press, 2005. P. 70–81.] In Russian
- Литвинов А. С., Степанова И. Э. Зависимость содержания органического вещества и биогенных элементов от гидрологических условий в Рыбинском водохранилище // Водное хозяйство России. 2015. № 3. С. 20–31. Litvinov A. S., Stepanova I. E. Zavisimost' soderzhaniya organicheskogo veshchestva i biogennykh elementov ot gidrologicheskikh usloviy v Rybinskom vodokhranilishche // Vodnoe khozyaystvo Rossii. 2015. № 3. S. 20–31. [Litvinov A. S., Stepanova I. E. Dependence of Organic Matter's and Biogenic Elements' Content on the Rybinsk Reservoir Hydrological Conditions // Water Sector of Russia. 2015. № 3. P. 20–31] In Russian
- Лучков Б. Годы грядущие (климат и погода XXI века) // Наука и жизнь. 2007. № 10. С. 24–30. Luchkov B. Gody gryadushchie (klimat i pogoda XXI veka) // Nauka i zhizn'. 2007. № 10. S. 24–30. [Luchkov B. The years to come (the climate and weather in the XXI century) // Science and Life. 2007. № 10. P. 24–30. In Russian
- Минеева Н. М. Растительные пигменты в воде волжских водохранилищ. М.: Наука, 2004. 156 с. Mineeva N. M. Rastitel'nye pigmenty v vode volzhskikh vodokhranilishch. M.: Nauka, 2004. 156 s. [Mineeva N. M. Plant pigments in the waters of the Volga river reservoirs. Moscow: Nauka, 2004. 156 p.] In Russian
- Номоконова В. И. Содержание фотосинтетических пигментов в воде и донных отложениях водоемов Самарской Луки // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2011. Т. 20. Вып. 2. С. 54–70. Nomokonova V. I. Soderzhanie fotosinteticheskikh pigmentov v vode i donnykh otlozheniyakh vodoemov Samarskoy Luki // Samarskaya Luka: problemy regional'noy i global'noy ekologii. 2011. T. 20. Vyp. 2. S. 54–70. [Nomokonova V. I. The content of photosynthetic pigments in the water and bottom sediments of water bodies of Samarskaya Luka // Samarskaya Luka: regional and global environmental problems. 2011. Vol. 20. Iss. 2. P. 54–70.] In Russian



- Пырина И. Л. Многолетние исследования содержания пигментов фитопланктона Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод. 2000. № 1. С. 37–44. Pyrina I. L. Mnogoletnie issledovaniya soderzhaniya pigmentov fitoplanktona Rybinskogo vodokhranilishcha // Biologiya vnutrennikh vod. 2000. № 1. S. 37–44. [Pyrina I. L. Long-term studies of the content of phytoplankton pigments in the Rybinsk reservoir // Inland Water Biology. 2000. № 1. P. 37–44.] In Russian
- Романенко В. И. Микробиологические процессы продукции и деструкции органического вещества во внутренних водоемах. Л.: Наука, 1985. 295 с. Romanenko V. I. Mikrobiologicheskie protsessy produktssii i destruktssii organicheskogo veshchestva vo vnutrennikh vodoemakh. L.: Nauka, 1985. 295 s. [Romanenko V. I. Microbiological Processes of Production and Destruction of Organic Matter in Inland Water Bodies. Leningrad: Nauka, 1985. 295 p.] In Russian
- Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л.: Наука, 1972. 364 с. Rybinskoe vodokhranilishche i ego zhizn'. L.: Nauka, 1972. 364 s. [Rybinsk reservoir and its life. 1972. 364 p.] In Russian
- Сигарёва Л. Е. Содержание хлорофилла в воде и донных отложениях Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод. 2010. № 3. С. 38–46. (Sigareva L. E. The chlorophyll content in water and bottom sediments of the Rybinsk Reservoir // Inland Water Biology. 2010. T. 3. № 3. P. 240–248. DOI: 10.1134/S1995082910030065)
- Сигарёва Л. Е. Хлорофилл в донных отложениях волжских водоемов. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2012. 217 с. Sigareva L. E. Khlorofill v donnykh otlozheniyakh volzhskikh vodoemov. M.: Tovarishestvo nauch. izd. KMK, 2012. 217 s. [Sigareva L. E. Chlorophyll in bottom sediments of the Volga water bodies. Moscow: KMK Scientific Press, 2012. 217 p.] In Russian
- Сигарёва Л. Е., Законнов В. В., Тимофеева Н. А., Касьянова В. В. Осадочные пигменты и скорость илонакопления как показатели трофического состояния Рыбинского водохранилища // Водные ресурсы. 2013а. Т. 40. №1. С. 62–69. (Sigareva L. E., Zakonnov V. V., Timofeeva N. A., Kasyanova V. V. Sedimentary pigments and silting rate as indicators of the trophic condition of the Rybinsk reservoir // Water Resources. 2013a. Vol. 40. № 1. P. 54–60. DOI: 10.1134/S0097807813010090)
- Сигарёва Л. Е., Тимофеева Н. А. Межгодовая динамика содержания хлорофилла *a* в донных отложениях Рыбинского водохранилища (Россия) //Альгология. 2011а. Т. 21. № 2. С. 190–201. Sigareva L. E., Timofeeva N. A. Mezghodovaya dinamika soderzhaniya khlorofilla *a* v donnykh otlozheniyakh Rybinskogo vodokhranilishcha (Rossiya) //Al'gologiya. 2011a. T. 21. № 2. S. 190–201. [Sigareva L. E., Timofeeva N. A. Interannual dynamic of sedimentary chlorophyll *a* content in the Rybinsk Reservoir (Russia) // Algologia. 2011a. Vol. 21. P. 190–201.] In Russian
- Сигарёва Л. Е., Тимофеева Н. А. Оценка роли фитопланктона в формировании донных отложений в Горьковском водохранилище по растительным пигментам // Водоросли: таксономия, экология, использование в мониторинге. Екатеринбург: УрО РАН, 2011б. С. 207–212. Sigareva L. E., Timofeeva N. A. Otsenka roli fitoplanktona v formirovanii donnykh otlozheniy v Gor'kovskom vodokhranilishche po rastitel'nykh pigmentam // Vodorosli: taksonomiya, ekologiya, ispol'zovanie v monitoringe. Ekaterinburg: UrO RAN, 2011b. S. 207–212. [Sigareva L. E., Timofeeva N. A. Estimation of phytoplankton role in formation of bottom sediment productivity in the Gorky Reservoir using plant pigments // Algae: Taxonomy, Ecology, Applications in Monitoring. Yekaterinburg: Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 2011b. P. 207–212.] In Russian
- Сигарёва Л. Е., Тимофеева Н. А. Содержание растительных пигментов в отложениях Рыбинского водохранилища в год с экстремально жарким летом (2010) // Поволжский экологический журнал. 2012. № 4. С. 416–425. Sigareva L. E., Timofeeva N. A. Soderzhanie rastitel'nykh pigmentov v otlozheniyakh Rybinskogo vodokhranilishcha v god s ekstremal'no zharkim letom (2010) // Povolzhskiy ekologicheskii zhurnal. 2012. № 4. S. 416–425. [Sigareva L. E., Timofeeva N. A. Plant pigment content in the Rybinsk reservoir deposits in a year with an extremely hot summer (2010) // Povolzhskiy Journal of Ecology. 2012. № 4. P. 416–425.] In Russian
- Сигарёва Л. Е., Тимофеева Н. А., Законнов В. В. Оценка влияния фитопланктона на продукционные свойства донных отложений Чебоксарского водохранилища по растительным пигментам // Вода: химия и экология. 2013б. № 1. С. 72–78. Sigareva L. E., Timofeeva N. A., Zakonnov V. V. Otsenka vliyaniya fitoplanktona na produktsionnye svoystva donnykh otlozheniy Cheboksarskogo vodokhranilishcha po rastitel'nykh pigmentam // Voda: khimiya i ekologiya. 2013b. № 1. S. 72–78. [Sigareva L. E., Timofeeva N. A., Zakonnov V. V. Estimation of phytoplankton influence on productional properties of bottom sediments of Cheboksarskoe reservoir using plant pigments // Water: chemistry and ecology. 2013b. № 1. P. 72–78.]
- Смирнов Н. П., Вайновский П. А., Титов Ю. Э. О сопряженности межгодовых колебаний и параметров экосистемы водохранилища // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. СПб.: Гидрометеоздат. 1993. С. 20–27. Smirnov N. P., Vaynovskiy P. A., Titov Yu. E. O sopryazhennosti mezhgodovykh kolebaniy i parametrov ekosistemy vodokhranilishcha // Sovremennoe sostoyanie ekosistemy Rybinskogo vodokhranilishcha. Sankt-Peterburg: Gidrometeoizdat. 1993. S. 20–27. [Smirnov N. P., Vaynovskiy P. A., Titov Yu. E. About associativity between the annual variations and parameters of the reservoir ecosystem // The current state of the Rybinsk Reservoir ecosystem. St. Petersburg: Gidrometeoizdat, 1993. P. 20–27.] In Russian
- Степанова И. Э., Бикбулатов Э. С., Бикбулатова Е. М. Закономерности динамики содержания биогенных элементов в водах Рыбинского водохранилища за годы его существования // Вода: химия и экология. 2013. № 1. С. 9–14. Stepanova I. E., Bikbulatov E. S., Bikbulatova E. M. Zakonomernosti dinamiki soderzhaniya biogennykh elementov v vodakh Rybinskogo vodokhranilishcha za gody ego sushchestvovaniya // Voda: khimiya i ekologiya. 2013. № 1. S. 9–14. [Stepanova I. E., Bikbulatov E. S., Bikbulatova E. M. Dynamic regularities of biogenic element content in water of Rybinskoe reservoir over the years of its existence // Water: chemistry and ecology. 2013. № 1. P. 9–14.] In Russian

- Тарасова Е. Н., Мамонтов А. А., Мамонтова Е. А. Факторы, определяющие современный гидрохимический режим Иркутского водохранилища // Вода: химия и экология. 2015. № 7. С. 10–17. Tarasova E. N., Mamontov A. A., Mamontova E. A. Faktory, opredelyayushchie sovremennyy gidrokhimicheskiy rezhim Irkutskogo vodokhranilishcha // Voda: khimiya i ekologiya. 2015. № 7. S. 10–17. [Tarasova E. N., Mamontov A. A., Mamontova E. A. Factors determining the modern hydrochemical regime of Irkutsk reservoir // Water: chemistry and ecology. 2015. № 7. P. 10–17.]
- Трифонов И. С., Воронцова Е. С., Макарец Е. С., Павлова О. А., Ульянова Д. С., Чеботарев Е. Н. Влияние климатических изменений и эвтрофирования на динамику планктонных популяций мезотрофного озера. СПб: НИИ химии СПбГУ, 2003. 125 с. Trifonova I. S., Vorontsova E. S., Makartseva E. S., Pavlova O. A., Ul'yanova D. S., Chebotarev E. N. Vliyanie klimaticheskikh izmeneniy i evtrofirovaniya na dinamiku planktonnykh populyatsiy mezotrofnogo ozera. Sankt-Peterburg: NII khimii SPbGU, 2003. 125 s. [Trifonova I. S., Vorontsova E. S., Makartseva E. S., Pavlova O. A., Ul'yanova D. S., Chebotarev E. N. The impact of climate change and eutrophication on the dynamics of plankton populations in a mesotrophic lake. St. Petersburg: Institute of Chemistry of St. Petersburg State University, 2003. 125 p.] In Russian
- Arhonditsis G. B., Winder M., Brett M. T., Schindler D. E. Patterns and mechanisms of phytoplankton variability in Lake Washington (USA) // Water Research. 2004. V. 38. Iss. 18. P. 4013–4027.
- Brenner M., Binford M. W. Relationships between concentrations of sedimentary variables and trophic state in Florida lakes // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1988. Vol. 45. P. 294–300.
- Dillon P. J., Rigler F. H. The phosphorus-chlorophyll relationship for lakes // Limnol., Oceanogr. 1974. Vol. 19. № 5. P. 767–773.
- Freiberg R., Nõmm M., Tõnno I., Alliksaar T., Nõges T., Kisand A. Dynamics of phytoplankton pigments in water and surface sediments of a large shallow lake // Estonian Journal of Earth Sciences. 2011. Vol. 60. №. 2. P. 91–101.
- Izmest'eva L. R., Silow E. A., Litchman E. Long-Term Dynamics of Lake Baikal Pelagic Phytoplankton under Climate Change // Inland Water Biology. 2011. Vol. 4. №. 3. P. 301–307.
- Jeffrey S. W., Humphrey G. F. New spectrophotometric equations for determining chlorophylls *a*, *b*, *c*<sub>1</sub> and *c*<sub>2</sub> in higher plants, algae and natural phytoplankton // Biochem. Physiol. Pflanz. 1975. Vol. 167. № 2. P. 191–194.
- Karmakar M., Leavitt P. R., Cumming B. F. Enhanced algal abundance in northwest Ontario (Canada) lakes during the warmer early-to mid-Holocene period // Quaternary Science Reviews. 2015. Vol. 123. P. 168–179.
- Leavitt P. R. A review of factors that regulate carotenoid and chlorophyll deposition and fossil pigment abundance // J. Paleolimnol. 1993. № 9. P. 109–127.
- Leavitt P. R., Findlay D. L. Comparison of fossil pigments with 20 years of phytoplankton data from eutrophic Lake 227, Experimental Lakes Area, Ontario // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1994. Vol. 51. P. 2286–2299.
- Lorenzen C. J. Determination of chlorophyll and phaeo-pigments: spectrophotometric equations // Limnol., Oceanogr. 1967. Vol. 12. № 2. P. 343–346.
- Möller W. A. A., Scharf B. W. The content of chlorophyll in the sediment of the volcanic maar lakes in the Eifel region (Germany) as an indicator for eutrophication // Hydrobiologia. 1986. Vol. 143. P. 327–329.
- Reuss N., Leavitt P. R., Hall R. I., Bigler C., Hammarlund D. Development and application of sedimentary pigments for assessing effects of climatic and environmental changes on subarctic lakes in northern Sweden. // J. Paleolimnol. 2010. Vol. 43. P. 149–169.
- Signorini S. R., Franz B. A., McClain C. R. Chlorophyll variability in the oligotrophic gyres: mechanisms, seasonality and trends // Front. Mar. Sci., 02 February 2015 | <http://dx.doi.org/10.3389/fmars.2015.00001>.
- Swain E. B. Measurement and interpretation of sedimentary pigments // Freshwater Biol. 1985. Vol. 15. P. 53–75.
- Szymczak-Żyła M., Kowalewska G. Chloropigments *a* in sediments of the Gulf of Gdansk deposited during the last 4000 years as indicators of eutrophication and climate change // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 2009. Vol. 284. P. 283–294.

## INTERANNUAL DYNAMICS OF CHLOROPHYLL CONTENT IN PLANKTON AND BOTTOM SEDIMENTS OF THE RYBINSK RESERVOIR

L. E. Sigareva, I. L. Pyrina, N. A. Timofeeva

*I. D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS*

*Russia, 152742, Yaroslavl reg., Nekouz distr., Borok, e-mail: sigareva@ibiw.yaroslavl.ru*

The content of chlorophyll *a* in plankton and bottom sediments of the Rybinsk reservoir during the years (2008–2014) of global warming and the growth phase in current cycle of solar activity were studied. It was shown that for periods from May to October the average chlorophyll concentrations in the water layer of 0–2 m at stations changed from 3.8 to 39.5 µg/l and the contents of chlorophyll with pheopigments in the surface sediments ranged from 1.8 to 299 µg/g dry matter. The positive relationship between the average chlorophyll concentrations of growing season in the water column (mg/m<sup>3</sup>) and the contents of sedimentary pigments (mg/m<sup>2</sup>mm) was found ( $R^2 = 0.57$ ,  $P < 0.05$ ). For the period of 2008–2014 the tendency of increase of pigment concentrations in plankton and bottom sediments coinciding with increase of the sunspot numbers was revealed. In the observation years the pigment concentrations both in plankton and bottom sediments reached the maximum values for the whole period of the reservoir research.

*Key words:* chlorophyll *a*, pheopigments, interannual dynamics, water column, bottom sediment, reservoir.



Научное издание

*А. А. Бобров, С. И. Генкал [S. I. Genkal], Е. С. Гусев, Д. А. Капустин, Н. В. Капустина, Л. Г. Корнева,  
А. Н. Краснова, П. В. Кулизин, О. С. Макарова, Н. А. Мартыненко, Н. М. Минеева, Е. А. Мовергоз,  
И. Л. Пырина, Л. Е. Сигарёва, В. В. Соловьёва, Н. А. Тимофеева, Т. А. Чекрыжева [T. A. Chekryzheva]*

# ЭКОЛОГИЯ, МОРФОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ

Труды ИБВВ РАН, вып. 76 (79), 2016

Оригинал-макет А. А. Бобров  
Рисунок на обложке Е. А. Мовергоз

Подписано в печать 17.11.2016. Формат 60×90 1/8.  
Усл. печ. л. 16,5. Заказ № 16259. Тираж 150 экз.

Отпечатано в типографии ООО «Филигрань»  
150049, г. Ярославль, ул. Свободы, 91, тел. 8 (4852) 98-27-05, [pechataet@bk.ru](mailto:pechataet@bk.ru)