

ФЛОРА И РАСТИТЕЛЬНОСТЬ
ВСДОЕМОВ БАССЕЙНА
ВЕРХНЕЙ ВОЛГИ

Академия наук СССР
Институт биологии внутренних вод

Труды, вып. 42(45)

ФЛОРА И РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ВОДОЕМОВ БАССЕЙНА ВЕРХНЕЙ ВОЛГИ

Рыбинск • 1979

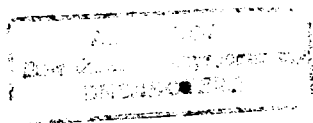
Главный редактор

Доктор биологических наук **А. В. Монаков**

Ответственный редактор

Кандидат биологических наук **В. А. Экзерцев**

350297



ЗОЛОТИСТЫЕ ВОДОРΟΣЛИ СЕМ. SYNURACEAE ЛЕММ. ВОДОЕМОВ КАРЕЛИИ

Материалом для работы послужили пробы, собранные во время экспедиции 1976 г. по озерам и рекам Пудожского, Медвежьего, Кондопожского, Прионежского, Пряжинского и Олонецкого районов Карелии. Кроме того, были обработаны пробы, любезно предоставленные Т. А. Чекрыжевой за 1972—1973 гг. Всего исследованиями было охвачено 43 водоема. В 10 из них (пр. Кумса, Семча, Суна, Шуя, оз. Гомсельга, Канентъявр, Пялье, Святозеро и ламбы у оз. Пялье и Эльмус) представители сем. Synuraceae Lemm. не найдены.

Подготовка проб к электронной микроскопии проводилась по ранее опубликованным методикам [3, 4, 8]. Объекты изучались с помощью чешских электронных микроскопов трансмиссионного типа фирмы «Тесла» ВС-613 и ВС-242В, при увеличении от 1280 до 21400 и ускоряющем напряжении 60 и 80 кв.

В водоемах Карелии нами найдены 32 вида и 2 подвида золотистых водорослей сем. Synuraceae. Наибольшее число видов (18) относилось к роду *Mallomonas* Perty. Размеры клеток, чешуек и шипиков, а также ультратонкое строение панцирей в основном не отличались от характерных для этих же видов средней полосы России. Для видов, у которых наблюдались отличия в ультраструктуре, это отмечено в тексте статьи и на приведенных фотографиях (табл. III, г; табл. V, б).

В сезонном аспекте представителям этого семейства в исследованных нами озерах Карелии, расположенных восточнее и севернее Онежского озера, свойственен один пик развития. В водоемах южной Карелии нередко отмечается 2 пика. Первый, большой пик, приходится на весну и держится до середины лета, второй — значительно меньший — на осенний сезон. В летнее время золотистые водоросли встречаются реже; но в ламбах со значительной гумификацией могут достигать и довольно высокой численности. Так, в ламбе северо-западнее г. Медвежьегорска в июле 1976 г. нами было отмечено 4.6×10^6 кл./л.

В целом видовой состав золотистых водорослей сем. Synuraceae, найденных в обследованных водоемах, мало отличается от такового

средней полосы. Лишь 2 вида — *Mallomonas corcontica* (Kalina) Peterfi et Momeu и *Mallomonopsis calceolus* (Bradley) Belcher ex Peterfi et Momeu оказались новыми для флоры СССР. Помимо этого, впервые для Карелии обнаружен *Mallomonas allorgei* (Dellandere) Conrad, ранее найденный только в водоемах Украинской ССР [16—19]. Для этих 3 видов в статье приводятся уточненные на основании данных по световой и электронной микроскопии диагнозы. Расширенные диагнозы для других видов были опубликованы нами ранее [4—7, 9—10]. Здесь приводятся лишь данные об оригинальных размерах в местонахождении, сезонности, обилии, а также электронно-микроскопические фотографии.

Под *Paraphysomonas* de Saedeleer, 1929: 177—178.

1. *Paraphysomonas vestita* (Stokes) de Saedeleer, 1929: 177—178. Балонов, 1972: 563—565, рис. 1—3.

Клетки круглые или овальные, 10—19 мкм дл., чешуйки 0.8—2.9 мкм диам., шипы 2.3—8.8 мкм дл. (табл. 1, а).

Местонахождение: рр. Водла, Ирста, Олонка; оз. Галезеро, Онежское, Риндозеро, Пертозеро, Поросозеро, Торозеро, Кончозеро, Уросозеро, Сандал, Эльмус.

Весной, летом и осенью — единично.

Под *Spiniferomonas* Takahashi, 1973: 76.

2. *Spiniferomonas bourellii* Takahashi, 1973: 76, fig. 1,4—6. Клетки от шаровидных до овальных, 6.2—10 мкм диам., чешуйки овальные, плоские, $0.98\text{—}1.50 \times 0.70\text{—}1.10$ мкм, шипики 6—14 мкм дл. (табл. I, б).

Местонахождение: оз. Лижмозеро, Мунозеро.

Летом — единично.

3. *Spiniferomonas bilacunosa* Takahashi, 1973: 78, fig. 3,13—15. Клетки шаровидные, 4.2—6.0 мкм диам. Малые эллиптические чешуйки — $0.9\text{—}1.3 \times 0.7\text{—}1.0$ мкм, крупные округлые — $1.7\text{—}1.9 \times 1.6\text{—}1.8$ мкм. Чешуйки, снабженные 2 углублениями с перемычкой между ними $0.8\text{—}1.2 \times 0.4\text{—}0.8$ мкм. Шипики 3.6—7.5 мкм дл. (табл. I, в, г).

Местонахождение: оз. Сямозеро, Галезеро, Кадельявр и р. Олонка.

Весной и летом — единично.

4. *Spiniferomonas trioralis* Takahashi, 1973: 78, fig. 16—18. Балонов, 1977: 14, рис. 1, б; 3.

Клетки шаровидные, 4.5—6.6 мкм диам., чешуйки $0.80\text{—}1.82 \times 0.70\text{—}1.38$ мкм, шипики 2.9—3.5 мкм дл. (табл. I, д, е).

Местонахождение: оз. Онежское, Габозеро, Кумсозеро, Сундозеро, Лижмозеро, Сандал, Эльмус, Сямозеро, Риндозеро, Галезеро, Уросозеро; Вендюрский ручей, Линдаламба.

Весной — довольно часто, летом и осенью — редко или единично.

5. *Mallomonopsis calceolus* (Bradley) Belcher ex Peterfi et Mameu, 1976: 355. Belcher, 1969: 262—263, fig. 8—11.

Сyn: *Mallomonas calceolus* Bradley, 1964: 322, fig. 1,2 Pl. I, fig. 1—5.

Клетки овальные, $11-18 \times 9-12$ мкм, спереди острозакругленные. Хроматофор глубокорассеченный, двухлопастной. Ядро в центральной части клетки. Капли лейкозина и выделительная вакуоль в заднем ее конце. Базальное зерно заметное. Главный жгутик, как и боковой, равен половине длины клетки (рис. 1).

Чешуйки одного типа, овальные, трехдольчатые, $3-4 \times 1-2$ мкм. Купол небольшой с несколькими папиллярными выростами и мелкими перфорациями. Киль неширокий. Щит орнаментирован правильно расположенными папиллярными выростами (до 5 в 1 мкм). Поры мелкие и наблюдаются не на всех чешуйках. Угол V — фигуры округлый с капюшоном. Кромка неширокая, гладкая. Загнутый

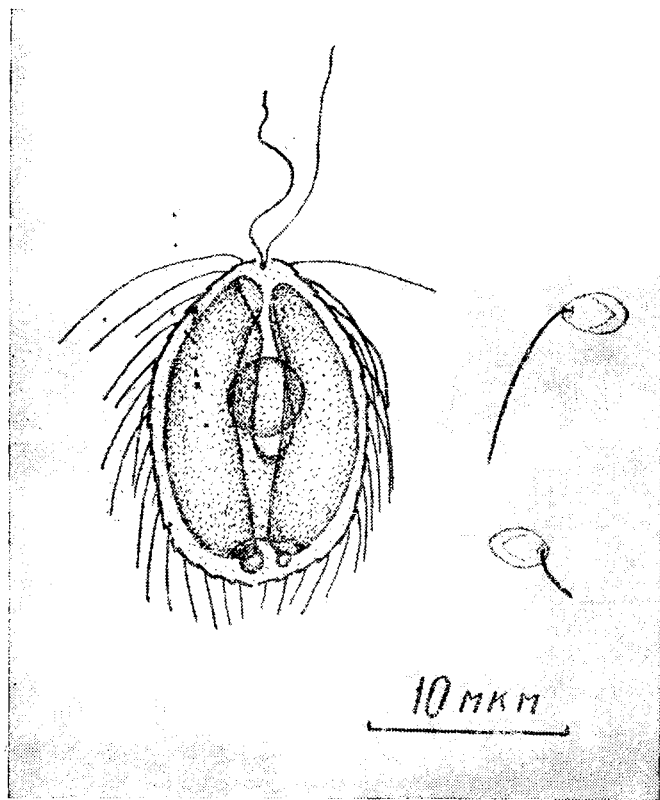


Рис. 1. *Mallomonas calceolus* (Bradley) Belcher ex Peterfi et Mameu.

ободок кромки четко выражен (табл. II, *a—d*). Шипики 4—15 мкм дл., слабо изогнутые с электронноплотной остью в центральной части. Апикальный конец шипа раздвоен, причем один зубец несколько короче другого. Наиболее длинные шипики расположены на переднем конце клетки (табл. II, *e—ж*). Цисты неизвестны.

Местонахождение: лесная дистрофная ламба северо-западнее г. Медвежьегорска.

Летом — единично.

Вид приводится для флоры СССР впервые.

Род *Mallomonas* Perty, 1852: 170.

Series Tripartitae Harris et Bradley, 1960: 752.

6. *Mallomonas acaroides* Perty emend Fott var. *acaroides*, Perty, 1852: 170, tab. XIV, fig. 19 *a—c*; Fott, 1962: 78, tab. I, II *a*. Балонов, Кузьмин, 1975: 1143, рис. 2, 1, табл. 1, 1, 3.

Клетки овальные до 29.6 мкм дл., чешуйки $5.1-7.7 \times 3.4-5.0$ мкм, шипики до 35 мкм дл. (табл. II, *з*).

Местонахождение: оз. Галезеро.

Весной и осенью — единично.

Mallomonas acaroides var. *striatula* Asmund, 1959: 28, fig. 27—29. Балонов, Кузьмин, 1975: 1144, табл. I, 6—7.

Клетки овальные до 20 мкм дл., чешуйки $5.5-7.1 \times 3.5-4.3$ мкм (табл. II, *и*).

Местонахождение: оз. Галезеро, Онежское, Уросозеро, Кончозеро, Пертозеро.

Весной и осенью — редко.

7. *Mallomonas crassisquama* (Asmund) Fott, 1962: 79, tab. IV. Балонов, Кузьмин, 1975: 1144, табл. II, 1—8.

Клетки овальные $14.6-22.1 \times 9.2-12.0$ мкм, чешуйки $2.5-7.0 \times 3.0-5.5$ мкм, шипики 13—30 мкм (табл. II, *к—л*).

Местонахождение: оз. Габозеро, Кумсозеро, Семчезеро, Лижмозеро, Сандал, Эльмус, Мунозеро, Укшезеро, Галезеро, Онежское, Риндозеро, Уросозеро, Пертозеро, Кончозеро, Кадельяр, Сямозеро, дистрофная ламба северо-западнее г. Медвежьегорска, Галезерская ламба, Линдаламба.

Весной и осенью — редко, летом — единично.

8. *Mallomonas tonsurata* Teiling, 1912: 277, fig. 3. Балонов, Кузьмин, 1975: 1144, табл. III, 1—3.

Клетки удлинено-яйцевидные $19.8-26.3 \times 7.1-7.5$ мкм, чешуйки $2.0-5.6 \times 2.1-3.5$ мкм, шипики 8—26 мкм (табл. III, *a—в*).

В озерах Карелии встречаются шипы с небольшим добавочным зубцом на ости (табл. III, *г*).

Местонахождение: оз. Габозеро, Семчезеро, Мунозеро, Укшезеро, Коткозеро, Галезеро, Онежское, Риндозеро, Уросозеро, Пертозеро, Кадельяр, Кончозеро.

Весной — редко, летом и осенью — очень редко.

9. *Mallomonas monograptus* Harris et Bradley, 1960: 759—761, fig. 3, 4, 6; tab. 2, fig. 15—17. Балонов, Кузьмин, 1975: 1145, рис. 2.2; табл. III, 4, 5; IV, 1—3.

Клетки овальные или яйцевидные $13.2\text{--}36.9 \times 7.3\text{--}15.1$ мкм, чешуйки $3.8\text{--}7.0 \times 2.7\text{--}4.2$ мкм, шипики $8\text{--}20$ мкм (табл. III, д, е).

Местонахождение: оз. Эльмус и Кадельявр, Кончозеро.

Летом и осенью — единично.

10. *Mallomonas elongata* Reverdin, 1919: 68—72, fig. 31—42. Asmund, 1959: 21, fig. 19—21.

Клетки удлиненоовальные $36\text{--}72 \times 10\text{--}18$ мкм, чешуйки $4\text{--}9 \times 3.5\text{--}6$ мкм, шипики $22\text{--}72$ мкм (табл. III, ж, з).

Местонахождение: Укшезеро, Онежское озеро, Пертозеро, Кончозеро.

Весной, летом и осенью — единично.

11. *Mallomonas striata* Asmund, 1959: 38, fig. 34—37. Балонов, Кузьмин, 1975: 1145, рис. 2, 3; табл. IV, 4, 5.

Клетки овальные $21.4\text{--}26.2 \times 14.8\text{--}19.1$ мкм, чешуйки $4.0\text{--}6.5 \times 2.0\text{--}3.8$ мкм, шипики $11.9\text{--}16.4$ мкм (табл. II, и).

Местонахождение: оз. Риндозеро, Кадельявр, дистрофная лесная ламба северо-западнее г. Медвежьегорска, Галезерская ламба.

Весной и летом — единично.

12. *Mallomonas corcontica* (Kalina) Peterfi et Momeu, 1976: 227, fig. 13—16, 120—124.

С у н: *Mallomonas leboimii* Bourelly var. *corcontica* Kalina, 1969: 227, tab. 17 а—л; tab. 19 а—е.

Клетки овальные или яйцевидные $17.2\text{--}30.0 \times 10.7\text{--}15.0$ мкм, со слабо суженным передним концом. Шипики покрывают всю клетку. Хроматофор глубокорассеченный, двухлопастной. Ядро расположено в передней части клетки. Капли лейкозина и выделительная вакуоль в заднем ее конце. Базальное зерно слабо различимо. Жгутик в $1.5\text{--}2.0$ раза длиннее клетки (рис. 2). Чешуйки трехдольчатые, эллиптические, $4\text{--}6 \times 3\text{--}4$ мкм. Купол крупный, мелкоперфорированный с 2—3 прерывистыми ломаными, иногда концентрическими ребрами. Щит отделен от купола хорошо развитым килем с 6—8 перпендикулярными короткими выступами. Выросты фронтального края крупные, с 2—4 короткими изогнутыми ребрами. V — фигура хорошо развита. Вся поверхность чешуйки мелкоперфорирована (до 11 пор на 1 мкм). В углу V — фигуры, под капюшоном, расположена группа мелких пор. Щит орнаментирован 8—13 поперечными ребрами (табл. IV, а—е.). Кромка чешуйки с радиальными, иногда незавершенными, ребрами (до 29 шт.).

Шипы до 16.8 мкм дл., слегка изогнуты и зазубрены с одной стороны. По всей длине проходит утолщенная ость. Основание шипа в месте прикрепления к куполу тонко зазубрено (табл. IV, в, ж).

Нам удалось наблюдать ранее неизвестные для этого вида писты. Они почти шаровидные (рис. 2), гладкие, с горлышком и пробочкой.

Местонахождение: лесная ламба северо-западнее г. Медвежьегорска. t° 9.7; pH 5.6.

Летом — довольно часто.

Вид приводится для флоры СССР впервые.

13. *Mallomonas papillosa* (Harris et Bradley) Harris, 1967: 185, fig. 1, 2, 4; Pl. I, fig. 1, 2.

Клетки овальные $10.2-17.6 \times 7.2-10.0$ мкм, чешуйки $3.4-4.1 \times 1.9-2.8$ мкм, шипики 7—9 мкм (табл. III, к).

Местонахождение: дистрофная лесная ламба северо-западнее г. Медвежьегорска.

Летом — единично.

14. *Mallomonas annulata* Harris, 1967: 188, fig. 6--8; Pl. 3, fig. 7--10; Pl. 4, fig. 11.

Клетки удлинненно-овальные $16.2-23.6 \times 6.1-10.0$ мкм, чешуйки $3.0-4.2 \times 2.0-2.8$ мкм, шипики 4—9 мкм (табл. III, л, м).

Местонахождение: оз. Онежское, Уросозеро, Пертозеро, Кончозеро, Сямозеро.

Весной — редко, летом и осенью — единично.

Series Planae Harris et Bradley, 1960: 752.

15. *Mallomonas caudata* Ivanov, 1899: 250, tab. B, fig. 1—3. Балонов, Кузьмин, 1975: 1289, рис. 1; табл. I, 1—7.

Клетки овальные или обратно-яйцевидные $32-51 \times 13-22$ мкм, чешуйки $4.4-8.5 \times 2.5-6.0$ мкм, шипики 8—49 мкм (табл. V, а—в).

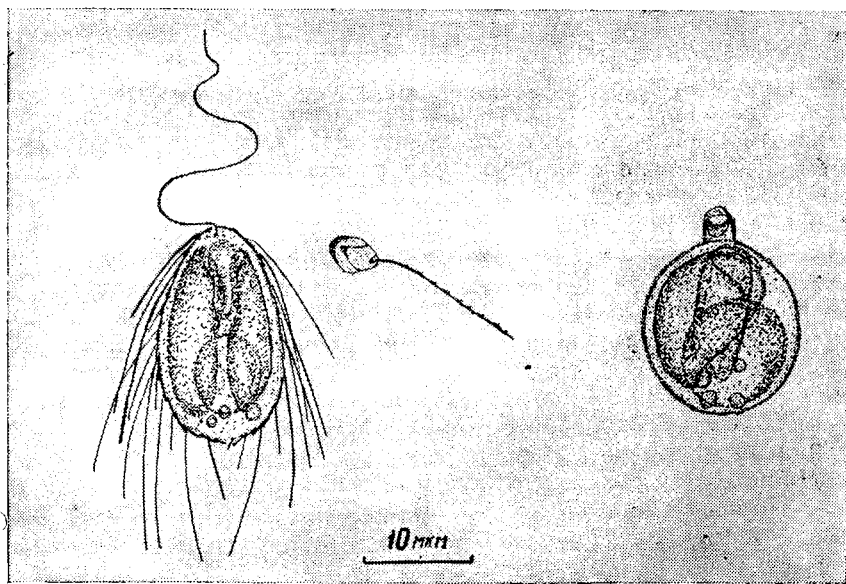


Рис. 2. *Mallomonas corcontica* (Kalina) Peterfi et Momeu.

Местонахождение: оз. Габозеро, Кумозеро, Семчезеро, Лижмозеро, Укшезеро, Коткозеро, Онежское, Вендюрское, Пертозеро, Кончозеро, Риндозеро, Уросозеро, Кадельявр, Сямозеро, дистрофная ламба северо-западнее г. Медвежьегорска, Галезерская ламба, Линдаламба, Крюккламба.

Весной и осенью — не редко, летом — редко.

В материалах из озер Карелии довольно много попадаетеся тератологических чешуек этого вида. Особенно часто они встречаются в высокоцветных водах (табл. V, б).

16. *Mallomonas punctifera* Korshikov, 1941: 68, табл. 7, рис. 8, 9. Балонов, Кузьмин, 1975: 1291, рис. 2, 3, табл. II, III, 1—5.

Клетки удлинненно-яйцевидные $18.3-31.5 \times 9.6-15$ мкм, чешуйки $3.4-7.1 \times 2.5-7.0$ мкм, шипики до 34 мкм (табл. V, г, з).

Местонахождение: оз. Лижмозеро, Укшезеро, Вендюрское, Риндозеро, Уросозеро, Сямозеро, Пертозеро, Кончозеро, дистрофная ламба северо-западнее г. Медвежьегорска.

Весной — не часто, летом и осенью — единично.

17. *Mallomonas heterospina* Lund, 1942: 284, fig. 6 а—д. Asmund, 1956: 75—78, fig. 1—5. Балонов, Кузьмин, 1975: 1293, рис. 5, табл. III, 9—11.

Клетки эллипсоидные $13-15 \times 7-10$ мкм, чешуйки $3.0-4.2 \times 1.5-2.9$ мкм, шипики $8.2-11.2$ мкм (табл. V, д).

Местонахождение: оз. Сямозеро, Кончозеро, Пертозеро.

Весной, летом — единично.

18. *Mallomonas multiunca* Asmund, 1956: 78—81, fig. 6—8. Балонов, Кузьмин, 1975: 1293, рис. 6, табл. IV, 1—3.

Клетки от овальных до широкоэллипсоидных $14-20 \times 9-13$ мкм, чешуйки $3.2-3.6 \times 1.8-3.0$ мкм, шипики $6.3-11.8$ мкм (табл. V, е, и).

Местонахождение: Онежское озеро.

Весной и летом — единично.

19. *Mallomonas rugio* Bradley, 1964: 325, fig. 3, 4; Pl. 3, fig. 22—25.

Клетки широкоовальные $12-16 \times 10-15$ мкм, чешуйки $3.9-5.8 \times 2.5-3.5$ мкм, шипики 5—6 мкм (табл. V, ж).

Местонахождение: оз. Вендюрское, Уросозеро, Сямозеро.

Весной и летом — единично.

20. *Mallomonas hamata* Asmund, 1959: 42, fig. 38—41.

Клетки удлинненно-овальные $23.7-30.1 \times 8.8-11.6$ мкм, чешуйки $4.3-5.1 \times 3.0-3.3$ мкм, шипики 16—33 мкм и 3.4 мкм (табл. VII, а, б).

Местонахождение: оз. Габозеро, Кумозеро, Риндозеро, Уросозеро, Сямозеро, Линдаламба.

Летом — единично.

Series Quadratae Harris et Bradley, 1960: 752.

21. *Mallomonas allorgei* (Deflandre) Conrad, 1933: 16, fig. 4. Harris a. Bradley, 1960: 769, fig. 30—32; pl. 6, fig. 45—49.

Syn: *Pseudomallomonas Allorgei* Deflandre, 1932: 220, Pl. 21, fig. 1—9.

Клетки эллипсоидные или яйцевидные, $25.8\text{--}36.0 \times 12.1\text{--}18.0$ мкм. Хроматофор глубоко рассеченный, двухлопастной. Ядро расположено в центральной, реже в передней части клетки. Капли лейкозина и выделительная вакуоль в заднем ее конце. Базальное зерно слабо различимо. Жгутик равен длине клетки (рис. 3). Чешуйки электронно-плотные, на теле ромбоидальные ($4.5\text{--}8.1 \times 2.3\text{--}5.0$ мкм), а окружающие жгутик — широкоовальные ($3.6\text{--}5.0 \times 3.8\text{--}5.1$ мкм). Чешуйки покрывает тонкая сеть полигонирированных ячеек. Наружная поверхность почти всех чешуек орнаментирована крупными выемками ($0.28\text{--}0.43$ мкм диаметром), распределенными обычно в два ряда и частично закрытыми широким ободком. У ювенильных чешуек выемок не заметно. Папиллы расположены правильными рядами на расстоянии 0.35 мкм друг от друга и наиболее заметны на дистальном конце чешуйки. Внутренняя поверхность тонко исчерчена ($8\text{--}9$ на 1 мкм) и перфорирована мелкими порами (на расстоянии 0.07 мкм одна от другой), видимыми через выемки (табл. VI, а—ж).

Харрис и Бреддли [26] на основании изучения реплик и прямых электрономикроскопических снимков считают, что чешуйки этого

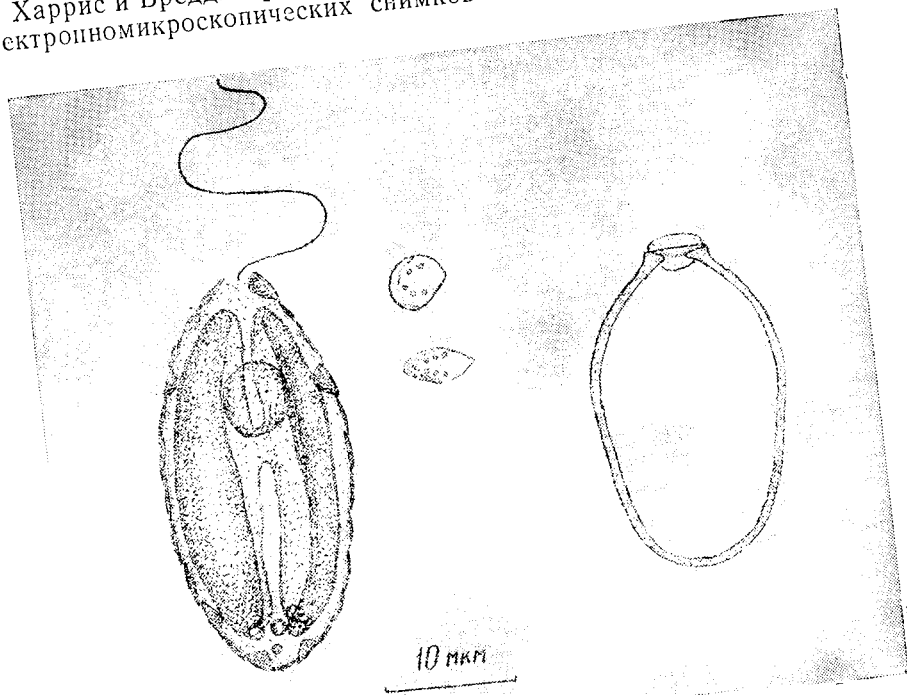


Рис. 3. *Mallomonas allorgei* (Deflandre) Conrad.

вида состоят из 3 слоев: базальной пластинки с перфорациями, расположенными на расстоянии 0.07 мкм одна от другой, ретикулярного слоя — с полостями 0.1 мкм друг от друга, который покрыт тонкой пластинкой с папиллярными выростами.

Циста обратно-яйцевидная 20—34×13—17.8 мкм, с широким горлышком.

Местонахождение: оз. Галезеро, Крюкламба, Линдаламба. Летом — не редко.

Series Torquatae Harris et Bradley, 1960: 752.

22. *Mallomonas pumilio* Harris et Bradley, 1957: 45, Pl. III, fig. 3, 4.

Клетки удлинено-овальные 12.6—16.4×6.3—7.2 мкм, чешуйки тела 2—3×2—2.8 мкм, шипики 2—10 мкм (табл. VII, в).

Местонахождение: Онежское озеро.

Летом — единично.

23. *Mallomonas eoa* Takahashi, 1963: 169, tab. I—III, fig. 1—13. Балонов, Кузьмин, 1975: 1293, рис. 5, табл. III, 6—8.

Клетки удлинено-овальные 15.7—22.4×4.5—8.3 мкм, чешуйки 3.0—4.2×1.4—2.0 мкм, шипики 8—12 мкм.

Местонахождение: оз. Риндозеро.

Летом — единично.

В пробах из Риндозера, отобранных летом 1976 г. попадаются чешуйки с неполной орнаментацией щита (табл. VII, г).

Изолированные виды Harris et Bradley, 1960: 753.

24. *Mallomonas acrocomos* Ruttner in Pascher, 1913: 36, fig. 52, a. в. Балонов, Кузьмин, 1975: 1294, табл. IV, 4—8.

Клетки 26—31×4.5—9.8 мкм, чешуйки 2.5—3.6×2.0—2.4 мкм, шипики 15—37 мкм (табл. VII, д—е).

Местонахождение: оз. Габозеро, Укшезеро, Галезеро, Онежское, Риндозеро, Уросозеро, Пертозеро, Кончозеро, Сямозеро, Галезерская ламба.

Весной, летом и осенью — единично.

Род Synura Ehrenberg, 1835.

25. *Synura uvella* Ehrenberg emend Korschikov, 1929: 279—283, tab. 11, fig. 31—37. Балонов, 1976: 71, табл. III, 4—7; табл. IV, 1—3.

Колонии шаровидные, чешуйки 3.2—4.5×4.8—6.0 мкм, шип до 2.2 мкм дл. (табл. VII, ж, з).

Местонахождение: оз. Онежское, Пертозеро, Кадельявр, Кончозеро.

Весной, летом и осенью — единично.

26. *Synura spinosa* Korschikov f. *spinosa*, 1929: 281, tab. 11, fig. 38—41. Балонов, 1976: 72, табл. IV, 8—11; табл. V, 1—2.

Колонии шаровидные или эллиптические, чешуйки $3.7-5.0 \times 2.3-3.4$ мкм, шипики до 3.2 мкм дл. (табл. VII, и).

Местонахождение: оз. Сундозеро, Риндозеро, Уросозеро, Онежское.

Весной, летом и осенью — единично.

27. *Synura echinulata* Korshikov f. *echinulata*, 1929: 282, tab. 11, fig. 42—53. Балонов, 1976: 74, табл. VI, 1—5.

Колонии округлые, чешуйки $3.0-3.4 \times 2.3-2.6$ мкм, шипики дл. 1.2—1.9 мкм (табл. VII, к).

Местонахождение: оз. Эльмус, Вендюрское, Риндозеро, Уросозеро.

Весной и осенью — единично.

28. *Synura sphagnicola* (Korshikov) Korshikov, 1929: 287. Балонов, 1976: 76, табл. VII, 8—10.

Колонии округлые, чешуйки $2.7-4.1 \times 1.9-3.6$ мкм, шипики до 4.0 мкм дл. (табл. VII, л, м).

Местонахождение: дистрофная ламба северо-западнее г. Медвежьегорска.

Летом — часто.

29. *Synura petersenii* Korshikov var. *petersenii* f. *petersenii*, 1929: 283, tab. 11, fig. 54—58. Балонов, 1976: 77, табл. VIII, 7—8; табл. IX, 1—3.

Колонии шаровидные или овальные, чешуйки $1.9-2.7 \times 4.1-6.5$ мкм (табл. VIII, а, б).

Местонахождение: оз. Онежское, Габозеро, Лижмозеро, Укшозеро, Кончозеро, Коткозеро, Вендюрское, Риндозеро, Уросозеро, Пертозеро, Кадельяр. Дистрофная ламба северо-западнее г. Медвежьегорска, ламбы у оз. Пялье, Лижмозеро.

Весной и летом — не редко, осенью — редко.

Под *Chrysosphaerella* Lauterborn, 1896: 16.

30. *Chrysosphaerella brevispina* Korshikov, 1941: 31, fig. 7. Балонов, 1972: 80, рис. 1.

Колонии круглые, чешуйки 2—3 мкм, шипики 12—18 мкм дл. (табл. VIII, в).

Местонахождение: оз. Галезеро, Уросозеро, Кончозеро, Сямозеро и лесная ламба у Галезеро.

Весной — единично.

31. *Chrysosphaerella longispina* Lauterborn, 1896: 16. Балонов, 1972: 82, рис. 2 а, б, в.

Syn.: *Chrysosphaerella multispina* Bradley, 1964: 330, fig. 7—9, Pl. 6, fig. 44—50.

Колонии неправильно овальные, слизистые. Чешуйки 0.6—5.2 мкм, шипики 5—38 мкм дл. (табл. VIII, г, д).

Местонахождение: Онежское озеро.

Весной и осенью — единично, летом — очень редко.

32. *Chrysosphaerella coronacircumspina* Wujek et Kristiansen

var. *coronacircumspina*, Wujek a. Kristiansen, 1977:191, fig. 4—7. Балонов, 1979:29, рис. 1, 2.

Клетки одиночные $11.0-14.3 \times 8.1-12.2$ мкм. Чешуйки $1.8-3.2 \times 0.7-2.3$ мкм. Шипики $9.4-16.5$ мкм. дл., с основанием базального диска $3.7-4.1$ мкм диам. (табл. VIII, ж—з).

Местонахождение: оз. Кончозеро, Пертозеро, Укшезеро.

Летом — единично.

Этот вид уже был нами отмечен для флоры Советского Союза [7]. Однако при описании его мы подчеркивали весьма значительные отличия некоторых из найденных клеток от нуклотипа Вуджика и Кристьянсена [7, 42]. Дальнейшее изучение материала и новые местонахождения позволили выделить новый для науки подвид, которому из-за широкого основания базального диска было решено дать название var. *grandibasa*. Диагноз ее и сравнение с типом приводятся ниже.

C. coronacircumspina var. *grandibasa* Balonov var. nov.

Cellulae parum obovatae $6.2-9.3 \times 8.0-12.5 \mu$. Squamulae $2.3-2.6 \times 1.5-2.2 \mu$ ex ovalis ad fere rotundos. Margo tenuis. Costae breves ad 0.18μ longae, conjunctae in parte supera, cingulum collucatum declinatum ad centrum componit, limita us partem centralem. Distantia inter costas $0.21-0.47 \mu$. Spinulae haud magnae $4.3-12.2 \mu$ longae, 4—7 in una cellula. Spinulae rectae cum axe conico. Finis apicalis cum duobus dentibus aequalis. Basis conica dilatata cum poro magno 0.75μ orbiculato-triangulari ad discum basalem latum confexum ($3.8-5.9 \mu$ diametro) fingitur. Infundibulum ad 2.75μ diametro sine poris et costis.

Typus: URSS, lacus Munozero (Carelia), VIII—1976, I. M. Balonov. In Inst. Biol. Aquarum Internatum. Acad. sci. URSS. (Borok, Jaroslavlenss regio) conservatur.

Affinitas: Spinulae similes in typo sed demensionibus minoribus ad longae, majoribus basae, absentia pororum in infundibulo, et dentibus aequalibus parvis basis apicalis dignotae.

Клетки одиночные, слабо обратно-яйцевидные. $8.0-12.5 \times 6.2-9.3$ мкм. Колонии временные. Чешуйки от овальных до почти круглых $2.3-2.6 \times 1.5-2.2$ мкм с тонким ободком. Ребра короткие, до 0.18 мкм дл. и соединяются в верхней части, образуя пояс, ограничивающий центральное поле чешуйки. Расстояние между ребрами $0.21-0.47$ мкм. Шипики небольшие $4.2-7.8$ мкм дл., по 4—7 на одной клетке. Апикальный конец шипа с 2 равными зубцами. Ось прямая, коническая. Основание расширенное, с крупной 0.74 мкм округло-треугольной порой. Базальный диск выпуклый, широкий $3.8-5.9$ мкм диам. Ножки нет. Воронка до 2.95 мкм диам. без пор и ребер. Циста шаровидная $12.3-14.8$ мкм диам. (рис. 4).

Тип. СССР. Карелия, Мунозеро. VIII—1976 года. Хранится в Институте биологии внутренних вод АН СССР (пос. Борок, Ярославской обл.). И. М. Балонов.

Родство: Чешуйки более округлые чем у типа. Шипики отличаются от типа меньшей длиной, большим диаметром базального

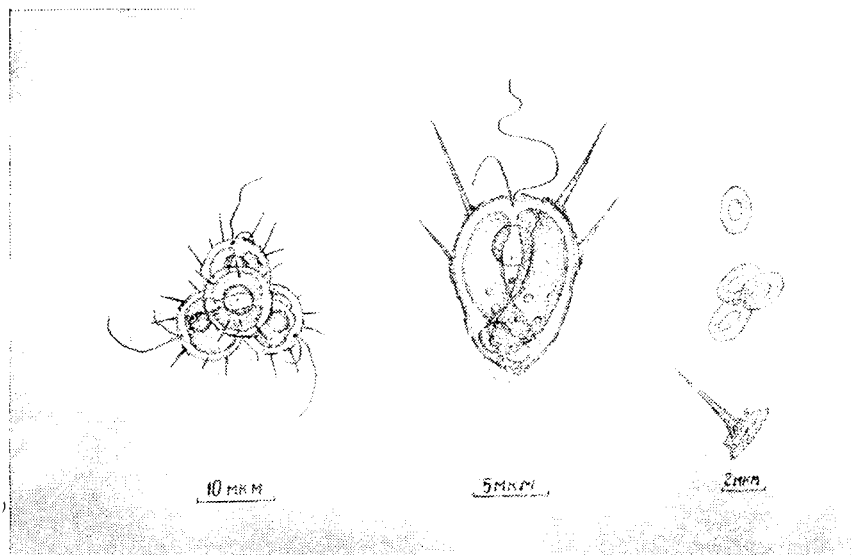


Рис. 4. *Chrysosphaerella coronacircumspina* var. *grandibasa* Balonov var. nova.

диска, отсутствием пор на воронке и равными мелкими зубцами апикального конца (табл. VIII, e; IX).

Кроме Мунозера этот подвида был найден в Сямозере Карелии и оз. Черном Вологодской области [7]. Причем, в последнем наряду с одиночными клетками были обнаружены легко распадающиеся в препаратах колонии из 2—4 клеток. Наблюдение показало, что они появляются в результате неполного расхождения клеток после деления и являются временными образованиями, нехарактерными для подвида (рис. 4).

Л и т е р а т у р а

1. Балонов И. М. Виды рода *Chrysosphaerella* Laut. в Рыбинском водохранилище. — Гидробиол. ж., 1972, т. 8, № 3, с. 80—82.
2. Балонов И. М. О бесцветной хризомонадовой водоросли *Paraphysomonas vestita* (Stokes) Saedeller. — Микробиология, 1972, т. 41, № 3, с. 563—565.
3. Балонов И. М. Подготовка водорослей к электронной микроскопии. — В кн.: Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., 1975, с. 87—90.
4. Балонов И. М. Род *Synura* Ehr. (Chrysophyta). Биология, экология и систематика. — В кн.: Биология, морфология и систематика водных организмов. Л., 1976, с. 61—81.
5. Балонов И. М. Виды рода *Spiniferomonas* Takahashi

(Chrysophyta) в Рыбинском водохранилище. — Информ. бюл. «Биол. внутр. вод», 1977, № 34, с. 11—15.

6. Балонов И. М. Электронномикроскопическое изучение видов рода *Spiniferomonas* Takahashi (Chrysophyta). — Бот. ж., 1978, т. 63, № 11, с. 1639—1647.

7. Балонов И. М. Новый для флоры СССР вид рода *Chrysosphaerella* Lauf. (Chrysophyta). — Информ. бюл. «Биол. внутр. вод», 1979, № 45, с. 29—32.

8. Балонов И. М., Кузьмин Г. В. Методика подготовки кремневых фрагментов водорослей к электронной микроскопии. — В кн.: Пятая конф. по споровым растениям Средней Азии и Казахстана. Ашхабад, 1974, т. 1, с. 33—34.

9. Балонов И. М., Кузьмин Г. В. Электронномикроскопическое изучение видов *Mallomonas* Perty (Chrysophyta) из водохранилищ волжского каскада. I. Series *Tripartitae* Harris et Bradley. — Бот. ж., 1975, т. 60, № 8, с. 1142—1146.

10. Балонов И. М., Кузьмин Г. В. Электронномикроскопическое изучение видов *Mallomonas* Perty (Chrysophyta) из водохранилищ волжского каскада. II. Series *Planae* Harris et Brandley. — Бот. ж., 1975, т. 60, № 9, с. 1289—1296.

11. (Иванов Л.) Iwanoff L. Beitrag zur Kenntniss der Morphologie und Systematik der Chrysomonaden. — Bull. Acad. imp. Sci. St. — Petersburg, 1899, Bd 5, H. 11, S. 250—252.

12. (Коршиков А. А.) Korschikov A. A. Studies on the Chrysomonads. I. — Arch. Protistenk. 1929, Bd 67, H. 2—3, p. 259—290.

13. (Коршиков А. А.) Korschikov A. A. On some new or little known Flagellates. — Arch. Protistenk., 1941, Bd. 95, H. 1, S. 22—44.

14. Коршиков А. А. Материалы к флоре Кольского полуострова. — Тр. Н.-д. ин-та бот., 1941, т. 4, с. 53—76.

15. Матвиенко О. М. До систематики роду *Mallomonas*. — Уч. зап. Харьк. держ. ун-ту, кн. 22. Тр. Н.-д. ин-та бот., 1941, т. 4, с. 41—47.

16. Матвиенко О. М. Водоросли болот Харьковской области. — Уч. зап. Харьк. держ. ун-ту, кн. 22. Тр. Н.-д. ин-та бот., 1941, т. 4, с. 19—39.

17. Матвиенко А. М. Водоросли Моховатого болота из окрестностей Харькова. — Уч. зап. Харьк. ун-та, кн. 32. Тр. Н.-д. ин-та биол. Харьк. Гос. ун-та, 1950, т. 13, с. 159—195.

18. Матвиенко А. М. Хризомонадовые окрестностей города Харькова. — Бот. матер. Отд. спор. раст. Бот. ин-та АН СССР, 1952, т. 8, с. 16—33.

19. Матвиенко А. М. Золотистые водоросли. Определитель пресноводных водорослей СССР. 1954, вып. 3. 189 с.

20. Asmund B. Electron microscope observations on *Mallomonas* species and remarks on their in some Danish ponds. II. — Bot. Tidsskr., 1956, vol. 53, p. 75—85.

21. Asmund B. Electron microscope observations on *Mallomonas* species. III. — Dan. Bot. Arkiv., 1959, vol. 18, N 3, p. 1—50.

22. Belcher J. H. Some remarks upon *Mallomonas papillosa* Harris and Bradley and *M. calceolus* Bradley. — *Nova Hedwiga*, 1969, vol. 18, N 2—4, p. 257—270.
23. Bradley D. E. A study of the *Mallomonas*, *Synura* and *Chrysosphaerella* of Northern Iceland. — *J. gen. Microbiol.*, 1964, vol. 37, N 3, p. 321—333.
24. Conrad W. Revision du genre *Mallomonas* Perty (1851), incl. *Pseudomallomonas* Chod. (1920). — *Mem. mus. hist.*, Belgique, 1933, vol. 56, p. 1—82.
25. Deflandre G. Contributions a la Connaissance des Flagelles libres. — *Ann. de Protist.*, 1932, vol. 3, p. 220—221.
26. Ehrenberg C. Die Infusionsthiere als vollkommene Organismen. Leipzig, 1838. 675 S.
27. Fott B. Taxonomy of *Mallomonas* based on electron micrographs of scales. — *Preslia*, 1962, vol. 34, p. 69—84.
28. Harris K. a. Bradley D. E. An examination of the scales and bristles of *Mallomonas* in the electron microscope using carbon replicas. — *J. Roy. Microscop. Soc.*, 1957, vol. 76, N 1—2, p. 37—46.
29. Harris K. a. Bradley D. E. A taxonomic study of *Mallomonas*. — *J. gen. Microbiol.*, 1960, vol. 22, N 3, p. 750—777.
30. Harris K. Variability in *Mallomonas*. — *J. gen. Microbiol.*, 1967, vol. 46, p. 185—191.
31. Kalina T. Submicroscopic structure of silica scales in some *Mallomonas* and *Mallomonopsis* species. — *Preslia*, 1969, vol. 41, p. 227—228.
32. Lauterborn R. Diagnosen neuer Protozoen aus dem Gebiete des Oberrheins. — *Zool. Anz.*, 1896, Bd. 19, S. 14—18.
33. Lund J. Contributions to our knowledge of british Chrysophyceae. — *New. Phytologist*, 1942, vol. 41, p. 274—292.
34. Pascher A. Flagellatae II. Die Süßwasser-flora Deutschlands, Österreichs und der Schweiz., 1913, Bd 2, H. 2, S. 1—192.
35. Perty M. Zur Kenntnis kleinster Lebensformen nach Bau, Funktionen, Systematik mit Spezialverzeichnis der in der Schweiz beobachteten. Bern, 1852. 170 S.
36. Peterfi L. S. a. Momen L. Romanian *Mallomonas* species studies in light and electron microscopes. — *Nova Hedwiga*, 1976, vol. 27, p. 353—374.
37. Reverdin J. Etude phytoplanktonique experimentale et Descriptive. — *Arch. Sc. et nat.*, 1919, vol. 1, p. 68—72.
38. Saedeleer H. de. Notule systematique VI. *Physomonas*. — *Ann. Protistenk.*, 1929, N 2, p. 177—178.
39. Takahashi E. Studies on genera *Mallomonas*, *Synura* and other plankton in fresh-water with the electron microscope IV. On two species of *Mallomonas* found in ditches at Tsuruoka in the North-East of Japan. — *Bull. Gamagata Univ.*, 1963, vol. 4, N 2, p. 169—187.
40. Takahashi E. Studies on genera *Mallomonas* and *Synura* and other plankton in fresh-water with the electron microscope VII.

New genus *Spineferomonas* of the Synuraceae (Chrysophyceae). ---
Bot. Mag. Tokyo, 1973, N 86, p. 75—88.

41. Teiling E. Schwedische Planktonalgen I. Phytoplankton
aus dem Rastasjön bei Stockholm. — Sven Bot. Tidskr. 1912, Bd 6,
H. 2, S. 266—281.

42. Wujek D. E., Gretz M., Wujek M. G. Studies on Michi-
gan Chrysophyceae. IV. — The Mich. Bot., 1977, vol. 16, p. 191—195.

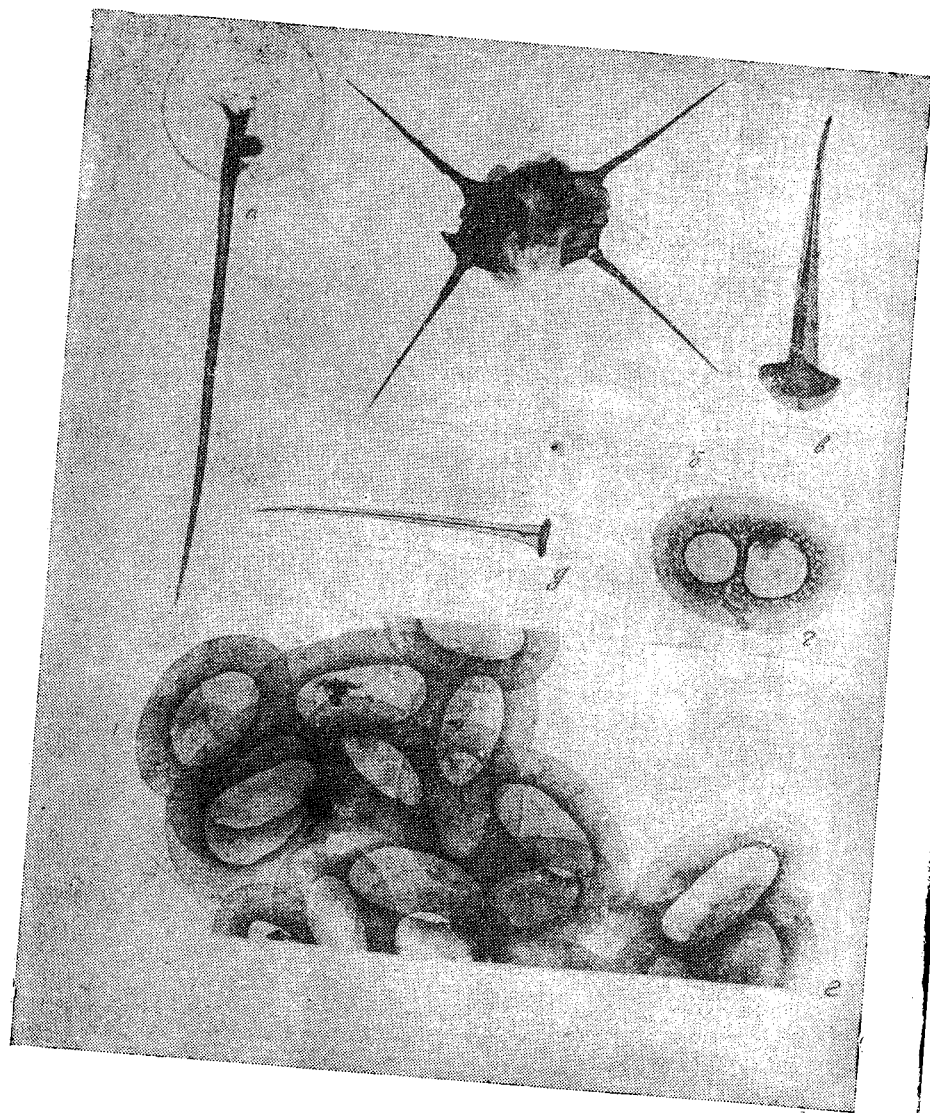


Таблица I

a — чешуйка панциря *Paraphysomonas vestita* (Stokes) de Saedeleer, *б* — разрушенный панцирь *Spiniferomonas bourellii* Takahashi, *в*, *г* — чешуйка и шип *Spiniferomonas bilacunosa* Takahashi, *д*, *е* — шип и чешуйки *Spiniferomonas trioralis* Takahashi.

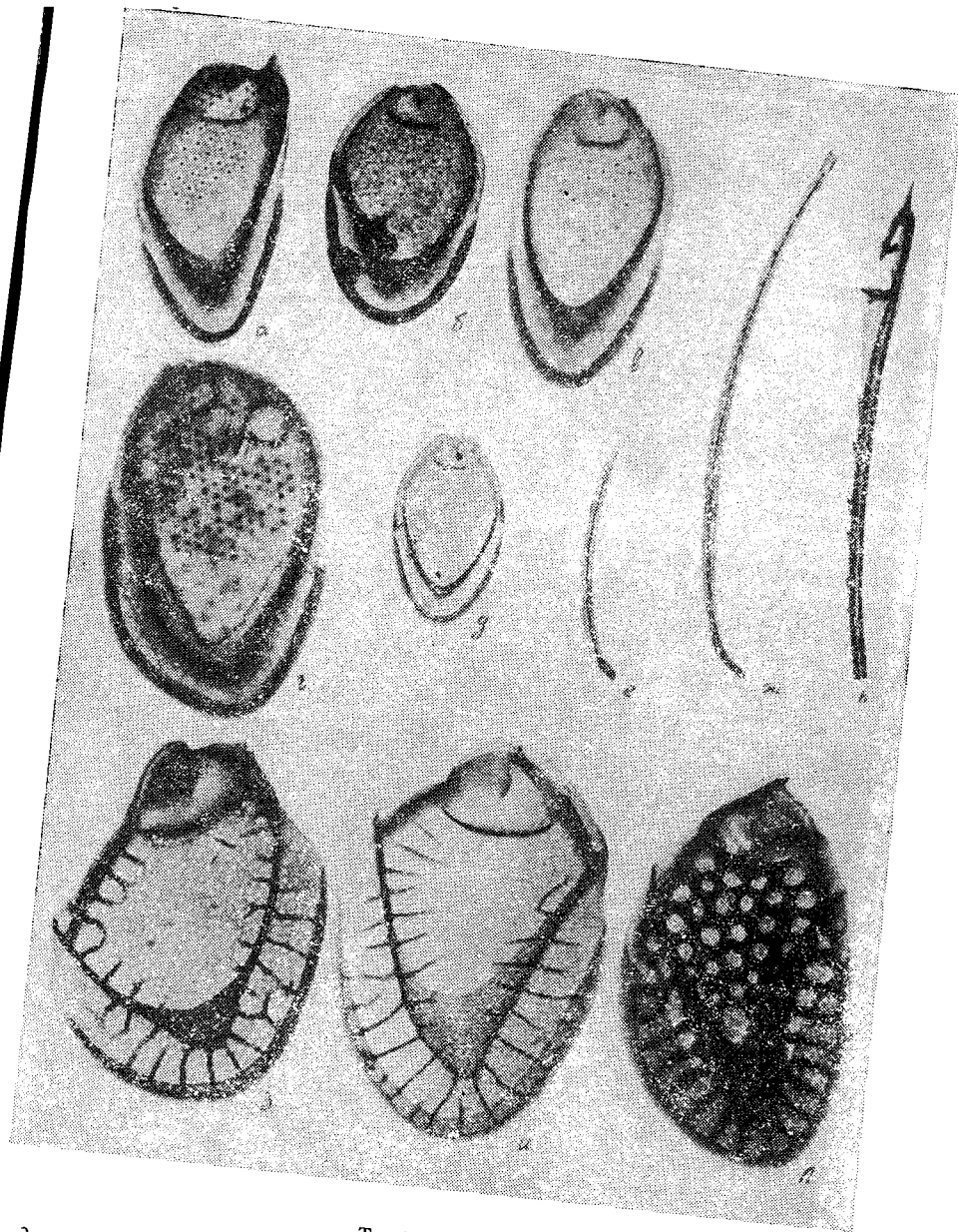


Таблица II

а—д — отдельные чешуйки *Mallomonopsis calceolus* (Bradley) Belcher ex Peterfi et Momeu, е—ж — шпы *Mallomonopsis calceolus*, з — чешуйка *Mallomonas acaroides* Perty emend Fott var. *acaroides*, и — чешуйка *Mallomonas acaroides* var. *striatula* Asmund, к—л — шип и чешуйка *Mallomonas crassiquama* (Asmund) Fott.

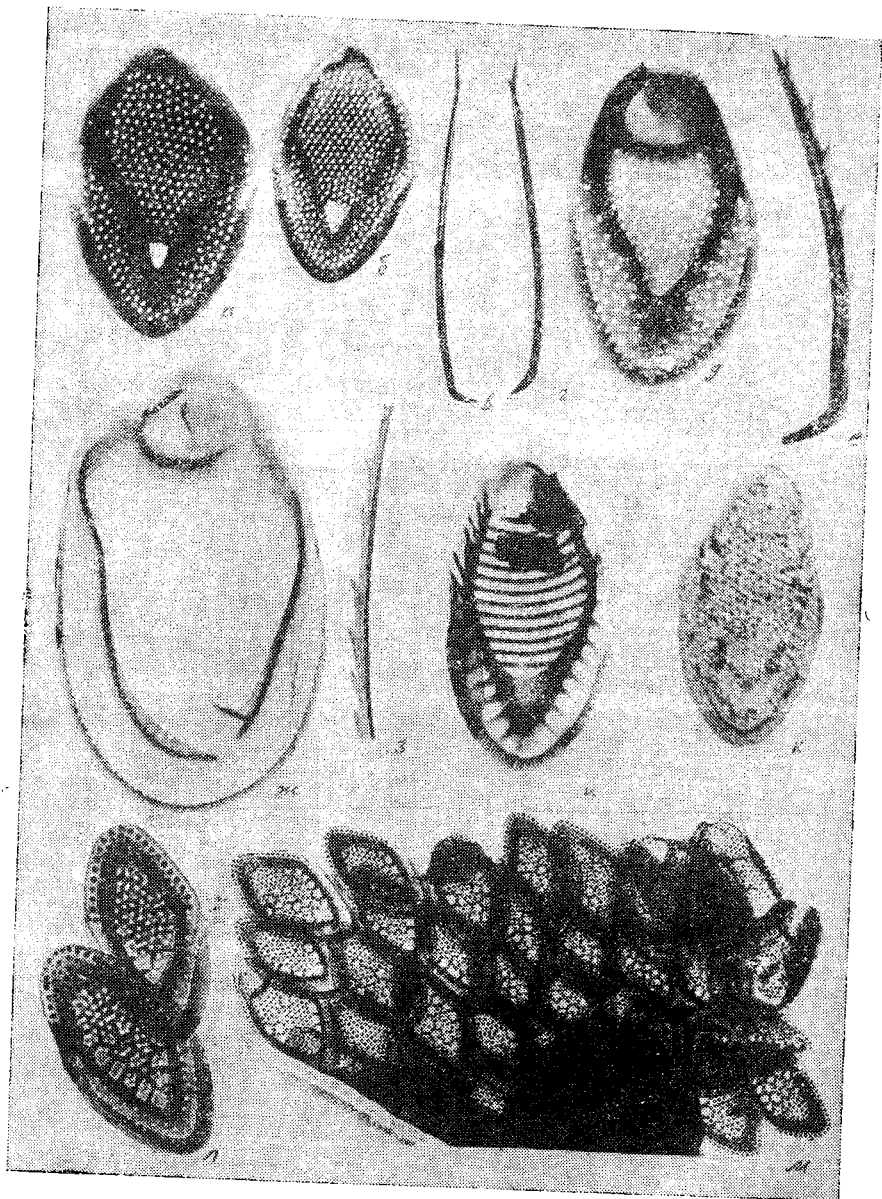


Таблица III

а—г — чешуйки и шипы *Mallomonas tonsurata* Teiling, д—е — чешуйка и шип *Mallomonas monograptus* Harris et Bradley, ж—з — чешуйка и апикальный конец шипа *Mallomonas elongata* Reverdin, и — чешуйка *Mallomonas striata* Asmund, к — чешуйка *Mallomonas papillosa* (Harris et Bradley) Harris var. *papillosa*, л—м — чешуйки *Mallomonas annulata* Harris.

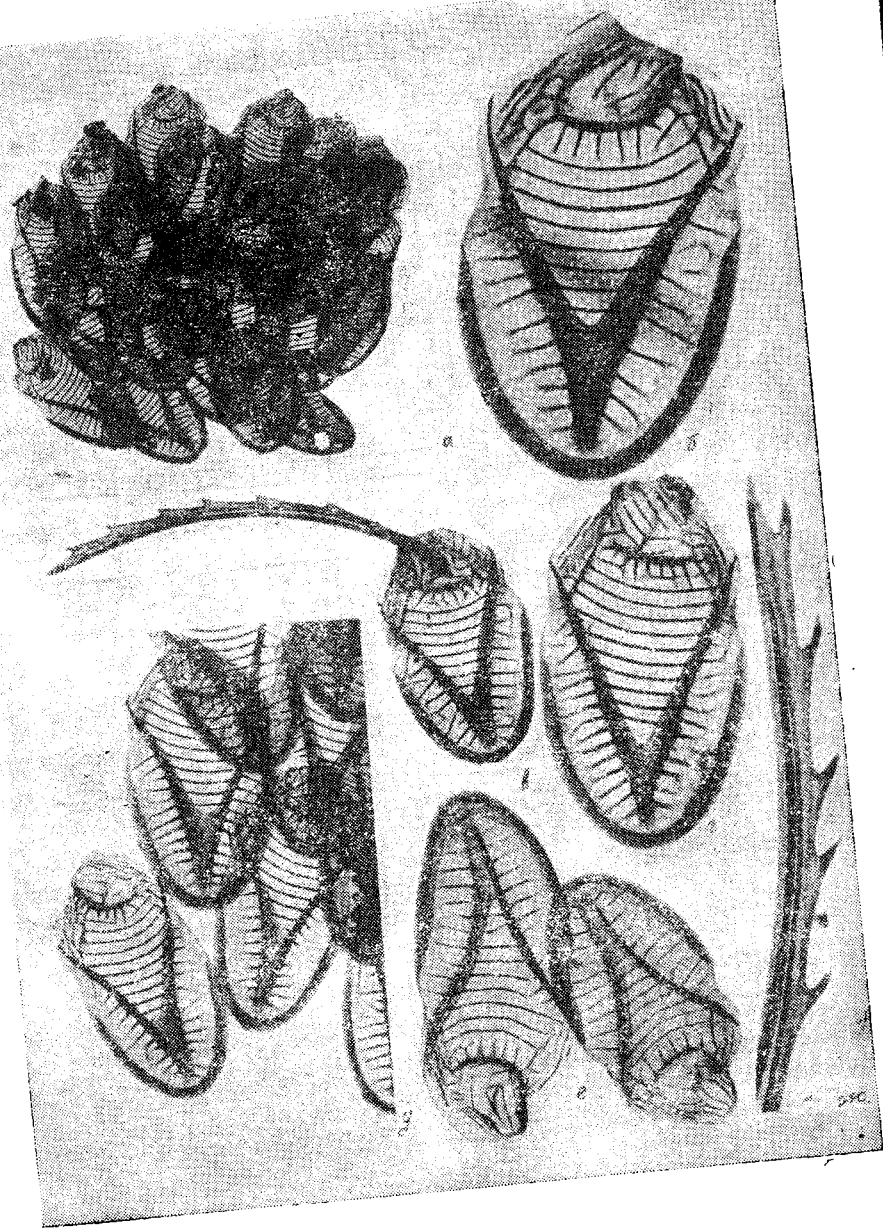


Таблица IV
 а—ж — *Mallomonas corcontica* (Kalina) Peterfi et Momeu; а—д — фрагменты панциря, б, г, е — отдельные чешуйки, в — чешуйка с шипом, ж — апикальный конец чешуйки.

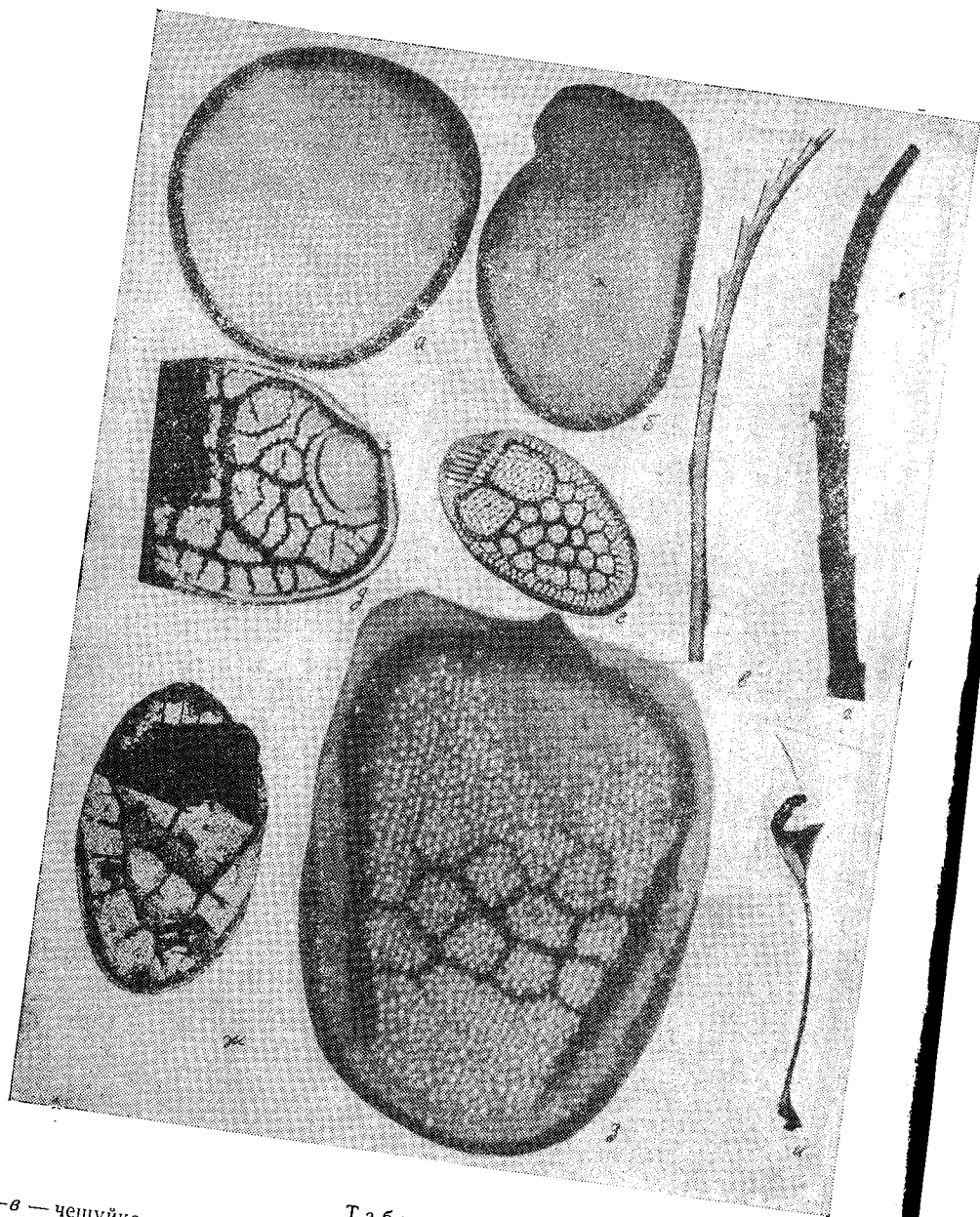


Таблица V

а—в — чешуйка и шип *Mallomonas caudata* Ivanov, г, з — апикальный конец шипа и чешуйка *Mallomonas punctifera* Korshikov, д — дистальная часть чешуйки *Mallomonas heterospina* Lund., е, и — чешуйка и шип *Mallomonas multiunca* Assmund, ж — чешуйка *Mallomonas pugio* Bradley.



Т а б л и ц а VI
а—ж — чешуйка *Mallomonas allorgei* (Deflandre) Conrad.

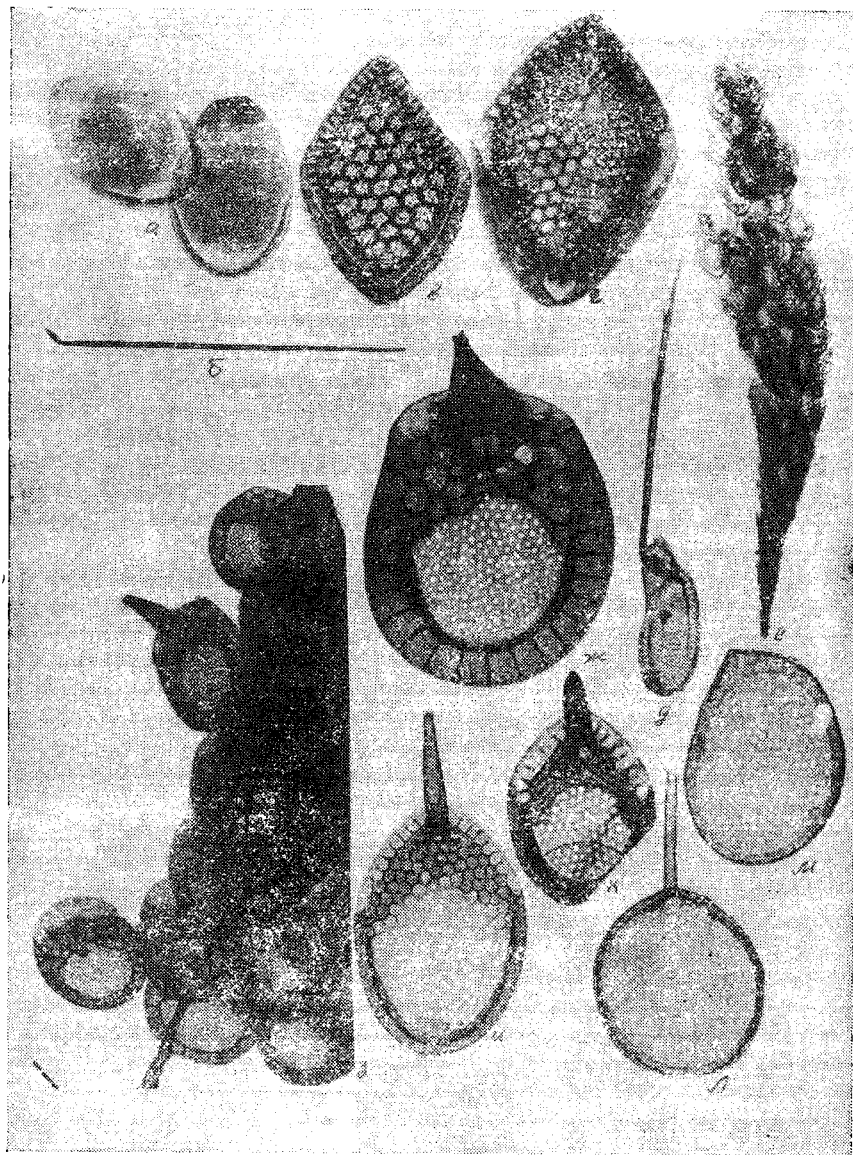


Таблица VII

а—б — чешуйки и шип *Mallomonas hamata* Asmund, *в* — чешуйка *Mallomonas pumilio* Harris et Bradley *г* — чешуйка *Mallomonas eoa* Takahashi, *д* — чешуйка с шипом *Mallomonas acrocomos* Ruttner, *е* — фрагмент панциря *Mallomonas acrocomos*, *ж—з* — чешуйка и фрагмент панциря *Synura uvella* Ehrenberg emend Korshikov, *и* — чешуйка *Synura spinosa* Korshikov f. *spinosa*, *к* — чешуйка *Synura echinulata* Korshikov f. *echinulata*, *л—м* — чешуйки *Synura sphagnicola* (Korshikov) Korshikov.

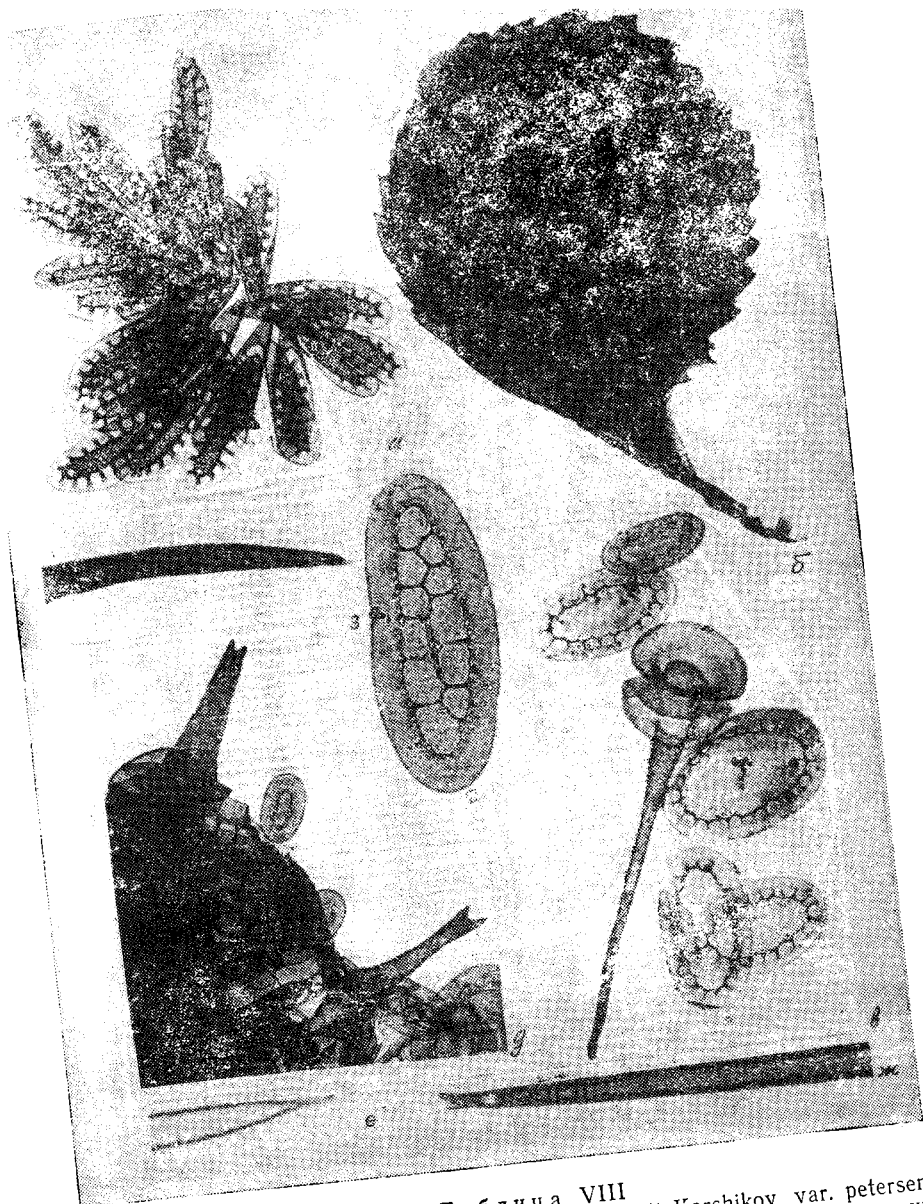
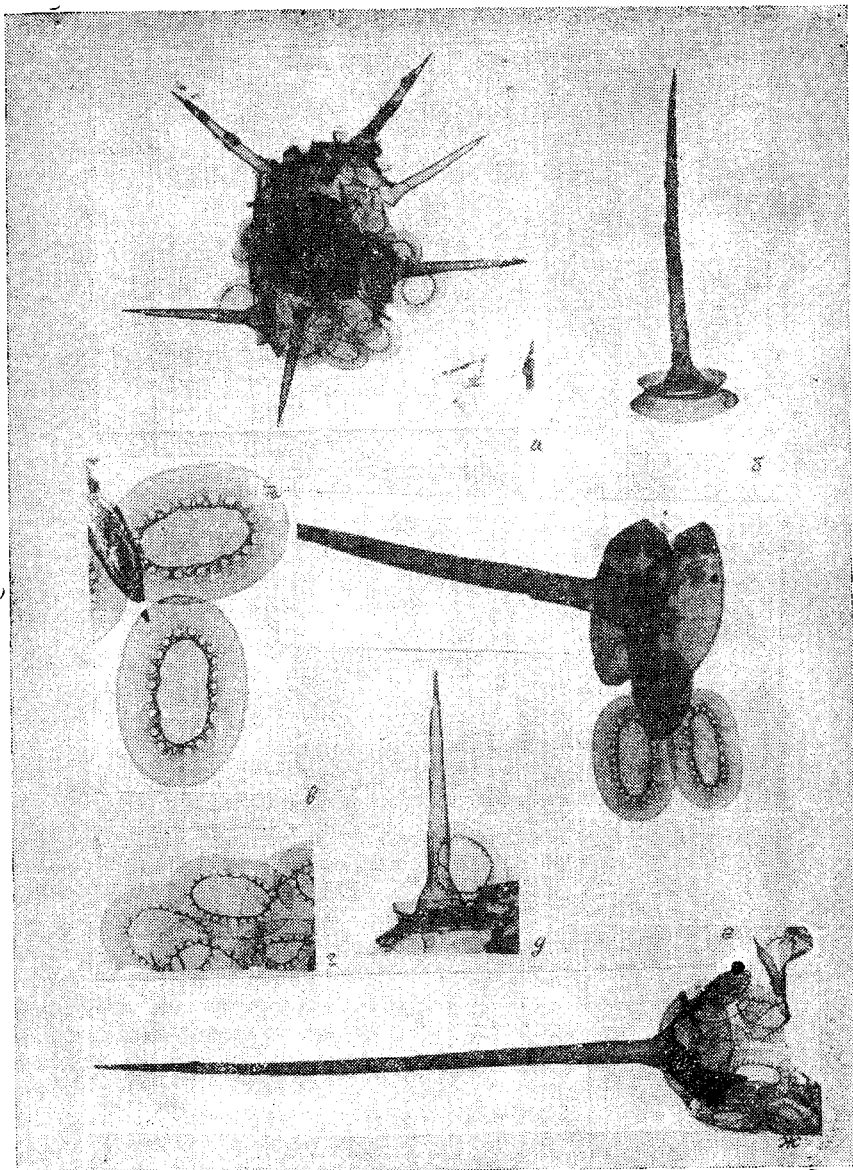


Таблица VIII
а — чешуйки базальной части стебля *Synura petersenii* Korshikov var. *petersenii*,
б — циста, еще не лишенная панциря *Synura petersenii*, в — чешуйка и шип
Chrysosphaerella brevispina Korshikov, г — отдельная чешуйка *Chrysosphaerella*
longispina Lauterborn, д — фрагмент панциря *Chrysosphaerella longispina*, е —
боковая проекция шипа *Chrysosphaerella coronacircumspina* var. *grandibasa* Bal-
pov var. *nova*, ж — прямая проекция шипа *Chrysosphaerella coronacircumspina*
Wujek et Kristiansen var. *coronacircumspina*, з — боковая проекция шипа *Chrysos-*
phaerella coronacircumspina var. *coronacircumspina*.



Т а б л и ц а IX

a, г, д — *Chrysosphaerella coronacircumspina* var. *grandibasa* Balonov var. *nova*,
б, в, е, ж — *Chrysosphaerella coronacircumspina* Wujek et Kristiansen var. *coro-*
nacircumspina, *a* — панцирь клетки, *б* — наиболее короткий шип типовой формы,
в, г — чешуйки, *д, е, ж* — фрагменты панцирей.

ФИТОПЛАНКТОН И ЕГО ФОТОСИНТЕТИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ В ПРИБРЕЖНОЙ ЗОНЕ ВОЛЖСКОГО ПЛЕСА РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Фитопланктон открытых участков Рыбинского водохранилища изучен к настоящему времени достаточно подробно. Имеющиеся данные позволяют оценить и его первичную продукцию [2, 18]. Изучению фитопланктона прибрежной зоны и его продукции также посвящено довольно большое количество работ [1, 5, 9, 10, 13, 16, 19—21]. Однако проведенные исследования еще не дают полного представления о развитии фитопланктона на мелководных участках водохранилища, что связано с большей неоднородностью фитопланктона в прибрежье по сравнению с глубоководными участками, зависимостью от колебаний уровня водоема и происходящих в нем сукцессионных изменений. В связи с этим, учитывая большую площадь, занимаемую мелководными участками, дальнейшее изучение прибрежного фитопланктона представляет, на наш взгляд, значительный интерес.

В 1977 г. при изучении перифитона прибрежной зоны Волжского плеса водохранилища нами были одновременно собраны данные по фитопланктону, а также предпринята попытка оценки его потенциальной фотосинтетической активности.

Пробы отбирались на 2 станциях Волжского плеса, одна из которых находилась в Спидинском заливе р. Сутки и характеризует закрытое прибрежье, а другая — в районе восточного побережья о-ва Хохотка и характеризует незащищенное мелководье. Более подробные сведения о станциях — в статье В. Г. Девяткина (наст. кн.).

Пробы отбирались 3—4 раза в месяц с середины мая до конца сентября на глубине 0.5 м батометром Рутнера. Концентрация проб производилась с помощью фильтров «Сыппор» № 2. Обрабатывались пробы по стандартной методике, принятой в Институте биологии внутренних вод АН СССР [6]. Интенсивность фотосинтеза определялась скляночным методом в его кислородной модификации [15, 17] Круглые склянки с притертыми пробками объемом около 150 мл из тонкого стекла наполнялись из того же объема воды, что и количественная проба фитопланктона. Опытные

склянки в 2—3 повторностях «темные» и 3—5 «светлые» экспонировались в прибрежной зоне водоема на глубине 0.25 м в течение суток в приподнятой над дном металлической сетке.

Сезонная динамика развития фитопланктона

В середине мая при общей биомассе фитопланктона 4—6 г/м³ наряду с диатомовыми существенную роль играли пиропитовые водоросли. Руководящими видами в районе закрытого побережья среди диатомовых были *Melosira italica* (Ehr.) Kütz.¹ в сопровождении *M. granulata* (Ehr.) Ralfs. и *Stephanodiscus incognitus* Kuzmin et Genkal, а в районе открытого — *Stephanodiscus tenuis* Hust. в сопровождении *St. incognitus*.

Среди пиропитовых на обеих станциях доминировали *Cryptomonas marssonii* Skuja и *Cr. ovata* Ehr.

В конце мая наблюдался резкий подъем обилия диатомовых водорослей, обусловивших весенний максимум развития фитопланктона. В закрытом побережье в этот момент доминировала *Melosira italica* (до 6 г/м³) и *M. granulata* (3.0 г/м³), в открытом — *Stephanodiscus tenuis* (7 г/м³).

Весенний подъем обилия диатомовых оказался непродолжительным и уже в начале июня их биомасса заметно понизилась на фоне возросшей биомассы пиропитовых водорослей (рис. 1). Лишь в открытом побережье наблюдался новый короткий подъем численности и биомассы диатомей в начале июня (рис. 1). В закрытом побережье по-прежнему доминировали *Melosira italica* и *M. granulata*, а в открытом относительная роль весенних руководящих форм *Stephanodiscus tenuis* и *Melosira italica* постепенно сокращалась и в конце июня доминировала *Melosira varians* Ag. в сопровождении *M. granulata*. Среди пиропитовых, на обеих станциях, как и в мае, преобладали криптомонады, но теперь уже в сопровождении *Glenodinium quadridens* (Stein) Schiller и *Peridinium* sp. Возросла относительная роль зеленых водорослей, среди которых наибольшей биомассой обладала *Pandorina morum* (Müll.) Borg.

В начале июля в открытом побережье наблюдался новый небольшой подъем численности диатомовых, обусловленный развитием *Melosira varians* (биомасса до 2 г/м³). В это же время прослеживалось максимальное за всю вегетацию развитие синезеленых (*Microcystis aeruginosa* Kütz. — рис. 1). Однако к концу месяца обилие этих видов, как и всего планктона открытого побережья, понизилось, а руководящая роль вновь перешла к *Stephanodiscus tenuis*, *Melosira granulata* и *M. italica*.

В закрытом побережье относительная роль диатомовых и синезеленых в течение июля была ниже, а пиропитовых и зеленых —

¹ Авторы видов приводятся лишь при первом упоминании.

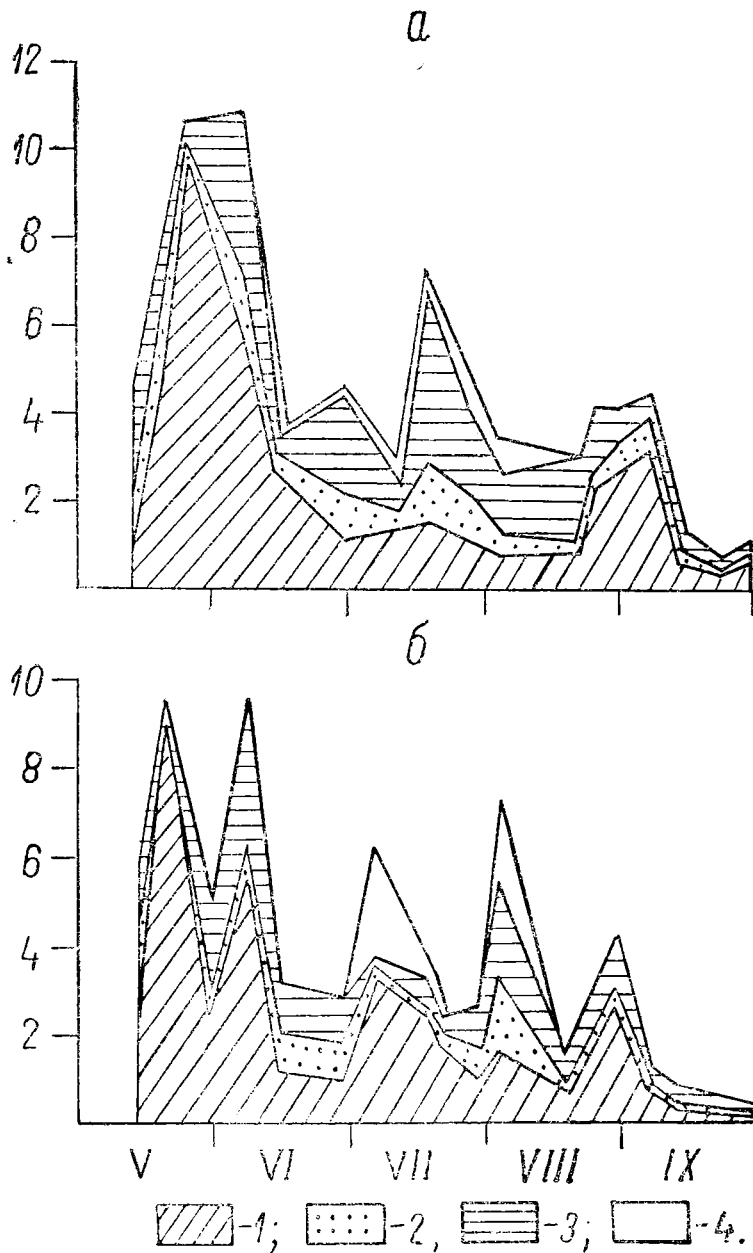


Рис. 1. Динамика изменений биомассы основных групп фитопланктона в районе ст. 1 (а) и 2 (б) в 1977 г.

1 — диатомовые, 2 — зеленые, 3 — пиррофитовые, 4 — синезеленые водоросли.
По оси ординат — биомасса, г/м³, по оси абсцисс — месяцы.

выше. Набор доминирующих видов закрытого побережья по сравнению с июнем не изменился.

Новый, довольно значительный, уже четвертый с начала вегетации подъем обилия наблюдался в открытом побережье в начале августа. В это время примерно в равном соотношении развивались представители всех 4 основных групп водорослей прибрежной зоны с преобладанием среди диатомовых *Stephanodiscus tenuis*, зеленых — *Pandorina morum*, пирофитовых — *Cryptomonas marssonii* и *Cr. ovata*, а синезеленых — *Microcystis aeruginosa* и *Anabaena scheremetievi* Elenk. В закрытом побережье при общем снижении биомассы по сравнению с июлем еще более возросла относительная роль пирофитовых водорослей (*Cryptomonas marssonii*, *Cr. ovata*).

Начало осеннего подъема обилия диатомовых, выраженное на обеих станциях сравнительно слабо, наблюдалось в конце августа. В закрытом побережье оно было связано с развитием оставшихся в числе доминантов в течение всего вегетационного периода *Melosira italica* и *M. granulata*, к которым присоединилась *M. islandica* O. Müll. Первые 2 вида продолжали преобладать до конца сентября, тогда как *Melosira islandica* в середине этого месяца была замещена *Stephanodiscus binderanus* (Kütz.) Krieg.. В открытом побережье доминировавший среди диатомовых в начале августа *Stephanodiscus tenuis* был сменен в середине этого месяца *Melosira granulata* в сопровождении *M. italica*, определившими осенний пик диатомовых. На его спаде короткое время доминировал *Stephanodiscus incognitus*, а с середины сентября — *Stephanodiscus binderanus*.

Общая биомасса фитопланктона в начале сентября заметно понизилась и начиная со второй его декады и до конца месяца не превышала 0.6—1.0 г/м³.

Таким образом, благодаря сравнительно частому отбору проб, основные особенности динамики развития прибрежного фитопланктона обрисовываются достаточно отчетливо. Полученные данные свидетельствуют о значительных различиях как динамики изменений общей биомассы фитопланктона, так и отдельных составляющих его групп водорослей в открытом побережье по сравнению с закрытым. Если судить по литературным данным о фитопланктоне русловых участков Волжского плеса [2, 18], то не трудно заметить весьма существенные отличия планктона побережья от планктона пелагиали в наборе руководящих видов и в соотношении руководящих групп водорослей.

Так, в закрытом побережье картина развития фитопланктона более «классична», чем в открытом. Мощный весенний и более слабый осенний подъемы численности и биомассы фитопланктона, обусловленные главным образом диатомовыми, сочетаются с летним максимумом пирофитовых и зеленых водорослей. Динамика изменений фитопланктона открытого побережья более сложна. Резкие подъемы обилия водорослей сочетаются здесь с не менее

резкими спадами, что, возможно, в какой-то степени обусловлено характерными для Рыбинского водохранилища сгонно-нагонными явлениями. Пирофитовые и зеленые водоросли играют в открытом прибрежье несколько меньшую роль, чем в закрытом, хотя летние пики обилия фитопланктона связаны обычно с развитием именно этих групп водорослей и лишь в начале июля и августе — также и синезеленых. Вообще же развитие последних, хотя и было в открытом прибрежье несколько более интенсивным, чем в закрытом, отличалось низким уровнем (рис. 1), что особенно заметно на фоне массового развития синезеленых на русловых станциях Волжского плеса.

Усреднение по месяцам (средняя арифметическая) в значительной степени нивелирует наблюдавшиеся в отдельные сроки различия между открытым и закрытым прибрежьем как общей биомассы фитопланктона, так и основных его групп. Среднесезонные значения биомассы также близки. Можно отметить лишь несколько бóльшую роль зеленых и пирофитовых водорослей в открытом прибрежье и диатомовых и синезеленых — в закрытом (табл. 1). Средневегетационная биомасса фитопланктона почти не изменилась по сравнению с 1971 г., но стала заметно выше, чем в 1953—1955 г. (табл. 2).

Таблица 1

Среднемесячные значения биомассы фитопланктона в 1977 г., г/м³

Местонахождение	Группы водорослей	Месяцы					В среднем
		V	VI	VII	VIII	IX	
Закрытое прибрежье, ст. 1	диатомовые	5.464	3.092	1.290	1.530	1.060	2.487
	зеленые	0.508	0.836	1.566	0.432	0.220	0.712
	пирофитовые	1.114	1.042	2.806	1.362	0.404	1.345
	синезеленые	0.240	0.088	0.488	0.230	0.002	0.209
	общая биомасса	7.326	5.058	6.200	3.620	1.710	4.782
Открытое прибрежье, ст. 2	диатомовые	5.304	2.574	2.010	1.590	0.540	2.403
	зеленые	0.118	0.572	0.320	0.760	0.080	0.370
	пирофитовые	0.726	2.014	0.536	1.228	0.190	0.938
	синезеленые	0.000	0.014	0.724	0.624	0.012	0.274
	общая биомасса	6.170	5.190	3.620	4.350	0.830	4.032

Различия в наборе руководящих видов открытого и закрытого прибрежья также невелики. Можно отметить лишь интересный факт значительного развития *Melosira varians* летом в открытом прибрежье (табл. 3). Этот вид, по-видимому, гетеротопный, в массе встречался в составе перифитона, но лишь весной и осенью. В планктоне русловых станций Волжского плеса массовое развитие этого вида не отмечено.

Биомасса фитопланктона в прибрежье в разные годы наблюдений, г/м³

Год	Номера станций	Группы водорослей				Общая биомасса
		диатомовые	зеленые	пирофитовые	синезеленые	
1953	4	0.67	0.36	—	0.11	1.7
1954	4	0.09	0.07	—	0.10	0.38
1955	4	0.94	0.23	—	0.97	2.6
1971	4	3.8	0.6	—	0.3	4.90
1977	2	2.40	0.37	0.94	0.27	4.03
1977	1	2.49	0.71	1.34	0.21	4.78

Примечание. 1953–1955 — по К. А. Гусевой [5], 1971 — по Е. Л. Башкатовой [1].

Более существенны различия в соотношении руководящих видов открытого и закрытого прибрежья. Так, в закрытом прибрежье около 40% средневегетационной биомассы фитопланктона дают *Melosira italica* и *M. granulata*, а в открытом — лишь 13. В то же время почти 30% среднесезонной биомассы открытого прибрежья приходится на долю *Stephanodiscus tenuis*, а закрытого — только 5% (табл. 3). Столь значительное развитие последнего вида, если судить по литературным данным, не характерно для фитопланктона русловых станций.

Имеющиеся литературные данные в силу их немногочисленности не позволяют представить картину многолетних изменений прибрежной планктонной альгофлоры Волжского плеса с полной отчетливостью. Однако они в сочетании с результатами наших наблюдений позволяют все же отметить общую тенденцию усиления эвтрофирования этого участка водохранилища. Так, А. Д. Приймаченко [13], характеризуя прибрежный фитопланктон водохранилища в целом, отмечает, что весной (начало июня) доминируют *Melosira italica*, *M. granulata* и *Asterionella formosa* Nass. Осенью (сентябрь) ведущая роль принадлежит синезеленым (*Microcystis aeruginosa*) и диатомовым (*Melosira italica*). Летом (июль, август) руководящую роль также играют диатомовые и синезеленые водоросли, среди которых трудно выделить основных доминантов, так как А. Д. Приймаченко одновременно упоминает около 2 десятков различных видов. Другие группы водорослей (зеленые, эвгленовые, пирофитовые и золотистые), несмотря на постоянное участие в формировании прибрежного фитопланктона, не играют в нем заметной роли по биомассе. Большинство отмеченных А. Д. Приймаченко в качестве руководящих видов являются олигосапробами — β — мезосапробами, что, по-видимому, было характерно и для Волжского плеса водохранилища.

Биомасса руководящих видов фитопланктона в разные месяцы
вегетационного периода 1977 г.

Номера станций	Руководящие виды	Месяцы					В среднем за вегетационный период
		V	VI	VII	VIII	IX	
1	Melosira italica	3344	842	544	284	154	1054
		46	17	9	8	15	22
	M. granulata	1312	1462	248	576	312	782
		18	29	4	16	18	16
	M. varians	0	106	36	0	0	28
		0	2	1	0	0	0.6
	Stephanodiscus tenuis	384	486	344	16	22	252
		5	10	5	1	1	5
	Pandorina morum	192	594	298	64	0	330
		3	12	5	2	0	5
2	Cryptomonas marssonii	804	884	528	542	102	572
		11	17	8	15	6	12
	Cr. ovata	236	456	324	418	28	292
		3	9	5	12	2	6
	Melosira italica	716	412	152	376	28	336
		12	8	4	9	3	8
	M. granulata	104	330	404	290	6	206
		2	4	11	7	1	5
	M. varians	56	286	1280	0	0	324
		1	6	35	0	0	8
	Stephanodiscus tenuis	3728	1256	300	350	10	1130
		60	24	8	8	2	28
	Pandorina morum	46	182	34	450	16	146
		1	4	1	10	2	4
	Cryptomonas marssonii	242	852	182	616	80	394
		4	16	5	14	10	10
	Cr. ovata	296	348	62	362	30	220
		5	7	2	8	4	5

Примечание. Числитель — биомасса, мг/м³, знаменатель — биомасса данного вида, % от общей.

Иная картина наблюдалась через 2 десятилетия. Так, по данным Е. Л. Башкатовой [1] в 1971—1972 гг. весной руководящими видами в прибрежье Волжского плеса были *Stephanodiscus hantzschii* Grun. (видимо, это *Stephanodiscus incognitus* Kuzmin et Genkal [3, 4]) и *Diatoma elongatum* (Lyngh.) Ag. Летом доминировали *Stephanodiscus subtilis* (Van Goor) A. Cl. (*-Skeletonema sub-*

salsum (A. Cl.) Bethge [7, 22]. и *Stephanodiscus binderanus* Kütz. в сопровождении синезеленых. Осенью доминировали диатомовые с руководящим видом *Stephanodiscus binderanus*. Присутствие в 1971—1972 гг. в качестве одного из основных доминантов *Stephanodiscus incognitus*, являющегося показателем α -мезосапробных условий [3], — явный признак эвтрофирования.

В 1977 г. среди диатомовых закрытого побережья доминировали *Melosira italica* и *M. granulata*, а открытого — *Stephanodiscus tenuis* и *Melosira varians*. Следует отметить, что *Stephanodiscus tenuis* не отмечался предыдущими исследователями прибрежной альгофлоры. В то же время — это массовый вид заметно эвтрофированного Иваньковского водохранилища [8].

Основные доминанты 1971—1972 гг. играли в 1977 г. подчиненную роль, но в то же время впервые наблюдалось массовое развитие криптомонад, являющихся показателями высокого содержания растворенного органического вещества.

Таким образом, сопоставление данных 1971—1972 гг. и наших с данными 1953—1955 достаточно убедительно свидетельствует о возросшем уровне трофии Волжского плеса водохранилища.

Фотосинтетическая активность фитопланктона

Определение продукции фитопланктона мелководных участков Рыбинского водохранилища проводилось радиоуглеродным методом Ю. И. Сорокиным и Д. М. Стариковой в 1967—1968 гг. [19—21], а также в 1972 г. Г. Л. Марголиной [9]. Кроме того, в 1971—1972 гг. изучение динамики фотосинтеза прибрежного фитопланктона выполнено И. Л. Пыриной, Е. Л. Башкатовой и Л. Е. Сигаревой [16]. Этими исследователями фотосинтез фитопланктона определялся, как и нами, с помощью кислородного метода на глубине 0.25 м.

Нами наблюдения проводились в 1977 г. на 3 станциях. Две из них — 1-я и 2-я — соответствуют точкам отбора проб фитопланктона, а третья (ст. 2а) находилась в непосредственной близости от восточного берега о-ва Хохотка напротив ст. 2 на глубине 0.3—0.5 м. В июне-августе здесь были залиты водой заросли ивняка (*Salix* sp.), на которых в массе развивались нитчатые водоросли (*Cladophora glomerata* (L.) Kütz.). С начала августа, по мере понижения уровня водохранилища, точки отбора проб воды для определения фотосинтеза фитопланктона постепенно сдвигались здесь вместе с береговой линией к востоку и в конце августа — сентябре оказались за пределами зарослей на мелководном слабо изрезанном песчаном пляже, практически лишенном высшей водной растительности.

Сезонная динамика изменений фотосинтетической активности фитопланктона на ст. 1 и 2 оказалась сходной (рис. 2), несмотря на отмеченные выше различия видового состава. Как в открытом, так и закрытом побережье можно выделить 4 основных пика фотосинтеза. Два из них — весенний в конце мая и слабый осенний

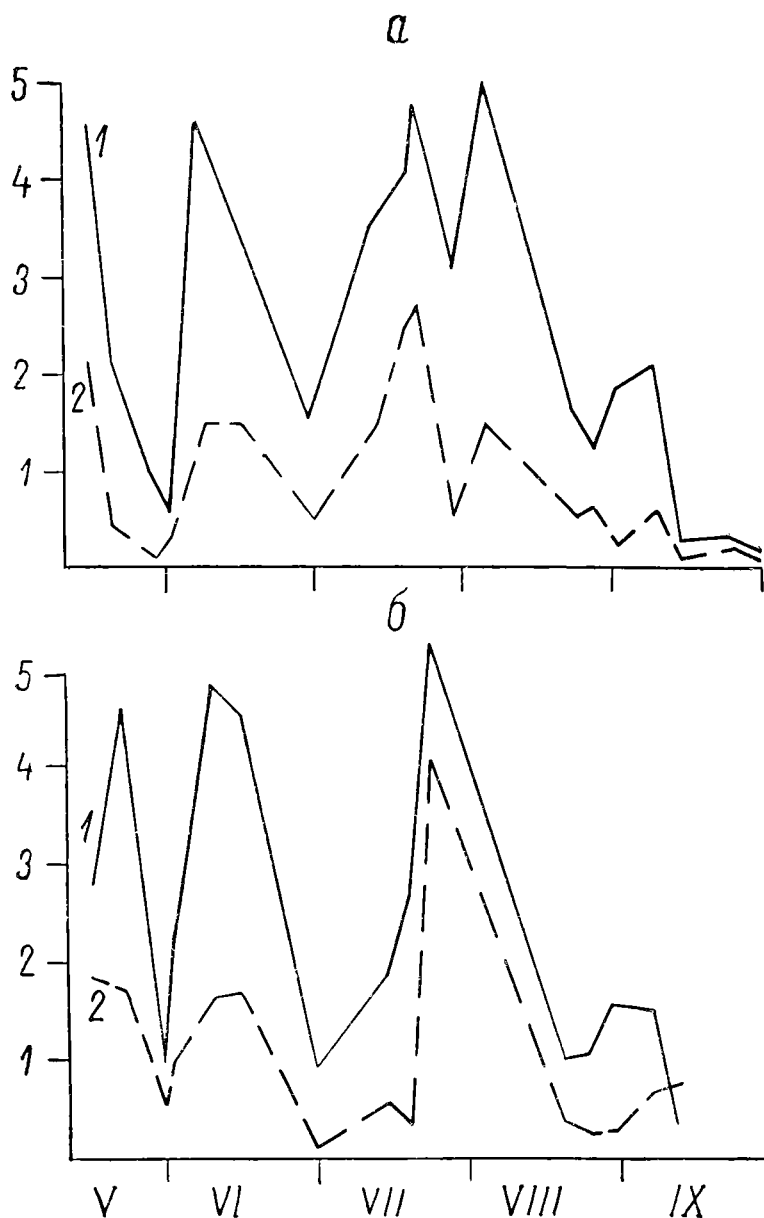


Рис. 2. Динамика изменений валовой продукции фитопланктона (1) и деструкции (2) в районе ст. 1 (а) и 2 (б) в 1977 г.
По оси ординат — продукция и деструкция, $\text{мгO}_2/\text{л}$ в сутки, по оси абсцисс — месяцы.

в конце августа—начале сентября—совпадают по времени с пиками обилия диатомовых водорослей. Подъем фотосинтетической активности в начале июня, по-видимому, связан с массовым развитием криptomonад. Интересно, что Ю. И. Сорокин [20] наблюдал отчетливое понижение фотосинтеза прибрежного фитопланктона в июне, что, по его мнению, связано с провалом в численности фитопланктона, в период между пиками диатомовых и синезеленых водорослей.

В меньшей степени согласуется с динамикой биомассы наблюдавшееся нами увеличение фотосинтеза в конце июля—начале августа. Возможно, оно обусловлено высокой активностью фитопланктона в это время. Вообще, связь между биомассой фитопланктона и интенсивностью его фотосинтеза не очень тесная (рис. 3), хотя, как видно из рисунка, определенным значениям биомассы соответствуют определенные минимальные значения фотосинтетической активности водорослей.

Динамика потребления кислорода в «темных» склянках, в общем, соответствует динамике валового фотосинтеза (рис. 2).

В непосредственной близости от берега (ст. 2а) динамика фотосинтетической активности характеризуется выраженным подъ-

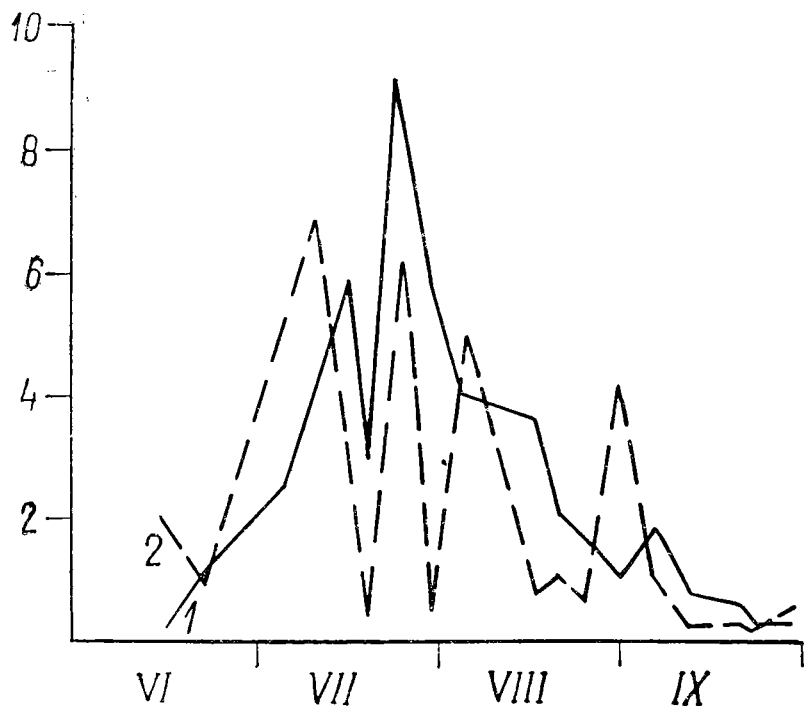


Рис. 3. Валовая продукция (1) фитопланктона и деструкция (2) в районе ст. 2а в 1977 г.

Остальные обозначения те же, что и на рис. 2.

смом в середине лета (в мае наблюдения не проводились), причем максимальная величина валовой продукции достигала 9 мг O_2 /л, превышая, таким образом, максимальную интенсивность фотосинтеза удаленных от берега станций почти в 2 раза (рис. 4). В отличие от других станций, соответствия между ходом изменений валового фотосинтеза и деструкции здесь не наблюдалось (рис. 4). Последняя в ряде случаев превышала валовую продукцию, что, в общем, не было характерным для более глубоководных участков побережья (рис. 2).

Суточное потребление кислорода в среднем за вегетационный период на ст. 1 и 2 составляло 0.9—1.0 мг O_2 /л (около 40% валовой продукции), а на ст. 2а — более 1.5 мг O_2 /л (табл. 4). Таким образом, интенсивность аэробных деструкционных процессов в прибрежной зоне заметно выше, чем на глубоководных участках, что уже отмечалось другими исследователями [10].

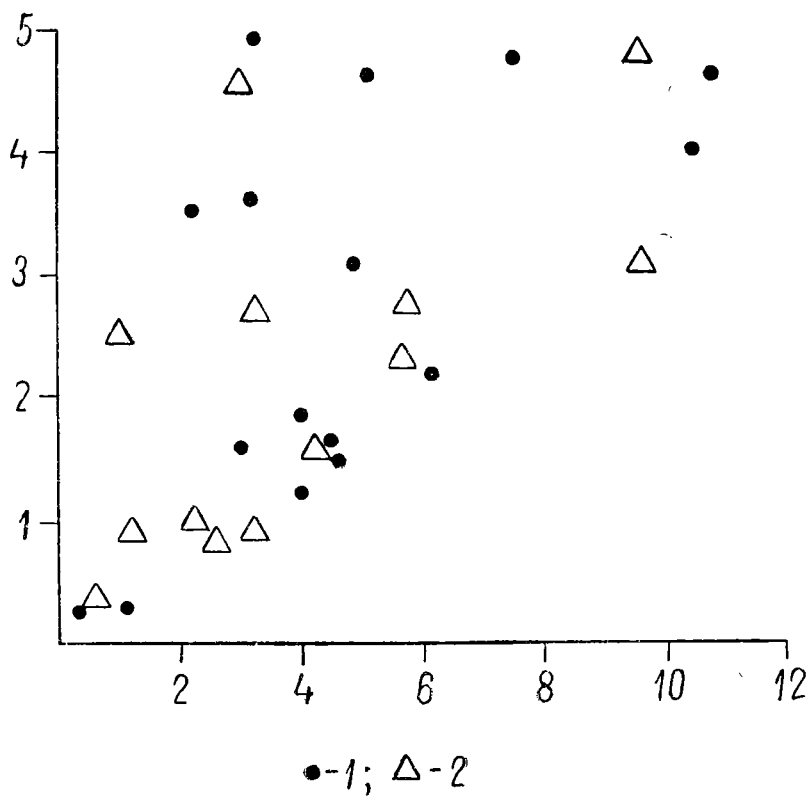


Рис. 4. Зависимость интенсивности фотосинтеза фитопланктона от его биомассы в 1977 г. 1 — в районе ст. 1, 2 — ст. 2.

По оси ординат — валовая продукция фитопланктона, мг O_2 /л в сутки, по оси абсцисс — биомасса, г/м³.

Деструкция на разных станциях прибрежной зоны (данные 1977 г.)

Номера станций	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	В среднем за вегетационный период
1	$\frac{0.78}{37}$	$\frac{1.16}{36}$	$\frac{1.78}{46}$	$\frac{0.72}{30}$	$\frac{0.25}{35}$	$\frac{0.93}{38}$
2	$\frac{1.08}{39}$	$\frac{1.10}{35}$	$\frac{1.65}{48}$	$\frac{0.33}{28}$	$\frac{0.72}{50}$	$\frac{0.98}{41}$
2-а	—	$\frac{1.50}{227}$	$\frac{2.41}{41}$	$\frac{2.27}{93}$	$\frac{0.34}{39}$	$\frac{1.63}{66}$

Примечание. Числитель — деструкция, мг O_2 /л сутки, знаменатель — деструкция, % от валовой продукции.

Важным показателем физиологического состояния фитопланктона является скорость продуцирования органического вещества единицы его биомассы при оптимальных условиях освещенности [11]. Об этом можно судить по величине так называемого Ф/Б коэффициента. Нами для фитопланктона прибрежной зоны получены сравнительно высокие значения этого показателя (табл. 5). Обычно соотношение Ф/Б колебалось в пределах 0.3—0.6, тогда как для фитопланктона пелагиали волжских водохранилищ характерны значения Ф/Б около 0.3 [12]. В той же работе для фитопланктона сильно эвтрофированных устьевых участков Оки отмечены значения Ф/Б около 0.7. Полученные нами в некоторых случаях величины Ф/Б более 0.7, возможно, связаны с ошибкой при определении биомассы, как на это указывает И. Л. Пырина [14]. В то же время они отмечались при высоких показателях развития пиропитовых и зеленых водорослей, отличающихся, как известно, повышенной физиологической активностью.

Видимо, высокие значения коэффициента Ф/Б вообще характерны для фитопланктона прибрежной зоны. Так, сопоставление данных Е. Л. Башкатовой [1] и И. Л. Пыриной с соавторами [16] показывает, что при средней биомассе фитопланктона в районе полужакрытого побережья 4.9 и 8.1 г/м³ в мае—сентябре 1971 г. и в мае—июле 1972 г. соответственно, интенсивность фотосинтеза составляла 2.48 и 4.92 мг O_2 /л в сутки (рассчитанная нами средне-взвешенная по месяцам). Отношение Ф/Б равнялось, таким образом, в 1971 г. 0.51, а в 1972 — 0.61. В то же время Ф/Б коэффициент для русловой станции, судя по данным тех же авторов, был равен в 1971 г. 0.23, а в 1972 — 0.16.

Если произвести подобный расчет для наших данных 1977 г. (табл. 6), то значения Ф/Б окажутся равными 0.51 и 0.59 для ст. 1

Значение Ф/Б коэффициентов в разное время вегетационного периода,
мг О в сутки/мг биомассы в сыром весе

Ст. 1		Ст. 2	
Дата	Ф/Б	Дата	Ф/Б
16 V	0.90	16 V	0.49
19 V	0.35	20 V	0.48
7 VI	0.42	30 V	0.29
14 VI	1.12	1 VI	0.41
30 VI	0.34	8 VI	0.50
12 VII	1.57	15 VI	1.46
18 VII	0.38	29 VI	0.34
19 VII	0.63	18 VII	0.84
27 VII	0.64	19 VIII	0.82
4 VIII	1.55	29 VIII	0.37
22 VIII	0.52	12 IX	0,67
25 VIII	0.30	—	—
31 VIII	0.45	—	—
8 IX	0.47	—	—
13 IX	0.32	—	—
23 IX	0.64	—	—
27 IX	0.17	—	—

Таблица 6

Валовая продукция фитопланктона (усредненные данные) на глубине
оптимального фотосинтеза, мг O_2 /л·сутки

Номера станций	Год	Месяцы					В среднем за вегетационный период
		май	июнь	июль	август	сентябрь	
1 Г ¹	1971	1.74(2)	0.97(4)	2.30(3)	1.64(3)	0.26(2)	1.38
4 М ¹	1971	2.52(2)	2.67(4)	3.86(3)	3.00(3)	0.34(2)	2.48
2	1977	2.77(3)	3.14(4)	3.42(3)	1.19(3)	1.44(2)	2.39
2-а	1977	—	0,66(2)	5.86(4)	2.43(5)	0.88(5)	2.46
1	1977	2.10(4)	3.21(4)	3.84(4)	2.40(4)	0.71(4)	2.45

Примечание. ¹—рассчитано по [16]. В скобках—число определений.

и 2 соответственно, т. е. близкими к полученным для полузакрытого прибрежья (ст. 4) в 1971—1972 гг.

Таким образом, фитопланктон прибрежной зоны Волжского плеса Рыбинского водохранилища в 1977 г. имел существенные различия по сравнению с 1953—1955 и 1971—1972 гг. прежде всего по набору доминирующих видов. По сравнению с 1971—1972 гг. резко возросла роль пиропитовых водорослей.

Наблюдаемые различия состава руководящих видов, видимо, в значительной мере обусловлены межгодовыми колебаниями в развитии прибрежной альгофлоры, возможно, еще большими, чем на глубоководных участках водохранилища. Однако известную роль здесь, несомненно, играет антропогенное эвтрофирование Волжского плеса, отмечаемое и другими исследователями [2]. Видимо, именно с этим фактором связано массовое развитие криптононад в 1977 г.

Общий уровень количественного развития фитопланктона по сравнению с 1971—1972 гг. почти не изменился. Как и в предыдущие годы, синезеленые играют в фитопланктоне прибрежной зоны сравнительно небольшую роль, что особенно заметно на фоне их массового развития в планктоне русловых станций Волжского плеса [2]. Уровень продуктивности фитопланктона по сравнению с 1971—1972 гг. изменился мало. В то же время высокие значения Ф/Б коэффициента указывают на высокую его обеспеченность биогенными веществами, что также, по-видимому, является одним из свидетельств антропогенного эвтрофирования этого участка водохранилища.

Полученные данные свидетельствуют о весьма значительных различиях фитопланктона прибрежной зоны, в том числе в защищенных ее участках, по сравнению с фитопланктоном русловых станций.

Л и т е р а т у р а

1. Башкатова Е. Л. Фитопланктон прибрежной зоны Рыбинского водохранилища по наблюдениям 1971—1972 гг.— В кн.: Гидробиологический режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ. Ярославль, 1976, с. 84—105.

2. Волга и ее жизнь. Л., 1978. 348 с.

3. Генкал С. И., Кузьмин Г. В. Новые таксоны рода *Stephanodiscus* Ehr. (Bacillariophyta) — Бот. ж., 1978, т. 63, № 9, с. 1309—1312.

4. Генкал С. И., Кузьмин Г. В. Новые данные о структуре панцирей видов *Stephanodiscus* Ehr. (Bacillariophyta). — Бот. ж., т. 63, № 12, с. 1705—1709.

5. Гусева К. А. Влияние режима уровня Рыбинского водохранилища на развитие фитопланктона. — Тр. биол. ст. «Борок», 1958, вып. 3, с. 42—124.

6. Кузьмин Г. В. Фитопланктон. Видовой состав и обилие.—

В кн.: Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., 1975, с. 73—87.

7. Кузьмин Г. В., Макарова И. В., Волошко Л. И. О нахождении в Волге малоизвестной диатомовой водоросли *Stephanodiscus subtilis* (Van Goor.) A. Cl. — Гидробиол. ж., 1970, т. 6, вып. 3, с. 95—97.

8. Макарова И. В., Кузьмин Г. В., Рябкова Л. П. Новые данные о тонкой структуре панциря *Thalassiosira incerta* Makar. и *Stephanodiscus tenuis* Hust. (Bacillariophyta). — Новости систематики низших растений. 1976, т. 13, с. 28—31.

9. Марголина Г. Л. Микробиологическая характеристика прибрежной зоны Рыбинского водохранилища. — В кн.: Гидрохимическая деятельность микроорганизмов в водоемах и месторождения полезных ископаемых. М., 1973, с. 76—77.

10. Марголина Г. А., Куклин В. В. Микробиологические процессы в зарослях высших водных растений Рыбинского водохранилища. — В кн.: Гидробиологический режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ. Ярославль, 1976, с. 74—83.

11. Михеева Т. М. Оценка продукционных возможностей единицы биомассы фитопланктона. — В кн.: Биологическая продуктивность эвтрофного озера. М., 1970, с. 50—70.

12. Михеева Т. М., Бусько С. А. К изучению фитопланктона Волги и его продукционных особенностей. — Водные ресурсы, 1975, № 1, с. 101—109.

13. Приймаченко А. Д. Фитопланктон прибрежной зоны Рыбинского водохранилища. — Тр. Ин-та биол. водохр., 1959, вып. 1(4), с. 82—101.

14. Пырина И. Л. Зависимость фотосинтеза фитопланктона от его биомассы и содержания хлорофилла. — В кн.: Микрофлора, фитопланктон и высшая водная растительность внутренних водоемов. Л., 1967, с. 94—103.

15. Пырина И. Л. Первичная продукция фитопланктона. — В кн.: Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., 1975, с. 91—110.

16. Пырина И. Л., Башкатова Е. Л., Сигарева Л. Е. Первичная продукция фитопланктона в мелководной зоне Рыбинского водохранилища в 1971—1972 гг. — В кн.: Гидробиологический режим прибрежных мелководий Верхневолжских водохранилищ. Ярославль, 1976, с. 106—132.

17. Романенко В. И., Кузнецов С. И. Экология организмов пресных водоемов. Лабораторное руководство. Л., 1974. 194 с.

18. Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л., 1972. 364 с.

19. Сорокин Ю. И. Сезонная динамика продуктивности планктона прибрежья и открытой части Волжского плеса Рыбинского водохранилища. — Информ. бюл. «Биол. внутр. вод», 1969, № 3, с. 7—10.

20. Сорокин Ю. И. Сравнительная оценка продуктивности мелководий Волжского плеса Рыбинского водохранилища. — В кн.: Биология и продуктивность пресноводных организмов. Л., 1971, с. 5—22.

21. Старикова Д. М., Сорокин Ю. И. Сезонные наблюдения за динамикой биологических процессов в Волжском плесе Рыбинского водохранилища. — Информ. бюл. «Биол. внутр. вод», 1971, № 11, с. 8—14.

22. Hasle L. R., Evensen D. L. Brackish-water and fresh-water species of the diatom genus *Skeletonema* Grew. I. *Skeletonema subsalsum* (A. Cleve) Bethge. — *Phycologia*, 1975, vol. 14(4), p. 283—297.

**СОСТАВ И БИОМАССА ФИТОПЛАНКТОНА
ИВАНЬКОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА**

В связи с наметившимся в последнее десятилетие эвтрофированием Иваньковского водохранилища [1, 12, 13] — основного источника водоснабжения г. Москвы, особый интерес приобретают материалы ежегодных наблюдений за составом и количеством фитопланктона. В последние годы планктонная альгофлора водохранилища изучалась сотрудниками Института биологии внутренних вод АН СССР [3—6, 9, 10] и ГосНИОРХа [11, 14]. Настоящее сообщение содержит сведения за 1973 г. Данные за этот год, имеющиеся в литературе, довольно ограниченные. Наши наблюдения охватывают вегетационный сезон (с апреля по октябрь) по всей акватории водохранилища, включая мелководья. Последним при изучении антропогенного эвтрофирования водоемов уделяется большое внимание, поскольку именно там происходит первичная трансформация эвтрофирующих веществ.

Интегрированные пробы воды отбирались батометром в фотическом слое (0—2 м — на русле, 0—0.5 м — в прибрежье) на 13 глубоководных станциях, 12 мелководных и 4, расположенных в реках, питающих водохранилище (рис. 1).

Фитопланктон концентрировался последовательно на мембранные фильтры № 5 и № 6 отечественного производства и консервировался кислым иодно-формалиновым фиксатором [8]. Клетки просчитывались в камере типа «Учинская» объемом 0.01 мл. Биомасса вычислялась общепринятым способом, принимая, что 10^3 мкм³ соответствует 1 мг.

В год наблюдения состав фитопланктона был типичным для данного этапа существования водохранилища [9].

Весной по всей акватории господствовали диатомовые. В конце апреля среди них преобладали *Melosira italica* (Ehr.) Kütz., *M. italica* subsp. *subarctica* O. Müll., *Stephanodiscus hantzschii* var. *pusillus* Grun. с биомассой 0.1—0.4 г/м³. К середине мая в Иваньковском плесе оставались доминирующими 2 первые водоросли с биомассой до 2.3 г/м³ в сочетании с *Diatoma elongatum* (Ag.) Lyngb. (0.4—0.9 г/м³). В остальных плесах к этому времени ведущая роль принадлежала *Stephanodiscus tenuis* Hust. (1.1—

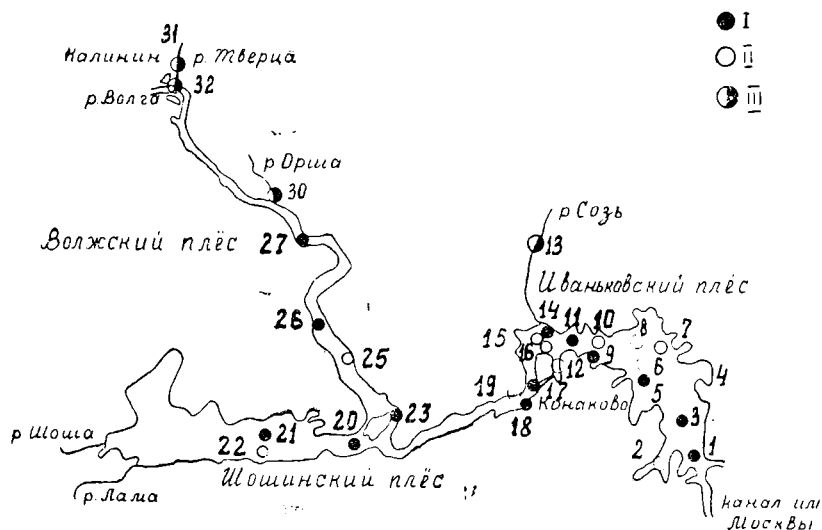


Рис. 1. Расположение станций наблюдения в Иваньковском водохранилище.

I — глубоководные; II — мелководные; III — речные.
Арабские цифры — номера станций.

2.7 г/м³). В Волжском плесе ему сопутствовал *Stephanodiscus hantzschii* var. *pusillus* (0.4—1.2 г/м³), а в Шошинском синезеленые *Microcystis aeruginosa* f. *viridis* (A. Br.) Elenk., *M. aeruginosa* Kütz. emend. Elenk., *Coelosphaerium dubium* Grun. с биомассой 0.4—1.0 г/м³.

В начале лета (середина июня) облик фитопланктона Волжского плеса по-прежнему определяли диатомовые, среди которых руководящими видами были *Melosira italica* (1.4—5.3 г/м³), *Stephanodiscus tenuis* и *Melosira granulata* (Ehr.) Ralfs с биомассой 0.9—1.5 г/м³. В Шошинском плесе он почти целиком состоял из синезеленых *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs, *Microcystis aeruginosa*, *Anabaena spiroides* Kleb. с биомассой 5—10 г/м³, *Woronichinia naegeliana* (Ung.) Elenk., *Coelosphaerium dubium*, *Microcystis aeruginosa* f. *viridis*, *Gomphosphaeria lacustris* Chod. с биомассой 1—2 г/м³, а в Иваньковском — из смеси диатомовых и синезеленых с превалированием *Stephanodiscus tenuis*, *Melosira italica*, *M. granulata* с биомассой 0.2—1.7 г/м³, *Microcystis aeruginosa*, *Woronichinia naegeliana*, *Coelosphaerium dubium*, *Microcystis aeruginosa* f. *viridis*, *Anabaena scheremetievi* Elenk. с биомассой 0.3—1.5 г/м³. В этот период на долю перечисленных для каждого плеса водорослей приходилась и основная масса фитопланктона мелководий. Исключение составляла ст. 19 в Волжском плесе, где,

наряду с диатомеями, значительного развития достигал *Microcystis aeruginosa* f. *viridis* (около 1.5 г/м³).

Вторая половина лета (июль—начало сентября) характеризовалась массовой вегетацией синезеленых по всему водохранилищу. В Волжском плесе это были *Coelosphaerium dubium* и *Microcystis aeruginosa* с биомассой 4—8 г/м³, в Шошинском — *Anabaena scheremetievi*, *Coelosphaerium dubium*, *Microcystis aeruginosa* f. *viridis*, *Aphanizomenon flos-aquae* с биомассой 2—9 г/м³, в Ивановском — *Coelosphaerium dubium*. В наиболее проточном Волжском плесе лидерство все же сохранялось за диатомеями *Stephanodiscus tenuis* и *Melosira italica* с биомассой до 8 г/м³, а в Ивановском плесе в августе — за *Melosira italica* и *M. granulata*.

Осенью, в октябре, на всех станциях наблюдения, включая и мелководные, снова главенствовал представитель диатомовых — *Stephanodiscus tenuis*. Особенно в большом количестве он встречался в Волжском плесе, на ст. 18 (13.6 г/м³) и 25 (24 г/м³). В Шошинском плесе все еще во множестве развивались синезеленые *Coelosphaerium dubium* и *Gomphosphaeria lacustris* (до 2 г/м³).

Общая биомасса фитопланктона за время наблюдения изменялась как во времени, так и в пространстве. Коэффициент ее вариации с апреля по октябрь был довольно высоким — 62—86% в целом по плесам, и особенно в Ивановском плесе — 72—86% (табл. 1). В последнем, а также в Волжском плесе он определялся колебанием биомассы синезеленых, а в Шошинском — диатомовых водорослей.

Графически сезонная динамика суммарной биомассы в глубоководной и литоральной зонах характеризовалась одновершинной кривой с максимумом, приходящимся на летние месяцы. В Ивановском плесе намечался еще весенний подъем, но его величина значительно уступала летнему пику (рис. 2).

Таблица 1

Коэффициент вариации суммарной биомассы фитопланктона и ее составляющих в разных участках Ивановского водохранилища с апреля по октябрь 1973 г., %

Участок	Диатомовые	Синезеленые	Зеленые	Весь состав
Ивановский плес				
глубоководная зона	90 ± 10	140 ± 16	116 ± 13	72 ± 8
мелководная зона	99 ± 11	149 ± 26	143 ± 16	86 ± 9
Волжский плес				
глубоководная зона	77 ± 10	212 ± 29	147 ± 20	66 ± 9
мелководная зона	93 ± 20	170 ± 36	77 ± 16	65 ± 14
Шошинский плес	85 ± 21	77 ± 19	92 ± 23	62 ± 15

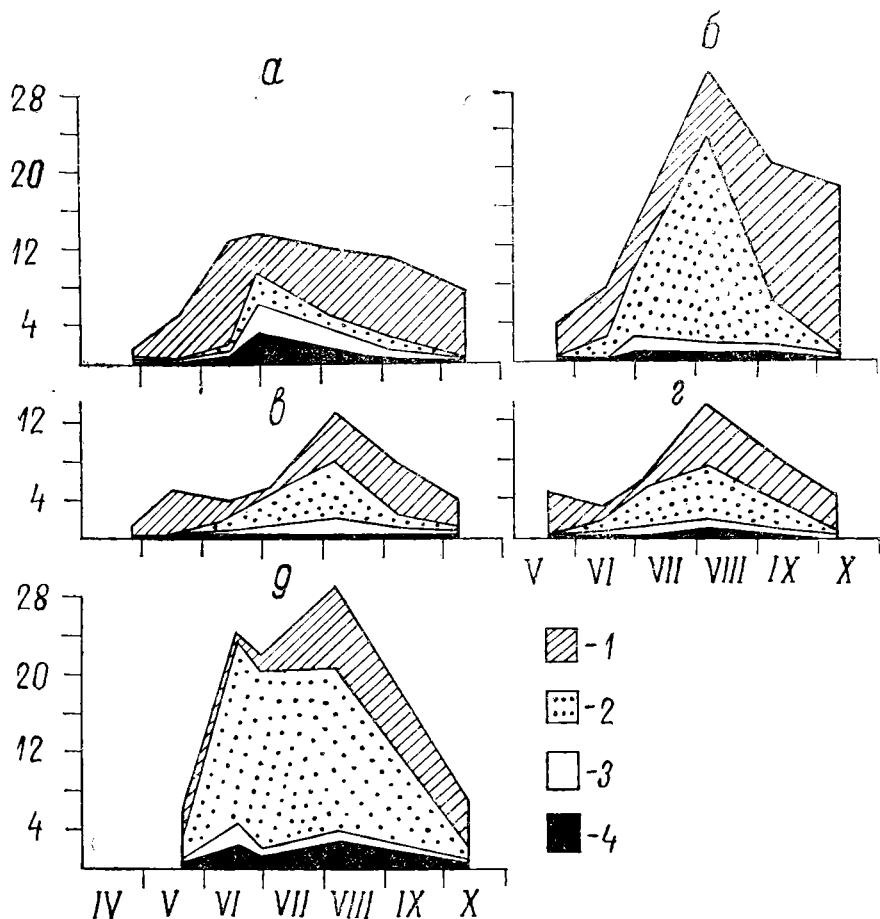


Рис. 2. Сезонная динамика биомассы фитопланктона в разных участках Иваньковского водохранилища.

а — Волжский плес, русловая часть; *б* — Волжский плес, мелководья; *в* — Иваньковский плес, русловая часть; *г* — Иваньковский плес, мелководья; *д* — Шошинский плес.

1 — диатомовые; 2 — синезеленые, 3 — зеленые, 4 — прочие водоросли.

По оси ординат — биомасса, г/м³; по оси абсцисс — месяцы.

Основной слагающей всей биомассы (в среднем около 80%) на русловом участке Волжского плеса выступали диатомовые (рис. 2). Лишь 29—30 июня на ст. 23 и 26 это были главным образом пиррофитовые и зеленые. В создании биомассы фитопланктона прибрежий этого плеса примерно равное участие принимали диатомовые и синезеленые, но первые определяли ее весной и осенью, а вторые — в разгар лета, составляя около 70% от общей (рис. 2). Следует, однако, учитывать, что это осредненная величина. Она получилась столь высокой в основном из-за ст. 25, находящейся в

районе затопленного оз. Видогощь, где в июле-августе синезеленые составляли свыше 80% всей биомассы. На другом исследованном мелководье Волжского плеса, расположенном в нижней его части (ст. 19), роль синезеленых летом была гораздо скромнее — не более 40% общей биомассы. В суммарной биомассе водорослей Шошинского плеса, который в целом можно рассматривать как огромное изолированное мелководье, наиболее ощутим вклад синезеленых, даже весной и осенью они составляли третью часть от общей. В Ивановском плесе, включая и мелководья, биомасса растительных планктонов весной и осенью практически целиком базировалась на диатомовых, а летом в равной мере на диатомовых и синезеленых (рис. 2).

Таким образом, главными компонентами общей биомассы фитопланктона водохранилища являются диатомовые и синезеленые. Доля прочих водорослей (пирофитовых, эвгленовых, золотистых) почти всегда ограничивалась 10%.

Распределение общей биомассы по отдельным пунктам наблюдения в пределах плесов выглядело следующим образом. В Ивановском плесе по русловому ходу в целом за период исследования оно было равномерным, а в Волжском богаче оказалась нижняя часть, особенно ст. 17 и 18 (табл. 2).

Если сравнивать продуктивность пелагиали и литорали, то можно заметить, что в Ивановском плесе она мало различалась. Это относится как к общей биомассе, так и к биомассе разных отделов водорослей, если не считать незначительного превышения на мелководьях биомассы синезеленых (табл. 3). В Волжском плесе биомасса фитопланктона мелководий почти вдвое превыша-

Таблица 2

Биомасса фитопланктона на русловых станциях Волжского (27, 26, 23, 18, 17) и Ивановского плесов (14, 11, 9, 5, 3, 1), г/м³

Номер станции	15—18, 20, 21 V	12, 13, 15, 16 VI	29, 30 VI; 1—3, 6, 7, 9 VII	4—9 VIII	2, 3, 8—10 IX	6—11, 14 X	V—X
27	4.0	—	3.82	4.88	—	0.58	—
26	4.59	11.11	13.01	10.00	14.80	1.05	10.06
23	6.21	15.89	23.92	9.43	—	3.81	11.30
18	4.10	11.69	9.48	12.53	11.62	20.52	11.77
17	6.04	—	17.78	22.20	6.29	11.10	13.63
14	8.32	5.77	7.58	5.25	—	5.49	6.09
11	5.01	—	4.88	12.77	—	7.03	8.01
9	4.20	6.06	7.11	15.72	8.32	4.73	7.83
5	5.89	6.01	3.97	10.68	8.29	1.81	6.66
3	3.67	1.38	4.52	16.47	7.90	2.41	6.64
1	2.86	0.48	7.27	16.18	5.59	1.41	6.98

Биомасса фитопланктона (в среднем за период наблюдений) глубоководной и мелководной зон водохранилища, г/м³

Участок	Диатомо- вые	Синезеле- ные	Зеленые	Весь состав
Иваньковский плес				
глубоководная зона	3.24	2.27	0.64	6.54
мелководная зона	3.57	2.89	0.57	7.38
Волжский плес				
глубоководная зона	6.45	1.23	1.11	9.82
мелководная зона	8.19	8.89	0.80	18.56

Самый высокий уровень биомассы в целом для плеса оказался в Шошинском плесе (табл. 4). Первенство ему обеспечили синезеленые водоросли — 12.4 г/м³ против 2.27 и 1.23 г/м³ в Иванько-зеленые водоросли — 12.4 г/м³ против 2.27 и 1.23 г/м³ в Иваньковском и Волжском плесах соответственно.

Таблица 4

Биомасса фитопланктона (в среднем за период наблюдения) фотического слоя (русловая часть) Иваньковского водохранилища в разные годы, г/м³

Год	Волжский плес			Шошинский плес			Иваньковский плес			Все во- дохра- нили- ще	Лите- ратур- ный источ- ник
	диато- мовые	синезе- ленные	весь состав	диато- мовые	синезе- ленные	весь состав	диато- мовые	синезе- ленные	весь состав		
1958	2.10	0.02	2.33	3.40	0.77	4.63	4.76	0.06	4.95	4.08	(12)
1970	1.55	0.03	2.01	2.63	2.11	5.42	1.31	0.04	2.16	3.27	(12)
1972	1.81	0.22	2.98	4.61	4.39	11.07	5.36	0.51	7.03	6.84	(10)
1973	6.46	1.23	9.82	4.77	12.40	19.84	3.22	2.27	6.54	11.89	Данная работа

В связи с прогрессирующим развитием синезеленых в Шошинском плесе закономерен вопрос о распространении этого процесса на сопредельный участок Волжского плеса. Анализ данных, полученных на ст. 20, 23 и 26 (табл. 5), показал, что вынос синезеленых из Шошинского плеса незначительный. Их биомасса на ст. 23, расположенной на стыке плесов, в течение всего вегетационного сезона была крайне низкой по сравнению с таковой на ст. 20, представляющей Шошинский плес. Общая же биомасса и состав

**Состав и биомасса фитопланктона в Шошинском плесе (ст. 20),
сопредельном (ст. 23) и удаленном (ст. 26) от него участках
Волжского плеса, г/м³**

Номера станций, дата	Диатомовые	Сине-зеленые	Весь состав	Доминирующие водоросли
20				
20 V	4.23	1.44	6.67	<i>Stephanodiscus tenuis</i> (1.63); <i>Coelosphaerium dubium</i> (0.58); <i>Microcystis aeruginosa</i> f. <i>viridis</i> (0.56).
18 VI	0.45	12.03	13.76	<i>Microcystis aeruginosa</i> (7.09); <i>Coelosphaerium dubium</i> (1.70); <i>Gomphosphaeria lacustris</i> (1.09).
30 VI	1.98	17.10	20.27	<i>Coelosphaerium dubium</i> (4.24); <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> (4.07); <i>Microcystis aeruginosa</i> f. <i>viridis</i> (3.62); <i>Anabaena scheremetievi</i> (2.27).
7 VIII	8.17	16.83	23.90	<i>Coelosphaerium dubium</i> (7.15); <i>Microcystis aeruginosa</i> f. <i>viridis</i> (6.39); <i>M. aeruginosa</i> (2.25); <i>Stephanodiscus tenuis</i> (4.22); <i>Melosira granulata</i> (1.95); <i>M. italica</i> (1.08); <i>Trachelomonas</i> sp. (2.64).
12 X	4.89	1.65	7.45	<i>Stephanodiscus tenuis</i> (3.12); <i>Gomphosphaeria lacustris</i> (1.26).
V—X	4.82	11.19	18.17	
23				
20 V	5.48	0	6.21	<i>Stephanodiscus tenuis</i> (2.66); <i>S. hantzschii</i> var. <i>pusillus</i> (1.97).
16 VI	14.69	0.25	15.89	<i>Melosira italica</i> (5.26); <i>M. granulata</i> (1.11); <i>Stephanodiscus hantzschii</i> var. <i>pusillus</i> (4.93); <i>S. tenuis</i> (0.92).
30 VI	10.64	0.93	23.92	<i>Pandorina morum</i> (6.10); <i>Stephanodiscus tenuis</i> (5.93); <i>S. hantzschii</i> var. <i>pusillus</i> (2.30); <i>Glenodinium</i> sp. (3.80).
7 VIII	7.39	0.85	9.43	<i>Stephanodiscus tenuis</i> (2.56); <i>S. subtilis</i> (1.04); <i>Melosira granulata</i> (1.32).
13 X	3.68	0	3.81	<i>Stephanodiscus tenuis</i> (1.89); <i>S. hantzschii</i> var. <i>pusillus</i> (1.04).
V—X	7.95	0.51	11.30	
26				
21 V	3.92	0	4.59	<i>Stephanodiscus tenuis</i> (1.05); <i>S. hantzschii</i> var. <i>pusillus</i> (1.16); <i>Melosira varians</i> (0.56).
16 VI	8.63	0.01	11.11	<i>Stephanodiscus hantzschii</i> var. <i>pusillus</i> (4.74); <i>S. tenuis</i> (1.53); <i>Melosira italica</i> (1.38).
29 VI	2.24	0	13.01	<i>Glenodinium</i> sp. (9.28); <i>Stephanodiscus tenuis</i> (1.05).
6 VIII	3.78	0	10.00	<i>Chlamydomonas</i> sp. (2.52); <i>Stephanodiscus tenuis</i> (1.85); <i>S. hantzschii</i> var. <i>pusillus</i> (0.78); <i>Glenodinium</i> sp. (1.72).
14 X	0.88	0.01	1.05	<i>Stephanodiscus hantzschii</i> var. <i>pusillus</i> (0.34); <i>Fragilaria capucina</i> (0.18).
V—X	5.75	0.04	10.06	

Состав и биомасса фитопланктона на речных станциях, г/м³

Номера станций, дата	Дата-томы	Сине-зеленые	Зеленые	Весь состав	Доминирующие водоросли
32 (р. Волга)					
22 V	0.90	0.01	0.21	1.26	Stephanodiscus tenuis (0.40); S. hantzschii var. pusillus (0.30).
28 VI	0.43	0	0.38	1.20	Glenodinium sp. (0.35); Stephanodiscus tenuis (0.26).
4 IX	0.17	0.07	0.21	0.47	Stephanodiscus tenuis (0.08); S. hantzschii var. pusillus (0.07); Chlamydomonas sp. (0.08).
V—IX	0.44	0.02	0.30	0.97	
31 (р. Тверца)					
22 V	9.98	0	0.66	10.77	Melosira granulata (4.01); M. italica subsp. subarctica (0.84); Stephanodiscus tenuis (3.12); S. hantzschii var. pusillus (0.80).
28 VI	0.26	0.11	0.41	1.11	Glenodinium sp. (0.28); Melosira granulata (0.14); Oscillatoria agardhii (0.10).
6 VIII	0.39	0.16	0.26	1.35	Glenodinium sp. (0.49); Stephanodiscus tenuis (0.20); Gomphosphaeria lacustris (0.14).
4 IX	21.57	0.43	0.34	22.34	Stephanodiscus hantzschii var. pusillus (14.23); S. tenuis (2.43); Melosira granulata (1.50).
V—IX	5.01	0.15	0.39	5.88	
30 (р. Орша)					
22 V	0.06	0	0.26	0.79	Chlamydomonas sp. (0.26); Synura sp. (0.40).
18 VI	0.07	0	0.44	2.89	Glenodinium sp. (2.30).
28 VI	0	0	0.11	0.36	Glenodinium sp. (0.26).
5 IX	5.38	0.70	2.55	8.71	Stephanodiscus tenuis (2.96); S. hantzschii var. pusillus (1.68); Pandorina morum (1.26).
14 X	0.34	0	0.02	0.37	Stephanodiscus tenuis (0.16).
V—X	2.05	0.26	1.06	3.82	
13 (р. Сось)					
26 IV	0.73	0.02	0.16	1.04	Melosira islandica (0.20); M. italica (0.18); M. italica subsp. subarctica (0.12).
18 V	1.80	0.48	0.26	3.26	Melosira italica subsp. subarctica (0.75); M. italica (0.48); Glenodinium sp. (0.31); Tribonema sp. (0.31).
15 VI	0.67	0.54	1.04	3.49	Stephanodiscus tenuis (0.33); Microcystis aeruginosa f. viridis (0.18); Scenedesmus quadricauda (0.13); Euastrum sp. (0.12).
3 VII	0.71	1.88	1.08	4.56	Gomphosphaeria lacustris (1.05); Euglena sp. (0.30).
5 VIII	1.03	9.26	0.54	10.83	Coelosphaerium dubium (7.12).
6 IX	2.62	6.03	0.57	9.52	Coelosphaerium dubium (3.76); Melosira granulata (1.24).
10 X	0.61	1.69	0.37	2.67	Lyngbya sp. (0.88); Coelosphaerium dubium (0.50).
V—X	1.30	4.10	0.67	6.57	

руководящих форм на ст. 23 приближается к этим показателям на ст. 26, не испытывающей влияния Шошинского плеса. Некоторое превышение биомассы на ст. 23, вероятно, связано с ее местоположением при слиянии разных водных масс, волжской и шошинской, что обычно благоприятно отражается на развитии фитопланктона. К тому же, как было отмечено выше, нижняя часть Волжского плеса богаче верхней, где находится ст. 26.

Одним из факторов, влияющим на формирование фитопланктона в водохранилище, выступает его состав и биомасса в местах впадения рек, питающих водохранилище. В 1973 г. обследовались устья рек Тверцы, Орши и Сози. Самой низкой биомассой выделялась ст. 32 в р. Волге — 0.97 г/м^3 (табл. 6). На остальных станциях она была намного выше — $3.82\text{--}6.57 \text{ г/м}^3$ (табл. 6). Наиболее вероятной причиной повышенного, против ст. 32, содержания фитопланктона на ст. 31, в р. Тверце, представляется воздействие городских сточных вод Калинина, по территории которого протекает Тверца. Показателен факт обильного развития там в пиках диатомовых *Stephanodiscus hantzschii* var. *pusillus* и *S. tenuis*, характерных для мест, богатых органическим веществом [2, 7, 15, 16]. На ст. 30 в устье р. Орши это влияние, по-видимому, уже не распространяется. Биомасса диатомовых весной и летом составляла всего лишь $0\text{--}0.34 \text{ г/м}^3$, а первенство принадлежало пиропитовым, золотистым и зеленым (род *Glenodinium*, род *Synura*, род *Chlamydomonas*, *Pandorina mirum* (Müll.) Bory. В планктоне же ст. 27, ближайшей к ст. 30 и расположенной непосредственно в водохранилище, в это время лидировали диатомы с биомассой $1.31\text{--}3.50 \text{ г/м}^3$ (табл. 7). Продуктивность ст. 13 в р. Сози, впадающей в Ивановский плес, в целом за период наблюдения приближалась к таковой русловой зоны плеса, а не его мелко-

Таблица 7

Состав и биомасса фитопланктона на ст. 27 в Волжском плесе, г/м^3

Дата	Диатомовые	Сине-зеленые	Зеленые	Весь состав	Доминирующие водоросли
21 V	3.50	0.02	0.33	4.00	<i>Stephanodiscus tenuis</i> (1.09); <i>S. hantzschii</i> var. <i>pusillus</i> (0.85); <i>Melosira italica</i> (0.58).
29 VI	1.31	0.06	1.63	3.82	<i>Pandorina mirum</i> (0.58); <i>Chlamydomonas</i> sp. (0.34); <i>Stephanodiscus tenuis</i> (0.45); <i>S. astraea</i> (0.27); <i>Melosira italica</i> (0.22).
6 VIII	1.57	0	1.62	4.88	<i>Glenodinium</i> sp. (1.27); <i>Stephanodiscus tenuis</i> (1.18); <i>S. hantzschii</i> var. <i>pusillus</i> (0.34); <i>Chlamydomonas</i> sp. (0.72).
14 X	0.47	0.01	0.08	0.58	<i>Stephanodiscus hantzschii</i> var. <i>pusillus</i> (0.18); <i>S. tenuis</i> (0.10).
V-X	1.50	0.02	1.08	3.46	

водий. Это хорошо видно из сравнения биомасс на данной станции (табл. 6) и на ближайших к устью Сози станциях в Иваньковском плесе — 14 (глубокая) и 15 (мелкая) (табл. 8).

Таблица 8

Состав и биомасса фитопланктона на ст. 14, 15 в Иваньковском плесе, г/м³

Номера станций, дата	Глубина, м	Синезеленые	Зеленые	Весь состав	Доминирующие водоросли
14					
26 IV	0.92	0	0.06	1.14	<i>Melosira italica</i> (0.20); <i>M. italica</i> subsp. <i>subarctica</i> (0.09); <i>M. islandica</i> (0.10); <i>Stephanodiscus hantzschii</i> var. <i>pusillus</i> (0.19).
17 V	6.88	0	1.16	8.32	<i>Melosira italica</i> (1.85); <i>M. italica</i> subsp. <i>subarctica</i> (1.35); <i>Diatoma elongatum</i> (0.72); <i>Stephanodiscus hantzschii</i> var. <i>pusillus</i> (0.63).
15 VI	2.55	2.26	0.16	5.77	<i>Melosira granulata</i> (0.98); <i>M. italica</i> (0.81); <i>Coelosphaerium dubium</i> (0.55); <i>Microcystis aeruginosa</i> (0.40); <i>M. aeruginosa</i> f. <i>viridis</i> (0.39).
7 VII	0.28	5.40	1.50	7.58	<i>Microsystis aeruginosa</i> f. <i>viridis</i> (2.15); <i>Anabaena spiroides</i> (1.31); <i>Coelosphaerium dubium</i> (0.93); <i>Pediastrum duplex</i> (1.16).
4 VIII	1.03	2.41	0.82	5.25	<i>Coelosphaerium dubium</i> (1.63); <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> (0.34); <i>Melosira granulata</i> (0.33); <i>M. italica</i> (0.26).
10 X	4.11	0.74	0.45	5.49	<i>Stephanodiscus tenuis</i> (1.84); <i>Cyclotella</i> sp. (0.67); <i>Melosira italica</i> (0.52).
V—X	2.46	2.27	0.78	6.09	
15					
18 V	4.81	0.25	0.06	5.14	<i>Melosira italica</i> (1.12); <i>M. italica</i> subsp. <i>subarctica</i> (0.80); <i>Diatoma elongatum</i> (1.12).
15 VI	3.76	2.11	0.78	7.00	<i>Microsystis aeruginosa</i> f. <i>viridis</i> (1.43); <i>Stephanodiscus tenuis</i> (0.91); <i>Melosira granulata</i> (0.86); <i>M. italica</i> (0.73); <i>Asterionella formosa</i> (0.38).
7 VII	0.95	9.39	1.13	11.77	<i>Coelosphaerium dubium</i> (5.40); <i>Microcystis aeruginosa</i> f. <i>viridis</i> (1.00); <i>Anabaena spiroides</i> (1.38).
4 VIII	2.85	6.41	1.38	12.93	<i>Coelosphaerium dubium</i> (5.16); <i>Glenodinium</i> sp. (1.80).
10 X	2.93	0.40	0.14	3.53	<i>Stephanodiscus tenuis</i> (1.72).
V—X	2.89	4.19	0.82	8.78	

Однако, в течение года речной участок часто значительно уступал русловой станции, и только в августе — сентябре намного его превосходил, приближаясь по интенсивности «цветения» синезеленым к мелководной станции.

Данные, полученные в настоящей работе, позволяют коснуться еще одного, важного для жизни водохранилища, вопроса — влия-

**Видовое разнообразие фитопланктона в зоне влияния подогретых вод
Конаковской ГРЭС в 1973 г.**

Участок	Весна				Лето				Осень			
	диато- мовые	сине- зеленые	зеленые	весь состав	диато- мовые	сине- зеленые	зеленые	весь состав	диато- мовые	сине- зеленые	зеленые	весь состав
Водозабор (ст. 17)	18	1	11	37	15	11	26	54	10	4	13	28
Мошковичский залив (ст. 12)	18	3	10	36	12	13	34	61	12	3	17	34
Район распростра- нения смешанных подогретых вод (ст. 9—11, 14—16)	31	5	30	78	23	25	63	122	20	13	40	79

ния на его фитопланктон подогретых вод Конаковской ГРЭС. Специальные исследования, выполненные в 1967—1972 гг. В. Г. Девяткиным [6], показали, что в течение вегетационного периода это влияние выражается в заметном возрастании видового разнообразия фитопланктона в зоне распространения теплых вод и увеличении его биомассы (в 1.5—3.0 раза) на участке, примыкающем к устью Мошковичского залива. Данные 1973 г. подтвердили вывод, касающийся видового разнообразия планктона: число таксонов, встреченных в количественных пробах из подогреваемой зоны, особенно на пространстве около Мошковичского залива (ст. 9—11, 14—16), превышало таковое у водозабора (табл. 9). Список водорослей пополнялся главным образом за счет диатомовых и зеленых, а летом и осенью и синезеленых (табл. 9). Но это не сопровождалось приростом биомассы. Наоборот, как в целом, так и по отдельным группам водорослей, она снижалась по пути следования сбросных вод (табл. 10). Следует заметить, что в Мошковичском заливе (ст. 12), куда через отводящий канал непосредственно сбрасываются подогретые воды ГРЭС, в силу его

Таблица 10

Биомасса фитопланктона (в среднем за период наблюдения) у водозабора (ст. 17) и в зоне влияния подогретых вод Конаковской ГРЭС (ст. 9—12, 14—16), г/м³

Отдел	Номера станций							
	17	12	16	15	11	9	10	14
Диатомовые	6.77	6.92	4.86	2.89	4.13	4.84	7.15	2.46
Синезеленые	5.03	1.20	2.37	4.19	2.11	2.09	4.34	2.27
Зеленые	1.34	1.61	0.46	0.82	1.44	0.69	0.91	0.78
Весь состав	13.53	9.95	7.73	8.78	8.01	7.83	12.65	6.09

высокой проточности, ощутимых изменений биомассы не отмечалось и ранее [6]. На примыкающей же к заливу акватории в условиях исключительно теплого вегетационного сезона 1973 г., надо полагать, проявился ингибирующий эффект подогрева. По данным Л. В. Тарасенко [14], изучавшей фитопланктоны зоны подогрева в год наших же наблюдений, средневегетационная биомасса также получилась ниже, чем в контрольном Средневожском плесе.

Таким образом, в 1973 г. облик фитопланктона Иваньковского водохранилища определяли диатомовые *Melosira italica*, *M. italica* subsp. *subarctica*, *Stephanodiscus tenuis*, *S. hantzschii* var. *pusillus* и синезеленые *Microcystis aeruginosa*, *M. aeruginosa* f. *viridis*, *Coelosphaerium dubium*, *Aphanizomenon flos-aquae*, виды рода *Anabaena*.

Коэффициент вариации биомассы фитопланктона за период наблюдения составлял 62—86% (по плесам). Кривая изменения биомассы фитопланктона по сезонам в целом для водохранилища характеризовалась одним, растянутым на летние месяцы, подъемом. Средневзвешенная за время наблюдения биомасса планктонных водорослей равнялась 9.82 г/м³ в Волжском плесе, 19.84 г/м³ — в Шошинском плесе, 6.54 г/м³ — в Иваньковском плесе, 11.89 г/м³ — во всем водохранилище. Значительное отличие продуктивности (по биомассе) мелководий от таковой глубоководной зоны установлено только в Волжском плесе — 18.5 г/м³ и 9.82 г/м³ соответственно. Не отмечено заметного увеличения биомассы фитопланктона на участке, сопредельном эвтрофному Шошинскому плесу. Самыми богатыми из исследованных речных участков, граничащих с водохранилищем, оказались участки р. Сози (6.57 г/м³) и р. Тверцы (5.88 г/м³), а самой бедной — р. Волги выше г. Калинина (0.97 г/м³). Не зарегистрировано прироста биомассы фитопланктона в районе сброса подогретых вод Конаковской ГРЭС по сравнению с водозабором.

Л и т е р а т у р а

1. Былинкина А. А., Трифонова Н. А. О некоторых факторах эвтрофирования Иваньковского водохранилища. — Тез. докл. на Втором всесоюз. совещ. по антропогенному эвтрофированию природных вод. Черноголовка, 1977, с. 101—104.

2. Генкал С. И., Кузьмин Г. В. Виды рода *Stephanodiscus* Ehrh. (Bacillariophyta) как показатели антропогенного эвтрофирования каскада Волжских водохранилищ. — Тез. докл. по проблемам охраны вод и рыбных ресурсов Поволжья. Казань, 1977, с. 61—63.

3. Девяткин В. Г. Влияние термальных вод на фитопланктон приплотинного плеса Иваньковского водохранилища. — Гидробиол. ж., 1970, т. 6, № 2, с. 45—50.

4. Девяткин В. Г. Динамика фитопланктона в зоне влияния подогретых вод Конаковской ГРЭС. — Тез. докл. симп. по влия-

нию подогретых вод ТЭС на гидрологию и биологию водоемов. Борок, 1971, с. 14—15.

5. Девяткин В. Г., Барина С. П. Влияние подогретых вод Конаковской ГРЭС на диатомовый фитопланктон Иваньковского водохранилища. — Гидробиол. ж., 1973, т. 9, № 5, с. 48—52.

6. Девяткин В. Г., Мордухай-Болтовской Ф. Д. О воздействии подогретых вод Конаковской ГРЭС на фитопланктон Иваньковского водохранилища. — Матер. II симп. по влиянию тепловых электростанций на гидрологию и биологию водоемов. Борок, 1974, с. 42—46.

7. Кузьмин Г. В. Современное состояние фитопланктона Волги. — В кн.: Вторая конф. по изуч. водоемов бассейна Волги. Борок, 1974, с. 85—90.

8. Кузьмин Г. В. Методы сгущения и консервации фитопланктона. — В кн.: Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., 1975, с. 77—80.

9. Кузьмин Г. В. Биомасса и структура планктонных фитоценозов Иваньковского водохранилища. — В кн.: Биология и систематика низших организмов. Л., 1978, с. 51—75.

10. Кузьмин Г. В., Девяткин В. Г. Видовой состав фитопланктона Иваньковского водохранилища. — В кн.: Антропогенные факторы в жизни водоемов. Л., 1975, с. 5—47.

11. Лаврентьева Г. М. Фитопланктон водохранилищ волжского каскада. — Изв. ГосНИОРХ, 1977, т. 114, с. 9—27.

12. Мордухай-Болтовской Ф. Д., Ривьер И. К. Беспозвоочные как показатели эвтрофирования водоемов. — В кн.: Научные основы контроля качества поверхностных вод по гидробиологическим показателям. Л., 1977, с. 28—32.

13. Пырина И. Л., Елизарова В. А., Сигарева Л. Е. Признаки эвтрофирования Иваньковского водохранилища по показателям продуктивности фитопланктона. — Тез. докл. на Втором всесоюз. совещ. по антропогенному эвтрофированию природных вод. Черноголовка, 1977, с. 238—244.

14. Тарасенко Л. В. Фитопланктон Иваньковского водохранилища в зоне воздействия тепловых вод Конаковской ГРЭС в 1973 г. — В кн.: Биологический режим водоемов — охладителей ТЭЦ и влияние температуры на гидробионтов. М., 1977, с. 33—42.

15. Duthie H. C., Sreenivasa M. R. Evidence for the eutrophication of lake Ontario from the sedimentary diatom succession. — Proc. 14 th conf. Great Lakes Res., Toronto, 1971, Michigan, 1971, p. 1—13.

16. Kalbe L. Über das Verhalten der Kieselalge *Stephanodiscus hantzschii* Grun. in mecklenburgischen Gewässern. — Wiss. Z. Univ. Rostok. Math. — naturwiss. R. 1971, Bd 20, N 9, S. 707—715.

О ВЫЖИВАНИИ ЛЕТОМ ВЕСЕННИХ ФОРМ ПЛАНКТОННЫХ ДИАТОМЕЙ

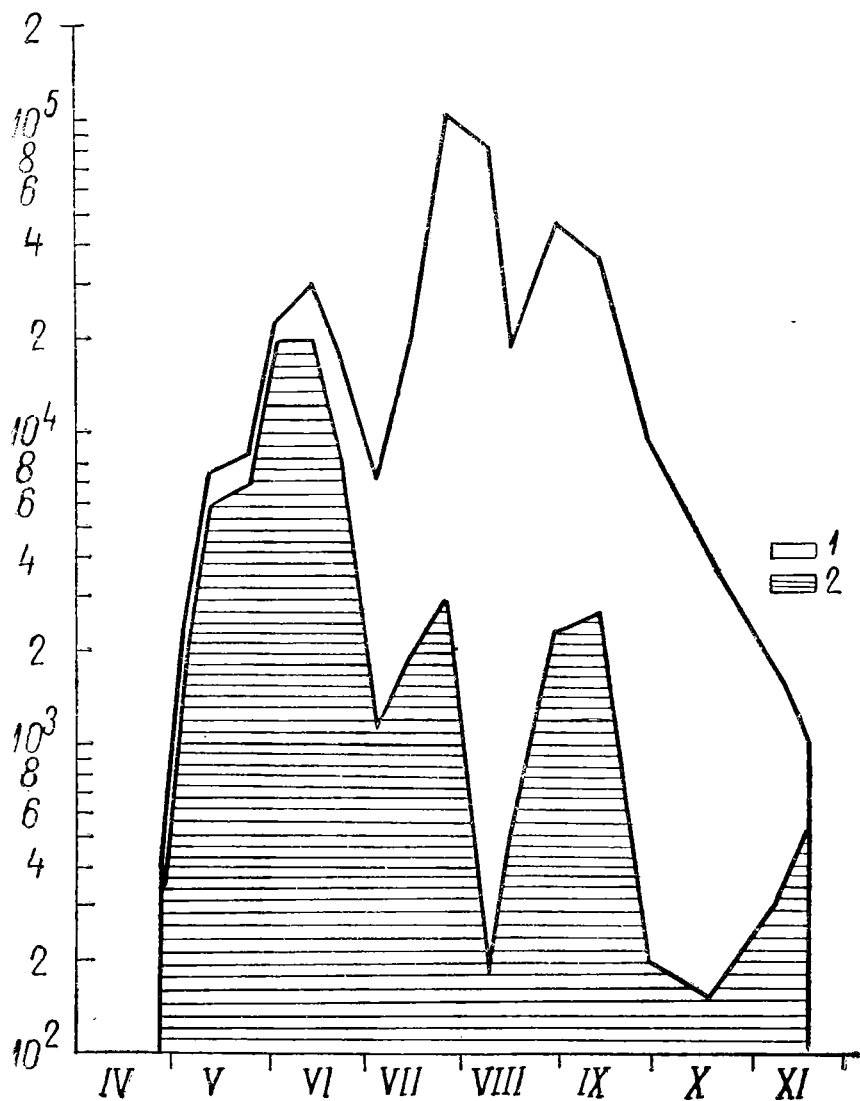
В водоемах умеренной зоны с переходом температуры через 10-градусный уровень основная масса весеннего, преимущественно диатомового, фитопланктона исчезает из фотического слоя. В глубоких озерах, таких как Байкал, Ладожское, Онежское, она скапливается до наступления благоприятного сезона в холодных гипolimниальных слоях [1, 9, 10]. Экспериментально установлено, что при низких температурах воды планктонные диатомей весьма устойчивы к продолжительному затемнению [4]. В придонных горизонтах Рыбинского водохранилища летом устанавливаются температуры порядка 15—20°, при которых выживаемость указанных водорослей в отсутствии света ограничивается всего 1—8 неделями (в зависимости от видовой принадлежности) [4]. Возникает вопрос, как при этих условиях они сохраняют жизнеспособность в течение 3—4 мес. до новой, осенней, вспышки численности.

Настоящее сообщение посвящено изучению состояния планктонных диатомей в Рыбинском водохранилище и потенциальной выживаемости их некоторых массовых видов в темноте на природной воде.

Полевые работы, включавшие наблюдения за составом, численностью, биомассой и состоянием диатомовых с учетом развития всего фитопланктона, велись еженедельно с 27 апреля по 18 ноября 1977 г. на стандартной станции № 2, расположенной на русле Волги в районе затопленного г. Мологи. Пробы воды отбирались батометром Рутнера из фотического слоя (0—2 м, интегрально) и придонного (15.5 м) горизонта. Наилкок вынимался стратометром С-1.

Фитопланктон концентрировался на мембранных фильтрах марки «Synrog-2» и консервировался кислым нитро-формалиновым фиксатором [5]. Клетки считались в камере типа Учинская объемом 0.01 мл. Биомасса вычислялась общепринятым способом, принимая, что 10^9 мкм³ соответствует 1 мг.

О состоянии диатомей судили главным образом по соотноше-



Сезонная динамика численности всего фитопланктона (1) и диатомовых (2) в фотическом слое пункта наблюдения в 1977 г.

По оси ординат — численность клеток, тыс./л в логарифмическом масштабе; по оси абсцисс — месяцы.

нию живых и мертвых или отмирающих клеток, а в случаях доминирования этих водорослей в планктоне еще по содержанию хлорофилла «а» в расчете на единицу сырой биомассы фитопланктона (Хл/Б) и отношению экстинкций (оптических плотностей) ацетонового экстракта пигментов при длинах волн 434 и 474 нм (Е434/Е474)¹. Дифференциация клеток выполнялась на свежем материале, сгущенном с помощью фильтра «Synpro-2», окрашиванием метиленовой синей [12]. Окрашивание и последующий подсчет клеток длились по 20 мин.

Лабораторный эксперимент выполнен с альгологически чистыми культурами *Melosira italica* subsp. *subarctica* O. Müll., *Diatoma elongatum* (Lyngb.) Ag. и *Skeletonema subsalsum* (A. Cl.) Bethge (*Stephanodiscus subtilis* A. Cl.). Они выращивались в 0.5 л химических плоскодонных колбах при комнатной температуре и освещенности северного окна на 2 питательных средах — Чу-10 в модификации Джерлофа и весенней воде из придонного слоя станции. Придонная вода предварительно пропускалась через бумажный фильтр, стерилизовалась в аппарате Коха, а затем обогащалась 10%-м иловым экстрактом, лимоннокислым железом и лимонной кислотой. Два последних компонента вносились в концентрации, аналогичной таковой в среде Чу-10.

Через 2 недели, когда нарастала достаточная масса, среда смешивалась, а колбы затемнялись многослойным обертыванием алюминиевой фольги и инкубировались при температуре 13—17°. Первые анализы численности клеток проводились через 3 и 7 дней затемнения, а впоследствии еженедельно, пока культуры оставались живыми. Жизнеспособность устанавливалась по наличию размножения затемнявшихся клеток, инокулированных в тест-колбы Эрленмейера (3 повторности) объемом 50 мл, содержащих 20 мл свежей среды и помещенных в люминостат при $18 \pm 1^\circ$, освещенности около 4500 лк и световом периоде 9.5 ч в сутки. Концентрация клеток (счет в вышеупомянутой камере) определялась через 7 и 14 дней экспозиции. В случае отсутствия прироста выращивание удлинялось до 21 дня.

Как видно из рисунка, интересующий нас весенний пик сезонного цикла развития диатомей выражался очень четко. В нем выделялись стадии нарастания (до 2 июня), максимума (2—13 июня) и спада численности (до 8 августа).

В стадии нарастания сначала доминировала одна *Melosira italica* subsp. *subarctica*, затем к ней присоединился *Stephanodiscus tenuis* Hust., а позднее *Diatoma elongatum*, *Asterionella formosa* Hass., *Stephanodiscus incognitus* Kuzmin et Genkal, *S. bindernus* (Kütz.) Krieg. (табл. 1). Относительное содержание мертвых клеток на этом отрезке кривой не носило перманентного характера (табл. 1). Так, 27 апреля и 4 мая, когда вегетация планктона еще только начиналась, оно составляло в среднем 30%. Как пра-

¹ Выражаю искреннюю благодарность Л. Е. Сигаревой за анализ пигментов.

Состав, численность и относительное содержание мертвых клеток доминирующих диатомей в фотическом слое весной

Дата	Виды	Численность, тыс. кл./л	Мертвые клетки, %		Температура воды, °С
			доминирующие виды	все диатомовые	
27 IV	<i>Melosira italica</i> subsp. <i>subarctica</i>	143	38	28	6.2
4 V	<i>Stephanodiscus tenuis</i>	1035	18	33	8.8
	<i>Melosira italica</i> subsp. <i>subarctica</i>	215	30		
12 V	<i>Stephanodiscus tenuis</i>	2842	39	60	11.8
	<i>Melosira italica</i> subsp. <i>subarctica</i>	932	72		
25 V	<i>Stephanodiscus tenuis</i>	2249	15	18	12.9
	<i>Melosira italica</i> subsp. <i>subarctica</i>	807	21		
	<i>Diatoma elongatum</i>	788	33		
	<i>Asterionella formosa</i>	592	24		
	<i>Stephanodiscus incognitus</i>	207	21		
2 VI	<i>Asterionella formosa</i>	4351	69	63	13
	<i>Melosira italica</i> subsp. <i>subarctica</i>	3685	51		
	<i>Diatoma elongatum</i>	2220	89		
	<i>Stephanodiscus tenuis</i>	1464	53		
13 VI	<i>Skeletonema subsalsum</i>	4973	40	59	19.9
	<i>Stephanodiscus incognitus</i>	3818	81		
	<i>Melosira italica</i> subsp. <i>subarctica</i>	3286	69		
	<i>Asterionella formosa</i>	1687	92		
	<i>Diatoma elongatum</i>	1198	100		

вило, это были клетки прошлогоднего происхождения, присутствие которых в верхнем слое связано, по всей вероятности, с выносом из взмученных осадков во время весеннего половодья. И действительно, в пробах воды среди отмерших клеток количественно выделялись экземпляры, принадлежащие *Melosira italica* subsp. *subarctica*, которые доминировали и в планке. Численность этой водоросли в планктоне измерялась 100—200 тыс. кл./л против 3.7—3.8 млн. в максимуме 2 и 13 июня (табл. 1). Особенно значительное поступление отмерших клеток из илов имело место 12 мая (табл. 1) Популяция другого доминанта ранневесеннего периода— *Stephanodiscus tenuis*, будучи уже в стадии активного роста (1 млн. кл./л против 2.8 млн. в максимуме этой водоросли 12 мая), насчитывала лишь 18% отмерших особей. Когда к интенсивному размножению приступили почти все диатомеи (25 мая), содержа-

ние мертвых клеток в целом для них также стало равняться 18%. Правда, таким оно получилось в основном за счет малого количества (15%) нежизнеспособных клеток у *Stephanodiscus tenuis* — самого многочисленного доминанта. Среди субдоминантов повышенным процентом отмерших клеток выделялись *Asterionella formosa* и *Diatoma elongatum*. Совершенные парашютные приспособления у этих водорослей — звездчатые и зигзагообразные колонии, по-видимому, способствуют более продолжительному парению в верхнем слое их «трупов».

В период максимальной численности диатомовых (2 июня) на долю мертвых клеток приходилось 63% (табл. 1). Первенство по-прежнему держали *Diatoma elongatum* и *Asterionella formosa* — более чем две трети всей популяции. Симптомом ухудшения физиологического состояния диатомей являлось также снижение к этому времени показателей Хл/Б (с 3.9—2.1 до 1.5 мкг/мг) и E434/E374 (с 2.02 до 1.65) (табл. 2).

Изменение величины E434/E474 в зависимости от возраста клеток было установлено на культурах морских планктонных диатомей [16, 17]. Однако сдвиги в синей части спектра поглощения характерны и для отмирающих популяций пресноводных диатомовых, в частности, *Asterionella formosa* [13].

Таблица 2

Показатели физиологического состояния диатомовых в фотическом и придонном слоях воды до максимума и в период максимума их численности

Дата	Доминирующие виды	Живые клетки, %		Хл/Б, мкг/мг		E434/E474	
		0—2 м	у дна	0—2 м	у дна	0—2 м	у дна
4 V	<i>Melosira italica</i> subsp. subarctica	70	64				
	<i>Stephanodiscus tenuis</i>	82	63				
	Все диатомовые	67	57	3.86	2.89	—	—
25 V	<i>Stephanodiscus tenuis</i>	85	64				
	<i>Melosira italica</i> subsp. subarctica	79	64				
	<i>Diatoma elongatum</i>	67	56				
	<i>Asterionella formosa</i>	76	60				
	Все диатомовые	82	65	2.07	1.68	2.02	2.00
2 VI максимум)	<i>Asterionella formosa</i>	31	42				
	<i>Melosira italica</i> subsp. subarctica	49	79				
	<i>Diatoma elongatum</i>	11	56				
	<i>Stephanodiscus tenuis</i>	47	59				
	Все диатомовые	57	66	1.51	2.04	1.65	1.94

Господство мертвых клеток в момент максимальной численности фитопланктона регистрировалось и другими авторами [7, 11], причем А. Д. Приймаченко — для *Melosira italica* (Ehr.) Kütz. в Рыбинском водохранилище.

Массовая гибель диатомей в фотическом слое произошла после прогрева воды до 13° (табл. 1). В литературе о сезонном периодизме фитопланктона в водоемах умеренных широт на температуру воды около 10° указывается как на экологическую границу между весенним и летним комплексами планктонов. Основные теории, объясняющие это явление, изложены в статье И. И. Николаева [8]. Особого внимания заслуживает мнение Д. В. Ланда [6] о том, что при указанной температуре меняется режим вертикальной устойчивости водной массы — вместо весенней гомотермии начинается летняя стратификация. В условиях последней диатомовые, обладающие кремниевыми панцирями, не могут оставаться в фотическом слое во взвешенном состоянии. К. А. Гусева [3], не отрицая транспортирующей роли турбулентных движений воды, считает, что при низких температурах возрастает физиологическая активность железа, в повышенных дозах которого нуждаются диатомей.

Оставшиеся в период максимума живые клетки, преимущественно *Melosira italica* subsp. *subarctica*, опустились в придонный слой и на дно, о чем свидетельствует их повышенное содержание там по сравнению с фотическим слоем. Перед максимумом наблюдалось обратное соотношение. Аналогичное изменение претерпели показатели Хл/Б и Е434/Е474. В момент максимума они были выше у дна, а раньше, как и следовало ожидать, — у поверхности (табл. 2).

Интересно, что в максимуме численности диатомей живые клетки *Melosira italica* subsp. *subarctica* в неосвещенных слоях воды оказались качественно неоднородными. Часть их в некоторых нитях отличалась от обычных вегетативных клеток округленностью протопласта, хорошо заметной при окрашивании. Надо полагать, что это покоящаяся стадия. Ланд [15] наблюдал образование покоящихся клеток у названной водоросли в осадках водоемов английского Озерного края.

Относительное содержание мертвых клеток почти не изменилось и 13 июня (табл. 1), но исключительно благодаря его пониженному значению у основного доминанта этого срока — *Skeletonema subsalsum*. Ее популяция имела лишь 40% мертвых клеток, тогда как другие, особенно *Asterionella formosa* и *Diatoma elongatum* — почти 100%. Следует заметить, что все живые клетки *Melosira italica* subsp. *subarctica*, *Stephanodiscus incognitus*, *Skeletonema subsalsum* находились в предполагаемой нами покоящейся стадии, располагаясь в нитях среди отмерших вегетативных клеток.

На спаде численности диатомовых доля мертвых клеток в целом сократилась (табл. 3). Среди диатомей теперь преобладали

Stephanodiscus binderanus, *S. incognitus*, *Skeletonema subsalsum*, а ранее господствующие формы обнаруживались в незначительном количестве. Почти все живые клетки, процент которых, особенно у *Melosira italica* subsp. *subarctica*, был выше в придонном слое, имели вид покоящейся стадии. Лишь вскоре после максимума, 22 июня, было обнаружено много живых вегетативных клеток *Asterionella formosa* и *Diatoma elongatum* (табл. 3). Надо полагать, они были принесены из более северных участков водоема во время многодневной штормовой погоды. Такое явление свойственно Рыбинскому водохранилищу, водные массы которого подвержены сильному ветровому воздействию.

Таблица 3

Состав, численность и относительное содержание мертвых клеток доминирующих диатомей в фотическом слое на спаде весеннего пика

Дата	Виды	Численность, тыс. кл./л	Мертвые клетки, %	
			доминирующие виды	все диатомовые
22 VI	<i>Asterionella formosa</i>	3064	58	37(25)
	<i>Diatoma elongatum</i>	1311	53	
	<i>Fragilaria crotonensis</i>	3152	8	
4 VII	<i>Stephanodiscus binderanus</i>	296	71	61(9)
14 VII	<i>Stephanodiscus binderanus</i>	888	41	32(21)
	<i>S. incognitus</i>	755	19	
	<i>Skeletonema subsalsum</i>	111	0	
26 VII	<i>Stephanodiscus incognitus</i>	1954	13	23(17)
	<i>Skeletonema subsalsum</i>	622	41	
	<i>Stephanodiscus binderanus</i>	178	14	
8 VIII	<i>Skeletonema subsalsum</i>	178	—	—

Примечание. В скобках дано содержание мертвых клеток в придонном слое.

Привлечение показателей физиологического состояния диатомовых, основанных на пигментных данных, на этом этапе их годового цикла не представлялось возможным, поскольку пигменты извлекались уже главным образом из синезеленых и богатых хлорофиллом «а» зеленых водорослей.

Отчетливо выраженной осенней вспышки в сезонной сукцессии диатомовых, как правило, приуроченной к первой половине октября, в 1977 г. не было (см. рисунок). Правда, к середине сентября численность в верхнем слое *Stephanodiscus binderanus*, создающего фон осеннего фитопланктона, достигала 829 тыс. кл./л против 178 тыс., наблюдавшихся в конце июля. Однако основная

его масса — около 5 млн. кл./л, все еще находилась у дна в по-
 коящемся состоянии. Дальнейшему размножению этой водоросли
 в фотическом слое воспрепятствовали неблагоприятные погодные
 условия — почти постоянная облачность и резкое, до 1.8°, сниже-
 ние температуры воды против обычных для этого времени 6°. К
 последней декаде октября содержание *Stephanodiscus binderanus*
 сократилось до 150 тыс. кл./л. Существенного увеличения
 плотности диатомовых не обнаружилось и позднее, хотя отсутст-
 вие ледяного покрова позволило делать выезды до 18 ноября.

Процент отмерших диатомей осенью, за небольшим исключе-
 нием, оказался минимальным для периода работ (табл. 4). Обра-
 щают на себя внимание и его сходные значения в фотическом и
 придонном слоях. Все это свидетельствует в пользу предположе-
 ния [2], что осенью в основном идет оседание, а не отмирание
 планктона.

В заключение изложенной части работы отметим, что диффе-
 ренцированный счет клеток выявил довольно высокое содержание
 нежизнеспособных экземпляров у планктонных диатомей. Даже в
 период их активного деления оно составляет 15—20%, а в макси-
 муме численности превышает 60%. В последнем случае опасность
 завышения биомассы особенно велика, поскольку из-за еще плохо
 выраженных разрушений хроматофоров отличать мертвые клетки
 от здоровых крайне трудно. Поэтому с наступлением критической
 для существования весеннего сообщества фитопланктона темпе-
 ратуры воды (10—15°) абсолютно необходим контроль за количе-
 ством отмерших клеток. В ранне-весенний период последние мож-
 но различать и без специальной обработки, так как их содержи-
 мое при перезимовке подверглось уже значительной деструкции.

Очень высокий (60—80%) процент мертвых клеток среди
 планктонных диатомовых получен также иным, микрорадиоавто-
 графическим методом для озер США и Канады [14]. В то же вре-
 мя авторы отмечают низкую величину этого показателя у зеленых
 водорослей. Практически только в живом виде они встречались и
 в планктоне нашей станции.

Таблица 4

Содержание мертвых клеток у диатомовых в фотическом и придонном слоях
 осенью

Дата	Виды	Мертвые клетки в целом у диатомовых, %	
		0—2 м	у дна
28 IX	<i>Stephanodiscus binderanus</i> , <i>S. incognitus</i>	50	27
18 X	<i>Stephanodiscus binderanus</i>	11	—
9 XI	<i>Stephanodiscus binderanus</i>	15	16
18 XI	<i>Stephanodiscus binderanus</i>	14	9

Судя по результатам лабораторного эксперимента, в отсутствии света на природной воде культуры не росли (табл. 5). Увеличение по сравнению с посевным титром концентрации клеток в первую неделю затемнения следует отнести на счет ранее запасенной энергии, поскольку у наиболее устойчивых к темноте водорослей (*Melosira*, *Sceletonema* — в настоящем опыте *Synedra acus* var. *radians* Kütz. — ранее [4]) оно отмечалось и в варианте с минеральной средой. Отдельные повышения численности при более продолжительном затемнении являются артефактом, связанным с неточностью подсчета клеток, так как со временем возрастает трудность распознавания живых экземпляров. Образующиеся с увеличением темновой экспозиции комочки детрита также способствовали завышению численности. Темновое воздействие на клетки в обоих вариантах опыта носило одинаковый характер: сжимались и постепенно обесцвечивались хроматофоры, истончались створки, появлялись хлопья из слипшихся отмерших клеток. Тем не менее, у культур на природной воде, исключая *Sceletonema*, этот процесс совершался медленнее. Так, полное отмирание *Diatoma* наступило через 2 недели после ее гибели в минеральной среде, а *Melosira* — через 5 недель (табл. 6). Но, как оказалось, единичные клетки последней все еще оставались живыми. Выставленная на свет вся оставшаяся суспензия через месяц дала хороший прирост. В тест-колбах даже через 21 день экспозиции он уже не обнаруживался из-за крайне низкой концентрации в инокуляте здоровых клеток.

Снижение со временем численности и увеличение степени деструкции клеток косвенно свидетельствуют об отсутствии потребления ими в темноте питательных веществ природной воды. Большая же устойчивость культур на ней по сравнению со средой Чу-10 наводит на мысль о влиянии на выживаемость физиологического состояния клеток перед затемнением. Водоросли, выросшие на природной воде, получали, кроме минеральных солей,

Таблица 5

Численность живых клеток после различной темновой экспозиции культур на природной воде и на среде Чу-10, тыс./мл

Культура	Вариант	Продолжительность затемнения, недели								
		0	0.5	1	2	3	5	6	11	14
<i>Melosira</i>	природная вода	249	500	359	323	355	389	329	264	76
	Чу-10	40	51	50	41	40	82	31	18	—
<i>Diatoma</i>	природная вода	76	102	167	86	68	12	0	—	—
	Чу-10	44	29	25	5	11	0	0	—	—
<i>Sceletonema</i>	природная вода	300	437	366	307	65	0	0	—	—
	Чу-10	151	150	171	123	107	0	0	—	—

Наличие (+) или отсутствие (—) размножения клеток в люминистате после различной темновой экспозиции на природной воде и на среде Чу-10

Культура	Барнанти	Продолжительность затемнения, недели															
		0	0,5	1	2	3	5	6	7	8	11	12	13	14	16	17	
Melosira	природная вода	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	—	
	Чу-10	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—	
Diatoma	природная вода	+	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
	Чу-10	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
Sceletonema	природная вода	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
	Чу-10	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	

микроэлементы и органические вещества типа витаминов и ауксинов, которыми насыщается придонный слой воды в силу его постоянного контакта с иловыми отложениями. Последние, как известно, богаты легкоусвояемой органикой, и особенно витамином В₁₂, потребность в котором у диатомей выше, чем у других водорослей. Слой же серых илов на станции, откуда взята вода для приготовления культуральной среды, довольно мощный — 35—48 см.

Таким образом, результаты наблюдения приводят к следующим выводам: основная масса весеннего фитопланктона в Рыбинском водохранилище отмирает; оставшиеся живые клетки родов *Melosira*, *Stephanodiscus* и *Sceletonema* неблагоприятный для них летний период переживают как в наилке, так и в толще воды, главным образом в покоем состоянии; исключительная устойчивость к отсутствию света *Melosira italica* subsp. *subarctica* дает основание полагать, что отдельные ее клетки летом могут сохраняться на дне и в вегетативном состоянии.

Литература

1. Вотинцев К. К., Поповская Г. И. О состоянии *Melosira baicalensis* (K. Meyer) Wisl., опускающейся на глубины Байкала. — ДАН СССР, 1964, т. 155, № 3, с. 673—676.
2. Гусева К. А. Причины периодичности в развитии фитопланктона Учинского водохранилища. — Бюл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. биол., 1947, т. 52, № 6, с. 49—62.
3. Гусева К. А. О роли перемешивания вод в периодичности развития планктонных диатомей. — Гидробиол. ж., 1968, т. 4, № 3, с. 3—8.
4. Елизарова В. А. Влияние продолжительного затемнения на жизнеспособность и пигменты некоторых пресноводных планктонных диатомей. — В кн.: Биология низших организмов. Рыбинск, 1978, с. 18—35.

5. Кузьмин Г. В. Фитопланктон. — В кн.: Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., 1975, с. 73—87.

6. Лунд Д. В. Значение турбулентции воды в периодичности развития некоторых пресноводных видов рода *Melosira* (Algae). — Бот. ж. 1966, т. 51, № 2, с. 176—187.

7. Нестерова Д. А. Вертикальное распределение массовых видов фитопланктона на мелководье северо-западной части Черного моря. — Автореф. канд. дисс. Севастополь, 1974. 26 с.

8. Николаев И. И. Очерк структуры и формирования годового лимнологического цикла водоемов умеренной зоны — В кн.: Озера Карельского перешейка. Л., 1971, с. 5—33.

9. Петрова Н. А. Фитопланктон Ладожского озера. — В кн.: Растительные ресурсы Ладожского озера. — Л., 1968, с. 73—130.

10. Петрова Н. А. Фитопланктон Онежского озера. — В кн.: Растительный мир Онежского озера. — Л., 1971, с. 90—103.

11. Приймаченко А. Д. К биологии *Melosira italica* (Ehr.) Kütz. в Волге и Рыбинском водохранилище. — Бюл. Ин-та биол. водохр. 1959, № 5, с. 12—14.

12. Хоботьев В. Г., Илларионов В. И., Юнасова Т. Н. Методика определения живых и мертвых клеток синезеленых и зеленых водорослей с помощью красителей. — В кн.: Методика биологических исследований по водной токсикологии. М., 1971, с. 181—183.

13. Gorham E. Chlorophyll derivatives in surface muds from the English lakes. — Limnol. Oceanogr., 1960, vol. 5, p. 29—33.

14. Hans P. W., Williams N. I. The relation between adenosine triphosphate and microbial biomass in diverse aquatic ecosystems. — Int. Rev. ges. hydrobiol., 1976, vol. 61, N 5, p. 659—664.

15. Lund J. W. G. The seasonal cycle of the plankton diatom, *Melosira italica* (Ehr.) Kütz. subsp. subarctica O. Müll. — J. Ecol., 1954, vol. 42, N 1, p. 151—179.

16. Smayda T. I., Boleyn B. I. Experimental observations on the flotation of marine diatoms. I. *Thalassiosira nana*, *T. rotula* and *Nitzschia seriata*. — Limnol. Oceanogr., 1965, vol. 10, p. 499—509.

17. Smayda T. I., Boleyn B. I. Experimental observations on the flotation of marine diatoms. III. *Bacteriastrum hyalinum* and *Chaetoceros lauderi*. — Limnol. Oceanogr., 1966, vol. 11, p. 35—43.

СОСТОЯНИЕ ХЛОРОФИЛЛА И ИНТЕНСИВНОСТЬ ФОТОСИНТЕЗА ФИТОПЛАНКТОНА РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Роль состояния хлорофилла в фотосинтезе изучается на высших растениях и некоторых водорослях [3, 7—14]. Считают, что изменчивость состояния хлорофилла, его связи с белково-липидным комплексом в онтогенезе и под влиянием внешних условий обеспечивает оптимальную работу фотосинтетического аппарата растений [3, 14]. Сведения по этому вопросу представляют значительный интерес при изучении экологии и продуктивности фитопланктона, для расшифровки механизма взаимодействия природных популяций водорослей с водной средой, для выяснения биотических факторов ассимиляционной активности хлорофилла.

Настоящая работа выполнена с целью получить данные о состоянии хлорофилла и интенсивности фотосинтеза фитопланктона.

Материал собирался в Волжском плесе Рыбинского водохранилища у бывшего г. Молога (стандартная станция № 2) раз в 10 дней с мая по октябрь 1977 г. Пробы фитопланктона отбирались из верхнего (0—2 м), среднего (7—8 м) и придонного (15—16 м) слоев воды. Определялось общее содержание пигментов, прочность их связи с белково-липидным комплексом и интенсивность фотосинтеза.

Для анализа пигментов воду объемом 0.5—1.0 л фильтровали через мембранный фильтр № 6 обычным способом [4] в 4 повторностях. Две пробы использовались для извлечения суммы всех пигментов 90%-м ацетоном, две другие подвергались обработке 60%-м растворителем. Экстракция пигментов проводилась из свежесобранного материала, чтобы избежать снижения их извлекаемости, отмеченного для высушенных или даже замороженных проб водорослей [18].

Общее содержание пигментов определялось спектрофотометрическим методом [19]. Формулы для расчета концентрации хлорофиллов *a*, *b* и *c* взяты из работы [15], каротиноидов — [17], чистого хлорофилла без продуктов распада — [16].

В основу способа оценки состояния хлорофилла взят метод, предложенный О. П. Осиповой [10] для высших растений и при-

мененный позднее Л. А. Сиренко [13] для культур синезеленых водорослей. Суть метода состоит в извлечении слабо связанной формы хлорофилла 60%-м ацетоном и сравнении ее с общей концентрацией пигмента. В данной работе долю лабильного подфона хлорофилла оценивали по отношению его оптической плотности к оптической плотности экстракта хлорофилла в 90%-м ацетоне.

Интенсивность фотосинтеза фитопланктона определялась кислородным методом. Освещенность во всех опытах была около 10 тыс. люкс, температура поддерживалась близкой к водоемной. Слянки экспонировались в термолюминостате в течение 6 ч.

Результаты и обсуждение

Альгофлора¹ на изучаемой станции состояла из типичных представителей фитопланктона Рыбинского водохранилища. Весной и осенью преобладали диатомовые (*Melosira italica*, *Diatoma elongatum*, *Stephanodiscus tenuis*), летом — синезеленые (*Aphanizomenon flos-aquae*, *Microcystis aeruginosa*). Доля зеленых водорослей была незначительной в общей биомассе фитопланктона в течение всего безледного периода.

Содержание, соотношение и динамика основных фотоассимилирующих пигментов были сходными с теми, которые описаны для Рыбинского водохранилища ранее [4]. Главную часть пигментного фонда фитопланктона составлял хлорофилл *a* и каротиноиды. Доля хлорофилла *c* значительно меньше, чем хлорофилла *a*, хлорофилл *b* совсем не удалось достоверно определить в экстрактах. Максимальные отношения хлорофиллов *c/a* получены при доминировании диатомовых, для которых наличие хлорофилла *c* специфично. Небольшая доля хлорофилла *c* относительно хлорофилла *a* зафиксирована во время превалирования синезеленых, у которых дополнительные хлорофиллы совсем отсутствуют. Хлорофилл *b* не был отмечен, по-видимому, из-за очень малого количества зеленых водорослей. Сезонные изменения концентрации хлорофилла *a* фитопланктона в единице объема воды были значительными — от 1.2 до 53.6 мкг/л в верхнем 2-метровом слое и до 33 мкг/л в более глубоких слоях. Три четких пика пигментов характеризуют развитие фитопланктона. Максимальные концентрации отмечены летом в верхнем слое (рис. 1). Данные по содержанию пигментов используются в настоящей работе как показатель степени развития фитопланктона.

В процессе развития растительных организмов изменяется состояние пигментного аппарата, прочность хлорофилл-белково-липидного комплекса [13]. Во время вегетации фитопланктона такие изменения обнаружены в сезонном аспекте и по вертикали. Доля лабильного подфона хлорофилла составляла 15—45% от

¹ Данные по фитопланктону представлены В. А. Елизаровой, которой автор выражает глубокую благодарность.

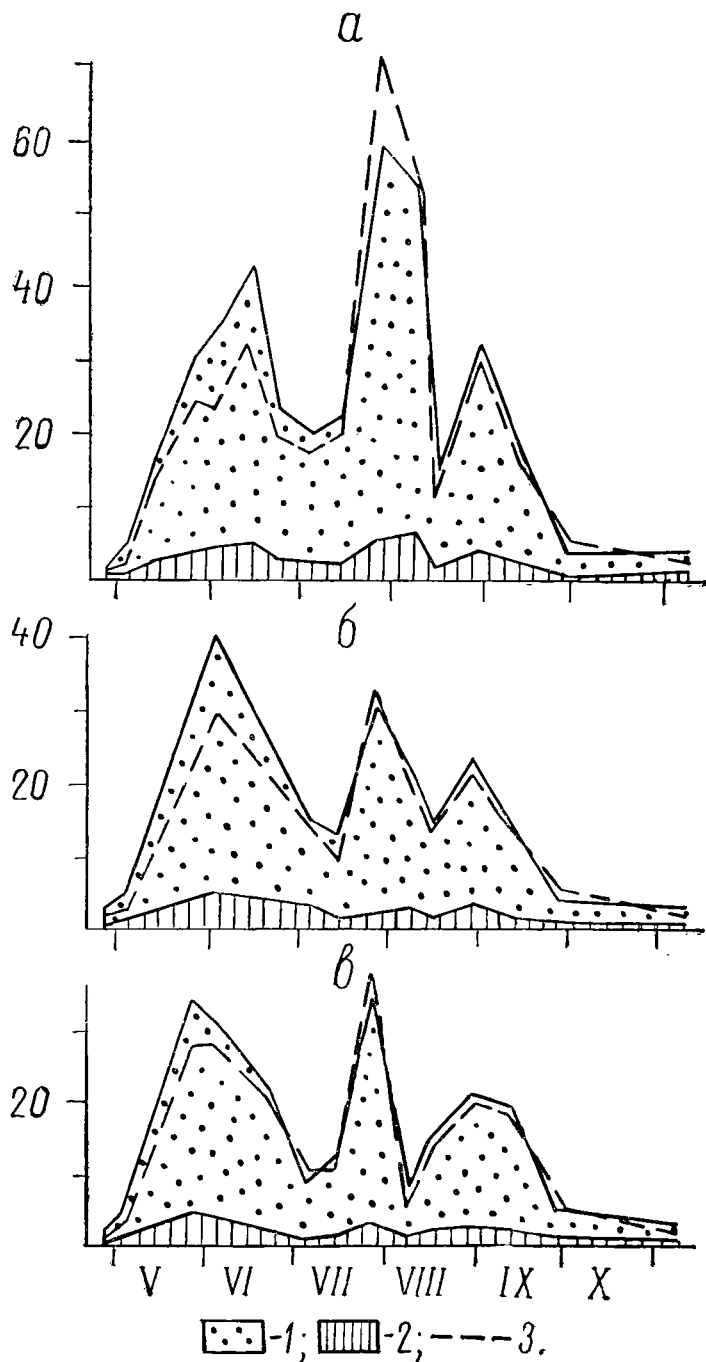


Рис. 1. Сезонная динамика концентрации пигментов фитопланктона на разных глубинах исследуемой станции.

a — данные 0–2 м слоя, *б* — для 7–8 м, *в* — для 15–16 м.
 1 — хлорофилл *a*, 2 — хлорофилл *c*, 3 — каротиноиды.
 По оси ординат — концентрация хлорофиллов, $\mu\text{г/л}$
 и каротиноидов, мк SPU/л , по оси абсцисс — месяцы.

общего содержания пигмента (рис. 2, а, б, в). В верхнем слое весной наиболее прочная связь хлорофилла с белково-липидным комплексом отмечалась на стадии интенсивного нарастания концентрации хлорофилла диатомовой популяции. По мере достижения весеннего максимума хлорофилла количество слабо связанного пигмента увеличивалось. Летом развитие популяций синезеленых привело к упрочению связи хлорофилла с мембранами. Самая прочная связь зафиксирована при максимальной концентрации хлорофилла. В период спада в развитии синезеленых отмечена довольно постоянная величина прочности связи. Последующее возрастание доли лабильного хлорофилла совпадало с минимальными концентрациями пигментов, что зафиксировано поздней осенью.

Доля слабо связанного с белково-липидным комплексом хлорофилла на глубинах 7—8 и 15—16 м превышала его количество в верхнем слое на 5—10%. Динамика прочности хлорофилл-белково-липидного комплекса фитопланктона в неосвещенных слоях нечетко выражена и отличается более поздним сроком появления пиков слабо связанного хлорофилла (рис. 2). Это свидетельствует о разной скорости метаболизма хлорофилла (и фитопланктона) в освещенных и неосвещенных слоях воды.

Интересны результаты сопоставления состояния хлорофилла с его удельным содержанием в единице биомассы фитопланктона. Для исследуемой станции обнаружены изменения удельного содержания хлорофилла от 1.5 до 11.5 мкг/мг сырого веса. Известно, что содержание фотоассимилирующих пигментов в условиях культуры зависит от видовых особенностей, возраста, физиологического состояния и условий выращивания [13]. Те же самые факторы вызывают изменения прочности хлорофилл-белково-липидного комплекса [13]. Отсюда следует, что содержание и состояние хлорофилла в пигментном аппарате взаимосвязаны. По нашим данным доля слабо связанного хлорофилла изменялась противоположно удельному содержанию пигмента (в единице биомассы) в течение почти всего периода открытой воды (рис. 2, а). Параллельные изменения этих показателей отмечены только дважды: в начале мая и начале сентября. Установлено [12], что одновременное увеличение удельного содержания и лабильного подфона хлорофилла происходит в пигментном аппарате в нормальных условиях, а в неблагоприятных условиях отмечается разрушение и основного, и лабильного фондов хлорофилла [11].

В результате действия неблагоприятных факторов в фитопланктоне появляются мертвые клетки, которые могут содержать пигменты в ином состоянии, чем живые. Имеющиеся данные о количестве мертвых клеток в исследуемой диатомовой популяции [5] и прочности хлорофилл-белково-липидного комплекса показывают, что причиной снижения прочности связи в данном случае является отмирание водорослей, сопровождающееся необратимыми разрушениями пигментов. Подтверждением ослабленного со-

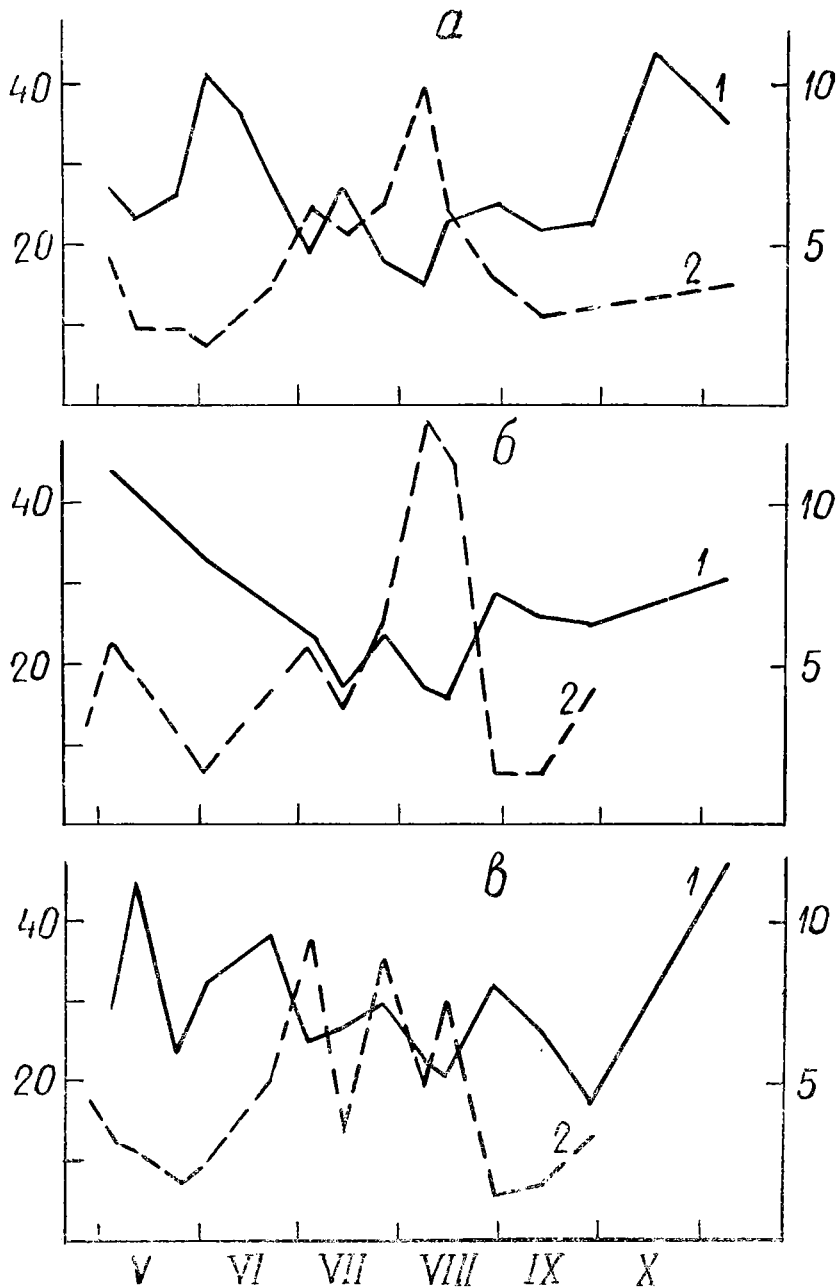


Рис. 2. Динамика состояния и удельного содержания хлорофилла фитопланктона на разных глубинах.

По оси ординат слева — прочность хлорофилл-белково-липидного комплекса, % хлорофилла, извлекаемого 80%-м ацетоном (1), справа — содержание хлорофилла в единице биомассы фитопланктона, мкг хл./мг сухой биомассы (2). Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

стояния водорослей в этот период служат также наблюдения следующего срока (через 10 дней), показавшие, что к тому времени диатомовые были уже полностью вытеснены синезелеными [5].

Между состоянием хлорофилла и его функциональной активностью существует тесная взаимосвязь [7—14]. Поэтому изменение условий, влияющих на состояние пигментов, соответствующим образом сказывается и на его активности. Один из показателей метаболической активности пигментного аппарата — скорость работы фермента хлорофиллазы — изменяется соответственно содержанию и состоянию хлорофилла [12].

Фитопланктон приспосабливается к изменяющимся условиям водоема заменой одних видов другими. Все водоросли отличаются между собой содержанием, соотношением, состоянием и активностью пигментов. Поэтому можно считать, что взаимодействие фитопланктона с внешней средой происходит путем структурно-функциональных перестроек пигментного аппарата популяций.

В данной работе в качестве функциональной активности хлорофилла изучалась интенсивность фотосинтеза. Сезонная динамика интенсивности фотосинтеза при постоянной освещенности и температуре, близкой к водоемной, представлена на фоне изменений содержания чистого хлорофилла *a* без продуктов распада (рис. 3). Динамика этих показателей характеризуется однообразной картиной расположения пиков и спадов. Для всех исследуемых горизонтов величины фотосинтеза были сходными, несмотря на разницу в содержании и состоянии пигментов по вертикали.

Ассимиляционная активность единицы количества хлорофилла (ассимиляционное число) мало изменялась в течение вегетационного сезона, составляя чаще всего 50—60 мг O_2 /мг хл. за 6 ч, т. е. около 1.0 мг O_2 /мг хл. ч. Подобные величины отмечались для популяций фитопланктона и при естественной освещенности [1, 2, 6].

Значительное увеличение (в 2—2.5 раза) ассимиляционных чисел по сравнению с наиболее часто встречаемыми отмечалось редко: для фитопланктона из всех слоев — в мае, для верхнего и придонного — в августе. В эти периоды величины показателей прочности хлорофилл-белково-липидного комплекса и удельного содержания хлорофилла в единице биомассы были близкими к средним величинам. Только в мае в среднем слое (7—8 м) прочность комплекса была слабее, чем на других глубинах в это же время. Общий уровень содержания хлорофилла (рис. 1) в сроки, совпадающие с его максимальной ассимиляционной активностью, свидетельствует о том, что популяция водорослей находилась в фазе интенсивного роста.

Минимальная ассимиляционная активность единицы количества хлорофилла зафиксирована 26 июля, в период наибольшей для этого сезона концентрации пигментов (рис. 1, 4).

В периоды активного роста ассимиляционные числа фитопланктона из верхнего слоя изменялись параллельно содержанию

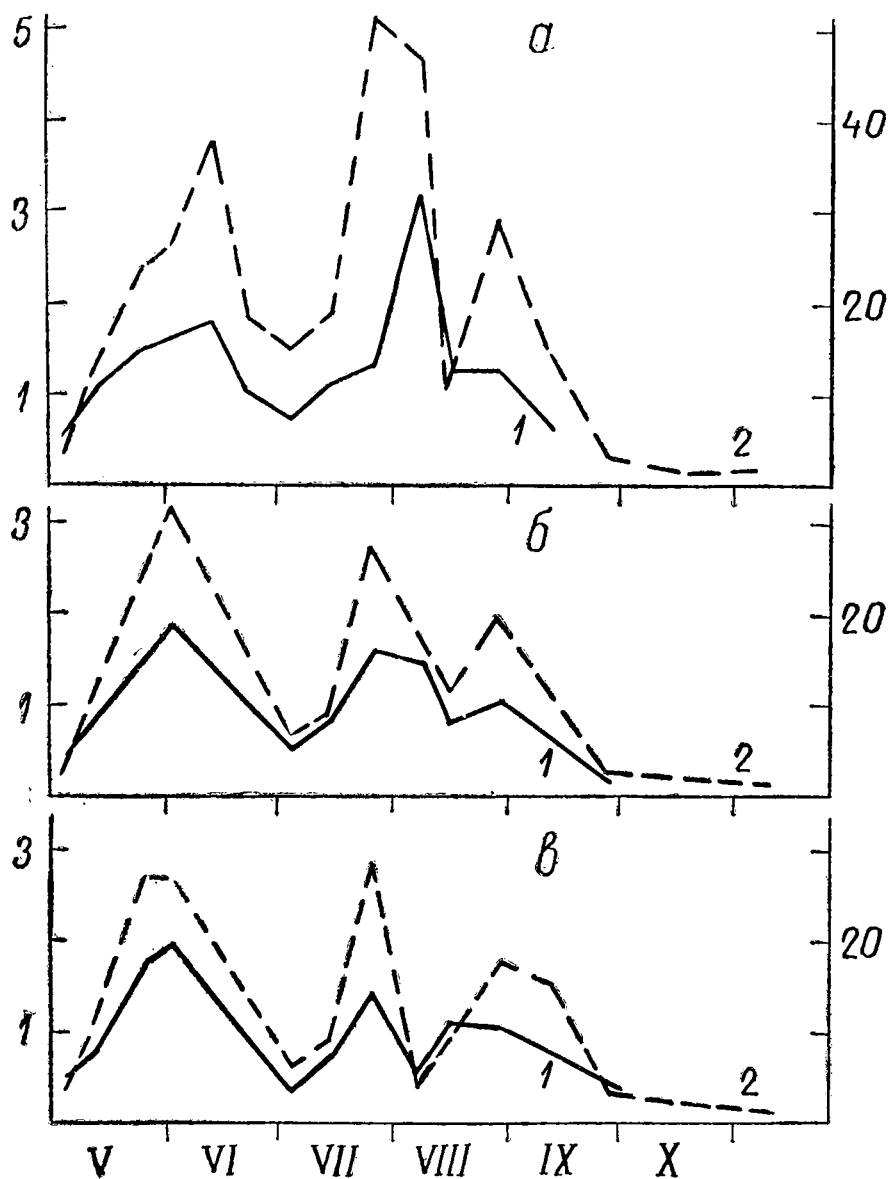


Рис. 3. Сезонные изменения интенсивности фотосинтеза и содержания чистого хлорофилла фитопланктона разных глубин.

По оси ординат: слева — фотосинтез, $\text{mg O}_2/\text{l} \cdot 6 \text{ ч}$ (1), справа — концентрация чистого хлорофилла а, mg/l (2). Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

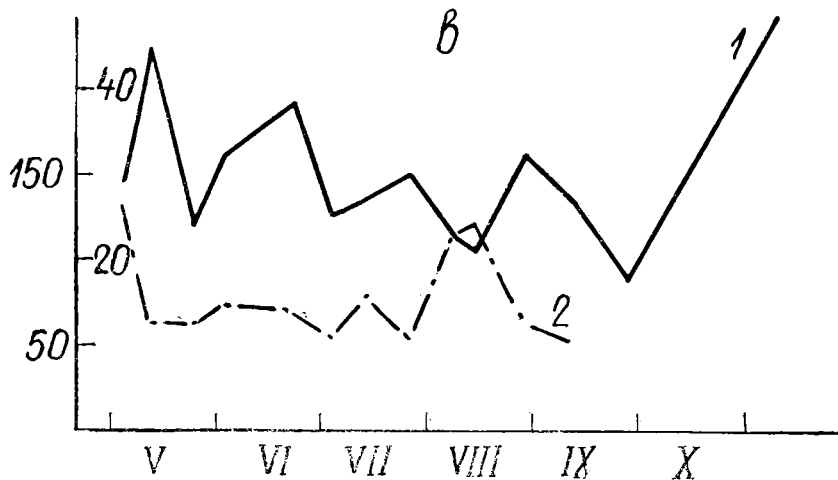
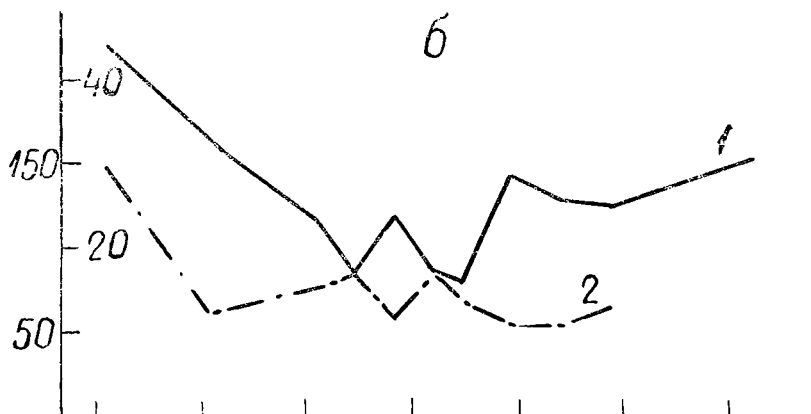
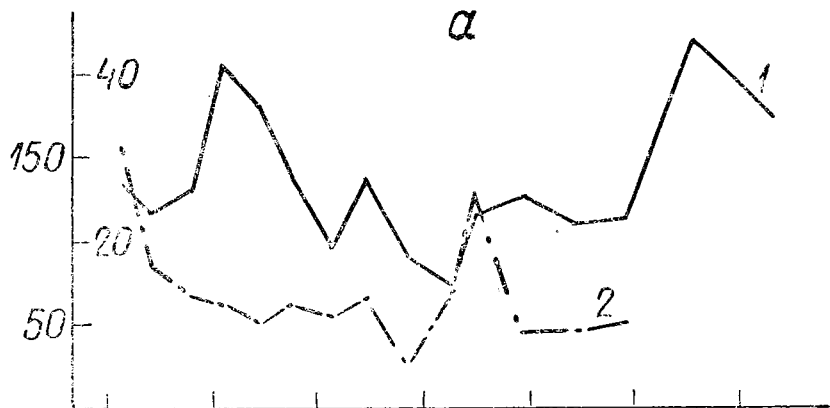


Рис. 4. Фотосинтетическая активность хлорофилла и прочность хлорофилл-белково-липидного комплекса фитопланктона разных слоев.

На оси ординат: справа — непрочный связанный хлорофилл, % (1); слева — фотосинтез в расчете на единицу хлорофилла, $\text{mg O}_2/\text{mg chl.} \cdot 6 \text{ ч.}$ (2). Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

с отмиранием фитопланктона.

Сезонная динамика ассимиляционных чисел фитопланктона из неосвещенных слоев была сходной с той, что наблюдалась в эвфотной зоне. Вертикальные изменения ассимиляционных чисел зависели от прочности связи хлорофилл-белково-липидного комплекса, что наиболее четко прослеживалось в летний период (рис. 1, см. таблицу). Удельная интенсивность фотосинтеза фитопланктона из верхнего слоя оказалась в 1.5—2 раза ниже, чем у фитопланктона более глубоких слоев воды, характеризующегося повышенным количеством (на 7—12%) слабо связанного пигмента (см. таблицу). Эти данные согласуются с представлением о более высокой активности легко извлекаемого хлорофилла [8, 9].

Состояние и фотосинтетическая активность хлорофилла фитопланктона с разных горизонтов

Дата	Горизонт, м	Температура в водоеме, °	Хлорофилл <i>a</i> , мкг/л	Непрочно связанный хлорофилл, %	Фотосинтетическая активность хлорофилла, мг O ₂ /мг хл. в ч
26.VII	0—2	19.3	51.1	18	23
	7—8		27.8	24	58
	15—16		28.7	30	52
8.VIII	0—2	24.0	46.6	15	49
	7—8		17.2	17	72
	15—16		4.5	23	98
15.VIII	0—2	19.2	10.3	23	124
	7—8		11.4	16	70
	15—16		9.7	21	120
29.VIII	0—2	15.0	29.2	25	44
	7—8		19.6	29	55
	15—16		18.0	32	62
12.IX	0—2	15.1	14.2	22	46
	7—8		11.8	26	56
	15—16		15.9	27	49

Сравнение сезонных изменений состояния и функциональной активности хлорофилла фитопланктона приводит к выводу об их зависимости от стадии развития популяций. На основе литературных данных известно, что в начале логарифмического роста культуры водорослей прочность связи хлорофилл-белково-липидного комплекса слабее [13], а скорость фотофосфорилирования в 3—4 раза выше [20], чем во время стационарной фазы. Скорость фотосинтеза фитопланктона обычно выше в периоды начала нарастания биомассы водорослей [1, 2].

Итак, сезонная динамика прочности связи хлорофилл-белково-липидного комплекса и интенсивности удельного фотосинтеза указывает на неоднородность структурно-функционального состояния пигментного аппарата на разных стадиях развития фитопланктона: более активная популяция в фазе интенсивного роста характеризуется повышенным содержанием лабильного подфонда хлорофилла.

Изменения состояния и функциональной активности хлорофилла по глубинам также свидетельствуют о прямой зависимости между увеличением лабильного подфонда пигмента и возрастанием удельной интенсивности фотосинтеза фитопланктона.

Л и т е р а т у р а

1. Ведерников В. И. Влияние факторов среды на величины ассимиляционного числа в природных популяциях морского фитопланктона. — *Тр. Ин-та океанол. АН СССР*, 1976, т. 105, с. 106—129.

2. Ведерников В. И. Сезонные изменения ассимиляционного числа морского фитопланктона. *Элементы водных экосистем*. — *Тр. ВГБО*, 1978, т. 22, с. 18—31.

3. Гапоненко В. И., Балева Е. Ф., Шевчук С. Н. Обновление хлорофилла — характерная черта фотосинтезирующего аппарата. *Хлорофилл*. Минск, 1974, с. 298—310.

4. Елизарова В. А. Состав и содержание растительных пигментов в водах Рыбинского водохранилища. — *Гидробиол. ж.*, 1973, т. 9, № 2, с. 23—33.

5. Елизарова В. А. О выживании летом весенних форм планктонных диатомей. *Наст. кн.*

6. Кузьмичева В. И. Первичная продукция планктона при использовании минеральных удобрений в рыбоводных прудах. — *Автореф. канд. дисс. М.*, 1970, 24 с.

7. Лаханов А. П. Устойчивость пигментного комплекса фагоцит к низким положительным температурам в процессе онтогенеза растений. — *Физиол. раст.*, 1978, т. 25, вып. 1, с. 12—17.

8. Махаринец С. Н. Состояние пигментной системы и фотохимическая активность хлоропластов озимой пшеницы. — В кн.: *Изучение фотосинтеза однолетних растений*. Кишинев, 1970, с. 93—104.

9. Мещицкая И. М., Проценко Л. Ф. К вопросу о состоянии пигментного аппарата синезеленых водорослей (Cyanophyta). — Бот. ж., 1974, т. 59, № 6, с. 805—814.
10. Осипова О. П. О белковом компоненте хлорофилл-белкового комплекса. — Тр. Ин-та физиол. раст. им. К. А. Тимирязева, 1953, т. 8, вып. 1, с. 57—66.
11. Осипова О. П., Нюппиева К. А. Кратковременное действие отрицательных температур на фотосинтетический аппарат листьев различных по устойчивости видов картофеля. Хлорофилл. Минск, 1974, с. 331—339.
12. Сивцев М. В., Дондо В. В. Корреляция динамики содержания хлорофилла и активности хлорофиллазы в листьях растений. — Изв. АН СССР, Сер. биол., 1977, № 2, с. 186—193.
13. Сиренко Л. А. Физиологические основы размножения синезеленых водорослей в водохранилищах. Киев, 1972. 203 с.
14. Шлык А. А., Баранов А. А. Гетерогенность и метаболизм пигментных фондов эвглены. — ДАН СССР, 1969, т. 187, вып. 1, с. 197—200.
15. Jeffrey S. W., Humphrey G. F. New spectrophotometric equations for determining chlorophyll a, b, c_1 and c_2 in higher plants algae and natural phytoplankton. — Biochem. Physiol. Pflanzen, 1975, vol. 167, p. 191—194.
16. Lorenzen C. J. Determination of chlorophyll and pheopigments: spectrophotometric equations. — Limnol. and Oceanogr., 1967, vol. 12, p. 343—346.
17. Parsons T. R., Strickland J. D. H. Discussion of spectrophotometric determination of marine plant pigments with revised equations for ascertaining chlorophylls and carotinoides. — J. Marine Res., 1963, vol. 21, N 3, p. 155—163.
18. Sand-Jensen Kaj. A comparison of chlorophyll a determinations of unstored and stored plankton filters extracted by methanol and acetone. Vatten, 1976, vol. 32, N 4, p. 337—341.
19. UNESCO. Monographs on oceanographic methodology. Paris. 1966. 69 p.
20. Yannai I., EpeI B. L., Neumann J. Photophosphorylation in stable chloroplast fragments from the algae Chlamydomonas reinhardi. Plant Sci. Lett., 1976, vol. 7, N 4, p. 295—304.

ДИНАМИКА РАЗВИТИЯ АЛЬГОФЛОРЫ ОБРАСТАНИЙ В РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

Альгофлора обрастаний Рыбинского водохранилища, как и других волжских водохранилищ, до сих пор практически не исследована. Однако данные об этой экологической группировке водорослей могли бы представлять несомненный интерес как в узко практическом отношении в связи со способностью перифитонных организмов служить удобными индикаторами качества воды [17, 18, 26], так и в плане выяснения роли перифитона в гидробиологических процессах в литоральной зоне волжских водохранилищ. Известно, например, что в ряде водоемов перифитонные водоросли создают значительную продукцию [1, 23]. Особый интерес представляет перифитон и в качестве объекта биоценологических исследований [6], что, однако, до сих пор недооценивается гидробиологами.

В мае—сентябре 1977 г. нами были собраны пробы перифитона в Волжском плесе Рыбинского водохранилища, которые и послужили материалом для данного сообщения.

Пробы отбирались на 2 станциях в прибрежной зоне, в районе Борка. Ст. 1 находилась в закрытом побережье в Спицинском заливе р. Сутки, в 3—4 км выше ее устья. Нижний участок р. Сутки (примерно 20 км) находится в зоне подпора водохранилища. Течение здесь практически отсутствует.

Спицинский залив представляет собой довольно обширное (площадь в зависимости от уровня 0.5—1.5 км²) залитое водой понижение местности со сравнительно ровным рельефом дна, на 1—1.5 км вдающееся в сушу. При высоком стоянии воды в водохранилище залив сильно зарастает, а при максимальном его заполнении верховья залива соединяются с устьевым участком р. Сутки посредством сильно заросшего на большой площади мелководья с глубинами 0.5—0.8 м. Средняя и максимальная глубина залива не превышает соответственно 2 и 5 м при НПУ. Преобладают песчаные грунты разной степени заиленности с большим количеством растительного детрита.

Ближайшие населенные пункты находятся в 3—4 км от устья

залива, посещаемого преимущественно охотниками и рыболовами. Однако р. Сутка и ее притоки в вышерасположенных участках довольно густо заселены и принимают, кроме неканализированных стоков, отходы Волжской шерстопрядильной фабрики.

Ст. 2 находилась в открытом прибрежье о-ва Хохотка в 200—300 м от его коренного берега и в 0.5 км к северу от устьевоего расширения р. Сутки. Все открытое побережье острова до глубины 1.0—1.2 м при НПУ было занято довольно густыми зарослями пивняка (*Salix* sp.) с развивающимися в них в массе нитчатками (*Cladofora glomerata* (L.) Kütz¹, с примесью *Oedogonium* sp. sleg.). Ширина этих зарослей колеблется при НПУ от 40 до 150 м. Точка отбора проб находилась на расстоянии около 50 м от границы зарослей. Преобладают слабо заиленные песчанистые грунты. Рельеф дна плоский, слабо расчлененный.

Локальное загрязнение этого участка, как и Спичинского залива, отсутствует. Ближайшие населенные пункты расположены на противоположном берегу Волги.

Глубина в точках отбора проб составляла при НПУ около 2 м.

Экспонировались 2 типа субстратов: деревянные брусья из грубо обструганной сосны 300×8×5 см и предметные стекла из некоррозионного стекла стандартного (24×76 мм) размера. Брусья (по 25 на каждой станции) были забиты в грунт 12—13 мая. Стекла закреплялись вертикально узким торцом в прорезях пенопластовых поплавков так, чтобы вся поверхность стекла находилась в толще воды. Поплавки с закрепленными в них стеклами погружались с помощью небольшого груза в воду. Глубина погружения стекол ограничивалась верхним, находящимся на поверхности воды пенопластовым поплавком и составляла 0.5 м. Нижний поплавок заякоривался с помощью веревки длиной 5—7 м и неподвижного груза.

Закрепленные таким образом стекла экспонировались с конца мая до конца сентября. Кроме того, новые серии стекол устанавливались в начале каждого месяца для изучения начальных этапов сукцессии перифитона.

Пробы обрастаний отбирались с конца мая и до конца сентября через 7—10 дней, т. е. 3—4 раза в месяц. К сожалению, некоторые из рядов наблюдений оказались неполными из-за исчезновения штативов со стеклами.

При отборе проб перифитона один из серии экспонировавшихся брусев поднимался на борт лодки и из него выпиливались отрезки площадью 1—2 дм². Отрезки брусев раскалывались пополам и помещались в стеклянные банки, причем одна половина заливалась отфильтрованной через мембранный фильтр «Сыппор»-2 водой, а другая — раствором фиксатора Утермея в модификации

¹ Авторы видов, кроме приведенных в табл. 1, отмечены лишь при первом упоминании в тексте.

г. в. Кузьмина [13]. Залитый отфильтрованной водой отрезок бруса служил для последующего определения сухого веса обрастаний, концентрации фотосинтетических пигментов, бихроматной окисляемости и просмотра живого материала. Зафиксированный отрезок служил в дальнейшем в качестве количественной пробы.

В отдельные сосуды помещали по 2—3 стекла, на месте фиксируя часть из них для последующей количественной обработки.

В лаборатории обрастания счищались с исследуемых субстратов с помощью зубной щетки. Полученную таким образом в известном объеме фиксирующей жидкости взвесь тщательно перемешивали и 10 мл ее переносили в пенициллиновую склянку для последующего подсчета организмов. Площадь стекол принималась равной 36 см², а площадь обросших отрезков брусьев определялась с помощью миллиметровой бумаги.

Методика обработки проб обрастаний оказывает большое влияние на конечные результаты исследований. Однако связанные с ней вопросы редко обсуждаются в литературе, что заставляет нас остановиться на них подробнее.

Постоянные препараты диатомовых водорослей готовились методом холодного сжигания водорослей в слабой хромовой смеси и заключались в высокопреломляющую анилин-формальдегидную среду [9]. Микроскопический анализ проб начинался с просмотра препарата, что необходимо для идентификации диатомей в камере. Далее водоросли проматривались в счетной камере небольшого объема, но при большом увеличении микроскопа. Мы использовали на этом этапе обработки проб камеру Нажотта объемом 0.01 мл при 800-кратном увеличении микроскопа NU—2E фирмы «Карл-Цейсс» (объектив масляная иммерсия 100 х). При таком увеличении подсчитывались наиболее мелкие и, как правило, многочисленные формы водорослей. Подсчет более крупных, но обычно реже встречающихся форм, производился в камере Нажотта объемом 0.05 мл при увеличении 250—300 (объектив 25 х). Самые крупные и редко встречающиеся формы подсчитывались в 0.2 мл пробы при 80—125-кратном увеличении (объектив 10 х). Последняя операция также необходима, поскольку крупные формы даже при малой численности могут существенно влиять на биомассу. Подобная поэтапная обработка проб, ранее применяемая нами для учета микрофитобентоса [8], необходима и для подсчета водорослей обрастаний.

Численность водорослей (N) подсчитывалась по формуле:

$$N = \frac{v_1 n}{v_2 S}$$

где v_1 — объем фиксирующей жидкости, v_2 — объем просмотренной части пробы, в которой обнаружено n клеток водорослей. S — площадь субстрата пробы, мм. Биомасса подсчитывалась так называемым «объемным» методом [11, 13].

Разные исследователи выражают свои данные в пересчете на разные единицы площади субстрата (см^2 , 10 см^2 , дм^2 и т. д.). Наиболее сравнимые данные получаются, на наш взгляд, при выражении численности в кл./мм², что соответствует млн кл./м², а биомассы — в г или мг/м².

Видовой состав

В процессе его изучения нами обнаружено 402 вида, разновидности и формы водорослей, из которых 2 трети составляют диатомовые (262 таксона рангом ниже рода). Оставшаяся треть флористического списка распределяется между зелеными (72), синезелеными (49), пирифитовыми (6), эвгленовыми (5), золотистыми и желтозелеными (по 4 таксона) водорослями.

Составленный нами флористический список, несомненно, далеко не исчерпывает всего флористического богатства перифитонных водорослей Рыбинского водохранилища. Однако около 80 видов, разновидностей и форм водорослей, обнаруженных в перифитоне его побережья, по-видимому, в большинстве своем впервые отмечаются в составе альгофлоры Волги, так как не включены Г. В. Кузьминым [14] в опубликованный им недавно список водорослей этой реки. Это свидетельствует о том, что последний может быть заметно расширен за счет бентосных водорослей, сообщества которых до сих пор изучены слабо. В связи с этим показательно, что среди, по-видимому, впервые обнаруженных нами в составе альгофлоры Волги видов (табл. 1) лишь немногие (*Stauroneis pygmaea*, *Navicula bidentula*, *N. pygmaea*, *Neidium binode*, *Nitzschia heidenii*, а также ряд внутривидовых форм) являются редкими. Большинство из них широко распространены и могут достигать массового развития. Некоторые (*Phormidium foveolarum* из синезеленых, *Achnanthes linearis*, *Navicula pellucilosa* из диатомовых, а также *Stigeoclonium farctum* из группы зеленых водорослей) были в числе руководящих форм перифитона Волжского плеса водохранилища.

Таблица 1

Виды водорослей, впервые обнаруженные в составе альгофлоры р. Волги

Цианопхита

Порядок Chroococcales

Synechococcus cedrorum Sauv.
Gloeocapsa rupestris Kütz.
Chamaesiphon incrustans Grun.
Ch. minutus (Rostaf.) Lemm.
Ch. cylindricus B. Peters.
Xenococcus minimus Geitl.
X. kernerii Hansg.

Порядок Oscillatoriales

Oscillatoria tenuis f. *nigra* (Schkorb.) Elenk.
Phormidium angustissimum W. et G. S. West.

Ph. foveolarum (Mont.) Gom.
Ph. molle f. tenue (Woronich.) Elenk.
Ph. papillaterminatum Kisse'.
Plectonema tomasinianum (Kütz.) Born.

Xanthopyta

Порядок Tribonematales

Tribonema pyrenigerum Pascher

Bacillariophyta

Порядок Araphinales

Diatoma vulgare var. productum Grun.
D. vulgare var. ehrenbergii (Kütz.) Grun.
D. vulgare var. capitatum Grun.
Fragilaria atomus Hust.

Порядок Raphinales

Eunotia sudetica var. bidens Hust.
Achnanthes linearis (W. Sm.) Grun. v. linearis
A. linearis f. curta H. L. Im.
A. exigua var. constricta Torka
A. lanceolata var. omissa Reim.
A. peragalloi Brun et Herib.
Diploneis ovalis var. oblongella (Nag.) Cl.
D. parva Cl.
Stauroneis anceps var. sibirica Grun.
St. pygmaea Kütz.
Navicula binodis Ehr.
N. mutica v. undulata (Hilse) Grun.
N. bidentula Boye P.
N. americana Ehr.
N. pellucida (Breb.) Hilse
N. atomus (Naeg.) Grun.
N. cocconeiformis Greg.
N. pseudoscutiformis Hust.
N. viridula v. linearis Hust.
N. hungarica v. hungarica f. humilis (Donc.) A. Cl.
N. hungarica v. intermedia Skabitsch.
N. reinhardtii (Grun.) Cl. v. reinhardtii f. reinhardtii
N. reinhardtii v. reinhardtii f. gracior Grun.
N. reinhardtii var. elliptica Herib.
N. dicephala var. elginensis (Greg.) Grun.
N. gastrum v. hankensis Skv.
N. pygmaea Kütz.
Pinnularia interrupta v. interrupta f. minor Boye P.
P. hemiptera (Kütz.) Cl. v. hemiptera
P. nobilis f. intermedia Dipp.
Neidium binode (Ehr.) Hust. v. binode
Caloneis silicula v. kjellmaniana Cl.
C. silicula v. gibberula (Kütz.) Grun.
S. amphisbaena (Bory) Cl. var. amphisbaena
Cymbella naviculiformis Auerw.
C. gracilis (Babenh.) Cl.
C. cymbiformis var. multipunctata A. Cl.
C. lanceolata v. notata Wisl. et Poretzky
C. tumida var. borealis (Grun.) Cl.
Gomphonema intricatum var. dichotomum (Kütz.) Grun.
Nitzschia tryblionella v. levidensis (W. Sm.) Grun.
N. heidenii (Meist.) Hust. v. heidenii

N. heidenii v. *pamiriensis* Boye P.
N. frustulum v. *asiatica* Hust.
N. sigmoidea v. *armoricana* (Kütz.) Grun.
Surirella biseriata v. *bifrons* f. *punctata* Meist.
S. linearis v. *constricta* (Ehr.) Grun.

Chlorophyta

Порядок Vacuolales

Tetraspora cylindrica (Wahlenb.) Ag.

Порядок Chlorococcales

Characium simplex Korsch.

Palmella miniata Leibl.

Порядок Ulothrichales

Ulothrix subtilis Kütz.

Ul. oscillarina Kütz.

Geminella interrupta (Turp.) Lagerh.

Порядок Chaetophorales

Stigeoclonium protensum (Dillw.) Kütz.

St. farctum Berth.

St. variabile Nägeli var. *variabile*

Coleochaete scutata f. *minor* Möbius

Порядок Desmidiiales

Pleurotaenium coronatum (Breb.) Rabenh.

Closterium moniliferum f. *subrectum* (Grönbl.) W: Poljansk

Cl. lunula (Müll.) Nitzsch. v. *lunula*

Euastrum verrucosum Ehrenb. v. *verrucosum*

Cosmarium trilobatum Reinsch.

C. logiense Biss.

C. reniforme (Ralfs) Arch.

C. boeckii Wille

Динамика численности и биомассы

Основную роль в сложении перифитонного фитоценоза играли 3 группы водорослей: диатомовые, зеленые и, в меньшей степени, синезеленые, причем динамика численности и биомассы каждой из них заметно различались.

Весенний пик обилия диатомовых был выражен слабо. Некоторый подъем численности наблюдался лишь в открытом прибрежье (на деревянных брусках) за счет короткой вспышки развития *Melosira varians* Ag. Максимальная численность диатомей (25 тыс. кл./мм²) зарегистрирована в конце августа на брусках в результате появления мелких форм: *Achnanthes linearis* и *Nitzschia fonticola* Grun. Эти же виды обуславливают и другие летние пики численности диатомей (рис. 1, 2). Осенний подъем численности диатомовых на деревянных субстратах связан с массовым развитием *Melosira varians*, *Navicula cryptocephala* Kütz. и *N. tripunctata* (O. F. Müll.) Bory, а на стеклах *Melosira varians*, *Cymbella ventricosa* Kütz. и *Gomphonema parvulum* (Kütz.) Grun. Общая численность диатомовых на стеклах была заметно ниже,

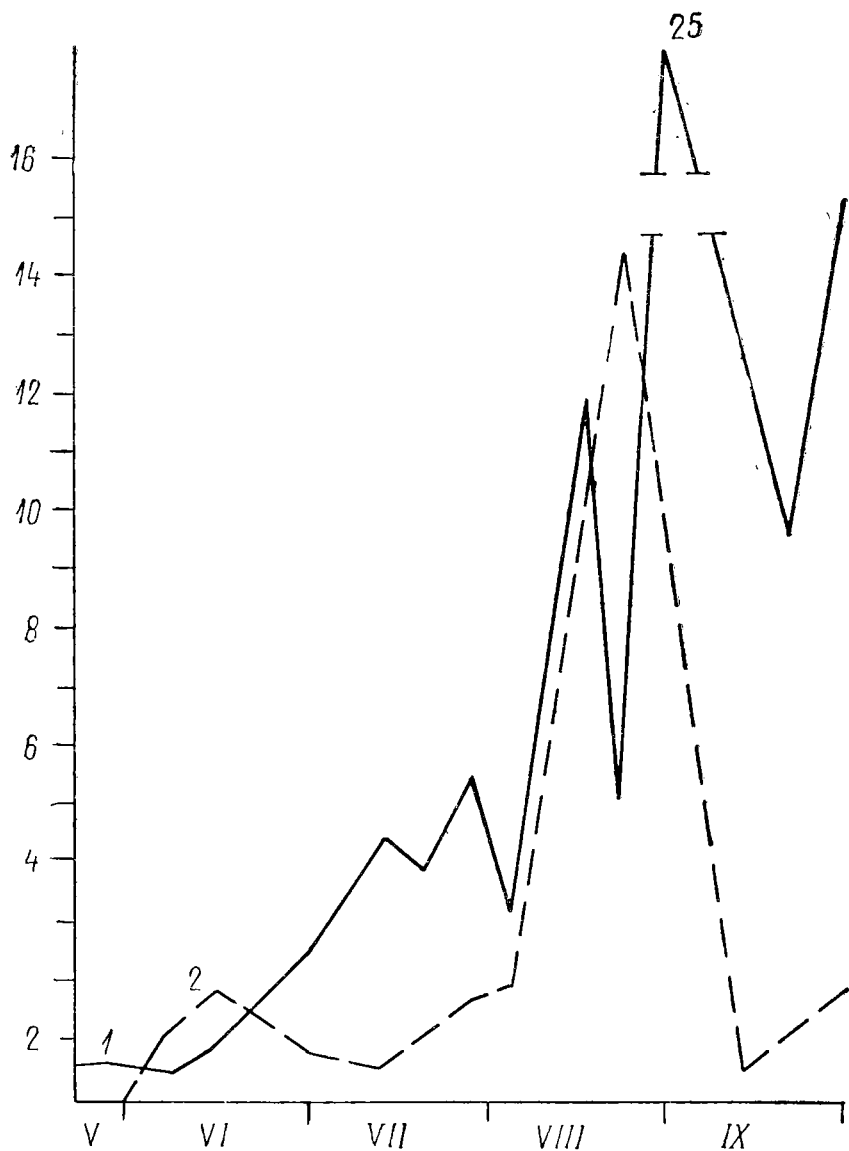


Рис. 1. Суммарная численность диатомовых водорослей на брусках (1) и на стеклах (2) в районе ст. 1.

По оси ординат — численность, тыс. клеток/мм², оси абсцисс — месяцы.

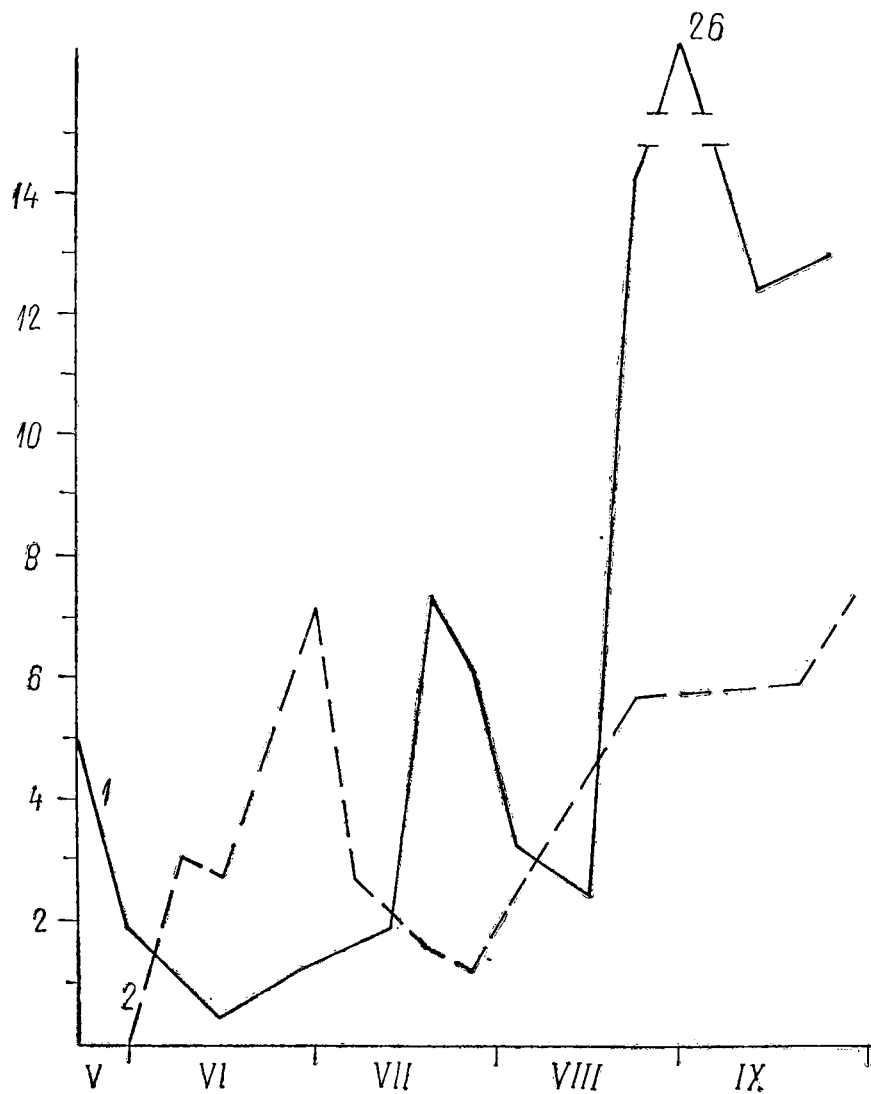


Рис. 2. Суммарная численность диатомовых водорослей на брусках (1) и на стеклах (2) в районе ст. 2.
Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

чем на брусках (рис. 1, 2) за счет меньшего обилия видов *Nitzschia* и *Navicula*.

Численность зеленых водорослей определялась в первую очередь *Stigeoclonium farctum*. В связи с более интенсивным развитием этого вида на стеклах, численность зеленых водорослей, в противоположность диатомовым, на этом субстрате обычно выше, чем на брусках (рис. 3).

Динамика изменений биомассы зеленых водорослей, в общем, повторяет динамику их численности. Иной вид имеет динамика биомассы диатомей. Максимальная биомасса последних (до 5—8 г/м²) отмечалась в конце августа—сентябре, а весной и в середине летнего периода держалась на заметно более низком уровне, не превышая обычно 1 г/м² (табл. 2).

Синезеленые играли заметную роль лишь на деревянном типе субстрата. В открытом побережье их биомасса была заметно выше, чем в закрытом (рис. 4, 5, табл. 2) вследствие более высокой численности *Phormidium foveolarum*, *Chamaesiphon incrustans* и *Xenococcus minimus*.

Ход сезонных изменений общей биомассы перифитона сильно различался в зависимости от местонахождения экспонировавшегося субстрата и его типа. В районе закрытого побережья на брусках небольшие колебания биомассы в течение сезона не изменили ее отчетливо одновершинного характера с максимумом в конце августа—сентябре. При этом основу биомассы весной и летом составляли диатомовые и зеленые водоросли, а осенью — диатомовые. По сравнению с брусками на стеклах закрытого побережья относительная роль зеленых водорослей была выше, а осенний подъем обилия диатомей выражен менее отчетливо (рис. 4).

В открытом побережье динамика изменений биомассы перифитона на брусках имеет ясно трехвершинный вид, причем весенний и осенний пики определяются диатомовыми, а летний — совместно диатомовыми, зелеными и синезелеными водорослями. Аналогичный вид, вероятно, и у кривой изменений биомассы на стеклах, но из-за более позднего начала их экспонирования весенний пик диатомовых отсутствовал (рис. 5).

Летний пик обилия на стеклах определяется зелеными водорослями, причем, как и в закрытом побережье, относительная роль этой группы водорослей на стеклах оказывается выше, чем на деревянном субстрате, а синезеленых ниже. Вообще же биомасса синезеленых на том и другом типе субстрата в открытом побережье заметно выше, чем в закрытом (рис. 4, 5, табл. 2).

Соотношение ведущих видов

Наряду с изучением динамики численности и биомассы отдельных видов большой интерес представляют данные об изменении их относительной роли в фитоценозе, с этой целью обычно пользуются процентным соотношением биомассы.

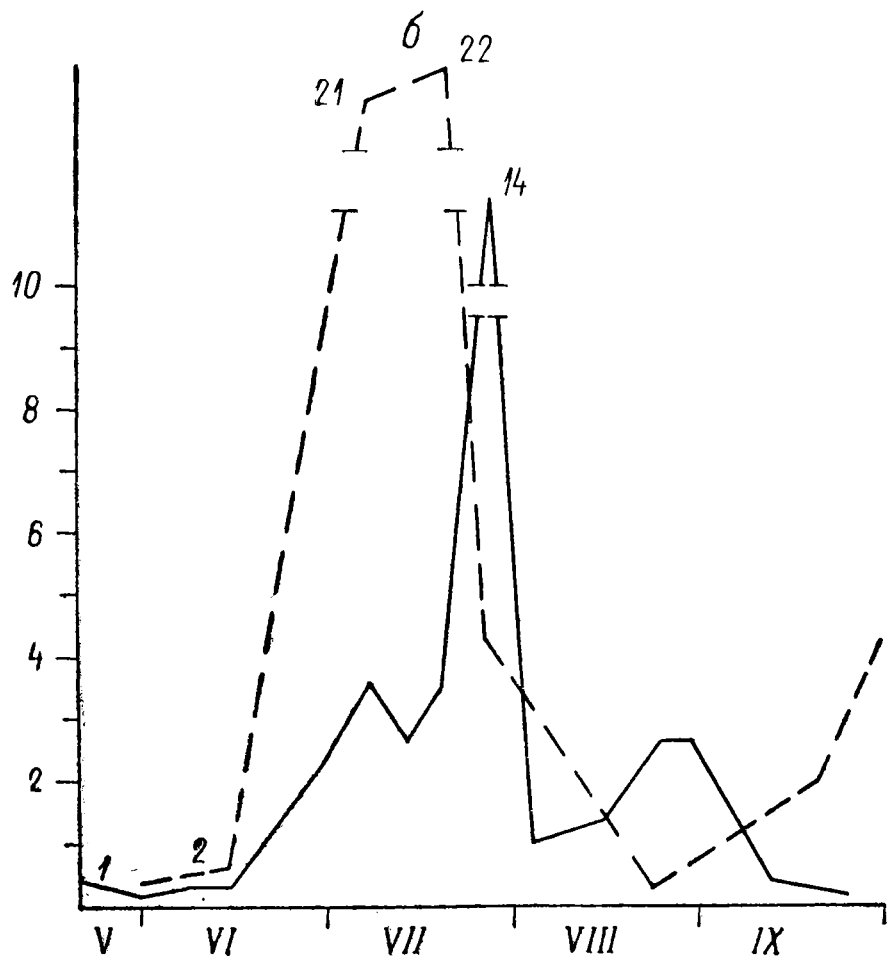
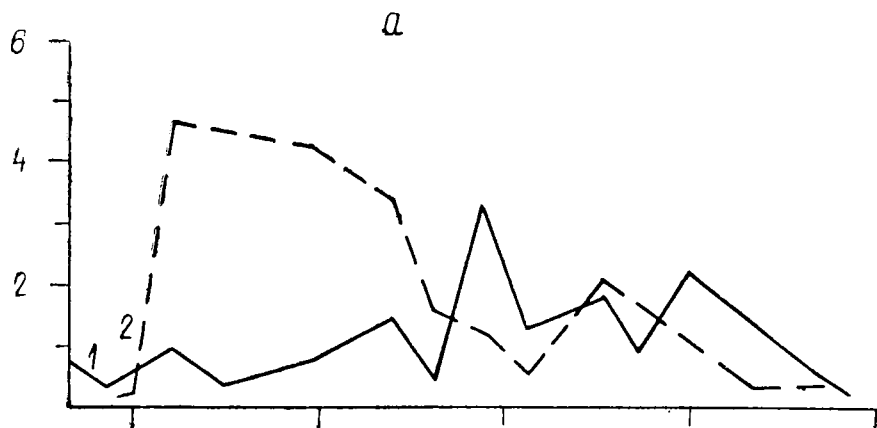


Рис. 3. Суммарная численность зеленых водорослей на брусках (1) и на стеклах (2) в районе ст. 1(а) и 2(б)).
Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

Среднемесячная биомасса основных групп водорослей в перифитоне прибрежной зоны Рыбинского водохранилища

Местонахождение, вид субстрата	Группы водорослей	Месяцы					В среднем за вегетацион- ный период
		май	июнь	июль	август	сентябрь	
Ст. 1, деревянные брусья	Диатомовые	0.254	0.356	0.847	2.597	5.628	1.936
	Зеленые	0.235	0.203	0.510	0.562	0.232	0.348
	Синезеленые	0.067	0.148	0.104	0.313	0.490	0.224
	Общая биомасса	0.556	0.707	1.461	3.472	6.350	2.508
Ст. 1, предметные стекла	Диатомовые	—	0.199	0.327	1.380	0.896	0.700
	Зеленые	—	0.906	0.515	0.419	0.098	0.484
	Синезеленые	—	0.011	0.011	0.256	0.052	0.082
	Общая биомасса	—	1.116	0.853	2.055	1.046	1.266
Ст. 2, деревянные брусья	Диатомовые	2.230	0.255	0.722	3.224	7.612	2.809
	Зеленые	0.218	0.249	1.527	0.465	0.152	0.522
	Синезеленые	0.048	0.238	1.098	1.733	1.018	0.827
	Общая биомасса	2.496	0.742	3.346	5.422	8.782	4.158
Ст. 2, предметные стекла	Диатомовые	—	0.688	0.145	0.698	5.214	1.686
	Зеленые	—	0.662	4.022	0.279	1.090	1.513
	Синезеленые	—	0.120	0.067	0.022	0.156	0.091
	Общая биомасса	—	10.470	4.237	0.999	6.460	3.292

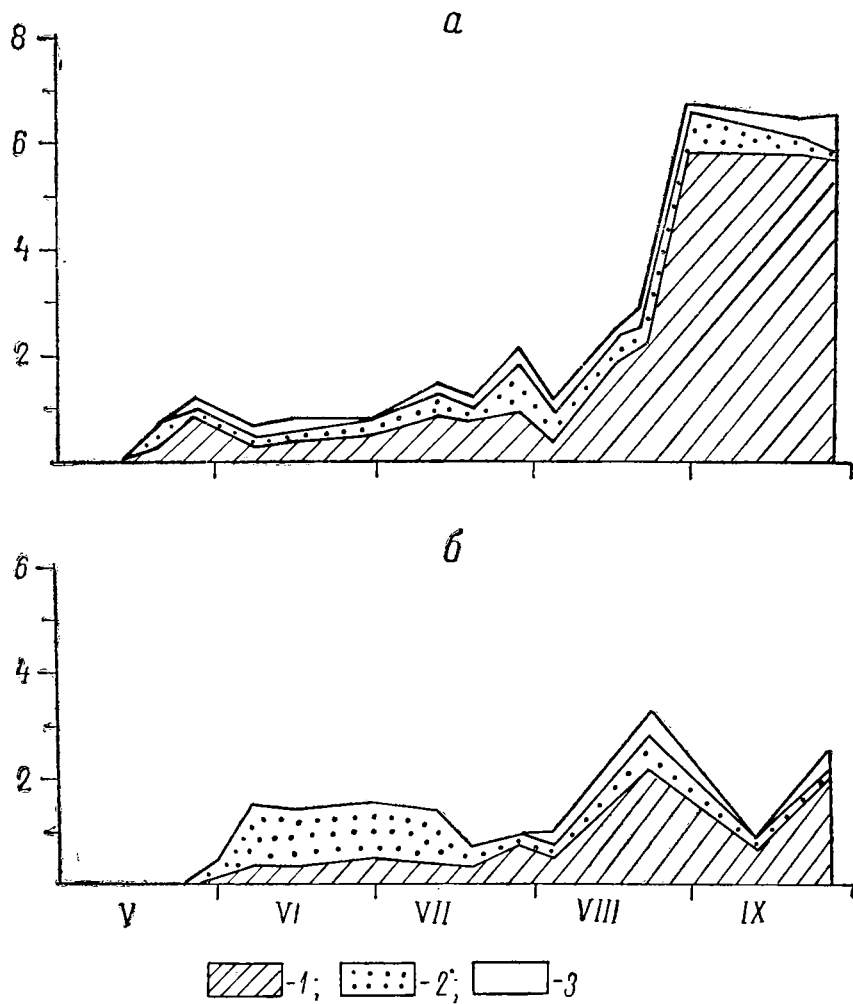


Рис. 4. Биомасса водорослей на брусках (а) и на стеклах (б) в районе ст. 1
 1 — диатомовые, 2 — зеленые, 3 — прочие водоросли
 По оси ординат — биомасса, г/м²; по оси абсцисс — месяцы

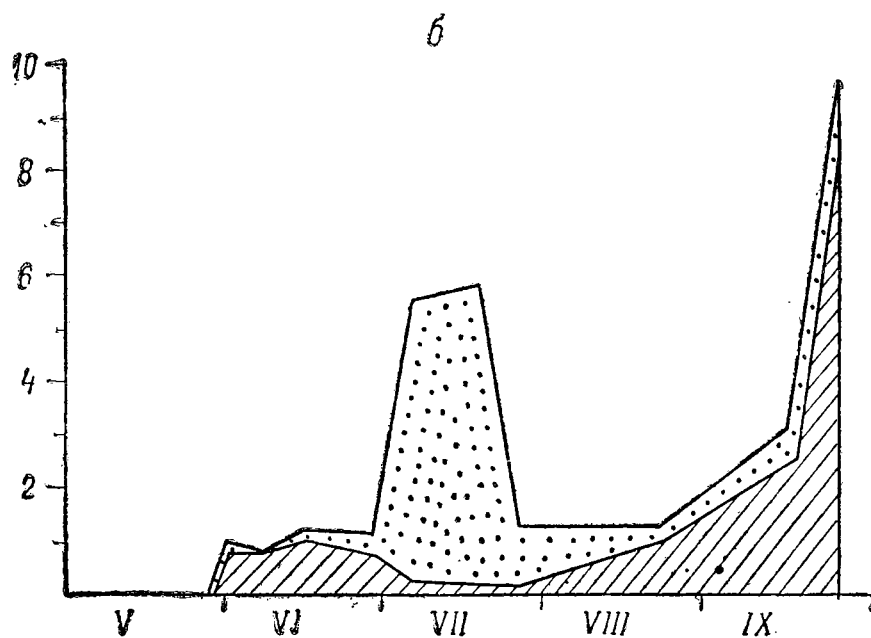
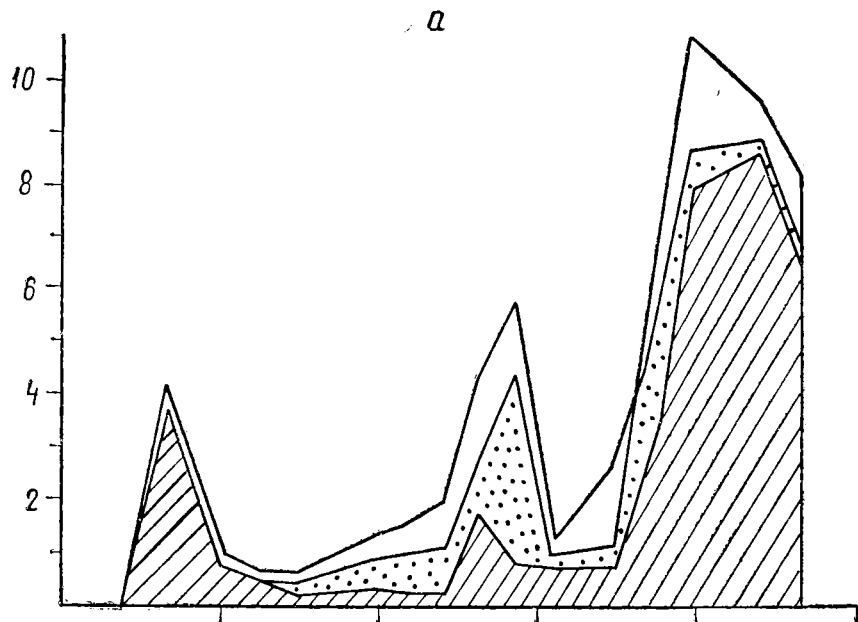


Рис. 5. Биомасса водорослей на брусках (а) и на стеклах (б) в районе ст. 2.
Остальные обозначения те же, что и на рис. 4.

Несмотря на высокое видовое разнообразие альгофлоры перифитона, в составе изученных нами фитоценозов можно выделить около 20 видов, обычно составляющих 80—90% общей биомассы (рис. 6, 7).

Лишь 3 из них оказались общими для разных типов субстрата и участков побережья. Это *Melosira varians* и *Navicula tripunctata* из диатомовых, а также *Stigeoclonium farctum* из группы зеленых водорослей, причем *Melosira* и *Stigeoclonium* достигли более интенсивного относительного развития на стеклах, а *Navicula* — на брусках (рис. 6, 7).

Ряд видов входил в число массовых в разных участках побережья, но на одном лишь типе субстрата. К их числу принадлежали *Cocconeis placentula* Ehr. и *Cymbella lanceolata* (Thr.) V. H. из диатомовых, развивавшиеся в массе лишь на стеклах и *Phormidium foveolarum* (синезеленые), отмеченный в числе руководящих форм лишь на брусках.

К числу массовых видов, характерных лишь для закрытого побережья и развивавшихся на 2 типах субстрата, принадлежали *Navicula radiosa* Kütz. и *Mougeotia* sp. ster.

Несколько видов характерны для разных субстратов одного участка побережья, но на другом участке достигают массового развития лишь на одном типе субстрата. Так, *Achnanthes linearis* и *Navicula cryptocephala* в закрытом побережье развивались в массе как на стеклах, так и на брусках, тогда как в открытом *Achnanthes* — только на стеклах, а *Navicula* — только на брусках.

Примерно третья часть из общего числа руководящих форм (7 из 20) были массовыми лишь на одном участке побережья и одном виде субстрата. Так, *Achnanthes lanceolata* (Breb.) Grun. и *Pseudochaetium acuminatum* Korsch. развивались лишь на стеклах, а *Palmella miniata* и *Oedogonium* sp. — на брусках закрытого побережья. *Diatoma vulgare* Borg. и *Phormidium ambiguum* Gom. достигали массового развития лишь на брусках, а *Gomphonema parvulum* на стеклах открытого побережья (рис. 6, 7). Это свидетельствует, что соотношение видов зависит от типа заселяемого субстрата и от экологических условий биотона.

Из довольно большого разнообразия массовых видов можно выделить несколько доминирующих, составляющих в определенные моменты основной фон фито-обрастаний. Так, на стеклах закрытого побережья, начиная со 2 декады июня и до середины июля, господствует *Stigeoclonium farctum*, а в конце июля этот вид замещается *Cocconeis placentula*, *Achnanthes linearis*, *A. lanceolata* и др., среди которых трудно выделить основного доминанта. В начале сентября доминируют *Melosira varians* и *Cymbella lanceolata*, а в конце — *Cocconeis placentula*.

На стеклах открытого побережья доминирование *Stigeoclonium* сдвинуто на более поздние сроки: с начала июля и до конца августа. В июне же еще доминирует *Cymbella ventricosa*. С середины августа роль *Stigeoclonium* заметно падает и в число доми-

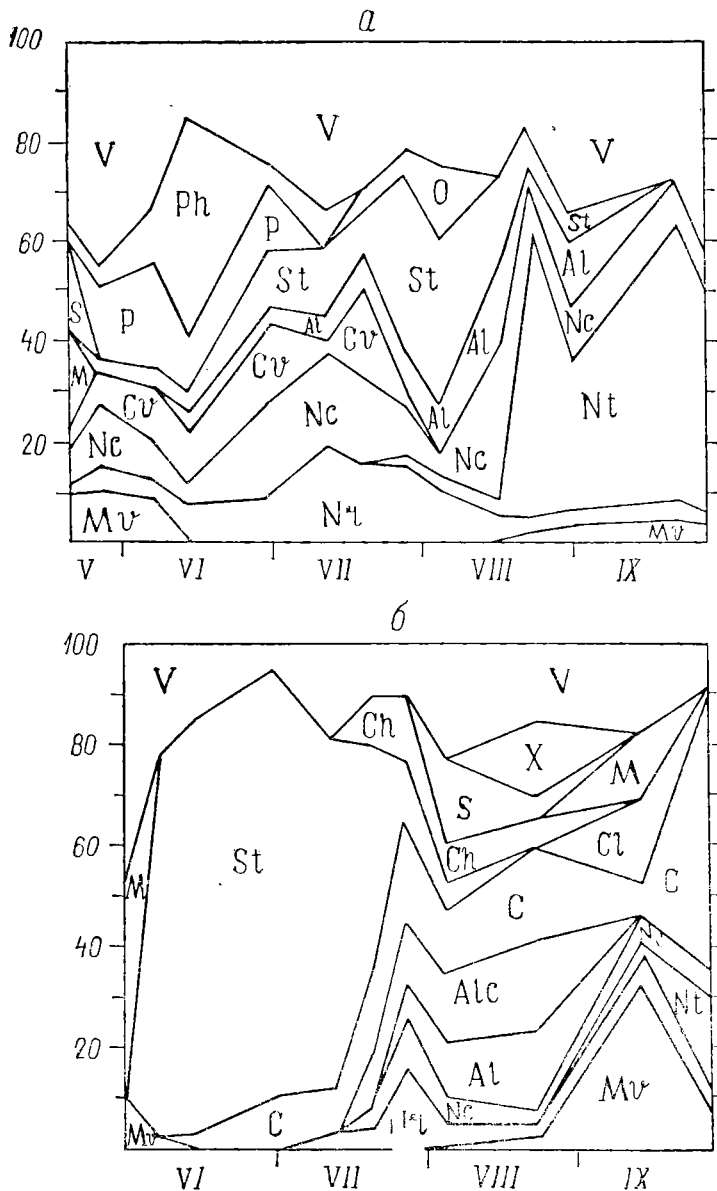


Рис. 6. Соотношение руководящих видов водорослей в перифитоне закрытого побережья

Диатомовые: Mv — *Melosira varians*, d — *Diatoma vulgare*, C — *Cocconeis placentula*, Al — *Achnanthes lineare*, Alc — *Achnanthes lanceolata*, Nc — *Navicula cryptocephala*, Nr — *Navicula radiosa*, Nt — *Navicula tripunctata*, Cv — *Cymbella ventricosa*, Cl — *Cymbella lanceolata*, g — *Comphonema parvulum*. Зеленые: — St — *Stigeoclonium faretum*, M — *Mougeotia* sp., S — *Spirogyra* sp., O — *Oedogonium* sp., P — *Palmella miniata*. Синезеленые: Ph — *Phormidium foveolarum*, Pha — *Phormidium ambiguum*, X — *Xenococcus minimus*.

Прочие — V. По оси ординат — соотношение видов %, по оси абсцисс — месяцы.

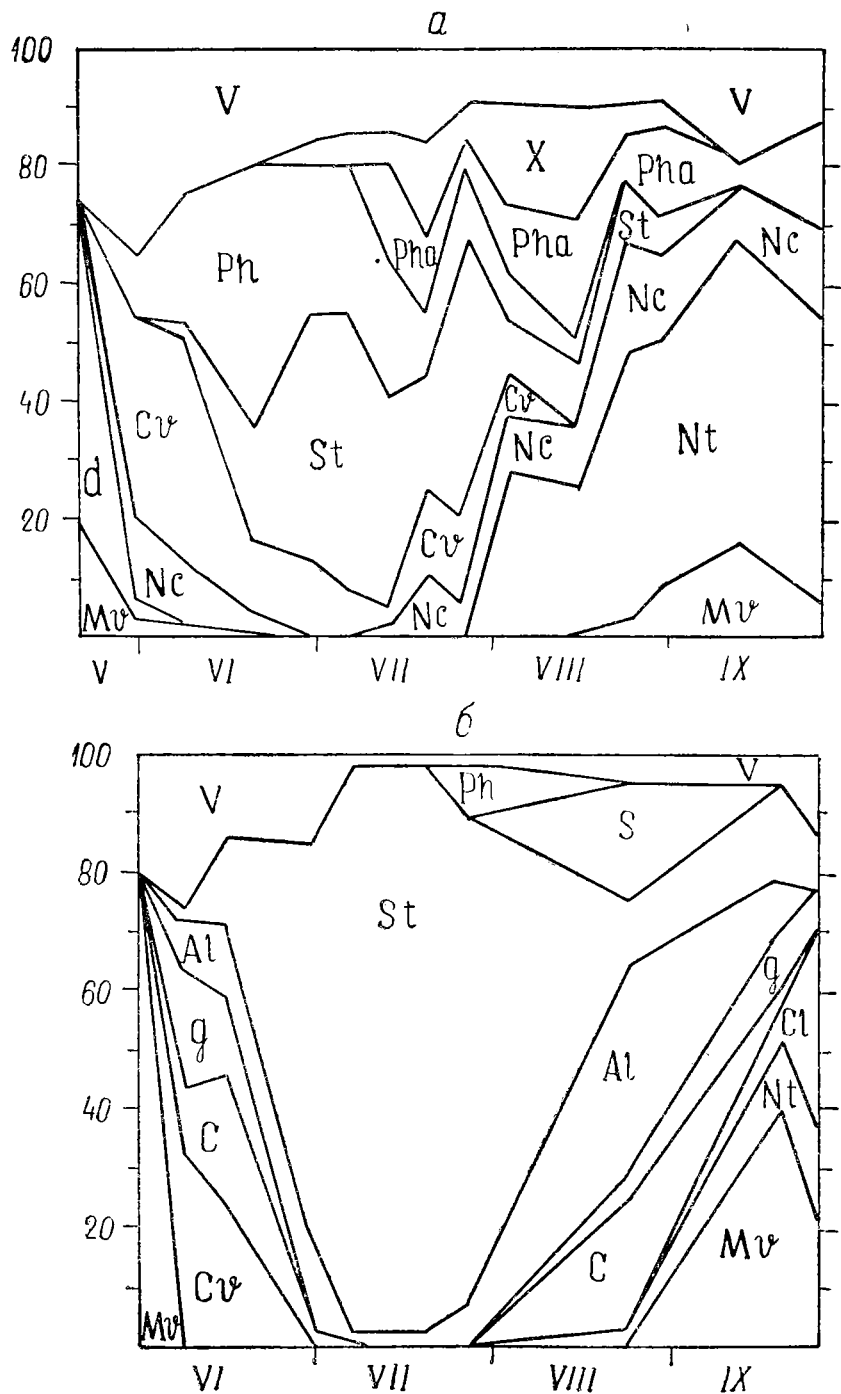


Рис. 7. Соотношение руководящих видов водорослей в перифитоне открытого побережья. Обозначения те же, что и на рис. 6.

пантов входит *Achnanthes linearis* в сопровождении *Cocconeis placentula*, которых, как и в закрытом прибрежье, сменяют *Melosira varians* и *Cymbella lanceolata*, но несколько позже — уже в конце сентября.

Таким образом, динамика основных доминантов открытого и закрытого прибрежья имеет на стеклах много общего. Основное различие заключается в сдвиге на более позднее время развития *Stigeoclonium* в открытом прибрежье и отсутствие здесь в числе руководящих форм *Achnanthes lanceolata*.

Несколько иная картина развития перифитона наблюдается на брусках. В открытом прибрежье, как и на стеклах, с середины июня доминирует *Stigeoclonium farctum*, но в сопровождении *Phormidium foveolarum*, а с начала августа руководящая роль переходит к *Navicula tripunctata*. В закрытом прибрежье весеннее развитие диатомей более слабое, но летом, напротив, доминируют *Navicula cryptocephala* и *N. radiosa*, сменяемые после короткого периода преобладания *Stigeoclonium*, как и в открытом прибрежье *Navicula radiosa*. Наиболее заметные отличия фито-перифитона открытого прибрежья от закрытого состоят в более интенсивном развитии синезеленых *Phormidium foveolarum*, *Ph. ambiguum*, *Xenococcus minimus*, большей временной протяженности доминирования *Stigeoclonium* и относительно меньшем значении бентосных диатомей *Navicula cryptocephala* и *N. radiosa* в формировании сообщества.

Во многих случаях различия в составе сообществ одного участка, но на разных субстратах заметней, чем различия в сложении ценозов хотя и в разных участках прибрежья, но на одном виде субстрата. Это подтверждается и при сравнении «коэффициентов относительного сходства» (К) разных сообществ, рассчитанных для одного периода времени по формуле

$$K = \sum_i h_{min}$$

где h_{min} — биомасса данного вида в сравниваемых сообществах, выраженная в процентах от общей [5, 12] (табл. 3).

Наиболее общие различия фитоценозов стекол и брусков заключаются в гораздо более интенсивном развитии видов *Navicula* и *Nitzschia* на деревянном субстрате. На стеклах последние замещаются видами *Achnanthes*, а также *Cocconeis placentula*. Кроме того, на брусках, особенно в открытом прибрежье, заметную роль играют синезеленые, тогда как на стеклах их значение минимально. И, наконец, последней особенностью фитоценоза стекол является более интенсивное развитие *Stigeoclonium*.

Такой характер различий, видимо, не случаен и определяется особенностями каждого типа субстрата. Сравнение сообществ перифитонных водорослей на стеклах и брусках позволяет сделать предположение о преобладании на первом виде субстрата приспо-

Значения коэффициентов сходства между разными фитоценозами обростаний

Показатели	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	В среднем за вегетационный период
Фитоценоз стекол, ст. 1—ст. 2	0.34	0.44	0.50	0.39	0.42
Фитоценоз брусьев, ст. 1—ст. 2	0.50	0.35	0.52	0.76	0.53
Фитоценоз стекол — фитоценоз брусьев, ст. 1	0.16	0.30	0.19	0.32	0.24
Фитоценоз стекол — фитоценоз брусьев, ст. 2	0.42	0.47	0.12	0.26	0.32

собленных к обитанию именно в составе перифитона видов, тогда как на брусьях в большем количестве развиваются менее специализированные виды водорослей, способные к обитанию как на грунте, так и на погруженных в толщу воды предметах. Для проверки этого предположения, очевидно, необходимо отыскать некоторые достаточно надежные критерии, позволяющие выделить среди всего разнообразия встречающихся в составе перифитона форм типичных обростателей.

Ранее при решении задачи, возникшей в процессе изучения микрофитобентоса, о выделении из общего числа встречаемых на дне водоема форм водорослей типичных обитателей грунтов, мы считали наиболее характерной особенностью последней группы организмов их способность к движению с помощью слизистых образований, поскольку подвижность необходима микроскопическим водорослям при обитании на рыхлых грунтах [25]. В то же время способность к движению с помощью слизистых образований бесполезна при обитании в составе планктона. Мы отмечали однако, что по одному лишь этому признаку невозможно отличить типичных обитателей грунта от некоторого количества обладающих подвижностью, но обитающих преимущественно в составе перифитона видов [10].

Основной особенностью типичных обростателей, отличающей их от обитателей подвижных грунтов и толщи воды, следует считать наличие гетерополярности в строении клеток или колоний микроскопических водорослей.

Можно предположить, что морфологическая гетерополярность, часто сопряженная с отсутствием или редукцией подвижности, более полезна при обитании на погруженном в толщу воды субстрате, чем на часто меняющих свою ориентацию и положение частицах грунта, где имеют преимущество подвижные формы.

Такого рода морфологическую гетерополярность как приспособление для обитания на погруженных в толщу воды предметах можно усмотреть в строении клеток и колоний различных водорослей. Так, среди диатомовых виды *Gomphonema* гетерополярны по продольной, а *Cocconeis*, *Achnanthes* и *Cymbella* — по поперечной оси клетки. Многие обитающие в обрастаниях диатомовые образуют гетерополярные колонии, в которых клетки соединены слизистыми тяжами.

Подобные примеры легко привести и для других групп водорослей. Так, среди синезеленых полярность выражена преимущественно в строении колоний (*Oncobyrsa*, *Chamaesiphon* и др.), среди зеленых — как клеток (*Characium*), так и колоний (*Sligeoclonium*, *Cladophora* и др.). Видимо, способность некоторых нитчатых водорослей видоизменять базальные клетки в органы прикрепления также следует рассматривать как гетерополярность в строении колоний (*Ulothrix*, *Mougeotia*, *Tribonema* и др.).

Следует отметить, что многие нитчатые водоросли обладают широкой экологической валентностью и могут входить в состав других экологических группировок водорослей, например, планктона (виды *Mougeotia*), а также образовывать прикрепленные или свободноплавающие скопления, которые Раунд [25] предлагает называть метафитомом, расширяя смысл последнего термина, предложенного Бэром [15]. Быть может, следовало бы оставить за этим термином его прежнее более узкое значение, имея в виду неприсоединенные скопления водорослей среди макрофитов, выделяя макроскопические колонии нитчатых водорослей (тина, ва-та) в отдельную экологическую группировку — «мезофитон» по тому промежуточному положению, которое они занимают среди других экологических группировок водорослей.

Таким образом, при сложившейся в отечественной литературе традиции разделения всего разнообразия микроскопических водорослей на планктонные и бентосные, включая в число последних также и виды, характерные для обрастаний [7], которую вряд ли целесообразно изменять, из общего числа бентосных форм огромное их большинство может быть отделено от планктонных лишь на основании 2 характерных только для них признаков: способности к движению с помощью слизистых образований и гетерополярности в строении клеток или колоний. Естественно, гетерополярные жгутиконосцы — исключение из правила.

При выделении из общего числа бентосных форм типично перифитонных видов, по-видимому, следует руководствоваться обычно присущими последним признаками гетерополярности, часто сопровождающимися у подвижных форм сокращением двигательной активности.

Конечно, эти критерии несовершенны и нуждаются в практической проверке и пользоваться ими необходимо с известной осторожностью, так как деление водорослей на планктонные, бентосные и перифитонные весьма условно [11], так же, как порой

условны границы между этими экологическими группировками водорослей, в особенности между 2 последними. Однако установление некоторых всеми принимаемых за основу правил может оказаться полезным в практической работе альгологов.

Попытаемся сравнить, руководствуясь критерием наличия или отсутствия гетерополярности, соотношение типично перифитонных и бентосных форм на использованных нами субстратах. Необходимо при этом отметить, что участие типично планктонных видов в формировании изучавшихся нами сообществ обрастаний было незначительным.

При проводившемся таким образом сопоставлении из общего числа массовых форм к типично перифитонным были отнесены виды *Achnanthes*, *Cocconeis*, *Cymbella* и *Gomphonema* из диатомовых, *Characium*, *Stigeoclonium*, *Mougeotia*, *Oedogonium* и *Spirogyra* из зеленых, а также *Xenococcus* и *Chamaesiphon* из синезеленых водорослей.

Усредненные по месяцам данные по соотношению типично перифитонных видов свидетельствуют, что последние обычно составляют около 40% видового разнообразия и биомассы в перифитоне брусьев без значительных различий между открытым и закрытым побережьем (табл. 4). В то же время их участие в формировании фитоценоза стекол заметно выше. Здесь типичные обрастатели дают обычно около 50% видового разнообразия и около 80% биомассы. Интересно, что если общее видовое разнообразие перифитона брусьев выше, чем стекол, то разнообразие типичных обрастателей различается мало (табл. 4).

Наблюдаемые различия в соотношении типично перифитонных видов на разных видах субстрата, возможно, обусловлены степенью сглаженности поверхности последних. На гладком субстрате типично перифитонные формы, способные к более прочному прикреплению, видимо, получают преимущество. Однако нельзя исключить возможность воздействия на перифитон брусьев экстрагируемых из древесины веществ.

Скорость изменения фитоценоза во времени

Скорость изменений изучаемых сообществ можно попытаться оценить с помощью вышеприведенного коэффициента общности. В самом деле, сравнивая значения коэффициентов общности между последовательными стадиями развития фитоценоза, мы в то же время можем судить и о степени различий, причем показателем их будет величина, равная $1-K$. О скорости изменений сообщества можно судить по величине

$$I = \frac{1 - K}{t}$$

где J — «показатель» или «индекс» сукцессии, а t — период времени, прошедший между 2 сравнимыми состояниями сообщества, выраженный в любой единице измерения времени.

Относительная роль типично перифитонных видов на различных субстратах

Местонахождение	Месяцы	Предметные стекла				Брусья			
		среднее число видов в количественных пробах	среднее число типично-перифитонных видов	процент от общего числа видов	биомасса типично-перифитонных видов, % от общей	среднее число видов в количественных пробах	среднее число типично-перифитонных видов	процент от общего числа видов	биомасса типично-перифитонных видов, % от общей
Ст. 1	май	—	—	—	—	43	12	28	38
	июнь	14	9	64	97	30	11	36	41
	июль	20	11	55	81	29	13	45	39
	август	30	18	60	86	30	15	50	42
	сентябрь	27	11	41	50	22	11	50	24
	в среднем за вегетационный период	23	12	52	79	31	12	40	37
Ст. 2	май	—	—	—	—	29	9	31	36
	июнь	15	9	60	83	20	9	45	48
	июль	10	6	60	95	24	10	42	64
	август	17	11	65	91	20	8	40	33
	сентябрь	29	10	34	48	24	10	42	11
	в среднем за вегетационный период	18	9	50	79	23	9	40	38

В тех случаях, когда значения t достаточно малы, чтобы не пропустить коренных перестроек сообщества, а также не слишком сильно различаются между собой, по величине «индекса» сукцессии можно оценивать скорость изменений как одного, так и разных сообществ.

Мы рассчитали значения J для разных стадий развития сообщества водорослей на брусках. Период t для 2 последовательно сравниваемых состояний обычно колебался в пределах 5—12 суток. Любопытным результатом такой оценки оказалось почти полное подобие тенденций изменений этого показателя в открытом и закрытом участках побережья, несмотря на очевидное различие условий обитания в них организмов (рис. 8). Так, повышенные значения J наблюдались в начальный период формирования сообществ. После непродолжительного периода их относительной стабильности значения «индекса» сукцессии возросли в начале июня при смене весеннего фитоценоза летним. Быстрая перестройка сообществ происходила в конце июля, а наиболее быстрая — в конце августа во время смены летних фитоценозов осенними.

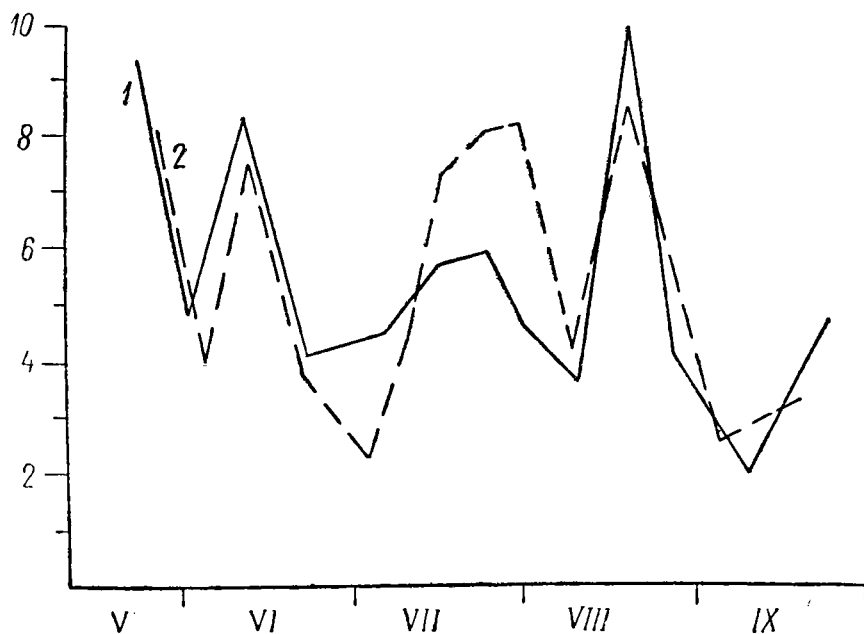


Рис. 8. Динамика изменений индекса сукцессии сообщества перифитонных водорослей в районе ст. 1(1) и 2(2).

По оси ординат — значения индекса сукцессии, по оси абсцисс — месяцы.

Динамика развития фитоценозов обрастаний на ранних стадиях их сукцессии

Начальные этапы сукцессии фитоценозов в разные моменты вегетационного периода изучались путем ежемесячной постановки новых серий стекол. К сожалению, именно они хуже всего сохранялись в водоеме. Однако полученные данные позволяют все же охарактеризовать некоторые особенности формирования фитоценозов.

Наиболее заметная из них — быстрая смена руководящих видов сообщества. Причем набор руководящих форм «пионерного» фитоценоза представлен всего несколькими видами. Из диатомовых как закрытого, так и открытого побережья к ним относятся *Melosira varians* и *Stephanodiscus binderanus*. В закрытом побережье к ним присоединяются также *Diatoma vulgare* и *Cymbella lanceolata*. Интересно, что за исключением последнего вида, все они, согласно вышеприведенной классификации, не являются типичными обрастателями. Из зеленых водорослей на начальных стадиях развития фитоценоза доминируют виды *Mougeotia* sp. ster. и *Spirogyra* sp. ster. Участие представителей других групп водорослей в первоначальном заселении стекол незначительно.

Формирующие пионерное сообщество виды обычно не являются доминантами в уже сложившихся ценозах. В то же время все они в заметном количестве отмечаются в планктоне прибрежной зоны, но, как правило, не входят в число доминантов.

Роль видов первопоселенцев заметно понижается через 10—20 дней экспозиции субстрата. Их замещают, как правило, *Sossonia placentula* и *Cymbella ventricos*, а в открытом побережье — кроме них *Gomphonema parvulum* из диатомовых, и на том и другом участке *Sligeoclonium farctum* — из зеленых водорослей (табл. 5, 6). Все эти виды, согласно вышеприведенной классификации, — типичные обрастатели.

Причины такой последовательности развития фитоценозов, по-видимому, не могут быть сведены к простой зависимости от наличия «посевого материала», хотя этот фактор, несомненно, играет существенную роль в самом начале экспозиции субстрата. Однако кроме вышеперечисленных видов-первопоселенцев в планктоне прибрежной зоны, по нашим наблюдениям, постоянно присутствует и ряд других бентосных водорослей, в том числе типичных для обрастаний. Пока можно лишь предположить, что уже на ранних стадиях развития сообщества обрастаний большое значение имеют внутрибиоценозические взаимоотношения видов, в значительной мере определяющие степень их процветания.

В связи с этим интересен факт снижения среднего размера клеток, участвующих в формировании фитоценоза видов, по мере его развития. На начальных стадиях формирования сообщества по биомассе преобладают виды с относительно крупными клетка-

Таблица 5
Биомасса руководящих видов перифитона в начальный период заселения стекол в района ст. 1, % от общей

Виды	Экспозиция											
	12-14 V	12-19 V	12-26 V	25-31 V	25V- -7 VI	25V- -14 VI	1-4 VII	1-II VII	29VII- 1 VIII	29 VII- 11 VIII	30IX-10X	30IX-3XI
Melosira varians	23	42	1	10	2	<1	<1	7	5	9	28	1
Stephanodiscus binderanus	9	<1	<1	<1	<1	<1	2	<1	<1	<1	19	15
Diatoma vulgare	8	1	<1	<1	<1	<1	<1	<1	<1	<1	10	27
Cocconeis placentula	1	1	1	<1	1	2	3	4	4	16	<1	1
Navicula cryptocephala	5	3	2	1	2	1	6	20	3	25	1	2
Cymbella ventricosa	1	4	1	3	2	1	2	5	3	2	2	17
C. lanceolata	<1	4	<1	<1	<1	<1	<1	<1	18	17	22	2
Stigeoclonium farctum	1	1	73	1	76	82	<1	7	<1	5	<1	1
Mougeotia sp.	12	9	<1	40	1	1	56	8	14	1	3	1
Spirogyra sp.	7	<1	<1	21	<1	<1	<1	<1	24	<1	<1	<1

Биомасса руководящих видов перифитона в начальный период заселения стекол в районе ст. 2, % от общей

Виды	Экспозиция														
	13-16 V	13-20 V	13-30 V	28V- -1VI	23 V- -8 VI	28 V- -15VI	1-7 VII	1-11 VII	1-19 VII	29 VII 1 VIII	29 VII 11VIII	2-23 VIII	5-12 IX	5-19 IX	5-26 IX
Stephanodiscus binderanus	<1	<1	<1	<1	<1	<1	57	3	1	<1	<1	1	<1	<1	<1
Melosira varians	6	25	8	76	<1	<1	23	<1	1	<1	<1	1	22	20	31
Coconeis placentula	<1	1	37	<1	11	22	3	4	9	1	1	1	1	<1	<1
Cymbella ventricosa	2	6	7	2	32	24	<1	9	28	1	1	1	7	2	10
Gomphonema parvulum	1	<1	2	<1	20	13	6	26	<1	1	68	87	1	1	6
Stigeoclonium farctum	<1	<1	10	5	2	14	6	<1	31	5	2	<1	1	1	<1
Mougeotia sp. ster.	4	<1	1	3	<1	1	<1	13	51	50	<1	<1	16	43	8
Spirogyra sp. ster.	61	<1	<1	<1	<1	<1	<1	8	<1	25	<1	<1	48	11	4

ми, которые затем сменяются мелкоклеточными формами. Об этом можно судить по величине соотношения между суммарной биомассой и численностью данной группы водорослей в разные сроки экспозиции субстрата (рис. 9).

В сложившихся фитоценозах наблюдается преобладание относительно крупноклеточных видов весной и осенью и видов с малым размером клеток летом (рис. 10, 11). Наблюдаемое снижение среднего объема гипотетической клетки диатомовых и зеленых водорослей по мере формирования биоценоза обрастаний, а также в летний период, по-видимому, следует рассматривать как свидетельство существования внутри него конкурентных взаимоотношений. При этом получают преимущество виды водорослей с большей относительной поверхностью клеток, а при наличии пресса травоядных животных — более быстро размножающиеся.

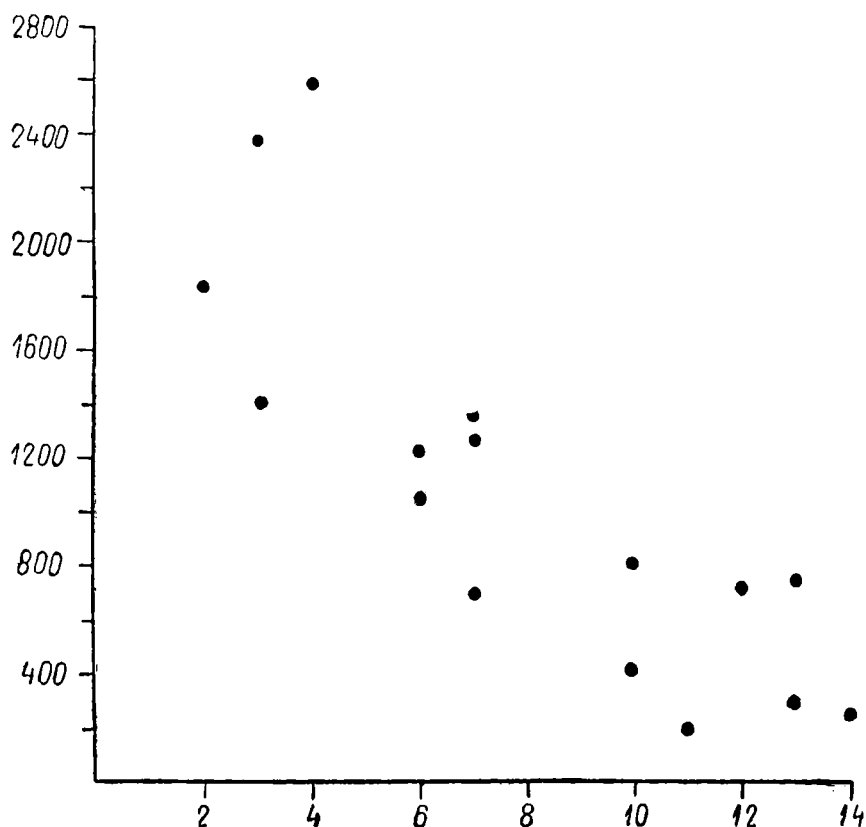


Рис. 9. Изменения среднего объема клеток диатомовых водорослей в зависимости от продолжительности экспозиции стекол.

По оси ординат — средний объем клеток, $\mu\text{м}^3$, по оси абсцисс — экспозиция, сутки.

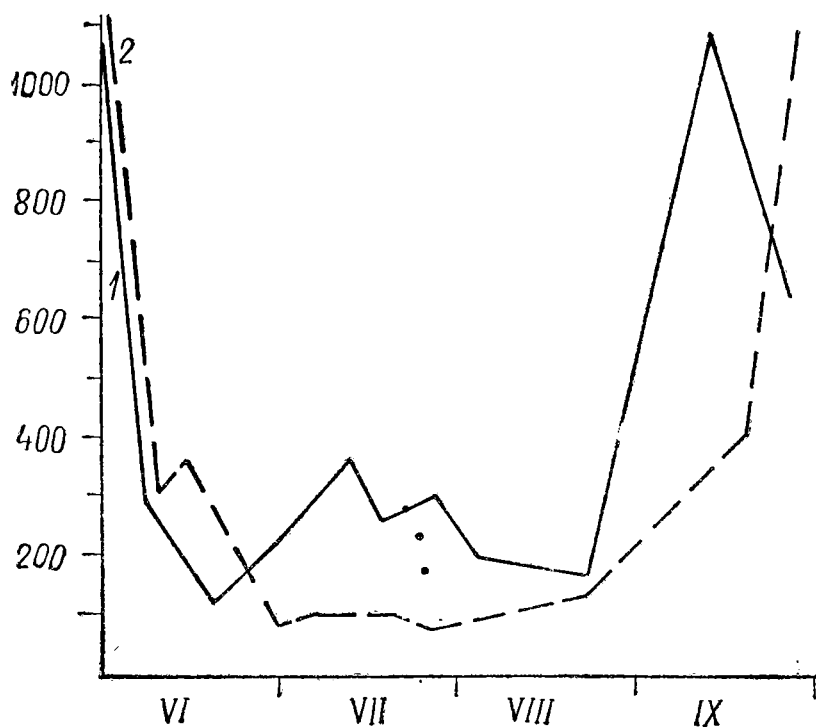
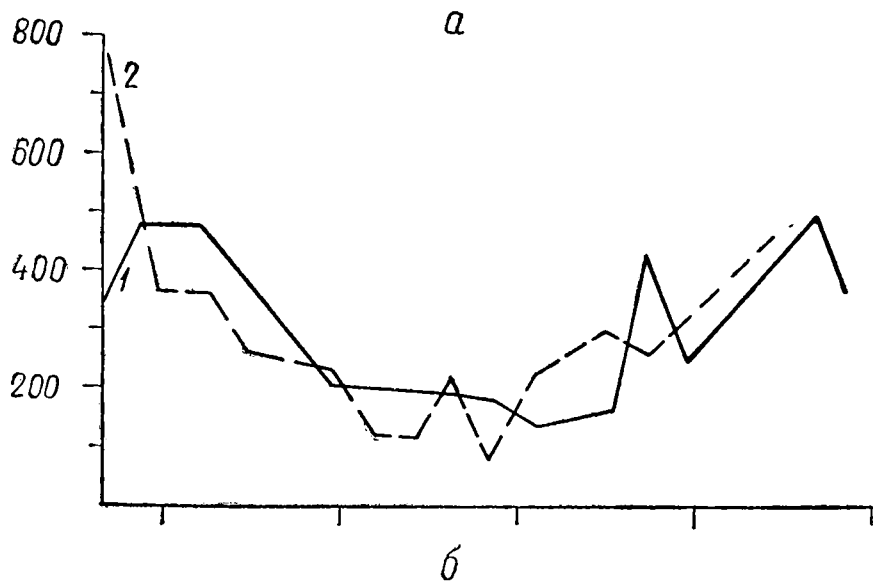


Рис. 10. Изменение среднего объема клеток диатомовых водорослей в течение вегетационного периода на стеклах (а) и на брусках (б) в районе ст. 1(1) и 2(2)
 По оси ординат — средний объем клеток, мк^3 , по оси абсцисс — месяцы.

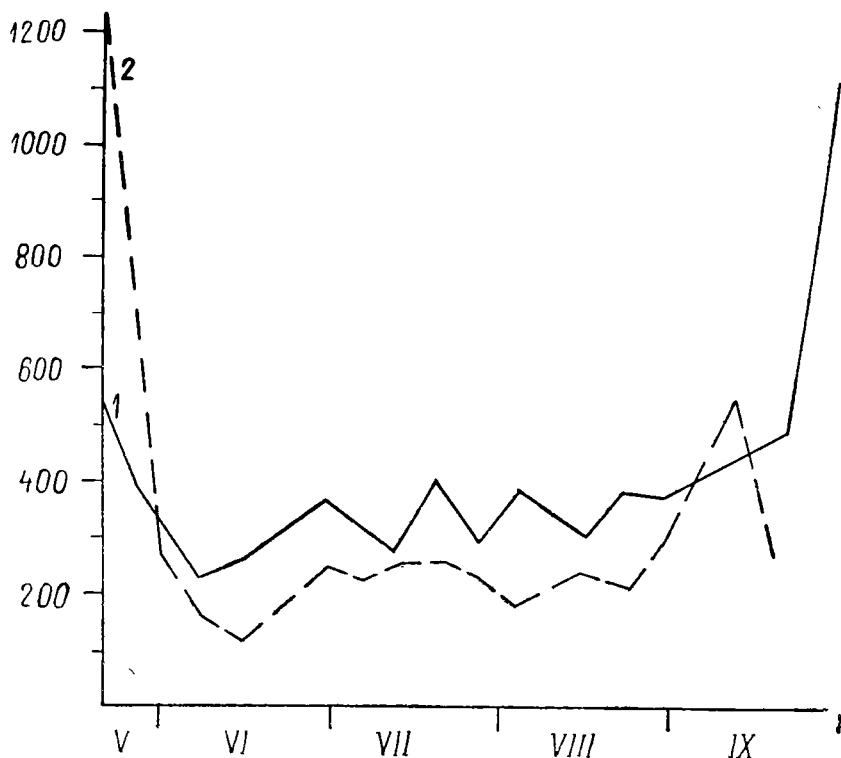


Рис. 11. Изменение среднего объема клеток зеленых водорослей на брусках. Условные обозначения те же, что и на рис. 10.

Таким образом, проведенные наблюдения свидетельствуют о высоком флористическом разнообразии перифитонной альгофлоры Рыбинского водохранилища. Уже в первый год наблюдений в ее составе обнаружено свыше 400 видов, разновидностей и форм водорослей, из которых около 80, по-видимому, впервые отмечены в составе альгофлоры волжских водохранилищ.

Основу флористического разнообразия перифитона Рыбинского водохранилища создают диатомовые водоросли, что характерно и для других водоемов умеренных широт [3, 4, 21, 24]. Столь же обычно для перифитона умеренно эвтрофированных водоемов преобладание по численности и биомассе диатомовых весной и осенью, а летом — зеленых с примесью синезеленых водорослей [1, 2, 16, 19, 20, 22, 27].

Максимальная численность всех основных групп перифитонных водорослей Рыбинского водохранилища (диатомовых, зеленых и синезеленых) наблюдается в летний период, а максимальная биомасса перифитона (до 8—10 г/м²) — осенью за счет развития относительно крупных диатомей.

Средневегетационная биомасса водорослей в перифитоне открытого побережья заметно выше, чем закрытого: на деревянном субстрате в 1,7, а на стеклах в 2,6 раз в результате более интенсивного развития всех групп водорослей. Эти различия, наряду со многими другими факторами (волновая активность, обеспеченность биогенными веществами и др.) во многом, видимо, определяют более интенсивным развитием зоо-перифитона в закрытом побережье.

Особенности заселяемого перифитонными организмами субстрата оказывают большое влияние на сложение их сообщества. Общая биомасса перифитонных водорослей на деревянном субстрате заметно выше, чем на стеклах за счет более интенсивного развития диатомовых и синезеленых водорослей. В то же время биомасса зеленых водорослей на стеклах выше, чем на брусках.

Несмотря на очевидное различие условий обитания в исследуемых участках, сообщества перифитонных водорослей открытого и закрытого побережья на одном виде субстрата проявляют гораздо больше признаков сходства, чем развивающиеся хотя и на одном участке, но на разных субстратах. Это применимо не только к соотношению, но и к набору руководящих видов. В обрастаниях на стеклах преобладают типично перифитонные виды, что проявляется в гетерополярном строении их клеток или колоний. В обрастаниях на брусках велика примесь менее специализированных форм, характерных также и для бентоса.

В начальный период формирования перифитонного сообщества преобладают виды с широким экологическим спектром, способные обитать также в составе планктона и бентоса. Однако уже через 10—20 дней экспозиции субстрата ведущую роль играют типично перифитонные формы. Скорость трансформации фитоценоза наиболее велика во время его формирования, а также в переходные от весеннего к летнему и от летнего к осеннему периоды.

Литература

1. Ассман А. В. Роль водорослевых обрастаний в образовании органического вещества в Глубоком озере. — Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва, 1953, т. 5, с. 138—157.
2. Басова С. Л. Состав, распределение и продуктивность перифитона и микрофитобентоса. — В кн.: Биологическая продуктивность озера Красного и условия ее формирования. Л., 1976, 1, с. 105—120.
3. Басова С. Л., Зайцева И. И., Трифонова И. С. Состав и экологическая характеристика альгофлоры оз. Красного. 1966, с. 120—129.
4. Бейлин Н. Н., Давыдова Н. И., Петрова Н. А., Рычкова М. А. Водоросли Онежского озера. — В кн.: Растительный мир Онежского озера. Л., 1971, с. 167—189.

5. Вайнштейн Б. А. Распределение пресноводных беспозвоночных в водоемах и методы оценки их обилия. — В кн.: Биология и продуктивность пресноводных организмов. Л., 1971, с. 285—294.
6. Воскресенский К. А. Новые приемы изучения микроценозов. — Бюл. Моск. О-ва исп. природы, отд. биол., 1947, т. 2(3), с. 35—43.
7. Голлербах М. М., Полянский В. И. Пресноводные водоросли и их изучение. Определитель пресноводных водорослей СССР. 1951, вып. 1. 198 с.
8. Девяткин В. Г. Микрофитобентос. — В кн.: Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., 1975, с. 108—116.
9. Жузе А. П., Прошкина-Лавренко А. И., Шешукова-Порецкая В. С. Методика исследования. — В кн.: Днатомовые водоросли СССР. Л., 1974, т. 1, с. 50—89.
10. Иваньковское водохранилище и его жизнь. Л., 1978. 304 с.
11. Киселев И. А. Планктон морей и континентальных водоемов. Л., 1969, 656 с.
12. Константинов А. С. Использование теории множеств в биогеографическом и экологическом анализе. — Усп. совр. биол., 1969, т. 67, вып. 1, с. 99—108.
13. Кузьмин Г. В., Фитопланктон. — В кн.: Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., 1975, с. 73—87.
14. Кузьмин Г. В. Водоросли. — В кн.: Волга и ее жизнь. Л., 1978, с. 299—314.
15. Behre K. Die Algenbesiedlung einiger Seen um Bremen und Bremerhaven. — Veröff. Inst. f. Meeresforsch. Bremerhaven. 1956, Bd. 4, S. 221—283.
16. Castenholz R. W. Seasonal changes in the attached algae of Freshwater and saline lakes in the lower Grand Coules, Washington. — Limnol. Oceanogr., 1960, vol. 5, p. 1—28.
17. Collins G. B., Weber C. J. Phycoperiphyton (algae) as indicators of water quality. — Trans. Amer. Microsc. Soc., 1978, vol. 97, N 1, p. 36—43.
18. Dickman M. A quantitative method for assessing the toxic effects of some water soluble substances, basid on changes in periphyton community structure. — Water Res., 1969, vol. 3, p. 963—972.
19. Evans D., Stockner J. D. Attached algae on artificial and natural substrates in Lake Winnipeg, Manitoba. — J. Fish. Res. Bd. Can., 1972, vol. 29, N 1, p. 31—44.
20. Flint E. A. An investigation of the distribution in time and space of the algae of a British water reservoir. — Hydrobiologia, 1950, vol. 2, p. 217—240.
21. Fox J. L., Odlang T. O., Olson T. A. The ecology of periphyton in western Lake Superior. 1. Taxonomy and distributi-

on. — Bull. Water Resour. Center, Univ Minnesota, 1969, vol. 14, p. 1—27.

22. Gogward M. An ecological and taxonomic investigation of the littoral algae flora of Lake Windermere.—J. Ecol., 1937, vol. 25, p. 486—568.

23. Huntsinger K. P., Maslin P. E. Contribution of phytoplankton, periphyton, and macrophytes to primary production in Eagle-Lake, California. — Calif. Fish. and Game, 1976, vol. 62, N 3, p. 187—194.

24. Jackson D. F. A study of the periphyton organisms of the eastern end of Lake Ontario, Michigan. — Proc. tenth. conference of Great Lakes Research., 1967, Michigan, p. 31—37.

25. Round F. E. The ecology of benthic algae. — In: Algae and man. N. Y., 1964, p. 138—184.

26. Sládecková A. The significance of the periphyton of reservoirs for theoretical and applied limnology. — Verh. Internat. Verein. Limnol., 1966, vol. 16, p. 753—758.

27. Stockner J. G., Armstrong F. A. J. Periphyton of the Experimental Lakes Area, Northwestern Ontario. — J. Fish. Res. Bd. Can., 1971, vol. 28, p. 215—229.

ФЛОРА ВОДОЕМОВ ВЕРХНЕГО ПОВОЛЖЬЯ

Видовой состав растительности водоемов Верхнего Поволжья изучался нами с 1970 по 1977 гг. Обследованы Ивановское, Угличское, Рыбинское, Горьковское водохранилища, наиболее крупные озера и реки Ярославской и Калининской областей.

Литературные данные по флоре этого региона недостаточны и разрозненны. Степень изученности естественных и искусственных водоемов различна.

Из искусственных водоемов, в флористическом отношении лучше изучено Рыбинское водохранилище. Список растений зоны временного затопления, характерных для начальной стадии его существования, приводит В. К. Богачев [4]. Флору этого водоема на более поздних этапах становления растительного покрова исследовали А. П. Белавская, Т. Н. Кутова и В. А. Экзерцев [3, 25]. Видовой состав растительности Ивановского водохранилища изучался В. А. Экзерцевым [33]. Угличское и Горьковское водохранилища, хотя и существуют много лет, во флористическом отношении впервые были обследованы нами в 1970—1971 гг. [12, 13, 34, 35].

Как известно, водохранилища отличаются от естественных водоемов специфическими условиями существования гидрофитов. С разной скоростью идут процессы их зарастания. Если процесс зарастания озер длится сотнями, иногда тысячами лет [36], то зарастание водохранилищ происходит намного быстрее [10, 15, 22, 32]. Постоянно идет и отбор видов, способных существовать в условиях колеблющегося уровня, что влечет за собой изменения в видовом составе растительности. Поэтому нами было предпринято повторное изучение флоры Ивановского и Рыбинского водохранилищ.

Флора естественных водоемов Верхнего Поволжья изучена несколько хуже. Полный список видов составлен А. П. Белавской [2] для Верхневолжских озер и В. и В. Петровыми для Коломенского озера [23]. В основном же сведения о водных растениях публикуются в ботанических работах общего характера [5, 8, 9, 16, 20, 24, 26, 27].

При обследовании водоемов мы учитывали водные и прибрежные растения, растущие до зоны подтопления.

Флору водоемов Верхнего Поволжья составляют 270 видов из 55 семейств, 116 родов. Наибольшим количеством видов представлены 7 семейств: Сугерасеае, насчитывающее 36, Роасеае — 26, Potamogetonaceae — 16, Ranunculaceae — 15, Salicaceae — 15, Polygonaceae — 15, Asteraceae — 11 видов. На долю их приходится почти 50% всех видов. Остальные 48 семейств большим разнообразием видов не отличаются, а 18 — представлены всего одним. Наиболее распространенными растениями в Верхнем Поволжье являются *Phragmites australis*, *Scirpus lacustris*, *Typha latifolia*, *T. angustifolia*, *Glyceria maxima*, *Equisetum fluviatile*; *Stratiotes aloides*, *Potamogeton perfoliatus*, *P. natans*, *P. lucens*; *Nymphaea candida*, *Ceratophyllum demersum*, *Utricularia vulgaris*, *Myriophyllum spicatum*. Они играют основную роль в зарастании водоемов и продуцировании органического вещества в них.

В результате исследования флоры Верхнего Поволжья было выявлено 6 новых видов для Ярославской и Калининской областей.

Впервые для Калининской области приводятся *Sparganium emersum*, *Potamogeton trichoides*, *Alisma gramineus*, *Juncus tenuis*; *Nymphaea alba*, для Ярославской — *Potamogeton pusillus*, *Bidens radiata*.

Кроме того установлены новые местонахождения для 21 вида водных растений: *Isoetes lacustris*, *Potamogeton filiformis*, *Najas flexilis*, *N. tenuissima*, *Leersia oryzoides*, *Cyperus fuscus*; *Blysmus compressus*, *Scirpus tabernaemontanii*, *Eleocharis mamillata*, *Carex bohémica*, *C. riparia*, *Epipactis palustris*, *Nymphaea tetragona*, *Nuphar pumila*, *Ranunculus trichophyllus*, *Subularia aquatica*, *Elatine triandra*, *Utricularia minor*, *U. intermedia*, *Lobelia dortmanna*.

Список видов дается по системе, принятой во «Флоре СССР» [28] с уточнениями и изменениями опубликованными в «Своде дополнений и изменений к «Флоре СССР» С. К. Черепанова [30].

Сем. Ricciaceae — риччиевые

Ricciocarpus natans (L.) Corda. — Риччиокарпус плавающий. Встречается изредка по глухим заливам водохранилищ, иногда в большом количестве.

Riccia fluitans L. — Риччия плавающая. Растет в тех же местобитаниях, что и предыдущий вид, но попадает редко.

Сем. Fontinalaceae — фонтиналисовые

Fontinalis antipyretica (L.) Hedw. — Фонтиналис противопожарный. Изредка в литорали озер и водохранилищ. Растет в придонном ярусе на глубине до 2 м, но больших зарослей не образует.

Сем. Polipodiaceae — многоножковые

Thelypteris palustris Schott. — Телиптерис болотный. Довольно часто по заболоченным берегам озер и водохранилищ или на сплавинах, нередко в массе.

Dryopteris lanceolato-cristata (Hoffm.) Alston. — Щитовник ланцетногребенчатый. Встречается изредка в небольшом обилии по глухим заболоченным заливам водохранилищ и на сплавинах.

Сем. Equisetaceae — хвощовые

Equisetum arvense L. — Хвощ полевой. Изредка попадает в зону временного затопления водохранилищ. Растет рассеянно в верхнем поясе крупноосочников.

Eq. palustre L. — Хвощ болотный. Довольно редко по заболоченным берегам водоемов в поясе гигрофильной растительности.

Eq. fluviatile L. — Хвощ приречный. Принадлежит к числу наиболее распространенных растений в прибрежье водоемов. Образуя сплошные заросли в верховьях заливов, распространяясь на глубину 40—90, максимум 120 см. Является одним из сплавинообразователей. Хвощовые, хвощово-манниковые и хвощово-вахтовые сплавины получили широкое распространение на искусственных водоемах.

Сем. Isoëtaceae — полушниковые

Isoëtes lacustris L. — Полушник озерный. Растение очень редкое в районе «флоры». Найдено нами в озерах Савельевском, Вапшинском, Чашницком и Рюмниковском Ярославской обл. Встречается и в некоторых озерах Калининской обл. [23, 9, 26]. Растет в придонном ярусе на глубине от 20 до 150 см, образуя местами довольно большие подводные луга. Вид подлежит строгой охране.

I. setaceae Lam. — Полушник шиповатый. В литературе есть указания на произрастание полушника шиповатого в озерах Ярославской и Калининской обл. [9, 26, 21], но они нуждаются в уточнении.

Сем. Typhaceae — рогозовые

Typha latifolia L. — рогоз широколистный. Встречается повсеместно по берегам рек, озер, водохранилищ. Постоянно присутствует на сплавинах. Чистые заросли образует редко. Растет рассеянно или группами в сообществах хвоща приречного, манника большого и др. видов. На водохранилищах в первые годы их существования является одним из доминантов растительного покрова [3, 4]. В дальнейшем вытесняется хвощом приречным, манником большим или тростником обыкновенным.

T. angustifolia L. — рогоз узколистный. Довольно часто во всех водоемах. В отличие от предыдущего вида, создает устойчивые моnodоминантные сообщества, хорошо переносит волнобой,

поэтому встречается как в защищенных мелководьях, так и в открытых плесах, заходя в воду на глубину 100—150, на озерах 200 см. Растет на песчаных и илистых грунтах. В региональных «флорах» Ярославской и Калининской областей рогаз узколистный отмечается, как редкий вид. Видимо распространение его было изучено недостаточно. По нашим данным это растение весьма обычное.

Сем. *Sparganiaceae* — ежеголовниковые

Sparganium erectum L. — Ежеголовник прямой. Часто в прибрежье водоемов. Растет небольшими пятнами на участках с малоподвижной водой на глубине 60—70 см, на жидких черных илах.

S. gramineum Georgi. — Ежеголовник злаковый. Редкое растение в изучаемых водоемах. Найден в озерах Ярославской области: Вашутинском, Рюмниковском, Чашницком. Растет пятнами на глубине до 2 м на твердых песчаных грунтах.

S. simplex Huds. — Ежеголовник простой. В пределах обследованного района встречается часто по защищенным мелководьям озер и водохранилищ. Большие заросли образует редко. Обычно растет пятнами в сообществах манника большого, стрелолиста обыкновенного, рдеста плавающего, кувшинки чистобелой на глубине от 30 до 100 см.

S. angustifolium Michx. — Ежеголовник узколистный. Встречен однажды в оз. Ящино Калининской обл. в сообществе тростянки овсяничной и кувшинки чистобелой на глубине около 2,5 м. Растение редкое и в области [18].

S. emersum Rehm. — Ежеголовник плавающий. Найден в заливе по р. М. Пудица Угличского водохранилища Калининской обл. в зарослях гигофитов на торфянистом вязком грунте. Не приводится для области ни во «флоре» П. Ф. Маевского [14], ни во «флоре Калининской области» М. Л. Невского [18]. Однако Ю. А. Алексеев [1], изучая распространение ежеголовника плавающего в средней полосе Европейской части СССР по материалам гербариев БИНа и др., указывает его для Калининской обл. и отмечает, что в целом для этого района ежеголовник плавающий является довольно обычным видом.

По литературным данным [3, 25], ежеголовник плавающий встречается в литорали Рыбинского водохранилища, но гербарными сборами эти указания не подтверждены.

S. minimum Wallr. — Ежеголовник малый. Редко. Собран нами на берегу оз. Заверховье Калининской обл. в осочнике. Находки ежеголовника малого в этой области тоже немногочисленны [18]. Отмечен еще в литорали Рыбинского водохранилища.

Сем. *Potamogetonaceae* — рдестовые

Potamogeton filiformis Pers. — Рдест нитевидный. Растение редкое в Верхне-Волжском районе. Найден лишь в озерах Бельском

и Островно Калининской обл. Растет по дну небольшими подводными луговинками на глубине от 50 до 100 см и твердых песчаных грунтах. Вид несомненно подлежит охране.

P. pectinatus L. — Рдест гребенчатый. Принадлежит к числу обычных видов, встречающихся по всем водоемам. Выдерживает волнобой, поэтому растет как в закрытых участках, так и в прибойной зоне. Образует чистые заросли на участках с глубинами от 40 до 100 см и чаще всего песчаными грунтами.

P. crispus L. — Рдест курчавый. В изучаемых водоемах встречается довольно редко в небольшом обилии среди других рдестов. Растет на глубине до 70 см, в озерах иногда до 3 м.

P. compressus L. — Рдест сплюснутый. Встречается часто в озерах и водохранилищах на участках с малоподвижной водой. Чистых зарослей почти не образует, входит в состав фитоценозов широколистных рдестов, урути колосистой, элоден канадской и др. гидрофитов. Приурочен к глубинам 80—100, максимум 170 см.

P. acutifolius Link — Рдест остролистный. В районе «флоры» очень редкий вид. В гербарии Института хранится 1 экз. рдеста остролистного с Рыбинского водохранилища (Мелководье Шекснинского плеса, левый берег, напротив церкви; 1956, Николаева, Колдасва).

P. trichoides Cham. et Schlecht. — Рдест волосовидный. Найден в 3 пунктах Калининской обл. (в заливах у дома отдыха «Игуменка», по р. Созь Ивановского водохранилища и в заливе напротив Белого Городка Угличского водохранилища). Растет небольшими пятнами в сообществах водных растений. Для области указывается впервые [14, 18].

P. fricsii Rupr. — Рдест Фриса. Находки этого вида в пределах обследованного района немногочисленны: в Греховом ручье в 5 км выше Углича Угличского водохранилища и в озерах Ловецком и Сомино Ярославской обл. Кроме того, в заливе у Городни Ивановского водохранилища и в заливе напротив Белого Городка Угличского водохранилища Калининской обл. рдест Фриса отмечал В. А. Экзерцев [33]. Ранее для области не указывался [14, 18]. Растет в тех же местообитаниях, что и предыдущий вид.

P. pusillus L. — Рдест маленький. Редкое растение в средней полосе Европейской части СССР. Собран в заливах по р. Кашинке и у Абрамцевского створа Угличского водохранилища, в Мошковицком заливе Ивановского водохранилища Калининской обл., а также в оз. Сомино Ярославской обл. Для Ярославской обл. вид указывается впервые [14, 21]. Во «флоре Калининской обл.» М. Л. Невского [18] приводится единственное местонахождение рдеста маленького — оз. Коломно.

P. obtusifolius Mert. et Koch — Рдест туполистный. В пределах изученного района растение редкое. Отмечен в оз. Глыбском и Ивановском водохранилище Калининской обл. Но в прибрежье Ивановского водохранилища рдест туполистный встречался неоднократно: в заливах по рр. Созь и Бабня, Мошковицком, Фе-

доровском, у Корчевы. Растет небольшими пятнами на участках с малопроточной водой в зарослях широколистных рдестов, телореза или кувшинки на глубине 60—70 см.

P. berchtoldii Fieb. — Рдест Берхтольда. Изредка встречается по зарастающим мелководьям озер и водохранилищ в сообществах различных водных растений.

P. alpinus Balb. — Рдест альпийский. Обнаружен лишь в оз. Белом В-Волоцкого района, Калининской обл. Растет вместе с рдестом курчавым и элодеей канадской на глубине свыше 3 м. Из широколистных рдестов это наиболее редко встречающийся вид, хотя в региональных «флорах» отмечается, как обычный [18, 21].

P. natans L. — Рдест плавающий. Обыкновенно по всем водоемам. Является одним из доминантов растительного покрова водохранилищ. Создает чистые ассоциации или смешанные с хвощом приречным, кубышкой желтой и кувшинкой чистобелой. Приурочен к глубинам 100—150 см и торфянистым, с большим количеством растительных остатков, грунтам.

P. gramineus L. — Рдест злаковый. В целом в пределах обследованного района растение редкое. Входит в состав фитоценозов хвоща, осок, ситняга, горца земноводного. Однако в литорали Рыбинского водохранилища рдест злаковый является одним из господствующих видов, образует чистые заросли, значительные по площади. Растет на самых различных глубинах, от 30—40 см до 1.5 м.

P. lucens L. — Рдест блестящий. Обычный обитатель водоемов. Встречается повсеместно как в защищенных участках, так и в открытых плесах, образует односоставные ассоциации, играет ведущую роль в зарастании литорали водоемов. Распространяется на глубину 100—150 см, на озерах иногда до 4 м.

P. praelongus Wulf. — Рдест длиннейший. В пределах обследованного района редкое растение. Обнаружен в озерах Пудоро, Ящино, Шишево Калининской и Вепревском Ярославской обл. Образует разреженные заросли в заливах и открытых плесах, занимая участки с глубинами 2.5—3 м.

P. perfoliatus L. — Рдест пронзеннолистный. Принадлежит к числу наиболее распространенных водных растений. Встречается повсеместно, является одним из доминантов растительного покрова водоемов.

Сем. *Zannichelliaceae* — Заникеллиевые

Zannichellia palustris L. — Заникеллия болотная. Встречается изредка в озерах и водохранилищах. Растет небольшими луговниками в придонном ярусе, часто вместе с ситнягом игольчатым на глубине 40—60 см, предпочитает песчаные грунты. В региональных «флорах» [18, 21] отмечается как крайне редкий вид. Наши довольно многочисленные находки позволяют сделать вывод, что

зависеллия болотная нередкое растение в районе «флоры». Видимо просматривается из-за небольших размеров.

Сем. *Najadaceae* — наядовые

Najas flexilis (Willd.) Rostk. — Наяда гибкая. Найдена в оз. Вашутинском Переславского района Ярославской обл. Растет небольшими дернинками на глубине от 10 до 50 см преимущественно на песчаном грунте. Растение в области очень редкое. Указания на произрастание наяды гибкой в оз. Плещеевом не подтвердились. Подлежит охране.

Najas tenuissima A. Br. ex Magnus. — Наяда тончайшая. Обнаружена в озерах Островно и Боровно В-Волоцкого района Калининской обл. Находки этого вида в области немногочисленны. Наяда тончайшая очень редкое растение в СССР, сокращающее свой ареал и находящееся в стадии вымирания [7, 11]. Озера с наядой тончайшей подлежат строгой охране.

Сем. *Juncaginaceae* — ситниковидные

Triglochin palustris L. — Триостренник болотный. Изредка встречается по низким сырым берегам водоемов в зарослях гидрофитов.

Сем. *Alismataceae* — частуховые

Alisma plantago-aquatica L. — Частуха подорожниковая. Обыкновенно по берегам водоемов и в воде на глубине 20—40 см. Чистые заросли образует редко, обычно встречается как сопутствующий вид в сообществах хвоща, манника и других гидрофитов. Обильна была на водохранилищах в начальный период становления их растительного покрова [32].

A. gramineus Lej. — Частуха злаковая. Найдена в заливе у пристани Тешилово (Иваньковское водохранилище) Калининской обл. Для этой области приводится впервые. Кроме того, отмечена в Волжском плесе Рыбинского водохранилища Ярославской обл. В настоящее время она расселилась по всему плесу, образует разреженные заросли на отмелях, заходя в воду на 10—15 см. Ранее в Ярославской обл. было известно лишь одно местонахождение частухи злаковой [21].

Sagittaria sagittifolia L. — Стрелолист обыкновенный. Обычный обитатель водоемов. Образует чистые сообщества или входит в состав прибрежных растительных группировок. Растет от уреза воды до 80—100 см.

Сем. *Butomaceae* — сусаковые

Butomus umbellatus L. — Сусак зонтичный. Часто по всем водоемам. Куртинами входит в состав прибрежных растительных группировок. Приурочен к глубинам 40—60, максимум 160 см и илистым или песчаным грунтам.

Сем. Hydrocharitaceae — водокрасовые

Elodea canadensis Michx. — Элодея канадская. Принадлежит к числу обычных обитателей водоемов. Массовое распространение ее наблюдается на водохранилищах в первые годы после наполнения [25, 33]. В дальнейшем элодея вытесняется более конкурентноспособными видами и встречается обычно пятнами среди рдестов, кувшинки чистобелой, телореза алоэвидного. Растет на глубине от 40 до 80 см, на озерах иногда до 3 м.

Vallisneria spiralis L. — Валлиснерия спиральная. Отмечается в водоеме-охладителе Ярославской ТЭЦ. Растение занесено в водосм случайно [21], но хорошо прижилось там и в настоящее время заросли валлиснерии спиральной вместе с роголистником темнозеленым и урутью колосистой занимают почти всю акваторию водоема, распространяясь на глубину до 2 м.

Stratiotes aloides L. — Телорез обыкновенный. Встречается часто по всем водоемам. В массе развивается в верховьях заливов водохранилищ и вытесняет уруть колосистую, кувшинку чистобелую, кубышку желтую. Большие площади заняты телорезом алоэвидным на Иваньковском и Угличском водохранилищах. Способствует их заболачиванию.

Hydrocharis morsus-ranae L. — Водокрас обыкновенный. Обыкновенно по всем водоемам. Иногда образует довольно большие скопления во втором ярусе под пологом воздушно-водных макрофитов.

Сем. Poaceae (Graminea) — злаки

Echinochloa crus-galli (L.) Beauv. — Ежовник. Куриное просо. Изредка встречается по берегам водоемов в поясе сорного разнотравья.

Zizania aquatica L. — Цицания водяная. Посадки канадского риса встречаются в некоторых озерах Ярославской обл., но площади, занятые им, невелики.

Z. latifolia (Griseb.) Stapf — Цицания; широколистная. Искусственные насаждения этого вида отмечены в некоторых водоемах обследованного района. Особенно большие заросли образует цицания на мелководьях Иваньковского водохранилища и разрастаясь, способствует их заболачиванию.

Leersia oryzoides L. Sw. — Леерсия рисовидная. Растение редкое в Верхне-Волжском районе. Обнаружена в прибрежье озер Великого, Искробольского, Яхробольского и Елки Некрасовского района Ярославской обл. и в Греховом ручье (5 км выше Углича, Угличского водохранилища) этой же области. Растет в виде небольших вкраплений в сообществах манника большого или осоки острой, заходя в воду на 20—40 см. Кроме того леерсия рисовидная собрана в заливе напротив Белого Городка (Угличское водохранилище) Калининской обл. Во «флоре Калининской области» М. Л. Невского [18] этот вид отмечается как заносный, и приводится только одно его местонахождение — Бежецк.

Phalaroides arundinacea (L.) Rausch. — Двукосточник тростниковидный. Встречается часто по берегам водоемов, иногда в воде. Местами образует чистые заросли, чаще же входит в состав ассоциаций осок, манника большого, вейников. В последние годы двукосточник тростниковидный становится одним из господствующих видов в литорали Рыбинского водохранилища. Хорошо переносит колебания уровня.

Hierochloa odorata (L.) Wahlb. — Зубровка душистая. Изредка встречается в зоне временного затопления водохранилищ в поясе крупноосочников. Выдерживает длительное затопление.

Phleum pratense L. — Тимофеевка луговая. Изредка можно встретить по границе зоны временного затопления искусственных водоемов в верхнем поясе крупноосочников.

Alopecurus geniculatus L. — Лисохвост коленчатый. Изредка по сырым берегам водоемов, в низких западинах, иногда в воде, на глубине 10—30 см. Больших зарослей не образует.

A. aequalis Sobol. — Лисохвост равный. Встречается довольно часто по берегам водоемов в фитоценозах гигрофильной растительности. Более обилен в прибрежье Рыбинского водохранилища, где образует зачастую сплошные ковры.

Agrostis tenuis Sibth. — Полевица тонкая. Изредка по границе зоны временного затопления водохранилищ в фитоценозах гигрофитов.

A. stolonifera L. — Полевица побегообразующая. Часто по берегам водоемов в сообществах осок, хвоща приречного и др. макрофитов. Наиболее широко этот вид распространен в литорали водохранилищ с колеблющимся уровнем, где образует довольно большие заросли, а при спаде воды разрастается плотным ковром.

Calamagrostis epigeios (L.) Roth — Вейник наземный. Довольно часто по границе зоны временного затопления водохранилищ. Растет неширокой полосой выше осочников, иногда в поясе осок, переносит кратковременное затопление.

C. canescens (Web.) Roth — Вейник седеющий. Встречается часто по заболоченным берегам водоемов на торфянистой почве, местами в значительном количестве.

C. purpurea (Trin.) Trin. — Вейник пурпурный. Отмечен лишь в прибрежье Рыбинского водохранилища: в заливе по р. Санжве Ярославской и на мелководье у кордонов Горловка и Веретье Вологодской обл. Образует довольно большие заросли, заходя в воду на незначительную глубину.

C. neglecta (Ehrh.) Gaertn. Mey. et Schreb. — Вейник незамеченный. Часто по заболоченным берегам озер и водохранилищ или на сплавинах, местами в большом количестве.

Deschampsia caespitosa (L.) Beauv. — Луговик дернистый. Изредка попадает в зону временного затопления водохранилищ. Растет рассеянно в верхнем поясе крупноосочников.

Beckmannia eruciformis (L.) Host — Бекмания обыкновенная. В районе «флоры» растение очень редкое. Обнаружено в при-

брежье оз. Неро и Рыбинского водохранилища Ярославской обл. В последнем встречается по всему Волжскому плесу в прибрежных растительных группировках, заходя в воду на 50—60 см.

Phragmites australis (Cav.) Trin. ex Steud. — Тростник обыкновенный. Принадлежит к числу наиболее распространенных прибрежных растений. Обычно образует монодоминантные сообщества, занимающие значительные площади мелководий, особенно на водохранилищах. Нередки и тростниковые сплавины. Приурочен к глубинам 50—70, максимально 170 см.

Molinia coerulea (L.) Moench — Молиния голубая. Встречается по заболоченным берегам некоторых озер или на сплавинах.

Dactylis glomerata L. — Ежа сборная. Изредка можно встретить по границе зоны временного затопления водохранилищ в поясе влаголюбивого разнотравья.

Poa trivialis L. — Мятлик обыкновенный. Изредка по берегам водоемов, на песчаных отмелях. Растет рассеянно в прибрежных растительных группировках.

Poa palustris L. — Мятлик болотный. Обыкновенно по низким сырым берегам озер и водохранилищ, местами в большом количестве. Хорошо переносит затопление.

Scolochloa festucacea (Willd.) Link — Тростянка овсяничная. В изучаемых водоемах встречается довольно часто. Для нее характерны разреженные одноставные сообщества. Растет в заливах и открытых плесах на глубине 80—90, в озерах иногда 130 см и преимущественно на песчаных грунтах. М. Л. Невский [18] отмечает тростянку овсяничную как очень редкий вид для Калининской обл. По материалам наших исследований это растение в области нередкое.

Glyceria fluitans (L.) R. Br. — Манник наплывающий. Встречается часто, но в небольшом обилии по зарастающим мелководьям водоемов в прибрежных растительных группировках. Обилие бывает на искусственных водохранилищах в начальный период становления растительного покрова [3]. Растет от уреза воды до 30—50 см.

Glyceria plicata (Fries) Fries — Манник складчатый. Растет в тех же местообитаниях, что предыдущий вид, но отмечается значительно реже.

Glyceria maxima (Hartm.) Holmb. — Манник большой. Очень часто по всем водоемам. Сообщества манника большого господствуют в литорали водоемов, особенно искусственных. Заходит в воду на 50—100 см. Является мощным сплавинообразователем. Манниковые, хвощово-манниковые сплавины занимают в настоящее время огромные площади на водохранилищах.

Festuca pratensis Huds. — Овсяница луговая. Изредка по границы временного затопления водохранилищ в зарослях влаголюбивого разнотравья.

Elytrigia repens (L.) Nevski — Пырей ползучий. На вновь образованных водохранилищах встречается в массе. По наблюдениям

В. К. Богачева [4] он оказался довольно стойким к условиям затопления. Но постепенно заросли пырея изреживаются, и в дальнейшем он растет как сопутствующий вид в прибрежных фитоценозах.

Сем. Сурегасеae — осоковые

Suregus fuscus L. — Сыть бурая. Редкое растение в районе «флоры». Найдена в прибрежье озер Неро, Ешка, Яхробольское, Искробольское Ярославской обл., в зарослях гиgroфитов. Ранее указывалась для области [29], но без конкретного местонахождения со ссылкой на «флору» П. Ф. Маевского [14]. В. А. Экзерцев [33] приводит сыть бурую для Ивановского водохранилища Калининской обл., но гербарными сборами эти указания не подтверждены.

Eryophorum latifolium Норре — Пушица широколистная.

E. polystachyon L. — Пушица многоколосковая.

E. vaginatum L. — Пушица влагалищная. Изредка по заболоченным берегам водоемов и на сплави́нах.

Scirpus sylvaticus L. — Камыш лесной. Обыкновенно по берегам водоемов. Больших зарослей не образует, растет куртинами в фитоценозах стрелолиста обыкновенного, хвоща приречного, осоки острой, манника большого у воды или в воде.

S. radicans Schkuhr — Камыш укореняющийся. Довольно распространенное растение в литорали изучаемых водоемов. Как сопутствующий вид растет в сообществах воздушно-водных макрофитов. Распространяется на глубину до 70 см.

S. lacustris L. — Камыш озерный. Встречается часто в прибрежной зоне озер, рек и водохранилищ. Является одним из доминантов растительного покрова. Растет обычно чистыми большими зарослями, занимая участки с глубинами 100—140, максимально до 180 см.

S. tabernaemontanii Gmel. — Камыш Табернемонтана. Найден в оз. Неро, Плещеевом и в заливе у с. Красное Угличского водохранилища Ярославской обл. Растение редкое в области [21].

Bolboschoenus maritimus (L.) Palla — Клубнекамыш морской. Вид редкий во всем Верхне-Волжском районе [30]. Собран нами в прибрежье озер Неро, Искробольского и Великого Ярославской обл. На оз. Неро он образует довольно большие заросли, на других растет в виде вкраплений в фитоценозах осок и манника большого. Приурочен к глубинам 5—10 до 40 см и илистым или песчаным грунтам.

Bolboschoenus compactus (Hoffm.) Drob. — Клубнекамыш скупенный. Очень редко. Обнаружен на южном берегу оз. Плещеево в большом количестве.

Blysmus compressus (L.) Panz. ex Link. — Блисмус сжатый. Редко. Отмечен в двух точках: на берегу залива по р. Кашинке (Угличское водохранилище) и оз. Пудоро Калининской обл. в зарослях гиgroфитов. Это его новые местонахождения в области [18].

Eleocharis acicularis (L.) Roem. et Schult. — Ситняг игольчатый.

Обыкновенно по всем водоемам на берегах и в воде на глубине 10—40 максимально 80 см. При спаде воды местами разрастается сплошным ковром.

E. ovata (Roth) Roem. et Schult. — Ситняг яйцевидный. Очень редкое растение в районе «флоры». Отмечается лишь в Волжском плесе Рыбинского водохранилища Ярославской обл. В настоящее время он расселился по всему плесу и в годы с низким уровнем развивается в большом количестве.

E. mamillata Lindb. — Ситняг сосочковый. В пределах обследованного района растение редкое. Собрано в двух пунктах: в устье р. Нерли (Угличское водохранилище) Калининской обл. и в прибрежной зоне водоема-охладителя Ярославской ТЭЦ Ярославской обл. Это его новые местонахождения.

E. palustris (L.) R. Br. — Ситняг болотный. Обыкновенно по всем водоемам. Доминирует редко. Чаще всего образует небольшие разреженные заросли в прибрежье, заходя в воду на 30—40—60 см.

Scirpus vulpina L. — Осока лисья. Изредка по сырым берегам водоемов в поясе гигрофильной растительности.

S. contigua Норре — Осока соседняя. Изредка в тех же местобитаниях, что и предыдущий вид.

S. diandra Schrank — Осока двутычинковая. Обыкновенно по заболоченным берегам озер и водохранилищ, а чаще всего по сплавидам, местами в большом количестве.

S. appropinquata Schum. — Осока сближенная. Растение редкое в районе «флоры». Растет кочками в верховьях зарастающих заливов среди других осок.

S. litorina L. — Осока заячья. Изредка по границе зоны временного затопления водохранилищ в зарослях гигрофитов.

S. bohémica Schreb. — Осока богемская. Вид очень редкий в Верхне-Волжском районе. Встречается лишь в прибрежье Рыбинского водохранилища (в Волжском плесе и в районе Дарвинского заповедника). В годы с низким уровнем развивается в большом количестве.

S. elongata L. — Осока удлиненная. Встречена дважды: в Городищенском заливе Ивановского водохранилища Калининской обл. и в заливе по р. Санжеве Рыбинского водохранилища Ярославской обл. Растет вместе с другими осоками на вязком торфянистом грунте.

S. echinata Murr. — Осока ежисто-колючая. Редко. Отмечена на Угличском водохранилище в поясе влаголюбивого разнотравья.

S. cinerea Poll. — Осока пепельно-серая. Встречается не часто в основном в зоне временного затопления водохранилищ по ее границе на сырых участках.

S. nigra (L.) Reichard — Осока черная. Обыкновенно по сырым берегам водоемов в поясе гигрофильной растительности.

S. acuta L. — Осока острая. Из осок самая распространенная. Встречается по всем водоемам. На водохранилищах создает пояс

от уреза воды до 40—50 см иногда глубже. Является одним из доминантов растительного покрова, играет большую роль в зарастании мелководий.

S. caespitosa L. — Осока дернистая. Довольно часто встречается по сырым берегам водоемов. Чистых зарослей не создает. Растет кочками среди других осок, заходя в воду на небольшую глубину.

S. aquatilis Wahlb. — Осока водяная. Растение довольно редкое в районе «флоры». Встречается в виде вкраплений в фитоценозах хвоща приречного, осоки вздутой, манника большого. Растет на глубине 40—60 см и чаще всего на торфянистых грунтах.

S. limosa L. — Осока топяная. Встречена однажды на сплаvine по берегу оз. Черного В-Волоцкого района, Калининской обл.

S. ranicea L. — Осока просяная. Изредка по границе зоны временного затопления водохранилищ на сырых участках.

S. flava L. — Осока желтая. Изредка в тех же местообитаниях, что и предыдущий вид или вместе с ним.

S. riparia Curt. — Осока береговая. Растение редкое в северной зоне Европейской части СССР [14]. Найдена в Перетрусовском заливе у пристани Перетрусово, (Иваньковское водохранилище) Калининской обл. в зарослях гигрофитов. Редкий вид и в области [18]. Указывается еще для Рыбинского водохранилища [3, 25].

S. lasiocarpa Ehrh. — Осока волосистоплодная. Довольно часто по заболоченным берегам водоемов и на сплавинах, местами обильна.

S. rhynchophysa C. A. Mey. — Осока вздутоносая. Отмечена только в прибрежье оз. Ящино Калининской обл. Редкое растение в области [18].

S. rostrata Stokes — Осокая вздутая. Встречается повсеместно по зарастающим мелководьям озер и водохранилищ. Образует односоставные ассоциации или растет пятнами среди хвоща приречного, осоки острой, манника большого. Тяготеет к глубинам 40—60 см и торфянистым грунтам.

S. vesicaria L. — Осока пузырчатая. Обычное растение в литорали водоемов. Растет пятнами в прибрежных растительных группировках на глубине 30—40 см.

S. hirta L. — Осока коротковолосистая. Изредка по сырым песчаным берегам и отмелям, у воды.

S. pseudoscurgeus L. — Осока ложносытевидная. Встречается часто, преимущественно на сплавинах. Больших зарослей не образует, растет рассеянно по краю сплавин.

Сем. Агасеae — ароидные

Acorus calamus L. — Аир болотный. В целом в районе «флоры» растение редкое. Отмечено на оз. Мстино, Угличском и Иваньковском водохранилищах Калининской обл. Но в литорали водохранилищ в последние годы аир болотный расселяется очень интенсивно и является одним из доминантов растительного покрова. Со-

здает обычно монодоминантные ассоциации на участках с глубинами 80—100 см и илистыми или песчаными грунтами.

Calla palustris L. — Белокрыльник болотный. Обыкновенно по топким берегам водоемов и на сплавинах нередко в большом количестве.

Сем. Lemnaceae — рясковые

Lemna trisulca L. — Ряска трехдольная. Довольно часто по всем водоемам. Растет в поясе погруженных макрофитов. Обильна на водохранилищах в первые годы после их наполнения.

L. minor L. — Ряска малая. Часто, местами сплошь покрывает водную поверхность под пологом воздушно-водных растений.

Spirodela polyrrhiza (L.) Schleid. — Многокоренник обыкновенный. Встречается часто и в таком же количестве, что и предыдущий вид, а обычно и вместе с ним.

Сем. Juncaceae — ситниковые

Juncus bufonius L. — Ситник жабий. Изредка встречается по сырым берегам водоемов, на песчаных отмелях, на участках с нарушенным растительным покровом.

J. compressus Jacq. — Ситник сплюснутый. В тех же местообитаниях, что и предыдущий вид, иногда растет вместе с ним.

J. tenuis Willd. — Ситник тонкий. Найден однажды на берегу Иваньковского водохранилища у пристани Коровино Калининской обл. Для области приводится впервые [18, 14].

J. alpinus Vill. — Ситник альпийский. Изредка по сырым берегам озер и по границе зоны временного затопления водохранилищ в сообществах гигрофильной растительности.

J. articulatus L. — Ситник членистый. Обыкновенно в тех же местообитаниях, что и предыдущий вид.

J. effusus L. — Ситник развесистый. Изредка по берегам водоемов. Растет куртинками в зарослях земноводных растений иногда на обнаженных песках в зоне прибоя.

J. conglomeratus L. — Ситник скученный. Встречается в тех же местообитаниях, что и предыдущий вид, но значительно реже.

J. filiformis L. — Ситник нитевидный. Обыкновенно по сырым болотистым берегам озер и в зоне временного затопления водохранилищ в поясе гигрофитов. Обилен в прибрежьи водохранилищ с колеблющимся уровнем.

Сем. Iridaceae — Касатиковые

Iris pseudacorus L. — Касатик аировидный, водный. Довольно часто по топким берегам водоемов. Чистых сообществ не создает. Растет небольшими куртинками в фитоценозах манника большого, хвоща приречного или крупноосочников, заходя в воду на 40—50 см.

Сем. Orchidaceae — орхидные

Epipactis palustris (Mill.) Crantz. — Дремлик болотный. Собирается на топком берегу безымянного лесного озера, расположенного в 200 м южнее оз. Островно В-Волоцкого района Калининской обл. Находки дремлика болотного в области немногочисленны. Вид нуждается в охране.

Dactylorhiza incarnata (L.) Soo. — Пальчатокоренник мясокрасный. Изредка попадает по границе зоны временного затопления водохранилищ в прибрежных фитоценозах.

Сем. Salicaceae — ивовые

Обыкновенно по берегам водоемов. На водохранилищах в последние годы ивняки распространились очень широко и местами вытесняют крупноосочники и другие прибрежные растения. В районе флоры отмечены следующие виды ив: *Salix lapponum* L. — Ива лопарская, *S. phylicifolia* L. — Ива филиколистная, *S. myrsinifolia* Salisb. — Ива мирзинолистная, *S. caprea* L. — Ива козья, *S. cinerea* L. — Ива пепельная, *S. aurita* L. — Ива ушастая, *S. starkeana* Willd. — Ива Штарке, *S. rosmarinifolia* L. — Ива розмаринолистная, *S. dasyclados* Wimm. — Ива шерстистопобеговая, *S. viminalis* L. — Ива корзиночная, *S. acutifolia* Willd. — Ива остролистная, *S. triandra* L. — Ива трехтычинковая, *S. alba* L. — Ива белая, *S. fragilis* — Ива ломкая, *S. pentandra* L. — Ива пятитычинковая.

Сем. Urticaceae — крапивные

Urtica dioica L. — Крапива двудомная. Изредка встречается в основном в зоне временного затопления водохранилищ по ольховым топям, ивнякам и крупноосочникам.

сем. Polygonaceae — гречишные

Rumex acetosella L. — Щавель малый. Щавелек. В годы с низким уровнем часто можно встретить в прибрежье Рыбинского водохранилища в зарослях сорного разнотравья.

R. acetosa L. — Щавель кислый. Изредка по берегам водоемов, по песчаным наносам. Более обилен в зоне временного затопления водохранилищ с колеблющимся уровнем.

R. crispus L. — Щавель курчавый. Изредка по сыроватым берегам озер и водохранилищ в поясе гигрофильной растительности.

R. pseudonatronatus Borb. — Щавель ложносолончаковый. В пределах обследованного района редкое растение. Отмечен в двух пунктах: в заливе по р. Сосца близ д. Б. Хорошево (Иваньковское водохранилище) Калининской обл. и в Греховом ручье в 5 км выше Углича (Угличское водохранилище) Ярославской обл., в зарослях гигрофитов. Во флоре Калининской обл. [18] указывается как редкий вид.

R. hydrolapathum Huds. — Щавель прибрежный. В районе «флоры» встречается не редко по топким заболоченным берегам водое-

мов. Растет единичными особями в фитоценозах хвоща приречного, осоки вздутой иногда манника большого. Тяготеет к глубинам 40—60 см и торфянистым грунтам.

R. confertus Willd. — Щавель густой. Изредка по берегам озер и в зоне временного затопления водохранилищ. Растет в виде вкрапленных в прибрежных растительных группировках.

R. aquaticus L. — Щавель водяной. Обыкновенно по зарастающим мелководьям водоемов. Растет рассеянно в сообществах хвоща приречного, крупноосочников, манника большого, заходя в воду на 20—40 см.

R. maritimus L. — Щавель приморский. В районе «флоры» встречается неравномерно. Значительно чаще отмечается в прибрежье водоемов Ярославской обл. нежели в Калининской. М. Л. Невский [18] тоже отмечает его как редкий вид. Растет единичными экземплярами в зарослях земноводных растений. Только на Рыбинском водохранилище в маловодные годы образует местами густые заросли.

Polygonum aviculare L. — Горец птичий. Изредка по границе зоны затопления искусственных водоемов в небольшом количестве.

P. amphibium L. — Горец земноводный. Обычный обитатель водоемов. Входит в состав ассоциаций различных макрофитов или образует чистые сообщества. Приурочен к глубинам от 50 до 120 на озерах до 250 см.

P. lapathifolium L. — Горец щавелелистный. Встречается изредка по берегам водоемов на участках с нарушенным растительным покровом у воды иногда в воде на небольшой глубине.

P. persicaria L. — Горец почечуйный. Изредка по берегам водоемов на участках с нарушенным растительным покровом и на прибрежных песках.

P. minus Huds. — Горец малый. *P. hydropiper* L. — Горец перечный, водяной перец. Оба вида нередки в литорали водоемов. Растут рассеянно в поясе гигрофильной растительности, хорошо переносят затопление.

P. bistorta L. — Горец змеиный. Изредка по берегам водохранилищ в поясе крупноосочников.

Сем. *Caryophyllaceae* — гвоздичные

Myosoton aquaticum (L.) Moench — Мягковолосник водный. В районе «флоры» встречается редко по сыроватым берегам водоемов у воды.

Stellaria crassifolia Ehrh. — Звездчатка толстолистная. Отмечена в прибрежье озер Плещеева, Яхробольского и водоема-охладителя ЯрТЭЦ Ярославской обл. в зарослях гигрофильной растительности. В. А. Экзерцев [33] приводит ее для Ивановского водохранилища.

S. graminea L. — Звездчатка злаковидная. Изредка отмечается по границе зоны временного затопления водохранилищ в поясе крупноосочников.

S. palustris Retz. — Звездчатка болотная. Самое обычное растение в районе «флоры». Входит в состав большинства ассоциаций прибрежно-водной растительности, как сопутствующий вид. Хорошо переносит длительное затопление.

Сем. Nymphaeaceae — кувшинковые

Nymphaea alba L. — Кувшинка белая. Обнаружена в небольшом лесном озере, расположенном в 200 м южнее оз. Островно В-Волоцкого района Калининской обл. Для области приводится впервые. Хотя в литературе имеются указания на произрастание кувшинки белой в Калининской области [18] гербарными сборами они не были подтверждены. Вид подлежит охране.

N. candida Presl — Кувшинка чистобелая. Принадлежит к числу типичных обитателей водоемов. Обычно образует заросли чистые или с кубышкой желтой. Приурочена к участкам с глубинами 100—120 на озерах до 300 см и илистыми грунтами. На водохранилищах по мере их старения вытесняется телорезом алоэвидным.

N. tetragona Georgi — Кувшинка четырехгранная. Очень редкое растение. Собрано в пруде у В-Волоцкого д/дома, В-Волоцкого района, Калининской обл. Вместе с рдестом плавающим и пузырчаткой обыкновенной она занимает почти всю акваторию пруда. Ранее в области были известны только два местонахождения кувшинки четырехгранной [17, 19]. Нуждается в охране.

Nuphar lutea L. — Кубышка желтая. Обыкновенно по всем водоемам. Растет большей частью вместе с кувшинкой чистобелой, иногда образует чистые сообщества.

N. pumila (Timm) DC. — Кубышка малая. В средней полосе Европейской части СССР растение довольно редкое. Найдено в оз. Савельевском и Вашутинском Ярославской обл., в оз. Имоложье, Мстино, Ящино и в Федоровском заливе Ивановского водохранилища Калининской обл. Растет небольшими пятнами среди тростника обыкновенного, хвоща приречного, камыша озерного, кувшинки чистобелой и лишь в Федоровском заливе отмечены большие заросли кубышки малой. Приурочена к глубинам 150—170 см.

Сем. Ceratophyllaceae — роголистные

Ceratophyllum demersum L. — Роголистник погруженный. Часто по всем водоемам. Местами образует густые заросли, в которых растения занимают всю толщу воды. Тяготеет к участкам с мало-подвижной водой и глубинам от 40 до 130 см на озерах максимум до 3 м.

Сем. Ranunculaceae — лютиковые

Caltha palustris L. — Калужница болотная. Довольно часто по низким берегам озер и в зоне временного затопления водохранилищ. Образует разреженные заросли. Зацветает рано весной и да-

ст желтый аспект фитоценозов гигрофитов (ярусность во времени по В. В. Алехину) [6].

Ranunculus circinatus Sibth. — Лютик жестколистный. Обычно по всему району «флоры». На искусственных воромах в первые годы их существования образует большие заросли [33]. Позднее вытесняется более конкурентно способными растениями и встречается в виде вкраплений в фитоценозах урути колосистой, рдестов и других микрофитов на глубинах 80—100 см.

R. divaricatus Schrank. — Лютик расходящийся. Очень редко. Отмечен в Федоровском заливе Ивановского водохранилища Калининской области в небольшом количестве в зарослях стрелолиста обыкновенного и манника большого на глубине 60—70 см. Ранее находил его В. А. Экзерцев [33] в Новосельском заливе этого же водоема.

R. pseudofluitans (Synn.) Newbold. — Лютик ложноплавающий. Отмечен В. А. Экзерцевым [33] в заливе близ Городни Ивановского водохранилища Калининской обл. Однако в последние годы найти его там не удалось.

R. trichophyllus Chaix — Лютик волосистый. В пределах обследованного района редкий вид. Найден в оз. Вашутинском и на мелководье Рыбинского водохранилища в районе м. Борок Ярославской обл.

R. gmelinii DC. — Лютик Гмелина. Имеются указания на произрастание лютика Гмелина в прибрежье Рыбинского водохранилища [2, 25]. Но в настоящее время обнаружить его также не удалось.

R. lingua L. — Лютик длиннолистный. Встречается часто по топким берегам водоемов. Растет обычно в виде вкраплений в сообществах хвоща приречного или осоки вздутой. Приурочен к глубинам 60—80 см.

R. flammula L. — Лютик жгучий. Встречается довольно часто по сырым берегам озер и в зоне временного затопления водохранилищ в поясе гигрофильной растительности, нередко в воде.

R. reptans L. — Лютик стелющийся. Изредка по берегам и в воде озер и водохранилищ. Распространяется на глубину до 60—80 см.

R. sceleratus L. — Лютик ядовитый. Изредка и в небольшом количестве встречается по берегам водоемов, отмелям, сырым западинам, участкам с нарушенным растительным покровом. В массе появляется в прибрежье Рыбинского водохранилища в маловодные годы.

R. repens L. — Лютик ползучий. Обычно по сырым берегам озер и в зоне временного затопления водохранилищ, иногда в большом количестве. Хорошо переносит длительное затопление.

R. acris L. — Лютик едкий. Изредка по границе зоны затопления водохранилищ в зарослях влаголюбивого разнотравья.

Thalictrum simplex L. — Василистник простой, *Th. flavum* L. — Василистник желтый, *Th. lucidum* L. — Василистник светлый.

Все виды василистников изредка встречаются в зоне временно-го затопления водохранилищ в поясе крупноосочников.

Сем. Brassicaceae (Cruciferae) — капустные (крестоцветные)

Rorippa sylvatica (L.) Besser. — Жерушник лесной. Изредка единичными экземплярами встречается по сырым берегам озер и в зоне временного затопления водохранилищ в фитоценозах осок и других гигрофитов.

R. islandica (oed.) Borb. — Жерушник исландский. Изредка в тех же местообитаниях и в количествах, что и предыдущий вид.

R. amphibia (L.) Besser. — Жерушник земноводный. Обыкновенно по всем водоемам. На водохранилищах в начальный период становления растительного покрова бывает доминирующим видом, позднее вытесняется более конкурентно способными растениями и встречается пятнами в прибрежных растительных группировках, заходя в воду на 20—60 см.

Cardamine pratensis L. — Сердечник луговой. Изредка встречается в зоне временного затопления водохранилищ в зарослях гигрофильной растительности. Хорошо переносит длительное затопление.

Subularia aquatica L. — Шильник водяной. В средней полосе Европейской части СССР известны только два местонахождения шильника водяного: в оз. Савельевском Ярославской и — Селигер Калининской обл. Нами этот вид был найден в оз. Ящино севернее дер. Ящино Калининской обл. Растет вместе с ситнягом игольчатым на глубине от 40 до 100 см на песчаном с наилком грунте.

Сем. Saxifragaceae — камнеломковые

Chrysosplenium alternifolium L. — Селезеночник очереднолистный. Изредка можно встретить в зоне временного затопления водохранилищ по ольховым топям, по впадающим ручьям и речкам вместе с другими гигрофитами.

Сем. Parnassiaceae — белозоровые

Parnassia palustris L. — Белозор болотный. Изредка по берегам водохранилищ в поясе влаголюбивой растительности.

Сем. Grossulariaceae — крыжовниковые

Ribes nigrum L. — Смородина черная. Изредка по границе зоны временного затопления водохранилищ по ольховым топям и ивнякам.

Сем. Rosaceae — розоцветные

Comarum palustre L. — Сабельник болотный. Обыкновенно по топким заболоченным берегам водоемов и на сплавинах, иногда в большом количестве.

Potentilla norvegica L. — Лапчатка норвежская. Изредка по

берегам водоемов, чаще встречается в литорали Рыбинского водохранилища.

P. erecta (L.) Racusch. — Лапчатка прямостоячая. Иногда попадает в ивняках и крупноосочниках по границе зоны временного затопления водохранилищ.

P. anserina L. — Лапчатка гусиная. Довольно часто по сырым берегам водоемов, на участках с нарушенным растительным покровом. Переносит непродолжительное затопление.

Geum rivale L. — Гравилат речной. Изредка можно встретить в поясе крупноосочников и ивняков зоны временного затопления искусственных водоемов.

Filipendula denudata (Presl) Fritsch — Лабазник обнаженный. *F. ulmaria* (L.) Maxim. Лабазник вязолистный. Изредка по сырым берегам водоемов в поясе гигрофильной растительности.

Сем. Fabaceae — бобовые

Trifolium repens L. — Клевер ползучий. *T. pratense* L. — Клевер луговой, *Vicia cracca* L. — Горошек мышиный. *V. sericum* L. — Горошек заборный. *Lathyrus pratensis* L. — Чина луговая, *L. palustris* L. — Чина болотная. Все виды бобовых плохо переносят затопление и поэтому встречаются в прибрежье водоемов редко единичными экземплярами в фитоценозах крупноосочников.

Сем. Geraniaceae — гераниевые

Geranium palustre L. — Герань болотная. Довольно часто по берегам водоемов в поясе крупноосочников.

Сем. Callitrichaceae — болотниковые

Callitriche palustris L. emend. Druce — Болотник обыкновенный. Довольно часто в озерах, старицах водохранилищах на участках со стоячей водой в зарослях гидрофитов. При спаде воды в конце лета развивается в большом количестве.

C. sphenocarpa Sendtner. — Болотник короткоплодный. Встречается в тех же местообитаниях, что и предыдущий вид, но значительно реже.

C. hermaphrodita Juslen. emend. Schinz et Thell. — Болотник обоеполюй. Растение довольно редкое в районе «флоры». Растет в придонном ярусе среди лютика жестколистного, рдеста гребенчатого и других растений на глубине до 60 см.

Сем. Elatineaceae — повойничковые

Elatine hydropiper L. — Повойничек перечный. Встречается не часто по песчаным и иловатым мелководьям озер и водохранилищ. Растет небольшими луговинками в придонном ярусе, на глубине от 5 до 60 см. Тяготеет к песчаным грунтам. Более редок в Калининской обл., что отмечает также М. Л. Невский во «флоре» Калининской области» [17].

E. triandra Schkuhr — Повойничек трехтычинковый. В пределах обследованного района очень редкое растение. Найден в оз. Чашницком и Рюмниковском Ярославской обл.

Сем. *Violaceae* — фиалковые

Viola palustris L. — Фиалка болотная. Изредка по сырым берегам водоемов в поясе гигрофильной растительности.

V. epipsila Ledeb. — Фиалка сверху-голая. Изредка по сыроватым берегам озер и водохранилищ, иногда на сфагновых сплавицах.

Сем. *Lythraceae* — дербенниковые

Lythrum portula (L.) D. A. Webb — Дербенник портулаковый. В районе «флоры» редок. Отмечен только в прибрежье Ивановского и Рыбинского водохранилищ. Растет по сырым западинам, на участках с нарушенным растительным покровом.

L. salicaria L. — Дербенник иволлистник. Принадлежит к числу наиболее распространенных прибрежных растений. Самостоятельных фитоценозов не образует, но присутствует почти во всех ассоциациях воздушно-водных растений, как сопутствующий вид. Заходит в воду на глубину до 20—60 см, растет и на сплавицах.

Сем. *Onagraceae* — кипрейные

Epilobium hirsutum L. — Кипрей волосистый. Редко по берегам водоемов у воды.

E. parviflorum Schreb. — Кипрей мелкоцветный. Собирали в одном пункте: на восточном берегу оз. Плещеева Ярославской обл. в зарослях гигрофильной растительности. Вид редкий и в области [21].

E. roseum Schreb. — Кипрей розовый. Отмечен лишь на берегу Ивановского водохранилища у г. Конакова, Калининской обл. на сыром песчаном грунте. В области встречается тоже не часто [18]. Кроме того указывается для Рыбинского водохранилища [33].

E. adenocaulon Hausskn. — Кипрей железистостебельный. Изредка по сырым берегам озер и водохранилищ в прибрежных растительных группировках. Во «Флоре Калининской области» М. Д. Невского приводятся лишь два местонахождения кипрея железисто-стебельного. По нашим данным этот вид в области не редкий.

E. palustre L. — Кипрей болотный. Обыкновенно по берегам водоемов. Присутствует в большинстве ассоциаций прибрежно-водных растений и на сплавицах иногда в большом количестве.

Сем. *Naloragaceae* — сланоягодниковые

Myriophyllum verticillatum L. — Уруть мутовчатая. Не часто по озерам и водохранилищам. Растет на участках со стоячей водой жидким илистым или торфянистым грунтом. При падении уровня образует наземную форму. Больших зарослей не создает, встреча-

ется пятнами среди телореза алоэвидного, пузырчатки обыкновенной и других растений на глубине от 10 до 50 см.

M. spicatum L. — Уруть колосистая. Обыкновенно по всем водоемам. Местами создает большие чистые заросли или же растет небольшими пятнами в сообществах рдестов, кувшинки чистобелой, телореза алоэвидного. На искусственных водоемах в первые годы их существования уруть колосистая занимает большие площади и играет важную роль в продуцировании органического вещества [33]. В дальнейшем в верховьях заливов ее вытесняет телорез алоэвидный, кувшинка и кубышка. Приурочена к глубинам 50—100, максимально 150 см и илистым грунтам.

Сем. Hippuridaceae — хвостниковые

Hippuris vulgaris L. — Водяная сосенка обыкновенная. Изредка по заболоченным берегам водоемов в прибрежных растительных группировках. Образует водную и наземную форму.

Сем. Apiaceae (Umbelliferae) — укропные (зонтичные)

Cicuta virosa L. — Вех ядовитый. Часто по топким берегам водоемов. Больших скоплений не образует. Растет обычно единичными экземплярами в фитоценозах хвоща приречного, манника большого, на тростниковых, хвощовых и манниковых сплавинах.

Sium latifolium L. — Поручейник широколистный. Обыкновенно по всем водоемам. Чистых зарослей не создает. Как сопутствующий вид встречается в большинстве ассоциаций прибрежно-водных макрофитов. Тяготеет к глубинам 30—60 см.

Oenanthe aquatica (L.) Poig. — Омежник водный. Часто по всем водоемам, но в небольшом количестве. Чистые сообщества образует на искусственных водоемах в первые годы их существования. Позднее вытесняется более конкурентно способными видами.

Peucedanum palustre (L.) Moench — Горичник болотный. Изредка в прибрежной зоне озер и водохранилищ. Растет единичными особями в хвоще, крупносорочниках, маннике или на сплавинах.

Сем. Primulaceae — первоцветные

Hottonia palustris L. — Турча болотная. В районе «флоры» редка. Отмечена в нескольких пунктах Угличского и Ивановского водохранилищ и на оз. Имоложье Калининской обл. В водоемах Ярославской обл. не обнаружена, хотя в «Определителе Ярославской области» и указывается как обычный вид. Растет на участках не подверженных волнению, в сообществах хвоща приречного, осок на глубине до 50 см.

Lysimachia nummularia L. — Вербейник монетчатый. Часто встречается в зоне временного затопления искусственных водоемов, особенно Рыбинского. Хорошо переносит длительное затопление местами образует целые подводные луга.

L. vulgaris L. — Вербейник обыкновенный. Самое обычное рас-

тение в прибрежье водоемов. Присутствует в большинстве ассоциаций прибрежно-водных макрофитов и на сплавинах.

Naumburgia thyrsoiflora (L.) Reichb. — Наумбургия кистецветная. Очень часто по топким заболоченным берегам водосмов. Растет рассеянно, реже пятнами в прибрежных растительных группировках или на сплавинах. Заходит в воду на 10—40 максимально 60 см.

Сем. *Menyanthaceae* — вахтовые

Menyanthes trifoliata L. — Вахта трехлистная. Очень часто по всем водоемам. Является одним из сплавинообразователей. Сплавины с вахтой трехлистной занимают значительные площади на Угличском и Ивановском водохранилищах.

Сем. *Boraginaceae* — бурачниковые

Myosotis scorpioides L. — Незабудка болотная. Обыкновенно, по сырым берегам водоемов в поясе гигрофильной растительности.

M. caespitosa K. F. Schultz — Незабудка дернистая. В целом в районе «флоры» довольно редка. Как сопутствующий вид растет в прибрежных фитоценозах. Исключение составляет Рыбинское водохранилище, в литорали которого незабудка дернистая отмечается очень часто в зарослях полевницы побегообразующей, лисохвоста равного и других макрофитов.

Сем. *Lamiaceae* (*Labiatae*) — яснотковые (губоцветные)

Scutellaria galericulata L. — Шлемник обыкновенный. Встречается по зарастающим мелководьям водоемов в фитоценозах осок, хвоща приречного, манника большого или тростника обыкновенного и на сплавинах.

Glechoma hederacea L. — Будра плющевидная. Изредка, в зоне временного затопления водохранилищ в прибрежных растительных группировках. Переносит непродолжительное затопление.

Prunella vulgaris L. — Черноголовка обыкновенная. Изредка попадает в зону временного затопления водохранилищ в пояс крупноосочников.

Stachys palustris L. — Чистец болотный. Встречается повсеместно как сопутствующий вид в большинстве ассоциаций земноводных растений и на сплавинах.

Lycopus europaeus L. — Зюзник европейский. Очень часто в тех же местообитаниях и количествах, что и предыдущий вид.

Mentha arvensis L. — Мята полевая. Обыкновенно по берегам водоемов у воды, иногда в воде на небольшой глубине. Растет в виде вкраплений в сообществах прибрежно-водных макрофитов.

Сем. *Solanaceae* — пасленовые

Solanum dulcamara L. — Паслен сладко-горький. Часто по сырым берегам водоемов в крупноосочниках, ивняках и на сплавинах.

Сем. *Scrophulariaceae* — норичниковые

Scrophularia nodosa L. — Норичник шишковатый. Изредка по границе зоны временного затопления водохранилищ в поясе осок.

Lymosella aquatica L. — Лужайник водный. В прибрежье изучаемых водоемов встречается не часто по сырым западинам, отмелям, участкам с нарушенным растительным покровом. Обилен бывает на Рыбинском водохранилище в маловодные годы. В Калининской области отмечается гораздо реже, чем в Ярославской.

Veronica longifolia L. — Вероника длиннолистная. Обыкновенно по берегам озер и водохранилищ в прибрежных фитоценозах.

V. scutellata L. — Вероника щитковая. Изредка отмечается по берегам водоемов и в воде на небольшой глубине. Растет в виде вкраплений в сообществах гигрофильной растительности.

V. anagallis-aquatica L. — Вероника ключевая. Находки этого вида в районе «флоры» немногочисленны: оз. Плещеево, Рыбинское водохранилище (у с. Веретея и на Каменниковском п-ве) Ярославской, Угличское водохранилище (заливы по р. Кашинке и выше Белгородка) Калининской обл.

V. beccabunga L. — Вероника поручейная. На изучаемых водоемах растение редкое. Отмечена в нескольких пунктах Угличского и Ивановского водохранилищ. Растет единичными экземплярами в маннике или хвоще на глубине до 40 см.

Pedicularis palustris L. — Мытник болотный. Довольно часто в зоне временного затопления искусственных водоемов в верхнем поясе крупноосочников, местами в большом количестве.

Сем. *Lentibulariaceae* — пузырчатковые

Utricularia minor L. — Пузырчатка малая. В пределах обследованного района редкое растение. Найдено в Перетрусовском заливе у о-ва Карлуша (Иваньковское водохранилище), в прибрежье оз. Заверховья, Черного и небольшого безымянного, расположенного в 200 м южнее оз. Островно Калининской обл. Во «Флоре Калининской области». [18] приводится единственное местонахождение этого вида.

U. neglecta Lhm. — Пузырчатка незамеченная. Обнаружена В. А. Экзерцевым [33] в верховьях Харловского и Харинского заливов Ивановского водохранилища Калининской обл.

U. vulgaris L. — Пузырчатка обыкновенная. Часто по всем водоемам. Растет пятнами на участках со стоячей водой, в верховьях заливов в сообществах различных макрофитов.

U. intermedia Hayne — Пузырчатка средняя. Собрана в заливе напротив Белого Городка (Угличское водохранилище) в прибрежье оз. Заверховья и Черного Калининской обл. В области очень редкий вид [18].

Сем. *Plantaginaceae* — подорожниковые

Plantago major L. — Подорожник большой. Изредка попадает в поясе осок по границе зоны временного затопления водохранилищ.

сем. *Rubiaceae* — мареновые

Asperula rivularis Sibth. et Smith — Ясменник приручейный. Обнаружен в двух пунктах: в заливе у Городни и озеровидном расширении Видогощ (Иваньковское водохранилище) Калининской обл. в зарослях осоки острой и двукисточника тростниководного у воды. Растение редкое и в области [18].

Galium palustre L. — Подмаренник болотный. Принадлежит к числу широко распространенных прибрежных растений. Присутствует почти во всех ассоциациях воздушно-водных макрофитов, образуя местами большие скопления во II ярусе. Хорошо переносит длительное затопление, распространяется на глубину до 20—30 см. постоянно встречается на сплавинах.

G. gurgeshlii Pobed. — Подмаренник Рупрехта. Изредка по заболоченным берегам водоемов, по краю тростниковых или манниковых сплавин на торфянистых грунтах. Во «Флоре Калининской области» М. Л. Невского [18] указывается лишь одно местонахождение этого вида. Нами в пределах области подмаренник Рупрехта найден на оз. Гача, Имоложье, Ящино. Шишево и в Перетрусовском заливе Иваньковского водохранилища. Видимо просматривается из-за небольших размеров.

G. uliginosum L. — Подмаренник топяной. Встречается изредка по заболоченным берегам водоемов в прибрежных фитоценозах.

Сем. *Valerianaceae* — валериановые

Valeriana exaltata Mikan ex. Pohl. — Валериана возвышенная. Изредка по сыроватым берегам озер и в зоне временного затопления водохранилищ в зарослях влаголюбивой растительности.

Сем. *Lobeliaceae* — лобелиевые

Lobelia dortmanna L. — Лобелия Дортмана. Собрана в оз. Бельском В-Волоцкого р-на Калининской обл. Образует разреженную заросль на южном берегу озера на глубине от 40 до 100 см. Во «Флоре Калининской области» приводится еще одно ее местонахождение в оз. Сабро. Это очень редкое растение во всей средней полосе Европейской части СССР, нигде кроме Калининской области не встречающееся. Водоемы с лобелией Дортмана подлежат охране.

Сем. *Asteraceae* (*Compositae*) — астровые (сложноцветные)

Gnaphalium uliginosum L. — Сушеница топяная. Часто по берегам озер, в верховьях зарастающих заливов водохранилищ в прибрежных фитоценозах. Обильна в литорали Рыбинского водохранилища в годы с низким уровнем.

Inula britannica L. — Деясил британский. В целом в районе флоры встречается изредка единичными экземплярами по сырым берегам водоемов у воды. Чаше, как и предыдущий вид, отмечается в прибрежьи Рыбинского водохранилища.

Bidens cernua L. — Черда поникшая. Часто по топким берегам озер, в верховьях заливов водохранилищ местами в большом количестве.

B. tripartita L. Черда трехраздельная. Часто в тех же местобитаниях и количестве, что и предыдущий вид.

B. radiata Thuill. — Черда лучистая. Найдена в побережье озер Ешки и Великого Некрасовского района Ярославской области в зарослях гидрофитов. Для области указывается впервые [14, 21].

Achillea ptarmica L. — Тысячелистник птармика, или чихотная трава. Собрана в двух пунктах: на берегу оз. Боровно и Мстино Калининской обл. в зарослях гидрофильной растительности.

A. cartilaginea Ledeb. — Тысячелистник хрящеватый. Довольно распространенное растение в прибрежной полосе водоемов. Как сопутствующий вид растет в фитоценозах осок, двукисточника тростниковидного, вейников и др. макрофитов.

Tripleurospermum inodorum (L.) Sch.-Bip. — Трехреберник непахучий. Очень часто встречается в зоне временного затопления Рыбинского водохранилища, особенно в маловодные годы.

Cirsium arvense (L.) Scop. — Бодяк полевой. *C. palustre* (L.) Scop. — Бодяк болотный. Оба вида изредка попадают в зону временного затопления водохранилищ в верхний пояс крупноосочников.

Crepis tectorum L. — Скерда кровельная. Встречается в тех же местобитаниях, что и предыдущие виды, чаще на Рыбинском водохранилище.

Л и т е р а т у р а

1. Алексеев Ю. Е. *Sparganium glomeratum* Laest. в средней полосе Европейской части СССР. — В кн.: Новости систематики высших растений. Л., 1975, т. 12, с. 6—8.

2. Белавская А. П. Высшая водная растительность Верхне-волжских озер. — В кн.: Микрофлора, фитопланктон и высшая растительность внутренних водоемов. Л., 1967, с. 135—146.

3. Белавская А. П., Кутова Т. Н. Растительность зоны временного затопления Рыбинского водохранилища. — В кн.: Растительность волжских водохранилищ. М.—Л., 1966, с. 162—189.

4. Богачев В. К. Формирование водной растительности Рыбинского водохранилища. — Уч. зап. Ярославск. пед. ин-та 1952, вып. 14(24), с. 5—106.

5. Богословский А. С. Материалы к изучению Бежецких водоемов. — Зап. Болошевской биол. ст. МГУ, 1935, вып. 7—8, с. 43—98.

6. Воронов А. Г. Геоботаника. М., 1973, 133 с.

7. Горлова Р. Н. О современном и прошлом распространении *Najas tenuissima* A. Br. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1960, т. 65(6), с. 60—63.

8. Дамская С. А. Очерк зарослей оз. Неро и их фауны. — Тр. Ярославск. естеств.-ист. об-ва, 1921, т. 3, вып. 1, с. 90—104.

9. Иванов Л. Наблюдения над водной растительностью озерной области. — Тр. пресноводн. биол. ст. С.-Петербургского об-ва естествоиспытателей, С-Пб. 1901, т. 1, с. 32—45.

10. Калинин А. В. Первые стадии зарастания мелководий Московского моря. — Сов. бот. 1945, т. 13, № 4, с. 25—38.

11. Колесникова Т. Д. Современное и прошлое распространение видов рода *Najas* L. в СССР и их значение для палеографии четвертичного периода. — Бот. ж. 1965, № 2, с. 182—190.

12. Лисицына Л. И. О флоре Горьковского водохранилища. — Информ. бюл. «Биол. внутр. вод», 1972, № 14, с. 25—28.

13. Лисицына Л. И. К изучению флоры Угличского водохранилища. Информ. бюл. «Биол. внутр. вод», 1972, № 16, с. 13—16.

14. Маевский П. Ф. Флора средней полосы Европейской части СССР. Л., 1964. 880 с.

15. Машковцев А. Водохранилища на Волге, как объект изучения для биологов. — Природа, 1940, № 11, с. 44—51.

16. Миронова Н. Я. Условия зарастания некоторых озер Калининской обл. — Гидробиол. ж., 1972, т. 8, № 5, с. 14—20.

17. Невский М. Л. Флора Калининской области. Калинин, 1947, ч. 1. 308 с.

18. Невский М. Л. Флора Калининской области. Калинин, 1952, ч. 2, 1034 с.

19. Никишин Ф. М. Новое местонахождение кувшинки малой в Калининской области. — Науч. тр. Калининск. отд. МОИП, 1960, вып. 2, с. 229—231.

20. Озера Ярославской области и перспективы их хозяйственного использования. Ярославль, 1970, 388 с.

21. Определитель растений Ярославской области. Ярославль, 1961. 497 с.

22. Павлинова Р. М. К вопросу о зарастании водохранилищ на примере водохранилища Горьковской энергетической областной станции. — Бюлл. МОИП, отд. биол., 1939, т. 48, вып. 4, с. 46—50.

23. Петровы В. и В. Распределение растительности на Коломенском озере. — Изв. сапропелевого комитета. Л., 1926, вып. 3, с. 145—171.

24. Россолимо Л. Л. Материалы по озерам верховьев и водоразделов рек Мсты, Волчины и Тверцы. — Тр. лимнол. ст. в Косине, М., 1938, доп. вып. 1. 260 с.

25. Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л., 1972, 363 с.

26. Успенский Е. Е. Распределение водных растений в оз. Селигер. — Тр. пресноводн. биол. ст. — С.-Петербургского об-ва естествоиспытателей. СПб., 1912, т. 3, с. 39—52.

27. Флеров Б. А. Ботанико-географические очерки III. Ростовский край. — Землеведение. 1903, т. 10, № 2—3, с. 193—218.

28. Флора СССР. Л., М.—Л., 1934—1964, т. 1—30.

29. Флора Европейской части СССР. Л., 1976, т. 2, 235 с.

30. Черепанов С. К. Свод дополнений и изменений к «Флоре СССР» (т. 1—30), Л., 1973. 667 с.
31. Шмелева Ю. Д. Зарастание и анофелогенность Иваньковского водохранилища. — В кн.: Строительство водохранилищ и проблема малярии. М., 1954, с. 65—120.
32. Экзерцев В. А. Зарастание литорали Волжских водохранилищ. — В кн.: Биологические аспекты изучения водохранилищ. М.—Л., 1963, с. 15—29.
33. Экзерцев В. А. Флора Иваньковского водохранилища. — В кн.: Растительность волжских водохранилищ. М.—Л., 1966, с. 104—161.
34. Экзерцев В. А., Лисицына Л. И. Конспект флоры Горьковского водохранилища. — В кн.: Флора, фауна и микроорганизмы Волги. Рыбинск, 1974, с. 100—117.
35. Экзерцев В. А., Лисицына Л. И., Довбня И. В. Флористический состав и продукция водной растительности Угличского водохранилища. — В кн.: Флора, фауна и микроорганизмы Волги. Рыбинск, 1974, с. 76—100.
36. G a m s H. Die Geschichte der Lunzer Seen, Moore und Wälder Intern. — *Revue der gesamten Hydrobiol. und Hydrographie*, 1927, Bd. 1, S. 42—52.

К БИОЛОГИИ *POTAMOGETON PERFOLIATUS* L.

В предлагаемой работе изложены исследования динамики соотношения надземной и подземной фитомассы пронзеннолистного рдеста (*Potamogeton perfoliatus* L.). Изучение проводилось по следующей схеме: дно экспериментального пруда выстилали пленкой с грунтом, который представлял собой смесь торфа, песка и глины в соотношении 1:1:2. Измеренные и взвешенные части корневищ высаживались в указанный грунт на глубину около 15 см с расстоянием друг от друга в 1 м. Растения для анализа отбирали 2 раза в месяц в течение вегетационного периода. При этом 5--6 экз. аккуратно извлекали из грунта, хорошо отмывали и определяли биомассу надземной и подземной частей растения; кроме того, изучали морфологические показатели образцов. В опыте также представилось возможным оценить прирост биомассы надземной и подземной частей пронзеннолистного рдеста с 15 июня по 4 сентября 1972 г.

Для выяснения влияния типа грунта на рост и развитие пронзеннолистного рдеста опыт проводили в вегетационных сосудах, которые помещали в тот же пруд. Использовали 3 вида грунта: персгной, торф и песок. Каждым грунтом заполняли 8 сосудов, в которые сажали по одному растению. Уровень воды в пруду поддерживали постоянным. Все растения анализировали в конце вегетационного периода.

Корневище у пронзеннолистного рдеста плотное, гладкое, светлое, с хорошо выраженными узлами, простирается горизонтально и лишь осенью углубляется в грунт до 0.5 м. Длина междоузлий неодинакова; очень мелкие вблизи конуса нарастания, они постепенно вытягиваются по мере удаления от верхушки. Среднее число междоузлий на корневище в момент максимального развития составило 260 при средней длине всего корневища 17 м, тогда как в начале опыта их было 9 при длине 0.6 м. Таким образом, длина корневища увеличилась в 28 раз. Диаметр его также возрос почти в 4 раза (с 0.8 до 3 мм). Длина корней увеличилась на 4 см. Биомасса возросла в 24 раза (с 0.7 до 16.9 в сухом весе).

Надземные стебли большей частью сильно вствистые, с междо-

узлиями различной длины. За время опыта число междоузлий на побеге возросло с 11 до 20, длина побега увеличилась на 9 см, а число побегов на одном растении достигло 75. За вегетационный период надземная масса увеличилась в 17 раз (с 1.1 до 18.6 г в сухом весе) (табл. 1).

Таблица 1

Биомасса надземных и подземных органов *P. perfoliatus* в период с 15 июня по 4 сентября 1972 г. в условиях опыта (средние от измерений по 5—6 экз. в каждый срок)

Биомасса, г/сухой вес	Июнь	Июль		Август		Сентябрь
	15	3	17	1	15	4
Надземная	1.1	6.2	17.0	25.1	17.8	18.6
Подземная	0.7	2.9	6.3	10.0	8.1	16.9
Соотношение	1.5:1	2:1	3:1	2.5:1	2:1	1:1

Таблица 2

Размеры и биомасса надземных побегов и корневищ *P. perfoliatus* в зависимости от грунта

Грунт	Побеги				Корневище				Корни	
	число	длина, см	число междоузлий	сухой вес, г	число междоузлий	длина, см	диаметр, мм	сухой вес, г	длина, см	сухой вес, г
Перегной	70	31	20	23.6	209	847	3.1	8.7	6	0.6
Торф	39	28	20	11.8	126	530	2.8	6.6	9	1.7
Песок	10	21	19	3	40	128	1.9	1.2	13	0.3

Общая фитомасса надземных и подземных органов пронзеннолистного рдеста колеблется в широких пределах в зависимости от типа грунта. Наибольшая биомасса как надземных, так и подземных органов образовалась на богатой перегноем почве. Корневища более толстые и длинные: длина их в 7 раз, а биомасса в 6 раз больше, чем на песчаной почве. Побеги также более длинные, и число их в 7 раз, а биомасса в 8 раз больше, чем на песке. Корни гуще и длиннее на бедных грунтах (табл. 2).

Говоря о годовой продукции пронзеннолистного рдеста, можно отметить, что выше всего она на перегное, снижается в 1,5 раза на торфянистых грунтах, а на песке — в 7 раз. Соотношение надземной и подземной фитомассы в конце вегетационного периода

составляет: на перегное — 2.5:1, на торфе — 1.5:1 и на песке — 2:1.

Общепризнанным сроком максимального развития пронзеннолистного рдеста является вторая половина июля. Интересно проследить соотношение биомассы надземной и подземной частей растения в этот период. Величина его возрастает от июня к концу июля, затем постепенно снижается до исходной величины с прекращением роста и отмиранием побегов надземной части растений. Подземная масса достигает максимального развития к осени, когда происходит отток питательных веществ в корневище.

Таким образом, фитомасса, продуцируемая подземной частью пронзеннолистного рдеста, составляет 30—50% от надземной. Эти данные не учитывались ранее при определении годовой продукции.

ФИТОМАССА ГИДРОФИЛЬНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ВОЛЖСКИХ ВОДОХРАНИЛИЩ

Среди разнообразных задач, возникающих с созданием водохранилищ, одной из важнейших является исследование продукционных процессов. В течение ряда лет нами изучалась продукция гидрофильной растительности водохранилищ Волги.

Годовая продукция растительного покрова водохранилищ определяется произведением фитомассы на площадь зарослей. В данной работе мы разбираем одну из составляющих продукции — фитомассу.

Исследования проводили на Иваньковском, Угличском, Горьковском и Волгоградском водохранилищах. Пробы отбирали в ассоциациях, занимавших различные биотопы. Измерения проводили в 5—20-кратной повторности методом случайного выбора площадок. Растения срезали серпом у поверхности грунта или доставали ботаническими граблями с площади 1 м². Всего отобрано и проанализировано более 1000 укусов. Согласно «Программы и методики биогеоэкологических исследований» [6] фитомассу выражали в сыром, воздушно-сухом и абсолютно-сухом весе.

Сырой вес — довольно субъективный показатель, зависящий от степени удаления воды с поверхности растений. Однако мы считаем необходимым приведение результатов сырого веса, который дает представление об урожайности зеленой массы — показателе, широко употребляемом в сельском хозяйстве.

Воздушно-сухой вес — величина, относительно объективная, зависящая от влажности воздуха, но мы также считаем целесообразным показать цифровой материал воздушно-сухого веса фитомассы. Последнее позволяет сравнивать производительность зарослей водоемов с урожайностью сенокосов и пастбищ.

Абсолютно-сухой вес — наиболее точная величина. Кроме того, выражение биомассы в абсолютно-сухом весе делает возможным сопоставление количественных данных разных исследований.

Полученные результаты фитомассы основных растительных формаций волжских водохранилищ были обработаны статистиче-

Таблица 1

Точность определения фитомассы (р) и расчет необходимого количества укосов (n) при $p=15\%$

Формации	Иваньковское подохранилище			Угличское подохранилище			Волгоградское водохранилище		
	фактические данные		расчетные данные при $p=15\%$	фактические данные		расчетные данные при $p=15\%$	фактические данные		расчетные данные при $p=15\%$
	n	p, %	n	n	p, %	n	n	p, %	n
<i>Carex acuta</i>	14	7	4	5	13	4	7	15	7
<i>Glyceria maxima</i>	9	20	17	10	15	10	—	—	—
<i>Phragmites communis</i>	14	7	3	10	8	3	11	18	16
<i>Equisetum fluviatile</i>	19	12	13	10	9	4	—	—	—
<i>Scirpus lacustris</i>	6	6	2	10	9	4	—	—	—
<i>S. tabernaemontanii</i>	—	—	—	—	—	—	5	10	2
<i>Typha angustifolia</i>	5	8	3	5	7	9	16	11	9
<i>Potamogeton natans</i>	7	14	6	10	11	6	—	—	—
<i>P. lucens</i>	17	9	6	5	13	5	8	21	17
<i>P. perfoliatus</i>	14	20	25	15	16	17	14	13	10
<i>P. crispus</i>	—	—	—	—	—	—	9	21	18
<i>Myriophyllum spicatum</i>	14	15	14	10	9	5	12	10	6
<i>Ceratophyllum demersum</i>	—	—	—	5	11	3	11	7	3
<i>Stratiotes aloides</i>	9	11	6	5	12	4	—	—	—

Фитомасса макрофитов Иваньковского водохранилища

Формации	Сырой вес, г/м ²	Воздушно-су- хой вес, г/м ²	Воздушно-су- хой вес, ц/га
<i>Carex acuta</i>	1664 ± 165	672 ± 47	67.2 ± 4.7
<i>Glyceria maxima</i>	2331 ± 410	861 ± 176	86.1 ± 17.6
<i>Equisetum fluviatile</i>	6789 ± 775	1162 ± 145	116.2 ± 14.5
<i>Phragmites communis</i>	2515 ± 218	1172 ± 79	117.2 ± 7.9
<i>Scirpus lacustris</i>	1985 ± 121	393 ± 12	39.3 ± 1.2
<i>Scolochloa festucacea</i>	1350 ± 300	407 ± 78	40.7 ± 7.8
<i>Typha angustifolia</i>	6732 ± 374	1972 ± 146	197.2 ± 14.6
<i>Acorus calamus</i>	3463 ± 624	666 ± 107	66.6 ± 10.7
<i>Zizania latifolia</i>	5839 ± 1390	1190 ± 299	119.0 ± 29.9
<i>Glyceria maxima</i> (сплавина)	2080 ± 161	572 ± 61	57.2 ± 6.1
<i>Equisetum fluviatile</i> (сплавина)	4664 ± 722	800 ± 85	80.0 ± 8.5
<i>Typha latifolia</i> (сплавина)	3610 ± 249	1018 ± 60	101.8 ± 6.0
<i>Polygonum amphibium</i>	427 ± 21	87 ± 10	8.7 ± 1.0
<i>Nymphaea candida</i>	1415 ± 323	129 ± 31	12.9 ± 3.1
<i>Potamogeton natans</i>	744 ± 109	147 ± 21	14.7 ± 2.1
<i>P. lucens</i>	753 ± 88	144 ± 13	14.4 ± 1.3
<i>P. perfoliatus</i>	360 ± 59	58 ± 11	5.8 ± 1.1
<i>Myriophyllum spicatum</i>	2012 ± 210	154 ± 16	15.4 ± 1.6
<i>Stratiotes aloides</i>	7332 ± 379	534 ± 61	53.4 ± 6.1

ски, что позволяет оценить степень точности определения. Произведены расчеты таких показателей, как средняя арифметическая (\bar{x}), среднее квадратическое отклонение (σ), ошибка средней арифметической (m), точность определения (p), коэффициент вариации (v), необходимое число повторностей для получения величин с заданной степенью точности (n).

Анализ данных фитомассы показывает, что для наиболее распространенных формаций средние величины получены с допустимой точностью (p). В. И. Василевич [1] указывает, что в работах по биологической продуктивности растительности удовлетворяет получение средней величины с точностью 10—15%.

Фитомасса группы формаций воздушно-водных растений Иваньковского водохранилища определена с точностью 6—12% (исключением являются фитоценозы *Glyceria maxima* — 20%), Угличского — с точностью 8—13%, Волгоградского 10—18% (табл. 1).

Фитомасса макрофитов Иваньковского водохранилища, абсолютно-сухой вес, г/м²

Формации	\bar{x}	$\pm m$	σ	v
<i>Carex acuta</i>	612	43	162	26.5
<i>Glyceria maxima</i>	774	159	477	61.6
<i>Equisetum fluviatile</i>	1034	129	563	54.4
<i>Phragmites communis</i>	1055	71	266	25.3
<i>Scirpus lacustris</i>	349	11	45	8.8
<i>Scolochloa festucacea</i>	365	69	169	46.4
<i>Typha angustifolia</i>	1873	143	321	17.1
<i>Acorus calamus</i>	611	98	170	27.8
<i>Zizania latifolia</i>	1090	205	368	33.9
<i>Glyceria maxima</i> (сплавина)	514	55	124	24.1
<i>Typha latifolia</i> (сплавина)	960	57	139	14.5
<i>Equisetum fluviatile</i> (сплавина)	712	75	169	23.7
<i>Polygonum amphibium</i>	81	9	16	20.9
<i>Potamogeton natans</i>	125	18	44	35.4
<i>P. lucens</i>	128	11	45	35.5
<i>P. perfoliatus</i>	52	10	39	74.9
<i>Stratiotes aloides</i>	474	54	162	34.3

Примечание. \bar{x} — средняя арифметическая, m — ошибка средней арифметической, σ — среднее квадратическое отклонение, v — коэффициент вариации.

Средняя фитомасса сообществ группы формаций погруженных растений определена в целом с меньшей точностью, что связано в первую очередь с несовершенством методики — трудоемкостью срезания и извлечения растений с большой глубины со строго ограниченной пробной площади. На Иваньковском водохранилище точность определения указанной экологической группы равна 9—20%, на Угличском — 8—16%, на Волгоградском 7—21%.

Расчеты количества укусов, необходимых для получения значений фитомассы с точностью 15% показывают, что при определении фитомассы зарослей осоки острой (*Carex acuta*), камыша озерного (*Scirpus lacustris*), камыша Табернемонтана (*Scirpus Tabernaemontanii*), пороза узколистного (*Typha angustifolia*), тростника обыкновенного (*Phragmites communis*) достаточно 10 укусов, а в отдельных случаях несколько меньше; для фитоценозов манника большого (*Glyceria maxima*), хвоща приречного (*Equisetum fluviatile*) на Иваньковском водохранилище и тростника обыкновенного на Волгоградском водохранилище при $p=15\%$ требуется большее количество укусов — 13—18. Для сообществ погруженной расти-

Фитомасса макрофитов Угличского водохранилища

Формации	Сырой вес, г/м ²	Воздушно- сухой вес, г/м ²	Воздушно- сухой вес, ц/га
<i>Carex acuta</i>	2216±245	716±96	71.6±9.6
<i>Glyceria maxima</i>	5908±945	716±113	71.6±11.3
<i>Equisetum fluviatile</i>	4164±380	784±71	78.4±7.1
<i>Phragmites communis</i>	2656±238	975±76	97.5±7.6
<i>Typha angustifolia</i>	4810±346	855±52	85.5±5.2
<i>Scirpus lacustris</i>	3262±330	705±64	70.5±6.4
<i>Scolochloa festucacea</i>	1984±296	563±82	56.3±8.2
<i>Sagittaria sagittifolia</i>	3236±275	207±16	20.7±1.6
<i>Zizania latifolia</i>	3840±382	827±73	82.7±7.3
<i>Polygonum amphibium</i>	688±115	89±14	8.9±1.4
<i>Nuphar lutea</i>	1182±363	127±18	12.7±1.8
<i>Potamogeton natans</i>	1220±159	170±19	17.0±1.9
<i>P. lucens</i>	2006±272	241±29	24.1±2.9
<i>P. pectinatus</i>	879±46	87±5	8.7±0.4
<i>P. perfoliatus</i>	699±109	103±16	10.3±1.6
<i>Ranunculus circinatus</i>	2650±474	259±36	25.9±3.6
<i>Myriophyllum spicatum</i>	2093±409	253±21	25.3±2.1
<i>Ceratophyllum demersum</i>	9352±1283	575±66	57.5±6.6
<i>Stratiotes aloides</i>	19584±2687	1151±140	115.1±14.0

тельности необходимо до 25 укосов, причем самое большое число проб следует отбирать в фитоценозах рдестов.

Максимальную биомассу (в воздушно-сухом и абсолютно-сухом весе) на всех обследованных нами водохранилищах образуют формации воздушно-водной растительности (табл. 1—9), среди которых наиболее продуктивны фитоценозы тростника обыкновенного (*Phragmites communis*) от 770 до 1367 г/м² (абсолютно-сухой вес), рогоза узколистного (*Typha angustifolia*) — от 662 до 1873 г/м², цицании широколистной (*Zizania latifolia*) — от 757 до 1092 г/м², хвоща приречного (*Equisetum fluviatile*) — от 551 до 1034 г/м², манника большого (*Glyceria maxima*) — от 644 до 774 г/м². Кроме перечисленных большие значения фитомассы у сообществ рогоза Лаксмана (*Typha Laxmannii*) на Волгоградском водохранилище — 1034 г/м² и рогозовых сплавин на Ивановском — до 960 г/м². Для формации погруженной растительности всех водохранилищ свойственны невысокие показатели. Последнее, вероятно, в опре-

Фитомасса макрофитов Угличского водохранилища, абсолютно-сухой вес, г/м²

Формации	\bar{x}	$\pm m$	σ	v
<i>Carex acuta</i>	652	87	195	30.0
<i>Glyceria maxima</i>	644	106	231	35.9
<i>Equisetum fluviatile</i>	698	64	202	28.9
<i>Phragmites communis</i>	878	68	216	24.6
<i>Typha angustifolia</i>	808	50	112	13.9
<i>Scirpus lacustris</i>	648	60	192	29.9
<i>Scolochloa festucacea</i>	503	73	163	32.5
<i>Sagittaria sagittifolia</i>	193	15	35	18.2
<i>Zizania latifolia</i>	757	67	149	19.7
<i>Polygonum amphibium</i>	80	13	29	36.5
<i>Nuphar lutea</i>	113	16	36	31.8
<i>Potamogeton natans</i>	145	16	51	35.3
<i>P. lucens</i>	213	26	58	27.6
<i>P. pectinatus</i>	80	4	13	17.3
<i>P. perfoliatus</i>	92	14	56	61.2
<i>Ranunculus circinatus</i>	235	33	105	44.8
<i>Myriophyllum spicatum</i>	228	19	60	26.6
<i>Ceratophyllum demersum</i>	540	62	138	25.6
<i>Stratiotes aloides</i>	1021	124	279	27.3

Примечание. \bar{x} — средняя арифметическая, m — ошибка средней арифметической, σ — среднее квадратическое отклонение, v — коэффициент вариации.

деленной степени связано с особенностью жизни под водой и, следовательно, с морфологией и анатомией этой группы растений. Так, фитоценозы рдеста пронзеннолистного (*Potamogeton perfoliatus*) создают от 52 до 259 г/м² (в абсолютно-сухом весе), рдеста гребенчатого (*P. pectinatus*) от 80 до 167 г/м², рдеста блестящего (*P. lucens*) на верхневолжских водохранилищах от 128 до 336 г/м², на Волгоградском выше — 543 г/м², урути колосистой (*Myriophyllum spicatum*) от 126 до 228 г/м², лютика жестколистного (*Ranunculus circinatus*) от 143 до 235 г/м². Исключение составляют заросли телореза алоэвидного (*Stratiotes aloides*). Находясь преимущественно в толще воды и лишь частично на поверхности, телорез способен продуцировать от 474 до 1021 г/м².

Фитомасса макрофитов Горьковского водохранилища

Формации	Сырой вес, г/м ²	Воздушно- сухой вес, г/м ²	Воздушно- сухой вес, ц/га
<i>Carex acuta</i>	2103 ± 225	757 ± 58	75.7 ± 5.8
<i>C. rostrata</i>	2275 ± 260	446 ± 88	44.6 ± 8.8
<i>Glyceria maxima</i>	3340 ± 612	767 ± 132	76.7 ± 13.2
<i>Equisetum fluviatile</i>	2716 ± 138	599 ± 69	55.9 ± 6.9
<i>Phragmites communis</i>	1730 ± 285	842 ± 130	84.2 ± 13.0
<i>Typha latifolia</i>	2035 ± 184	405 ± 32	40.5 ± 3.2
<i>Scirpus lacustris</i>	4562 ± 986	998 ± 232	99.8 ± 22.9
<i>Butomus umbellatus</i>	5230 ± 1031	807 ± 145	80.7 ± 14.5
<i>Calla palustris</i>	3040 ± 657	320 ± 71	32.0 ± 7.1
<i>Sagittaria sagittifolia</i>	3620 ± 803	357 ± 73	35.7 ± 7.3
<i>Zizania latifolia</i>	4093 ± 747	1151 ± 227	115.1 ± 22.7
<i>Polygonum amphibium</i>	2000 ± 260	407 ± 37	40.7 ± 3.7
<i>Nymphaea candida</i>	1985 ± 396	168 ± 33	16.8 ± 3.3
<i>Potamogeton natans</i>	1206 ± 310	228 ± 56	22.8 ± 5.6
<i>P. lucens</i>	1680 ± 529	367 ± 57	36.7 ± 5.7
<i>P. pectinatus</i>	1490 ± 151	184 ± 12	18.4 ± 1.1
<i>P. perfoliatus</i>	1982 ± 319	286 ± 38	28.6 ± 3.8
<i>Ranunculus circinatus</i>	2205 ± 286	215 ± 28	21.5 ± 2.8
<i>Stratiotes aloides</i>	9300 ± 1257	855 ± 104	85.5 ± 10.4

Значения биомассы растительных сообществ колеблются в зависимости от густоты зарослей и жизнеспособности видов, составляющих фитоценоз. А плотность травостоя, степень развитости (степень подавленности) растений в свою очередь связаны с рядом экологических и биологических факторов, действующих одновременно в комплексе. Эти факторы — глубина, химизм грунтов и вод, возраст зарослей, защищенность от волнобоя и ветрового волнения, проточность и т. п.

Разница между минимумом и максимумом фитомассы в пределах одной формации на верхне-волжских водохранилищах в 2—3 раза (редко более), а в Волгоградском — в 5—7 раз. Колебания показателей фитомассы можно отобразить через коэффициент изменчивости v (табл. 10).

фитомасса макрофитов Горьковского водохранилища, абсолютно-сухой вес, г/м²

Формации	\bar{x}	$\pm m$	σ	v
<i>Carex acuta</i>	716	55	96	13.4
<i>C. rostrata</i>	417	80	139	33.3
<i>Glyceria maxima</i>	708	115	366	51.8
<i>Equisetum fluviale</i>	551	65	160	29.1
<i>Phragmites communis</i>	770	119	337	43.7
<i>Scirpus lacustris</i>	936	229	514	54.9
<i>Typha latifolia</i>	380	31	44	11.7
<i>Butomus umbellatus</i>	673	55	95	14.1
<i>Calla palustris</i>	298	67	134	44.9
<i>Sagittaria sagittifolia</i>	330	67	177	53.8
<i>Zizania latifolia</i>	1092	216	374	34.2
<i>Polygonum amphibium</i>	380	35	50	13.1
<i>Potamogeton natans</i>	208	49	111	53.3
<i>P. lucens</i>	336	52	74	22.1
<i>P. pectinatus</i>	167	11	30	18.1
<i>P. perfoliatus</i>	259	35	86	33.5
<i>Ranunculus circinatus</i>	143	20	34	24.2
<i>Stratiotes aloides</i>	793	96	167	21.0

Примечание. \bar{x} — средняя арифметическая, m — ошибка средней арифметической, σ — среднее квадратическое отклонение, v — коэффициент вариации.

Коэффициент изменчивости биомассы растительных формаций Волгоградского водохранилища по сравнению с Ивановским и Угличским значительно выше (табл. 10). Исключение составляет формация *Potamogeton perfoliatus*. Меньший разброс значений продукции с 1 м² на Ивановском и Угличском водохранилищах говорит о том, что на старых водоемах, где процесс формирования растительности протекал длительный период, растительный покров по продуктивности в целом однороднее, нежели на молодых водохранилищах. Это утверждение касается сформированных, типичных зарослей. На молодых водохранилищах, где отдельные участки лишь частично заселены макрофитами и процесс формирования растительного покрова продолжается, биомасса густых и разреженных зарослей некоторых видов может отличаться в 10—12 раз [3].

Фитомасса макрофитов Волгоградского водохранилища

Формации	Сырой вес, г/м ²	Воздушно- сухой вес, г/м ²	Воздушно- сухой вес, ц/га
<i>Carex acuta</i>	1994±290	703±109	70.3±10.9
<i>Phragmites communis</i>	3507±541	1427±257	142.7±25.7
<i>Typha angustifolia</i>	3056±338	703±78	70.3±7.8
<i>T. latifolia</i>	3105±628	797±163	79.7±16.3
<i>T. laxmannii</i>	4686±857	1053±211	105.3±21.1
<i>Scirpus lacustris</i>	2457±207	724±81	72.4±8.1
<i>S. tabernaemontanii</i>	4837±336	789±85	78.9±8.5
<i>Phalaroides arundinacea</i>	2137±183	660±93	66.0±9.3
<i>Bolboschoenus maritimus</i>	2083±193	421±51	42.1±5.1
<i>Zizania latifolia</i>	3138±190	844±75	84.4±7.5
<i>Potamogeton lucens</i>	3568±648	569±122	56.9±12.2
<i>P. pectinatus</i>	962±197	128±24	12.8±2.4
<i>P. perfoliatus</i>	1614±189	195±24	19.5±2.4
<i>P. crispus</i>	1154±183	139±29	13.9±2.9
<i>Myriophyllum spicatum</i>	1343±113	131±13	13.1±1.3
<i>Ceratophyllum demersum</i>	4004±386	375±27	37.5±2.7

Кроме отмеченных особенностей следует указать на большой коэффициент вариации формации *Glyceria maxima* и *Equisetum fluviatile* на Иваньковском водохранилище (табл. 10). Объяснить последнее можно тем, что фитоценозы манника интенсивно вытесняются хвощовыми зарослями и на мелководьях литорали встречаются различные по степени сформированности и соответственно по продуктивности сообщества.

Сравнение цифрового материала 4 обследованных нами волжских водохранилищ показывает, что фитомассы одних и тех же зарослей довольно близки (исключение составляют 5 формаций). Результаты статистической обработки приводят к выводу, что в большинстве случаев расхождение в величинах средней заключается в пределах ошибки средней арифметической. Однако наблюдаются различия в качественном составе продукции с 1 м² площади: на Волгоградском водохранилище плотность травостоя в наиболее распространенных тростниковых, рогозовых и камышовых зарослях ниже, чем на верхне-волжских водохранилищах, но вес, диаметр стебля и высота побегов больше (табл. 11).

Фитомасса маркофитов Волгоградского водохранилища, абсолютно-сухой вес, г/м²

Формации	\bar{x}	$\pm m$	σ	v
<i>Carex acuta</i>	676	105	279	41.2
<i>Phragmites communis</i>	1367	246	818	59.8
<i>Typha angustifolia</i>	662	73	294	44.3
<i>T. latifolia</i>	766	156	384	50.1
<i>T. laxmannii</i>	1034	206	652	63.1
<i>Scirpus lacustris</i>	694	78	157	22.6
<i>S. tabernaemontanii</i>	755	81	163	21.6
<i>Phalaroides arundinacea</i>	618	87	195	31.5
<i>Bolboschoenus maritimus</i>	408	49	157	38.5
<i>Zizania latifolia</i>	814	162	72	19.9
<i>Potamogeton lucens</i>	543	117	330	60.9
<i>P. perfoliatus</i>	186	23	88	47.6
<i>P. crispus</i>	133	28	84	63.1
<i>Myriophyllum spicatum</i>	126	13	46	36.5
<i>Ceratophyllum demersum</i>	359	26	8	24.7

Примечание. \bar{x} — средняя арифметическая, m — ошибка средней арифметической, σ — среднее квадратическое отклонение, v — коэффициент вариации.

Различия в показателях фитомассы обнаруживаются при сравнении формаций *Potamogeton perfoliatus*, *P. pectinatus*, *P. lucens*, *Ceratophyllum demersum* и *Typha angustifolia* (разница достоверна при вероятности 0.99); при этом существует направленность в сторону увеличения значений биомассы от Ивановковского водохранилища к Волгоградскому у ассоциаций *Potamogeton lucens* и в сторону уменьшения у *Typha angustifolia* (табл. 12).

При сопоставлении наших данных с литературными по Кременчугскому, Киевскому водохранилищам [4], Ладожскому, Онежскому, Кубенскому озерам [7, 8, 9] можно сказать, что в целом биомасса основных ассоциаций крупных водоемов Европейской части СССР мало отличается и довольно близка по величине. Как указывает И. В. Выходцев [2], водная среда и избыточное увлажнение являются факторами, в значительной степени нивелирующими проявления гидротермических режимов как над территорией водоема, так и в самом водоеме. Однотипные жесткие условия водной среды на разных водохранилищах обуславливают развитие фитоценозов, мало отличающихся по урожайности надземной растительной массы с единицы площади.

Коэффициент вариации фитомассы (v) основных формаций
волжских водохранилищ

Формации	Водохранилища			
	Иваньков- ское	Углич- ское	Горьков- ское	Волго- градское
<i>Carex acuta</i>	26.5	30.0	13.4	41.2
<i>Glyceria maxima</i>	61.6	35.9	51.8	—
<i>Equisetum fluviatile</i>	54.4	28.9	29.1	—
<i>Phragmites communis</i>	25.3	24.6	43.7	59.8
<i>Scirpus lacustris</i>	8.8	29.9	54.9	—
<i>Typha angustifolia</i>	17.1	13.9	—	44.3
<i>T. laxmannii</i>	—	—	—	63.1
<i>Potamogeton lucens</i>	35.5	27.6	—	60.9
<i>P. perfoliatus</i>	74.9	61.2	33.5	47.6
<i>P. pectinatus</i>	—	17.3	18.1	—
<i>Stratiotes aloides</i>	34.3	27.3	21.0	—

Таблица 11

Плотность травостоя, высота и вес одного растения в тростниковых, рогозовых
и камышовых зарослях Иваньковского и Волгоградского водохранилищ

	<i>Phragmites communis</i>	<i>Typha angustifolia</i>	<i>Scirpus lacustris</i>
Количество растений на 1 м ² , экз.	87.8 ± 5.4 49.8 ± 2.9	96.0 ± 7.7 31.1 ± 2.3	223.3 ± 25.4 151.7 ± 9.3
Высота растений, см	260.0 ± 1.4 306.5 ± 1.7	196.2 ± 2.6 215.8 ± 1.5	115.1 ± 9.3 131.2 ± 10.2
Вес 1-го растения, г	10.9 ± 0.6 40.3 ± 2.3	20.4 ± 1.3 23.6 ± 1.4	1.8 ± 0.1 4.7 ± 0.5

Таблица 12

Фитомасса формаций рогоза узколистного и рдеста блестящего
на волжских водохранилищах, абсолютно сухой вес, г/м²

Формации	Водохранилища			
	Иваньковское	Угличское	Горьковское	Волгоградское
<i>Potamogeton lucens</i>	128 ± 11	213 ± 26	336 ± 52	543 ± 117
<i>Typha angustifolia</i>	1873 ± 143	808 ± 50	735 ± 123	662 ± 73

Сравнение фитомассы через многолетний период отражает возросшую урожайность сообществ с тенденцией к расширению площадей. Согласно статистической обработке данных по Иваньковскому водохранилищу за 1960 и 1973 гг., фитомасса сообществ с господством *Equisetum fluviatile*, *Phragmites communis*, *Typha latifolia* увеличилась: хвоща — на 70%, тростника — на 95%, рогоза — на 109% (различие достоверно при вероятности 0.99) (табл. 13). Заметное увеличение биомассы тростниковых, рогозовых и хвощовых зарослей имеет большое значение в общем балансе органического вещества сообществ гидромакрофитов, так как именно эти заросли занимают огромные площади и составляют весомую долю в продукции растительного покрова Иваньковского водохранилища. Растительная масса с 1 м² площади зарослей рдестов уменьшилась: *Potamogeton perfoliatus* — на 200%, *P. lucens* — на 70% (различие достоверно при вероятности 0.95), биомасса остальных формаций практически та же — изменения в пределах ошибки средней арифметической.

Коэффициент вариации фитомассы большинства зарослей *Typha angustifolia*, *Phragmites communis*, *Scirpus lacustris*, *Scolochloa festucacea*, *Polygonum amphibium*, *Potamogeton natans*, *P. lucens*, *P. perfoliatus* уменьшился, особенно значительно у фито-

Таблица 13

Фитомасса макрофитов Иваньковского водохранилища, воздушно-сухой вес, г/м²

Формации	1960 г.		$\bar{x} \pm m$		t
	$\bar{x} \pm m$	v	$\bar{x} \pm m$	v	
<i>Carex acuta</i>	554±46	38,2	672± 47	26.5	1.8
<i>Glyceria maxima</i>	627±23	43.2	861±176	61.6	2.3
<i>Equisetum fluviatile</i>	685±29	38.4	1162±145	54.5	5.1*
<i>Phragmites communis</i>	600±41	53.0	1172± 79	25.2	6.0*
<i>Typha angustifolia</i>	943±239	56.6	1972±146	16.6	3.6*
<i>Scirpus lacustris</i>	496±30	35.4	393± 12	7.9	1.4
<i>Scolochloa festucacea</i>	297±55	52.6	407+ 78	46.8	1.1
<i>Polygonum amphibium</i>	129±16	33.0	87+ 10	20.6	1.6
<i>Potamogeton natans</i>	226±59	58.2	147± 31	35.4	1.3
<i>P. lucens</i>	247±49	59.7	144± 13	37.4	2.4**
<i>P. perfoliatus</i>	175±44	79.4	58± 11	75.1	2.9**
<i>Straliotes aloides</i>	665±30	15.8	534± 61	34.3	2.0

Примечание. \bar{x} — средняя арифметическая, m — ошибка средней арифметической, v — коэффициент вариации, t — критерий Стьюдента, * — различие достоверно при вероятности 0,99, ** — различие достоверно при вероятности 0,95.

ценозов рогоза узколистного (с 56 до 16%), тростника обыкновенного (с 53 до 25%) и камыша озерного (с 35 до 8%). Заросли этих видов в 1973 г. в разных участках водохранилища были примерно одинаковы по плотности, высоте и жизнеспособности. Коэффициент вариации сообществ, прогрессирующих в последние годы, *Equisetum fluviatile*, *Stratiotes aloides* увеличился: фитоценозов хвоща — с 38 до 54%, телореза — с 15 до 34%. Сообщества с господством этих видов быстро завоевывают новые площади, занимая свободные водные пространства и вытесняя другие, слабые в конкурентном отношении виды. В результате в настоящее время на водохранилище имеются различные по возрасту, степени, сформированности и продуктивности фитоценозы.

Известно, что биологическая продуктивность естественных наземных фитоценозов тем выше, чем они флористически насыщеннее и сложнее по строению [5, 10]. Многоярусные полидоминантные наземные сообщества полнее используют ресурсы среды и, как правило, продуктивнее простых, одноярусных. Чтобы проверить, подчиняются ли этой закономерности фитоценозы водных растений, нами на Угличском водохранилище определены показатели фитомассы в различных по структуре и составу ассоциациях *Scirpus lacustris* и *Equisetum fluviatile*. Сообщества камыша озерного и хвоща приречного широко распространены на этом водохранилище и типичны для водоемов Верхней Волги.

В формации *Scirpus lacustris* выделены и обследованы ассоциации *Scirpus lacustris*; *Scirpus lacustris*+*Equisetum fluviatile*; *Scirpus lacustris*—*Nymphaea candida*; *Scirpus lacustris*—*Potamogeton perfoliatus*; *Scirpus lacustris*—*Nymphaea candida*—*Ceratophyllum demersum*.

В формации *Equisetum fluviatile* обследованы ассоциации *Equisetum fluviatile*; *Equisetum fluviatile*+*Phragmites communis*; *Equisetum fluviatile*—*Spirodela polyrrhiza*—*Stratiotes aloides*; *Equisetum fluviatile*—*Nuphar lutea*+*Spirodela polyrrhiza*—*Ceratophyllum demersum*.

Результаты проведенных наблюдений показывают, что в одно-составных фитоценозах камыша озерного и хвоща приречного отмечены самые высокие значения фитомассы (табл. 14, 15).

Превышение продукции моноценозов *Scirpus lacustris* и *Equisetum fluviatile* по сравнению с полиценозами составляет от 13 до 91%. Высокую производительность простых по составу и строению зарослей водных растений можно объяснить тем, что своеобразные условия водной среды обуславливают развитие и процветание одного вида, более приспособленного в данном экотопе, который вытесняет другие виды и достигает здесь самой высокой продуктивности.

Таким образом, из изложенного выше следует.

Наибольшее количество растительной массы с 1 м² площади способна продуцировать воздушно-водная растительность.

Показания фитомассы основных ассоциаций 4 обследованных

Таблица 14

Фитомасса ассоциаций с господством *Scirpus lacustris*, воздушно-сухой вес, г/м²

Ассоциации	Фитомасса		Scirpus lacustris в укосе	Scirpus lacustris экз./1 м ²	Вес 1 экз. Scirpus lacustris, г
	весь укос	Scirpus lacustris			
Scirpus lacustris	1503	1503	100	263	5.7
Scirpus lacustris + Equisetum fluviatile	1308	743	56	194	3.8
Scirpus lacustris — Nymphaea candida	345	196	57	72	2.7
Scirpus lacustris — Potamogeton perfoliatus	542	344	64	109	3.1
Scirpus lacustris — Nymphaea candida — Ceratophyllum demersum	451	252	56	104	2.4

Таблица 15

Фитомасса ассоциаций с господством *Equisetum fluviatile*, воздушно-сухой вес, г/м²

Ассоциации	Фитомасса		Equisetum fluviatile в укосе, %	Equisetum fluviatile экз./м ²	Вес 1 экз. Equisetum fluviatile, г
	весь укос	Equisetum fluviatile			
Equisetum fluviatile	1047	1047	100	403	2.6
Equisetum fluviatile + Phragmites communis	614	329	53	155	2.1
Equisetum fluviatile — Spirodela polyrrhiza — Stratiotes aloides	565	237	42	296	0.8
Equisetum fluviatile — Nuphar lutea + Spirodela polyrrhiza — Ceratophyllum demersum	568	295	52	226	1.3

волжских водохранилищ мало отличаются — изменения в пределах ошибки средней арифметической.

Коэффициент вариации фитомассы ассоциаций более молодого Волгоградского водохранилища выше, чем тот же самый показатель на длительно существующих водоемах.

Увеличение биомассы через многолетний период характерно для сообществ с тенденцией к расширению площадей.

Фитомасса простых, односоставных зарослей гидромacroфитов выше биомассы усложненных сообществ. Чем сложнее фитоценоз по ярусному строению, видовому и доминантному составу, тем он менее продуктивен.

Для получения достоверных результатов с точностью 15% необходимо брать по 15 укосов в каждой формации воздушно-водной растительности и по 25 укосов — погруженной.

1. Василевич В. И. Статистические методы в геоботанике. Л., 1969, 232 с.
2. Выходцев И. В. Растительность Тань-Шанс-Алтайского горного сооружения. Фрунзе, 1976. 217 с.
3. Корелякова И. Л. Продукция высшей растительности Киевского водохранилища. — В кн.: Киевское водохранилище. Киев, 1972, с. 155—162.
4. Корелякова И. Л. Растительность Кременчугского водохранилища. Киев, 1977. 198 с.
5. Нечаева Н. Т. Влияние состава жизненных форм на урожайность пустынных пастбищ. — В кн.: Пастбища и сенокосы СССР. М., 1974, с. 111—123.
6. Программа и методика биогеоценологических исследований. М., 1966. 333 с.
7. Распопов И. М. Высшая водная растительность Ладожского озера. — Тр. лаб. озеровед. ЛГУ, 1968, т. 21, с. 16—72.
8. Распопов И. М. Фитомасса макрофитов Онежского озера. — В кн.: Микробиология и первичная продукция Онежского озера. Л., 1973, с. 123—140.
9. Распопов И. М. Высшая водная растительность озера Кубенского. — В кн.: Озеро Кубенское. Л., 1977, ч. 2, с. 68—88.
10. Licht H. Basis und Grenze für die Menschheitsentwicklung: Stoffproduktion der Pflanzen. — Umschau in Wissenschaft und Technik. 1975, Bd 14, H. 6, S. 169—174:

ЗНАЧЕНИЕ ГИДРОФИЛЬНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ВОЛЖСКИХ ВОДОХРАНИЛИЩ В КРУГОВОРОТЕ ВЕЩЕСТВ

Создание органического вещества в водоемах связано преимущественно с развитием фитопланктона и высшей водной растительности. Органическое вещество последних преобразуется во вторичную продукцию организмов разного трофического уровня.

Поглощая из грунта и воды питательные вещества, растения ежегодно возвращают их в виде опада (опавших листьев, отмерших стеблей, корней, плодов и т. п.). Отмершие макрофиты постепенно разлагаются, минерализуются микроорганизмами и освободившиеся элементы минерального питания снова становятся доступными для использования водорослями и гидрофильными растениями. Так происходит малый биологический круговорот питательных веществ в водных фитоценозах. Представление о вкладе гидрофильной растительности в круговорот веществ мелководной зоны можно получить, исходя из сведений о химическом составе и годовой продукции растений — ценозообразователей.

Отдельные сведения о химическом составе макрофитов можно встретить в работах В. М. Горбачева [2], А. А. Потапова [9], Г. Ф. Захаренковой [3], И. М. Распопова [10, 11], Е. А. Ключиной [4, 5], К. Б. Якубовского [13] и др. Данные о количестве отдельных элементов, накапливающихся в течение вегетационного сезона в высшей растительности, отсутствуют, за исключением расчетов И. Л. Кореляковой [6] для мелководий Киевского водохранилища.

Пробы отбирались в литорали волжских водохранилищ в 1970—1973 гг. Обследованы Ивановское, Угличское, Горьковское, Волгоградское водохранилища [12].

Сбор макрофитов для химического анализа произведен в те же сроки, что и для определения продукции, т. е. в период цветения. Минеральную часть растений определяли методом сухого озоления в муфельной печи при температуре 400—450°. Органическую часть вычисляли по потере при сгорании и выражали ее в углеводе, приняв, что содержание углерода составляет 50% от органического вещества [3], азот определяли по методу Кьельдаля, фосфор — калориметрическим методом [8], калий и натрий методом пла-

менной фотометрии на ФПФ-58. Определение общей жесткости (суммы Са+Mg) и кальция проводили трилометрическим методом. Содержание Mg рассчитывали по разности между общей жесткостью и кальцием [1].

Расчет общего количества органических, минеральных веществ, биогенных элементов производили путем умножения годовой продукции сообществ макрофитов на процентное содержание золы и вышеуказанных элементов в них. Вычисления проводили для каждой формации, затем суммировали.

Для монодоминантных фитоценозов все расчеты делали на основе показателей доминирующего вида, для полидоминантных — на основе усредненного показателя, который находили как среднее арифметическое для 2—3 доминирующих видов. И в моно- и полидоминантных ассоциациях, а также при определении фитопродукции сплавин сопутствующие виды не учитывали. При изучении вклада высшей растительности в круговорот веществ мелководной зоны следует оценивать и выделение растениями растворимых органических соединений и биогенных элементов. Это касается преимущественно погруженной растительности. Но так как 80% годовой продукции водохранилищ создают фитоценозы воздушно-водных растений, находящиеся в воздушной среде и лишенные возможности прямого обмена с водой, то последнее обстоятельство не намного изменяет общий результат. Несомненно, что исключение из расчетов количества выделяемых растениями растворимых соединений, использование одних и тех же значений процентного содержания биогенных элементов для 4 водохранилищ несколько снижает точность полученных данных.

Величины содержания золы у различных экологических групп растений изменяются от 9.4 до 19.7% (табл. 1). Наименьшую зольность (в среднем 9.4%) имеют типичные прибрежно-водные или воздушно-водные растения (гидрофиты), большая часть которых (листья и частично стебель) развиваются в воздушной среде, и меньшая — в водной. Однако внутри группы воздушно-водных отмечается существенное различие в показателях зольности отдельных видов — от 5.4 до 17.2%. Если показатели зольности таких видов как *Carex acuta* (осока острая), *Glyceria maxima* (манник большой), *Scirpus lacustris* (камыш озерный), *Typha angustifolia* (рогоз узколистный) близки показателям представителей луговых злаков [7], то процент золы в абсолютно-сухом веществе *Equisetum fluviatile* (хвоща приречного) и *Sagittaria sagittifolia* (стрелолиста обыкновенного) достигает 14.7 и 17.2%.

Минеральная фракция растений с плавающими листьями выше — в среднем 11.3% и, наконец, более высоким содержанием зольных веществ отличаются представители группы погруженных, типично водных растений, в среднем для группы 19.7%, т. е. наблюдается тенденция повышения количества минеральных веществ и уменьшения органических в направлении от гидрофитов к гидатофитам.

Таблица 1

Содержание золы в различных экологических группах высших растений водохранилищ, % абсолютно-сухого веса

Вид	Иваньковское	Угличское	Горьковское	Волгоградское	Среднее для вида
1	2	3	4	5	6
Воздушно-водные					
Carex acuta	4.1	4.1	6.0	7.5	5.4
Glyceria maxima	6.1	6.0	6.0	—	6.0
Phragmites communis	7.9	8.3	8.6	4.2	7.2
Equisetum fluviatile	14.5	15.1	14.6	—	14.7
Typha angustifolia	8.1	5.1	6.3	6.4	6.4
Scirpus lacustris	5.2	5.1	6.3	9.5	6.5
Sagittaria sagittifolia	—	16.8	21.5	13.3	17.2
Zizania latifolia	12.0	12.9	11.0	13.2	12.2
	4.1—14.5	4.1—16.8	6.0—21.5	4.2—13.3	5.4—17.2
	8.3	9.2	10.0	9.0	9.4
С плавающими листьями					
Nymphaea candida	13.1	12.5	11.4	—	12.3
Polygonum amphibium	13.6	9.8	9.0	11.2	10.9
Potamogeton natans	8.8	8.9	14.6	—	10.8
	8.8—13.6	8.9—12.5	9.0—14.6		10.8—12.3
	11.8	10.4	11.6	11.2	11.3
Погруженные					
Potamogeton lucens	13.4	13.1	16.0	23.0	16.4
P. perfoliatus	18.9	14.8	19.6	26.7	20.0
P. pectinatus	25.0	22.4	20.6	24.8	23.2
Myriophyllum spicatum	31.9	10.7	11.0	17.9	17.9
Ceratophyllum demersum	16.5	16.0	26.6	25.3	21.1
	13.4—31.9	10.7—22.4	11.0—26.6	17.9—26.7	17.9—23.2
	21.1	15.4	18.8	23.5	19.7

Сопоставляя данные 4 волюжских водохранилищ, можно отметить, что колебания процентного содержания золы одного и того же вида растений незначительны. Исключения составляют *Phragmites communis* (тростник обыкновенный) и *Myriophyllum spicatum* (уруть колосистая). Вероятно, соотношение органической и минеральной фракции у гидрофильных растений в большей степени определяется их биологией, чем географическим положением и типом водоема.

Анализируя показатели содержания азота и фосфора в растениях Угличского водохранилища, следует выделить группу растений с плавающими листьями, которая отличается несколько повышенным содержанием азота и пониженным — фосфора (табл. 2). Но в то же время в каждой экологической группе растений имеются виды, накапливающие большое количество азота: в группе воздушно-водных — манник большой (3.0%), в группе растений с плавающими листьями — горец земноводный (*Polygonum amphibium*) (2.9%) и в группе погруженных — рдест пронзеннолистный (*Potamogeton perfoliatus*) (2.8%). Азот интенсивно и в значительных количествах поглощается гидромакрофитами из воды и грунта. Для большинства видов растений он занимает одно из первых мест в рядах накопления химических элементов. Высокое содержание азота (от 2.3 до 3.0%) в зеленой массе манниковых, тростниковых, гречишных, кувшиниковых и телорезовых зарослей говорит о сосредоточении в них этого важного биогена, количество которого достигает десятков, а иногда и сотен килограммов на гектар.

Среди растений, аккумулирующих наибольшее количество фосфора, нужно выделить рдест пронзеннолистный — 0.49%, роголистник темнозеленый (*Ceratophyllum demersum*) — 0.47%, рис широколистный (*Zizania latifolia*) — 0.38%.

Результаты количественного определения калия в прибрежно-водных и водных растениях Горьковского водохранилища показали, что его содержание в золе макрофитов изменяется от 5.9 до 30.7%, достигая наибольших величин у растений воздушно-водной группы — 22.9%.

Группа растений с плавающими листьями имеет более низкий процент калия в золе растений — 16.4%. Еще ниже показатели группы погруженных (12.1%) и свободно-плавающих растений (11.2%) (табл. 3). Однако, рассматривая процентное содержание калия в абсолютно-сухом веществе растений, наблюдается противоположная тенденция: увеличение количества калия в направлении от воздушно-водных к свободно-плавающим. В то же время и среди группы воздушно-водных есть виды, способные накапливать значительное количество калия: *Calla palustris* (белокрыльник болотный) — 4.0%, *Butomus umbellatus* (цусак зонтичный) — 3.7%, *Iris pseudacorus* (ирис аировидный) — 3.7%.

В исследованных нами растениях содержание натрия в несколько раз меньше, чем калия (табл. 3). Показатели натрия в золе и в абсолютно-сухом весе макрофитов достигают наибольших величин

Содержание азота и фосфора в прибрежно-водных и водных растениях

Угличского водохранилища, % абсолютно-сухого веса

Виды растений	N	P
Воздушно-водные		
<i>Carex acuta</i>	2.2	0.29
<i>Glyceria maxima</i>	3.0	0.29
<i>Equisetum fluviatile</i>	1.9	0.36
<i>Phragmites communis</i>	2.3	0.18
<i>Scolochloa festuacea</i>	2.5	0.34
<i>Typha angustifolia</i>	1.6	0.35
<i>Scirpus lacustris</i>	2.0	0.33
<i>Sagittaria sagittifolia</i>	2.8	0.17
<i>Acorus calamus</i>	2.1	0.35
<i>Zizania latifolia</i>	2.0	0.38
	<u>1.6—3.0</u>	<u>0.17—0.38</u>
	2.0	0.30
С плавающими листьями		
<i>Nuphar lutea</i>	2.6	0.19
<i>Nymphaea candida</i>	2.7	0.16
<i>Potamogeton natans</i>	2.5	0.24
<i>Polygonum amphibium</i>	2.9	0.20
	<u>2.5—2.9</u>	<u>0.19—0.24</u>
	2.7	0.19
Погруженные		
<i>Potamogeton lucens</i>	2.5	0.35
<i>P. pectinatus</i>	2.1	0.19
<i>P. perfoliatus</i>	2.8	0.49
<i>Ranunculus circinatus</i>	1.9	0.23
<i>Myriophyllum spicatum</i>	1.6	0.21
	<u>1.6—2.8</u>	<u>0.19—0.49</u>
	2.3	0.29
Свободно-плавающие		
<i>Ceratophyllum demersum</i>	2.5	0.47
<i>Stratiotes aloides</i>	2.8	0.25
	<u>2.5—2.8</u>	<u>0.25—0.47</u>
	2.7	0.36

**Содержание калия и натрия в водных и прибрежно-водных растениях
Горьковского водохранилища**

Виды растений	К		Na	
	% от абсолютно-сухого веса	% от веса золы	% от абсолютно-сухого веса	% от веса золы
Воздушно-водные				
<i>Carex acuta</i>	1.1	19.5	0.06	1.0
<i>C. vesicaria</i>	1.1	22.8	0.05	1.1
<i>C. riparia</i>	1.1	20.0	0.06	1.2
<i>C. rostrata</i>	1.6	22.0	0.08	1.1
<i>Glyceria maxima</i>	1.1	28.4	0.09	1.3
<i>Phragmites communis</i>	0.9	10.5	0.38	4.4
<i>Butomus umbellatus</i>	3.7	22.0	0.90	5.3
<i>Calla palustris</i>	4.0	30.5	0.31	2.3
<i>Equisetum fluviatile</i>	2.2	14.8	0.83	5.4
<i>Iris pseudacorus</i>	3.7	28.5	0.22	1.7
<i>Sagittaria sagittifolia</i>	1.5	23.2	1.36	6.5
<i>Scirpus lacustris</i>	1.8	30.7	0.34	5.6
<i>Zizania latifolia</i>	2.7	24.3	0.36	3.2
	0.9—4.0	10.5—30.7	0.05—1.36	1.0—6.5
	2.0	22.9	0.38	3.0
С плавающими листьями				
<i>Hydrocharis morsus-ranae</i>	2.5	11.4	1.32	6.0
<i>Polygonum amphibium</i>	1.7	19.3	0.31	3.4
<i>Potamogeton natans</i>	2.7	18.5	0.70	4.8
	1.7—2.7	11.4—19.3	0.31—1.32	3.4—6.0
	2.3	16.4	0.77	4.7
Погруженные				
<i>Potamogeton perfoliatus</i>	2.2	11.4	0.47	2.4
<i>P. pectinatus</i>	2.9	16.3	1.12	5.4
<i>P. lucens</i>	1.3	8.6	0.66	4.1
	1.3—2.9	8.6—16.3	0.66—1.12	2.4—5.4
	2.1	12.1	0.75	4.0
Свободно-плавающие				
<i>Ceratophyllum demersum</i>	2.9	5.9	0.37	1.4
<i>Stratiotes aloides</i>	3.3	16.5	0.21	1.0
	2.9—3.3	5.9—16.5	0.21—0.37	1.0—1.4
	3.1	11.2	0.29	1.2

у растений с плавающими листьями (0.47%) и погруженных (0.40%). Среди группы воздушно-водных также есть виды, отличающиеся высоким содержанием натрия: *Sagittaria sagillifolia* — 1.36%, *Butomus umbellatus* — 0.90%, *Equisetum fluviatile* — 0.83%. У этих растений различие в содержании натрия и калия наименьшее — в 1.5—4 раза, тогда как у большинства видов — в 10—20 раз.

Содержание кальция и магния в гидрофильных растениях изменяется в направлении от воздушно-водных к погруженным, т. е. от прибрежно-водных к водным. Типично водная растительность усваивает из воды и грунта наибольшее количество этих элементов (табл. 4). Особенно богаты Са и Mg рдесты и уруть колосистая.

Растительные ресурсы мелководий волжских водохранилищ, образуемые надземной сферой сообществ прибрежно-водных и водных растений, велики (табл. 5—8). Особенно значителен вклад гидромакрофитов Иваньковского и Волгоградского водохранилищ, где фитоценозы последних создают соответственно 54 и 20 тыс. т органических веществ в год.

Расчеты показывают, что главную роль в продуцировании органических веществ и накоплении биогенных элементов литорали Иваньковского водохранилища играют сообщества воздушно-водных растений и сплавин (табл. 5). К периоду цветения фитоценозы воздушно-водной растительности накапливают 62% углерода, 58% азота, 62% фосфора, 58% калия, 72% натрия, 54% кальция и 56% магния от общего количества этих элементов во всей фито-массе; растительность сплавин — 30% углерода, 32% азота, 31% фосфора, 30% калия, 23% натрия, 28% кальция и 25% магния. Остальные экологические группы растительности менее продуктивны.

Первостепенную роль в продуцировании органических веществ и накоплении биогенных элементов Угличского и Горьковского водохранилищ играют фитоценозы воздушно-водной и свободно-плавающей растительности, где группировки воздушно-водных создают соответственно 69 и 68% углерода, 66 и 61% азота, 65 и 62% фосфора, 51 и 50% калия, 64 и 67% натрия, 53 и 47% кальция, 50 и 45% магния; группировки свободно-плавающих — 14 и 10% углерода, 17 и 25% азота, 18 и 23% фосфора, 13 и 35% калия, 18 и 13% натрия, 24 и 30% кальция, 27 и 32% магния (табл. 6, 7).

И, наконец, на Волгоградском водохранилище основной вклад в биотический круговорот литорали водоема принадлежит воздушно-водной растительности, которая создает 90% органического вещества и накапливает 85% азота, 84% фосфора, 84% калия, 86% натрия, 81% кальция, 77% магния от общей фитомассы (табл. 8).

Пересчет количества, С, N, P, K, Na, Са, Mg на 1 м² площади мелководной зоны показывает, что вклад гидрофильной растительности в круговорот вещества мелководий волжских водохранилищ

Содержание кальция и магния в высших водных и прибрежно-водных растениях Угличского водохранилища, % абсолютно-сухого веса

Виды растений	Ca	Mg
Воздушно-водные		
<i>Carex acuta</i>	0.37	0.14
<i>Glyceria maxima</i>	0.97	0.29
<i>Phragmites communis</i>	0.46	0.16
<i>Equisetum fluviatile</i>	1.59	0.60
<i>Scirpus lacustris</i>	0.56	0.12
<i>Typha angustifolia</i>	1.20	0.36
<i>Sagittaria sagittifolia</i>	1.39	0.67
	0.37—1.39	0.12—0.69
	0.89	0.34
С плавающими листьями		
<i>Nuphar lutea</i>	1.36	0.31
<i>Nymphaea candida</i>	1.21	0.64
<i>Polygonum amphibium</i>	1.05	0.34
<i>Potamogeton natans</i>	1.23	0.74
	1.05—1.36	0.31—0.74
	1.21	0.51
Погруженные		
<i>Potamogeton lucens</i>	2.98	0.78
<i>P. pectinatus</i>	2.51	0.81
<i>P. perfoliatus</i>	1.72	0.98
<i>Ranunculus circinatus</i>	1.22	0.45
<i>Myriophyllum spicatum</i>	1.71	0.60
	1.22—2.98	0.45—0.98
	2.03	0.72
Свободно-плавающие		
<i>Ceratophyllum demersum</i>	1.42	0.63
<i>Stratiotes aloides</i>	1.57	0.69
	1.42—1.57	0.63—0.69
	1.49	0.66

Таблица 5

Содержание органических, минеральных веществ и биогенных элементов в высшей растительности Ивановского водохранилища (1973 г.), т

Экологические группы растений	Органическое вещество	Минеральное вещество	Углерод	Азот	Фосфор	Калий	Натрий	Кальций	Магний
Воздушно-водные	33604.5	4140.7	16832.2	750.8	52.3	697.5	211.8	386.7	173.0
Растения с плавающими листьями	791.7	118.9	395.9	25.1	0.6	19.7	6.0	10.7	5.1
Погруженные	393.5	86.4	196.8	11.3	0.7	10.0	3.5	13.7	3.7
Свободно-плавающие	2765.7	690.1	1382.9	96.5	3.8	113.8	7.3	104.6	46.2
Славины	16428.3	1756.2	8214.1	418.2	26.4	363.7	67.3	203.0	78.2
Деревья и кустарники	86.5	10.1	43.2	1.5	0.1	0.7	0.001	1.1	0.6
Всего	54130.2	6802.4	27065.1	1303.4	83.9	1205.4	295.9	716.8	306.8

Таблица 6

Содержание органических, минеральных веществ и биогенных элементов в высшей растительности Угличского водохранилища (1971 г.), т.

Экологические группы	Органическое вещество	Минеральное вещество	Углерод	Азот	Фосфор	Калий	Натрий	Кальций	Магний
Воздушно-водные	4644.9	403.3	2322.5	124.4	5.9	64.0	16.4	39.7	14.4
С плавающими листьями	29.3	3.7	14.6	0.9	0.1	0.8	0.3	0.4	0.1
Погруженные	207.8	39.9	103.9	5.6	0.3	5.8	1.9	5.0	2.0
Свободно-плавающие	904.7	226.1	452.3	31.6	1.2	37.3	2.4	17.7	7.8
Сплавины	929.7	103.8	464.9	25.2	1.6	16.5	4.7	11.4	4.4
Всего	6716.4	776.8	3358.2	187.7	9.1	124.4	25.7	74.2	28.7

Таблица 7

Содержание органических, минеральных веществ и биогенных элементов в высшей растительности Горьковского водохранилища (1970 г.), т

Экологические группы растений	Органическое вещество	Минеральное вещество	Углерод	Азот	Фосфор	Калий	Натрий	Кальций	Магний
Воздушно-водные	6842.4	768.7	3421.2	169.5	9.0	116.0	35.3	59.8	24.1
С плавающими листьями	157.4	19.3	78.7	4.9	0.2	3.6	0.8	2.0	0.9
Погруженные	998.2	227.7	499.1	30.4	1.9	30.2	9.3	25.8	11.0
Свободно-плавающие	1923.4	642.2	961.7	69.2	3.3	81.1	6.7	38.9	17.2
Славины	88.1	7.1	44.0	2.3	0.1	1.5	0.4	1.0	0.4
Всего	10009.5	1665.0	5004.7	276.3	14.5	232.4	52.5	127.5	53.6

Таблица 8

Содержание органических, минеральных веществ и биогенных элементов в высшей растительности Волгоградского водохранилища (1972 г.), т

Экологические группы растений	Органическое вещество	Минеральное вещество	Углерод	Азот	Фосфор	Калий	Натрий	Кальций	Магний
Воздушно-водные	18421.6	1549.8	9210.8	364.7	26.3	335.6	74.6	191.3	58.8
Погруженные	684.8	206.7	342.4	21.3	1.4	15.1	5.6	21.6	7.1
Свободно-плавающие	1278.1	432.9	639.0	42.8	3.5	49.6	6.3	24.3	10.8
Всего	20384.5	2189.4	10192.2	428.8	31.2	400.3	86.5	237.2	76.7

различен. Если фитоценозы Иваньковского водохранилища накапливают 180 г углерода, 9 г азота, 8 г калия, 2 г кальция, 2 г натрия, менее 1 г фосфора и магния на 1 м², то растительные сообщества Угличского, Горьковского и Волгоградского водохранилищ накапливают углерода в 5—13 раз меньше, азота — в 4—10, фосфора — в 6—15 раз (табл. 9).

Таблица 9

Содержание биогенных элементов в высшей растительности волжских водохранилищ в пересчете на 1 м² площади мелководий, г/м²

Водохранилища	Углерод	Азот	Фосфор	Калий	Натрий	Кальций	Магний
Иваньковское	179.6	8.7	0.6	8.0	2.0	4.6	1.9
Угличское	37.6	2.1	0.1	1.4	0.3	0.8	0.3
Горьковское	13.7	0.8	0.04	0.6	0.1	0.3	0.1
Волгоградское	29.4	1.2	0.1	1.1	0.2	0.4	0.1

В результате проведенных исследований растительности волжских водохранилищ можно отметить, что для широко распространенной на водоемах группы воздушно-водных растений характерно высокое содержание органических веществ и низкое — минеральных.

К периоду цветения высшая растительность литорали волжских водохранилищ состоит на 80—90% из органических веществ (от абсолютно-сухого веса); среди биогенных элементов в количественном отношении преобладают углерод, азот, калий, и в меньшей степени — кальций, натрий, магний и фосфор.

Приведенные количественные расчеты показывают, что прибрежно-водной и водной растительностью водохранилищ, особенно Иваньковского, накапливается значительное количество органических и минеральных веществ, которые с отмиранием растительности вступают в круговорот веществ мелководной зоны.

Литература

1. Алекин О. А., Семенов А. Д., Скопинцев Б. А. Руководство по химическому анализу вод суши. Л., 1973. 169 с.
2. Горбачев В. М. Растительность прудов, водоемов и ее кормовое значение. — Изв. Тимирязевской с.-хоз. академии. 1953, № 2, с. 27—40.
3. Захаренкова Г. Ф. Характеристика химического состава продукции макрофитов Нарочанских озер. — В кн.: Первичная продукция морей и внутренних водоемов. Минск, 1961, с. 112—115.
4. Ключкина Е. А. О биомассе и химическом составе гидрофитов озер Пудожского района КАССР. — В кн.: Водные ресурсы

- Карелии и пути их использования. Петрозаводск, 1970, с. 185—194.
5. Ключкина Е. А. Высшая водная растительность. — В кн.: Сямозеро и перспективы его рыбохозяйственного использования. Петрозаводск, 1977, с. 43—54.
6. Корелякова И. Л. Химический состав высшей водной растительности Киевского водохранилища. — Гидробиол. ж., 1970, № 5, т. 6, с. 20—28.
7. Ларин И. В. Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР. М., 1956, т. 1. 948 с.
8. Петербургский А. В. Практикум по агрохимии. М., 1968. 439 с.
9. Потапов А. А. Кормовое значение водной и прибрежной растительности водохранилищ. — Вестн. с.-хоз. науки, 1958, № 6, с. 139—144.
10. Распопов И. М. Высшая растительность Ладожского озера. — Тр. лабор. озеровед. 1968, т. 21, с. 16—72.
11. Распопов И. М. Фитомасса и продукция макрофитов Онежского озера. — В кн.: Микробиология и первичная продукция Онежского озера. Л., 1973, с. 123—140.
12. Экзерцев В. А., Довбня И. В. Годовая продукция гидрофильной растительности водохранилищ Волги. — В кн.: Вторая конференция по изучению водосмов Волги. Рыбинск, 1974, с. 24—28.
13. Якубовский К. Б. О миграции биогенов в водоеме с участием высших растений. — В кн.: Первая Всесоюзная конференция по высшим водным и прибрежно-водным растениям. Борок, 1977, с. 153—155.

ПОРТАТИВНЫЙ НАБОР ЭКСПЕДИЦИОННОГО ОБОРУДОВАНИЯ ДЛЯ СБОРА И ПРЕДВАРИТЕЛЬНОЙ ОБРАБОТКИ ПРОБ ПЛАНКТОНА

В настоящее время не существует компактного стандартного набора, с помощью которого можно было бы провести отбор проб планктона в экспедиционных условиях [7, 10, 12]. Исследователи для этих целей используют наиболее доступные им приборы, плохо сочетающиеся друг с другом и зачастую весьма громоздкие. Подобное явление приводит не только к усложнению подготовки экспедиции и транспортировки всех этих инструментов. Увеличивается трудоемкость сбора материала, от которой зачастую зависит техника безопасности, успешность проведения и длительность экспедиционных рейсов, а, следовательно, и их себестоимость.

Предлагаемый нами набор экспедиционного оборудования портативен, удобен в работе и довольно прост в конструктивном исполнении. Это дает возможность изготовить весь комплект без применения дорогостоящего и дефицитного оборудования. Набор позволяет не только отобрать, сконцентрировать и зафиксировать пробу воды, но и определить некоторые экологические параметры среды: температуру, прозрачность, рН, еН.

Компоновка приборов осуществлена в небольшом, снабженном ручкой и защелкой, ящике (320×445×162 мм) с откидной крышкой, внешне оформленного в виде чемодана. Он может быть сделан из фанеры, винипласта, тонких досок или дюралюминия и, при необходимости, окрашен или обтянут дерматином (рис. 1). В пяти отделениях ящика помещаются: 1) фиксатор, сухие мембранные фильтры, пинцет и 20 склянок для проб; 2) мерный стакан, склянка с универсальным индикатором для рН-шкалы, блокнот и авторучка; 3) усовершенствованный батометр системы Рутнера с его утяжеляющим и посыльным грузами, а также бухтой предварительно размеченного фала; 4) калориметрическая шкала — рН или рН-метр (вместо них может быть введен в комплектацию портативный микроманипулятор); 5) прибор для концентрирования планктона с помещенной в него полиэтиленовой банкой и мембранными фильтрами.

На крышке крепятся насос, пипетки для рН-шкалы и консер-

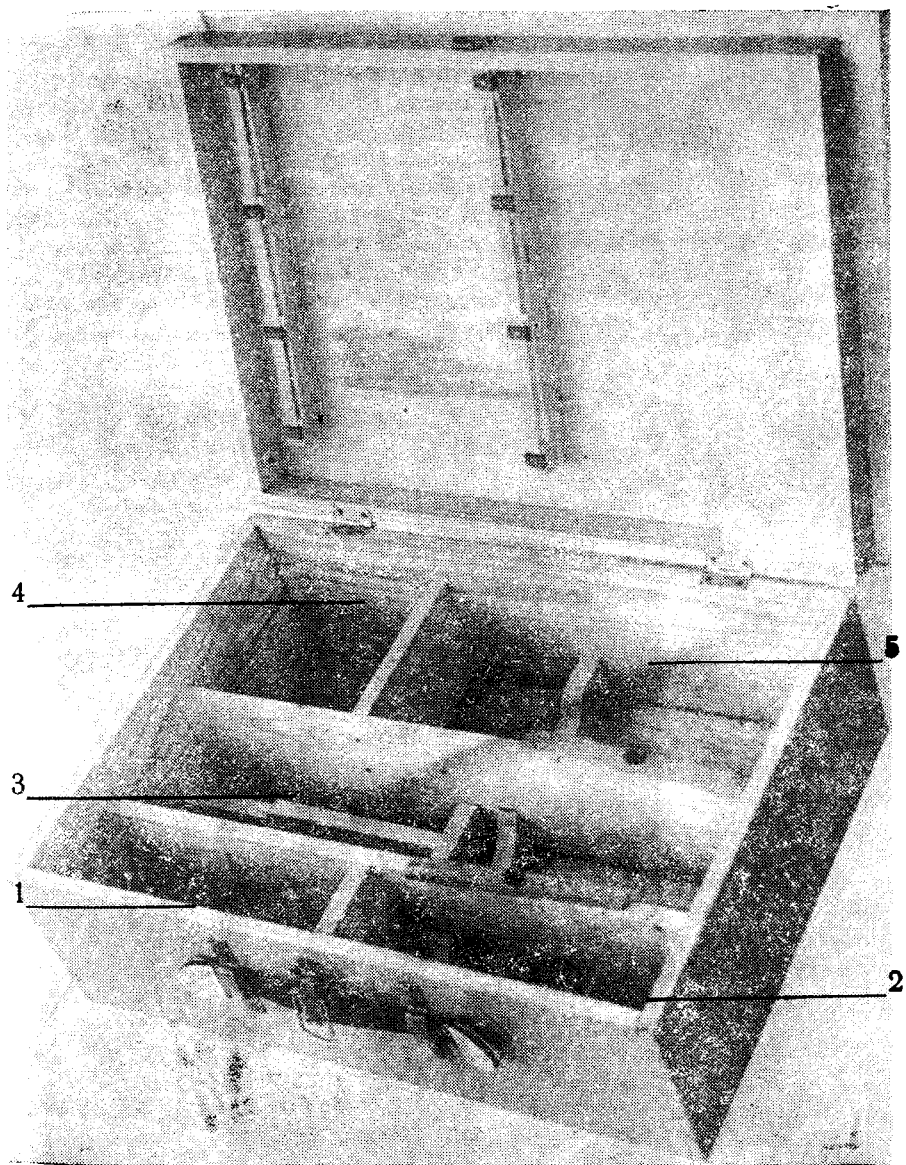


Рис. 1. Ящик портативного набора.

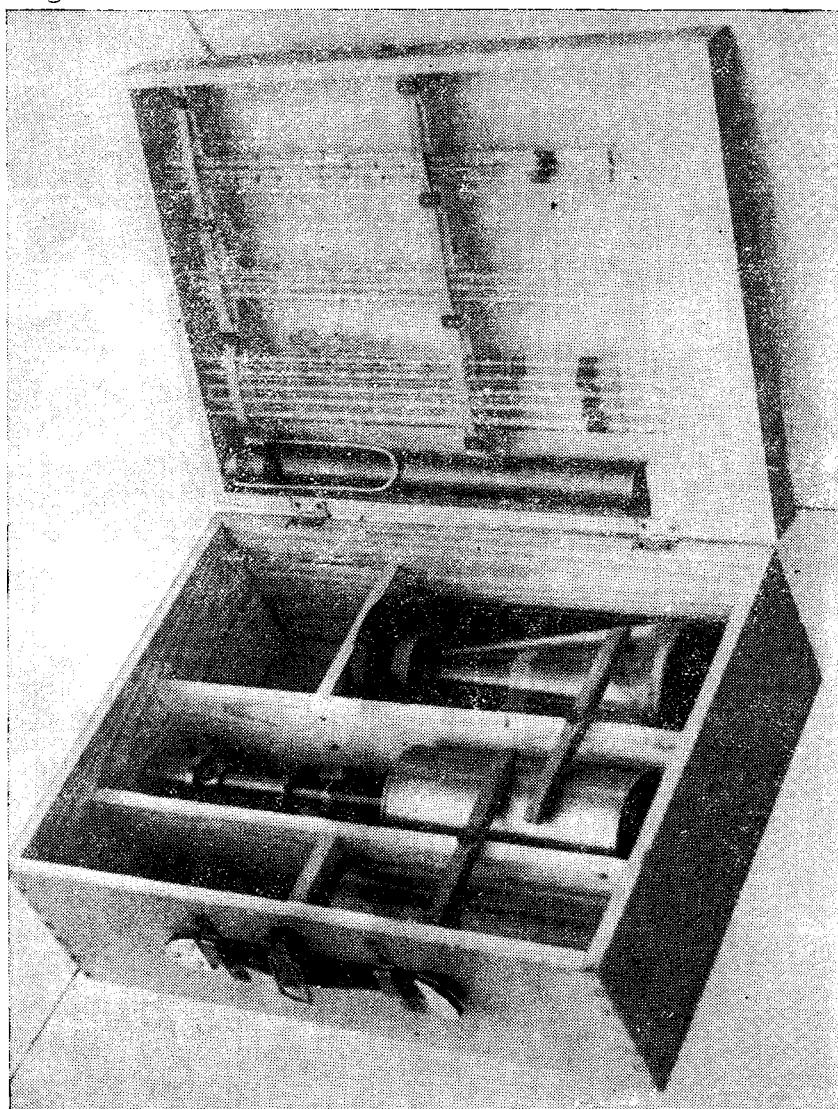


Рис. 2. Комплект экспедиционного оборудования.

вирующей жидкости (рис. 2). При транспортировке, уложенные в ящик, приборы удерживаются двумя поворотными стопорными планками. Общий вес набора с заполненными склянками для проб не превышает 7.1 кг, из них на батометр с обоими штатными грузами и капроновым фалом длиной 30 м приходится 2.3 кг.

В качестве прототипа батометра нами была использована кинематическая схема Рутнера [9, 16]. Однако, в связи с тем, что даже самые портативные из существующих моделей этого типа слишком велики и тяжелы для использования их в пешеходных экспедициях, конструкция была усовершенствована. При этом мы исходили из посылки, что для репрезентативности пробы вполне достаточен объем — 0.5 л [5, 6, 11]. Учитывалось также и то, что привносимые такими батометрами ошибки, как показал Хербст [15], довольно стабильны и, в этой связи, результаты обловов остаются вполне сравнимыми. Для снижения изменений водной среды, вносимых батометром, зазор между крышками и цилиндром в открытом состоянии был увеличен до 45 мм с каждой стороны. Это, в сочетании с малым диаметром прибора и более обтекаемой формой, гарантирует высокую проточность через него воды при спуске и сводит до минимума застойную зону, возникающую под батометром.

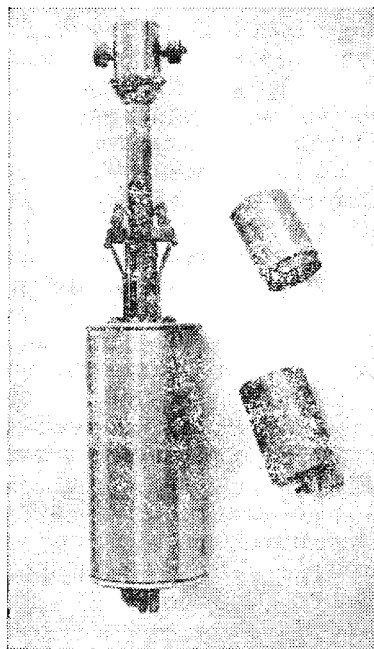


Рис. 3. Портативный батометр.

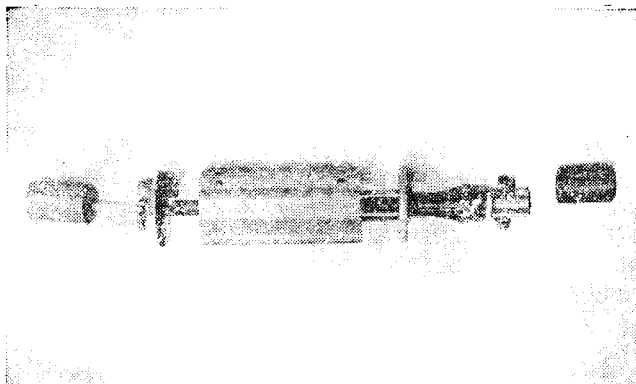


Рис. 4. Заряженный батометр с закрепленным дополнительным грузом.

Помимо указанного, предлагаемая конструкция отличается от прототипа меньшими габаритами и весом, изменением места и способа прикрепления термометра. Некоторые усовершенствования были внесены и в систему спускового механизма. А для работы в водоемах со значительным течением прибор дополнительно укомплектован утяжеляющим грузом (рис. 3, 4).

Батометр состоит из дюралевого цилиндра (12) высотой 165 мм и наружным диаметром 80 мм, который с помощью направляющих (13) шириной по 15 мм, скользит по стержню (10). Изоляция отобранной пробы воды осуществляется с помощью крышек (9, 15). На верхней части стержня смонтирован спусковой механизм (рис. 5). Прибор крепится к фалу с помощью петли, пропущенной через винт-барашек (2).

Для того, чтобы зарядить батометр достаточно взять его за кронштейн (17) и отпустить цилиндр. При этом верхняя крышка (9) будет надежно зафиксирована на стопоре (3) с помощью собачек (4), в то время как цилиндр повиснет на тягах (8) и освободит нижнюю крышку. Движущийся по веревке посыльный груз (весом 300 г.) сместит вниз втулку спускового механизма (1) и, преодолевая действие пружин (6), освободит верхнюю крышку, которая в свою очередь закроет опустившейся до упора на нижнюю крышку цилиндр. Слив воды из батометра осуществляется поворотом запорной гайки клапана (14).

Термометр (11) перенесен в полый стержень, свободно сообщаящийся через отверстия с отобранной пробой воды. При этом, выдержка батометра на заданой глубине в течение 5 мин. и значительный объем пробы (0.55 л.) обеспечивает достаточную стабильность показаний прибора. Для уменьшения сотрясения термометра посыльный груз снабжен резиновой прокладкой толщиной 20 мм, значительно смягчающей удар по втулке спускового меха-

низма (рис. 3). Термометр в верхней, изолированной от воды, части закреплен каучуковой муфтой.

Подобная модернизация позволила несколько упростить конструкцию и изготовление батометра, поскольку отпала необходимость в кронштейнах и хомутах, поддерживающих термометр на стенке цилиндра, как это предусмотрено у прототипа [9], а замена резинового кольца собачек на пружинящие пластины значительно повысила надежность прибора.

Верхняя крышка батометра выбелена 10 слоями эмали КО-174 и предназначена из-за малого диаметра отражающей поверхности лишь для ориентировочной оценки прозрачности воды. Сравнение

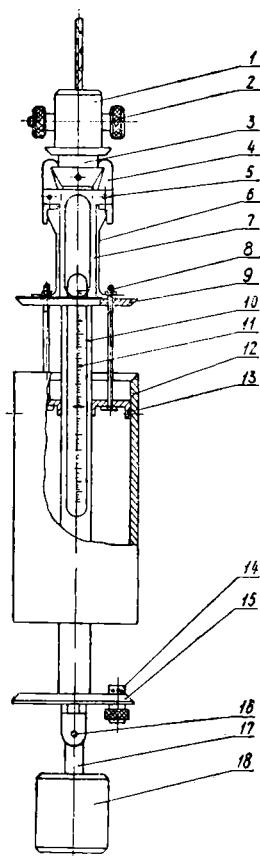


Рис. 5. Схема устройства батометра.

1 — втулка спускового механизма, 2 — винт-барашек, 3 — стопор, 4 — собачка, 5 — ось, 6 — пружина, 7 — втулка верхней крышки, 8 — регулировочные тяги, 9 — верхняя крышка, 10 — стержень батометра, 11 — термометр, 12 — цилиндр, 13 — направляющие, 14 — клапан, 15 — нижняя крышка, 16 — кронштейн нижней крышки, 17 — срезка, 18 — дополнительный груз.

полученных с ее помощью результатов с диском Секки на водоемах различного типа во все сезоны года показало, что ошибка в определении довольно постоянна и составляет 16—22% занижения от стандартного метода. Возможная ошибка средней ($\bar{m}\bar{x}$) по 4 последовательным замерам была менее ± 2 см при колебании величины прозрачности водоемов от 510 до 50 см и цветности 20—180° по шкале Pt Co. Совмещение на одном приборе функций отбора проб, измерения температуры и прозрачности сделало комплект в целом более легким, а также значительно упростило работу с ним.

В случае, если сбор материала ведется на водоемах со скоростью течения, превышающей 30 см/с, для уменьшения сноса батометра к нему прикрепляется дополнительный груз (18) весом 700 г. Соединение его с кронштейном (16) осуществляется с помощью легко разъемного винта-барашка, закрепленного на сережке груза (17). Во время транспортировки дополнительный груз отделяется и хранится с вложенной в его гнездо и зафиксированной на резьбе сережкой (рис. 3, 4).

Для измерения активной реакции среды и окислительно-восстановительного потенциала в отделении 4 помещается портативный рН-метр. В наборе могут быть использованы приборы как отечественного производства, так и импортные (ППМ-03 М1, EILpH Meter 30C, ILD B-30). Возможно и применение калориметрической шкалы рН, снабженной универсальным индикатором, обеспечивающим достаточно широкий интервал и довольно высокую точность измерения [4, 14]. Запасные и контрольные пробирки с буферными растворами помещаются в гнезда, высверленные в плотном пенопласте толщиной 50 мм, и закрываются сверху поролоном.

В крайнем случае можно использовать в наборе индикаторные пластинки Merck (Darmstadt) серии Neutralit pH-5—10. Однако их высокая портативность сочетается с большой ошибкой измерения, которая может достигать 0.5 рН. Употребление их оправдано, если требования к точности измерения активной реакции среды не превышает указанной ошибки. Удобно использование этих пластинок и в случае комплектации набора микроманипулятором, занявшим место рН-шкалы.

Цилиндр, длиной 202 мм и диаметром 60 мм, изготовленный из оргстекла и помещенный во втором отделении, предназначен для отмера необходимого объема пробы. Он может быть использован и для сбора фильтрата. На внешней поверхности цилиндра предварительно нанесена градуировка в виде рисок.

Для концентрирования планктона использован наиболее удобный и распространенный в настоящее время метод сгущения на мембранных фильтрах [5, 8, 10, 13]. Он позволяет сконцентрировать пробу в 200 и более раз [6]. В наборе могут быть использованы разработанные нами 2 конструкции фильтровальных установок, в которых сочетаются высокая надежность, компактность и практичность [1, 3]. В обоих предлагаемых приборах возможно использование любых малогабаритных насосов вплоть до резиновой гру-

ши. Однако наиболее рационально применение насоса от мотороллера или велосипеда, имеющих небольшой вес и размеры. Кроме того, они могут быть легко и надежно закреплены на выступе в основании крышки набора с помощью штатной пружины.

Если предполагается использование фильтрата для химического анализа, можно рекомендовать только установку с фильтрованием под давлением [1], в которой нет контакта воды с металлами. При сборе биологических объектов для физиологических опытов более подходящей является установка второго типа [3]. В ней фильтрация осуществляется без воздействия повышенного давления, что помогает избежать дополнительного травмирования объекта. В случае концентрирования пробы, содержащей большое количество легко разрушающихся форм водорослей или простейших, в обоих приборах предусмотрена возможность фильтрования воды без применения насоса, т. е. самотеком. По окончании седиментации фильтр с осадком осторожно снимают пинцетом и переносят в склянку для пробы, где заливают необходимым количеством фильтрата и консервируют.

Транспортировка проб производится в пенициллиновых склянках или полиэтиленовых банках емкостью 50 мл. Причем, в отведенном для них отделении размещаются 20 склянок первого типа или всего 8 второго. В мерный стакан, под фильтровальной установкой и батометром, могут быть уложены еще 10 полиэтиленовых банок.

Мембранные фильтры удобнее брать предварительно прокипяченные и хранить их залитыми дистиллированной водой в тщательно отмытой стандартной полиэтиленовой банке объемом 50 мл, если рейс продолжается не более 2 дней. При более длительных экспедициях мембранные фильтры во избежание застарения их грибами и бактериями следует кипятить каждые 1—2 дня.

В наборе мы рекомендуем использовать пинцет М73. Его небольшие размеры и плоские, тонкие закругленные концы позволяют легко оперировать как с сухими, так и влажными мембранными фильтрами без риска их повредить. Во время транспортировки пинцет укладывается в 1-м отделении.

Для отлова или выделения отдельных микроорганизмов из природной воды комплект может быть дополнен портативным микроманипулятором с запасом капилляров и микронасосом [2]. В этом случае коробка с ним размещается в 4-м отделении на месте рН-метра. Если проводится сбор фитопланктона для изучения пигментного состава, там же может быть укреплен и небольшой, снабженный отделениями для пакетов с фильтрами, оксикатор. В этом случае предварительно дегидрированный силикагель, помещается в мешочек из плотной ткани, который укрепляется липкой лентой или резиновым кольцом.

Все необходимые для работы пипетки укладываются на специальные подставки 3 размеров: высотой 4,5, 6 и 10 мм. Фиксация их

производится резиновой лентой. Такое размещение позволяет безопасно перевозить пипетки емкостью от 0.1 до 25 см³.

Предлагаемый портативный набор был изготовлен небольшой серией в экспериментальной мастерской Института биологии внутренних вод АН СССР. Предназначен он в основном для отбора проб фитопланктона. Однако, как отдельные входящие в него приборы, так и весь комплект в целом могут быть использованы и в микробиологических, экологических, зоологических, гидробиологических, гидрохимических, а также санитарных исследованиях водоемов. На протяжении 5 лет он испытывался в экспедициях на катерах, лодках, автомобилях и пеших выходах. Прошедшие годы интенсивной эксплуатации набора подтвердили правильность комплектации и показали высокую надежность и практичность всего набора.

Л и т е р а т у р а

1. Балонов И. М. Усовершенствованный прибор для фильтрования воды под давлением. — Информ. бюл. «Биол. внутр. вод», 1979, № 42, с. 19—23.

2. Балонов И. М. Портативный микроманипулятор. — Информ. бюл. «Биол. внутр. вод». 1979, № 42, с. 26—30.

3. Балонов И. М. Портативный прибор для концентрирования фитопланктона. — Информ. бюл. «Биол. внутр. вод». 1979, № 44, с. 66—69.

4. Голубева М. Г., Штуковская Л. А. Пособие по методам санитарно-химического исследования воды. М., 1961. 162 с.

5. Гусева К. А. Методы эколого-физиологического исследования водорослей. — В кн.: Жизнь пресных вод СССР. М.—Л., 1956, т. 4, ч. 1, с. 122—159.

6. Гусева К. А. К методике учета фитопланктона. — Тр. Ин-та биол. водохр. АН СССР, 1959, вып. 2(5), с. 44—51.

7. Жукова Г. Н. Методы изучения морского фитопланктона. — В кн.: Приборы и методы изучения морского фитопланктона. М., 1972, с. 3—41.

8. Киселев И. А. Изучение планктона водоемов. — В кн.: В помощь работающим в полейзащитных лесных полосах. М.—Л., 1950, с. 1—40.

9. Киселев И. А. Методы исследования планктона. — В кн.: Жизнь пресных вод СССР. М.—Л., 1956, т. 4, ч. 1, с. 183—265.

10. Киселев И. А. Планктон морей и континентальных водоемов. Л., 1969, т. 1. 658 с.

11. Кольцов Т. И., Конопля Л. А., Максимов В. И., Федоров В. Д. К вопросу о представительности выборок при анализе фитопланктонных проб. — Гидробиол. ж., 1971, № 3, с. 109—116.

12. Константинов А. С. Общая гидробиология. М., 1979, 482 с.

13. Кузьмин Г. В. Фитопланктон.— В кн.: Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., 1975, с. 73—87.

14. Скопинцев Б. А. Химические факторы водной среды.— В кн.: Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., 1975, с. 29—50.

15. Herbst H. V. Untersuchungen zur quantitativen Verteilung des Zooplanktons im Grossen Plöner See.— Arch. Hydrobiol., 1955, Bd 50, N 2, p. 234—290.

16. Vetter H. Limnologische Untersuchungen über das Phytoplankton und seine Beziehungen zur Ernährung des Zooplanktons im Schleinsee bei Langenargen am Bodensee. Internat. Res. ges. Hydrobiol. und Hydrogr., 1937, Bd 34, N 6, p. 499—561:

УДК 581.9:582.251.4(28):621.385.833

Золотистые водоросли сем. *Synuraceae* Lemm. водоемов Карелии. Балонов И. М. — В кн.: Флора и растительность водоемов бассейна Верхней Волги. Рыбинск, 1979, с. 3—26.

В результате обследования 43 водоемов Карелии найдены 32 вида и 2 подвида золотистых водорослей сем. *Synuraceae* Lemm. Для всех видов приводятся оригинальные размеры, местонахождение, сезонность, обилие, а также электронномикроскопические фотографии. Лит. — 42 назв., ил. — 81, табл. — 9.

УДК 574.583(28):581

Фитопланктон и его фотосинтетическая активность в прибрежной зоне Волжского плеса Рыбинского водохранилища. Девяткин В. Г. Митропольская И. В. — В кн.: Флора и растительность водоемов бассейна Верхней Волги. Рыбинск, 1979, с. 27—42.

Рассматривается сезонная динамика развития фитопланктона в 1977 г. Отмечаются значительные различия в наборе руководящих видов и соотношении основных групп водорослей по сравнению с данными наблюдений 1953—1955 и 1971—1972 гг. Лит. — 22 назв., ил. — 4, табл. — 6.

УДК 574.583(28):581

Состав и биомасса фитопланктона Иваньковского водохранилища. Елизарова В. А. — В кн.: Флора и растительность водоемов бассейна Верхней Волги. Рыбинск, 1979, с. 43—55.

Представлены данные о составе и биомассе фитопланктона глубоководной и литоральной зон в разных плесах Иваньковского водохранилища в 1973 г. Лит. — 16 назв., ил. — 2, табл. — 10.

УДК 574.583(28):581

О выживании летом весенних форм планктонных диатомей. Елизарова В. А. — В кн.: Флора и растительность водоемов бассейна Верхней Волги. Рыбинск, 1979, с. 56—66.

С помощью дифференцированного счета живых и мертвых клеток выяснено, что основная масса весеннего, преимущественно диатомового, фитопланктона в Рыбинском водохранилище отмирает. Оставшиеся живые клетки переживают неблагоприятный для них летний период, главным образом, в покоем состоянии. Лит. — 17 назв., ил. — 1, табл. — 6.

УДК 581.132.1

Состояние хлорофилла и интенсивность фотосинтеза фитопланктона Рыбинского водохранилища. Сигарева Л. Е. — В кн.: Флора и растительность водоемов бассейна Верхней Волги. Рыбинск, 1979, с. 67—77.

Состояние хлорофилла оценивалось по прочности хлорофилл-белково-липидного комплекса, интенсивность фотосинтеза — по выделению кислорода. Изучалось изменение показателей по вертикали и в сезонном аспекте. Обсуждалась зависимость между состоянием хлорофилла и интенсивностью фотосинтеза. Лит. — 20 назв., ил. — 4, табл. — 1.

УДК 574.583(28):581

Динамика развития альгофлоры обрастаний в Рыбинском водохранилище. Девяткин В. Г. — В кн.: Флора и растительность водоемов бассейна Верхней Волги. Рыбинск, 1979, с. 78—108.

Впервые получены данные о динамике развития фито-перифитона в одном из волжских водохранилищ. Приводится флористический список. Рассматривается динамика развития доминирующих видов и групп водорослей на разных участках побережья водохранилища в зависимости от характера заселяемого ими субстрата и возраста фитоценоза. Лит. — 27 назв., ил. — 11, табл. — 6.

УДК 585.526.3(28)

Флора водоемов Верхнего Поволжья. Лисицына Л. И. — В кн.: Флора и растительность водоемов бассейна Верхней Волги. Рыбинск, 1979, с. 109—136.

В статье приводится аннотированный список растений Верхнего Поволжья. Указываются новые и редкие для региона виды. Лит. — 36 назв.,

УДК 582.532-14.

К биологии *Potamogeton perfoliatus* Г. Артеменко В. И. — В кн.: Флора и растительность водоемов бассейна Верхней Волги. Рыбинск, 1979, с. 137—139.

В работе изложены результаты исследования соотношения надземной и подземной фитомассы пронзеннолистного рдеста (*Potamogeton perfoliatus* L.). Табл. — 2.

УДК 574.5(28)581

Фитомасса гидрофильной растительности волжских водохранилищ. Довбня И. В. — В кн.: Флора и растительность водоемов бассейна Верхней Волги. Рыбинск, 1979, с. 149—154.

Рассматривается одна из составляющих годовой продукции гидрофильной растительности — фитомасса. Представлены данные различных экологических групп растений 4 волжских водохранилищ: Ивановского, Угличского, Горьковского, Волгоградского, в сравнительном аспекте. Показана зависимость фитомассы от ярусной структуры и доминантного состава фитоценозов, от возраста водоема. Лит. — 10 назв., табл. — 15.

УДК 574.5(28)581

Значение гидрофильной растительности мелководий волжских водохранилищ в круговороте веществ. Довбня И. В. — В кн.: Флора

и растительность водоемов бассейна Верхней Волги. Рыбинск, 1979, с. 155—167.

Определено содержание золы, азота, фосфора, калия, натрия, кальция, магния в прибрежно-водных и водных растениях и сделан расчет общего количества органических, минеральных веществ и биогенных элементов, накапливаемых гидрофильной растительностью в мелководной зоне волжских водохранилищ. Лит. — 13 назв., табл. — 9.

УДК 551.46.07:574.5.08

Портативный набор экспедиционного оборудования для сбора и предварительной обработки проб планктона. Балонов И. М. — В кн.: Флора и растительность водоемов бассейна Верхней Волги. Рыбинск, 1979, с. 168—178.

Предложена конструкция портативного, удобного в работе и транспортировке, а также простого в конструктивном исполнении набора экспедиционного оборудования, предназначенного для отбора проб фитопланктона. Лит. — 16 назв., ил. — 5.

СОДЕРЖАНИЕ

И. М. Балонов. Золотистые водоросли сем. <i>Synagaseae</i> Летт. водоемов Карелии	3
В. Г. Девяткин, И. В. Митропольская. Фитопланктон и его фотосинтетическая активность в прибрежной зоне Волжского плеса Рыбинского водохранилища	27
В. А. Елизарова. Состав и биомасса фитопланктона Ивановского водохранилища	43
В. А. Елизарова. О выживании летом весенних форм планктонных диатомей	56
Л. Е. Сигарева. Состояние хлорофилла и интенсивность фотосинтеза фитопланктона Рыбинского водохранилища	67
В. Г. Девяткин. Динамика развития альгофлоры обрастающих в Рыбинском водохранилище	78
Л. И. Лисицына. Флора водоемов Верхнего Поволжья	109
В. И. Артеменко. К биологии <i>Potamogeton perfoliatus</i> L.	137
И. В. Довбня. Фитомасса гидрофильной растительности волжских водохранилищ	146
И. В. Довбня. Значение гидрофильной растительности мелководий волжских водохранилищ в круговороте веществ	155
И. М. Балонов. Портативный набор экспедиционного оборудования для сбора и предварительной обработки проб планктона	168