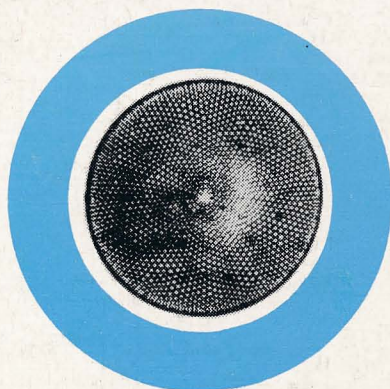
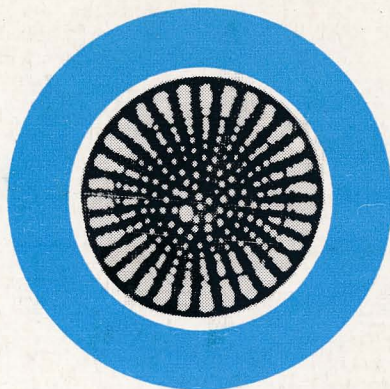


АКАДЕМИЯ НАУК СССР

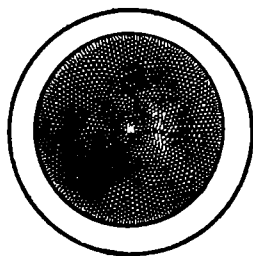


**ФЛОРА
И ПРОДУКТИВНОСТЬ
ПЕЛАГИЧЕСКИХ
И ЛИТОРАЛЬНЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ
ВОДОЕМОВ БАССЕЙНА
ВОЛГИ**

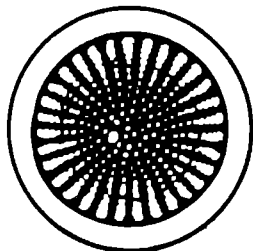


АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ВНУТРЕННИХ ВОД им. И. Д. ПАПАНИНА

ТРУДЫ, Вып. 59 (62)



**ФЛОРА
И ПРОДУКТИВНОСТЬ
ПЕЛАГИЧЕСКИХ
И ЛИТОРАЛЬНЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ
ВОДОЕМОВ БАССЕЙНА
ВОЛГИ**



ЛЕНИНГРАД
«Наука»
Ленинградское отделение
1990

Флора и продуктивность пелагических и литоральных фитоценозов водоемов бассейна Волги. — Л.: Наука, 1990. — 272 с.

В сборник включены статьи о флоре и высшей водной растительности водохранилищ и озер бассейна Волги. Рассмотрены вопросы продуцирования органического вещества фитопланктоном и макрофитами.

Рассчитан на специалистов, работающих в области гидробиологии, альгологии, гидрботаники и флористики.

Ответственный редактор *В. А. ЭКЗЕРЦЕВ*

Рецензенты: *И. М. РАСПОПОВ, В. Н. ЯКОВЛЕВ*

ФЛОРА ВОЛЖСКИХ ВОДОХРАНИЛИЩ

Флору водохранилищ Волжского каскада изучали на протяжении 1970–1982 гг. Детально исследовали мелководья Ивановского, Угличского, Рыбинского, Горьковского, Куйбышевского, Саратовского и Волгоградского водохранилищ [13–17, 48, 49].

В состав флоры мелководий включили растения, обитающие в водной среде определенный период в сезоне (от 1 до 3 мес). Ниже приводится аннотированный список видов, обнаруженных на мелководьях волжских водохранилищ.

Семейства расположены по системе Энглера с изменениями и дополнениями, принятыми авторами многотомного издания „Флоры СССР” [39]. Названия даны по „Флоре СССР” с исправлениями, изложенными в „Списке сосудистых растений” С. К. Черепанова [43].

Кроме латинского и русского названий приведены и наиболее часто употребляемые синонимы. Кроме того, для каждого вида указывается распространение в районе исследования, частота встречаемости, экологические, ценотические и биологические особенности. Конкретное местонахождение дается только для редких растений.

ARCHÉGONIATAE — АРХЕГОНИАТЫ BRYOPHYTES — МОХООБРАЗНЫЕ РАСТЕНИЯ

HEPATICAЕ — ПЕЧЕНОЧНИКИ

RICCIACEAE — РИЧЧИЕВЫЕ

***Ricciocarpus natans* (L.) Corda** — **риччиокарпус плавающий**. Отмечен в литорали Ивановского, Рыбинского, Горьковского и Куйбышевского водохранилищ. Чаше встречается в Ивановском, в остальных — изредка. Обитает в защищенных мелководьях в зарослях воздушно-водных растений, иногда в массе.

***Riccia fluitans* L.** — **ричия плавающая**. Встречается изредка. Найдена в Ивановском водохранилище в заливе по р. Бабня Калининской обл., Угличском — в заливе выше г. Белый Городок Калининской обл., Рыбинском — на мелководье в районе пос. Борок Ярославской обл., Горьковском — в Костромском расширении у с. Спас Костромской обл., Куйбышевском — в заливе у с. Болгары Татарской АССР. Растет на участках с малоподвижной водой в ценозах полупогруженных растений.

FONTINALACEAE — ФОНТИНАЛИСОВЫЕ

Fontinalis antipyretica (L.) Hedw. — **фонтиналис противопожарный**. Находки вида в изучаемом регионе немногочисленны: в Ивановском водохранилище — в Мошковичском заливе Калининской обл., Рыбинском — в мелководье у с. Веретье Вологодской обл., Горьковском — в Костромском расширении в мелководье у с. Спас Костромской обл. Растет в ярусе придонной растительности небольшими луговинками, распространяясь на глубину до 1 м.

PTERIDIOPHYTA — ПАПОРОТНИКООБРАЗНЫЕ FILICALES — ПАПОРОТНИКОВЫЕ THELYPTERIDACEAE — ТЕЛИПТЕРИСОВЫЕ

Thelypteris palustris Schott (*Dryopteris thelypteris* (L.) Gray) — **телиптерис болотный**. Отмечен во всех водохранилищах, но чаще встречается в водоемах Верхней и Средней Волги. Растет рассеянно или группами, по заболоченным участкам или на сплавинах.

SALVINIACEAE — САЛЬВИНИЕВЫЕ

Salvinia natans (L.) All. — **сальвиния плавающая**. Отмечена в Куйбышевском, Саратовском, Волгоградском водохранилищах. В первые годы была массовым видом. В настоящее время встречается значительно реже. Растет в защищенных мелководьях под пологом *Typha angustifolia* L., *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. В целом растение редкое, исчезающее и нуждается в охране.

EQUISETALES — ХВОЩЕОБРАЗНЫЕ EQUISETACEAE — ХВОЩЕВЫЕ

Equisetum fluviatile L. (*E. heleocharis* Ehrh., *E. limosum* L.) — **хвощ приречный**. Распространен в волжских водохранилищах неравномерно. В водоемах лесной зоны (Ивановском, Угличском, Рыбинском, Горьковском) — это один из массовых видов. В водохранилищах степной и полупустынной зон встречается значительно реже. В Волгоградском водохранилище отмечается только в районе г. Вольска, южнее не встречается. Растет в верховьях заливов, на межкостровных мелководьях, участках с малоподвижной водой на глубине от 0 до 90 см, максимально 120 см. Грунты предпочитает илистые или торфянистые. На песчаных его заросли сильно изреживаются. Образует чистые сообщества или смешанные с *Glyceria maxima* (Hartm.) Holmb., *Typha latifolia* L., *Calla palustris* L., *Menyanthes trifoliata* L. Из-за большой фитомассы способствует заболачиванию мелководий и образованию сплавин.

Equisetum palustre L. — **хвощ болотный**. Отмечен во всех водохранилищах, но встречается нечасто. Растет рассеянно по сырым заболоченным участкам мелководной зоны в ценозах осок или влаголюбивого разнотравья.

Equisetum ramosissimum Desf. — **хвощ ветвистый**. Встречается очень редко. В гербарии Института биологии внутренних вод АН СССР (ИБВВ АН СССР) имеется экземпляр этого вида, собранный В. А. Экзерцевым в зоне временного затопления Волгоградского водохранилища, в зал. Горный Балыклей Волгоградской обл. По литературным данным [20, 23], редкое растение на Нижней Волге и в Средней полосе европейской части СССР.

ANGIOSPERMAE — ПОКРЫТОСЕМЕННЫЕ MONOCOTYLEDONEAE — ОДНОДОЛЬНЫЕ TYPHACEAE — РОГОЗОВЫЕ

Typha angustifolia L. — **рогоз узколистный**. Встречается часто, по всему каскаду водохранилищ. Поселяется в открытых плёсах, в верховьях заливов, межостровных мелководьях. Образует, как правило, устойчивые моnodоминантные ассоциации. Приурочен к глубинам 80—100 см, максимально 180 см, и илистым грунтам. Особенно широкое распространение рогоз узколистный получил в Куйбышевском, Саратовском, Волгоградском водохранилищах, где он стал одним из основных эдификаторов прибрежно-водной растительности и создает фон. Обладает способностью аккумулировать из воды большое количество химических элементов — K, Na, Ca, Mg, Cl. Этой особенностью некоторые авторы объясняют широкое распространение его в эвтрофных водах, откуда он вытесняет *Scirpus lacustris* L. и некоторые другие виды [54].

Typha latifolia L. — **рогоз широколистный**. Встречается очень часто, по всему региону. Растет на мелководных участках литоральной зоны куртинами или рассеянно в фитоценозах *Equisetum fluviatile* L., *Glyceria maxima* и других гидрофитов. Многие исследователи [3, 5, 10] относят рогоз широколистный к пионерной растительности. Он интенсивно расселяется на мелководьях вновь созданных водохранилищ. Но растение это конкурентно нестойкое и через несколько лет его вытесняют *Equisetum fluviatile*, *Glyceria maxima*, *Phragmites australis*. Вторично он может появляться также в роли „пионера”, когда на мелководьях начинается процесс заболачивания и образования славин, где он поселяется в массе. Этот процесс начинается через 25—30 лет при условии стабильного летнего уровня [50].

Typha laxmannii Lerechin — **рогоз Лаксмана**. Зарегистрирован в Куйбышевском, Саратовском и Волгоградском водохранилищах. Условия существования в литорали искусственных водоемов оказались благоприятными для вида, поэтому он получил здесь довольно широкое распространение. Часто стал встречаться в Куйбышевском водохранилище. В регионе до затопления был редким видом. Найден нами в заливе по р. Свяга Татарской АССР и в заливе по р. Утка Ульяновской обл.

Указывается впервые [21, 30]. Растет в заливах и открытых плесах, образует обычно чистые сообщества, занимая участки с глубинами 80–100 см и вязкими илистыми грунтами.

SPARGANIACEAE — ЕЖЕГОЛОВНИКОВЫЕ

Sparganium angustifolium Michx. (*S. affine* Schnizl) — ежеголовник узколистный. Встречается очень редко. А. П. Белавская и Т. Н. Кутова [3] находили этот вид в Рыбинском водохранилище в устье р. Черной (Моложский плёс). Нами в волжских водохранилищах не найден.

Sparganium emersum Rehm. — ежеголовник всплывающий. Встречается часто, по всему каскаду водохранилищ. Растет пятнами в верховьях заливов, на защищенных от волнобоя заболачивающихся мелководьях, в ценозах воздушно-водной и погруженной растительности, распространяясь на глубину от 30 до 100 см.

Sparganium erectum L. (*S. ramosum* Huds.) — ежеголовник прямой. Встречается часто, по всему району „флоры”. Растет в защищенных мелководьях обычно в виде вкраплений в фитоценозах полупогруженной растительности, реже образует чистые заросли. Приурочен к глубинам 60–70 см и черным жидким илам. В водохранилищах Нижней Волги входит в число доминантов.

Sparganium glomeratum Laest. — ежеголовник скученный. Встречается очень редко. Обнаружен нами в Угличском водохранилище в заливе по р. Малая Пудица Калининской обл. В региональных определителях [20, 26] для этой области ежеголовник скученный не приводится. Но в литературе [2] есть указания, что его находили здесь и ранее. Кроме того, А. П. Белавская и Т. Н. Кутова [3] отмечают этот вид в Рыбинском водохранилище. Нами здесь не найден.

Sparganium minimum Wallr. — ежеголовник малый. Встречается очень редко. В литературе [3] приводится для зоны временного затопления Рыбинского водохранилища. Нами на волжских водохранилищах не встречен.

POTAMOGETONACEAE — РДЕСТОВЫЕ

Potamogeton acutifolius Link — рдест остролистный. Встречается очень редко. В гербарии ИБВВ АН СССР хранится экземпляр рдеста остролистного, собранного в Рыбинском водохранилище (Мелководье Шекснинского плёса, левый берег, напротив церкви, 1956, Николаева, Колдаева). В литературе [3, 6] есть и более поздние указания на произрастание этого вида в Рыбинском водохранилище. Нами на волжских водохранилищах не найден.

Potamogeton alpinus Balb. — рдест альпийский. Встречается редко. Найден в Куйбышевском водохранилище в заливе по р. Иеть Марийской АССР. Кроме того, в гербарии ИБВВ АН СССР имеются сборы рдеста альпийского с Рыбинского (1. Разлив р. Маткомы, выше пристани, в зарослях гречиши земноводной, 1953, А. Леонтьев; 2. м. Борок,

р-н Хохотки, 1952, А. Леонтьев, И. Андреева; 3. Средний Двор, 1952, А. Леонтьев, И. Андреева; 4. Залужье, р. Удинка, 1953, И. Андреева) и Горьковского водохранилища (1. Залив по р. Мере, гл. 120 см, 1960, В. Экзерцев, В. Тихомиров; 2. Залив по р. Санихте, гл. 55 см, 1963, В. Экзерцев; 3. Река Санихта, гл. 60 см, 1959, В. Экзерцев, Л. Лисицына).

Potamogeton berchtoldii Fieb. (*P. pusillus* sensu Juz.) — **рдест Берхтольда**. Отмечен в водохранилищах Верхней и Средней Волги. Встречается в них изредка. Растет в верховьях заливов, на участках, не подверженных волнению, в сообществах погруженной растительности, на глубине от 10 до 70 см.

Potamogeton compressus L. (*P. zosterifolius* Schum.) — **рдест сплюснутый**. Встречается часто, по всему каскаду. Растет в верховьях заливов на участках со стоячей и слабопроточной водой. Чистых фитоценозов не образует. Встречается чаще всего в виде вкраплений в ассоциациях широколистных рдестов.

Potamogeton crispus L. — **рдест курчавый**. Встречается довольно часто, на всем протяжении Волги. Но ценотическая роль его не везде одинакова. В южных водохранилищах он образует монодоминантные фитоценозы. В водоемах северной зоны растет как сопутствующий вид в сообществах широколистных рдестов, *Nymphaea candida* Presl, *Nuphar lutea* (L.) Smith. Обитает в верховьях заливов, на заостровных мелководьях. Приурочен к глубинам от 70 до 200 см и илистым или песчаным с наилком грунтам. Рдест курчавый относится к тем водным растениям, которые образуют особые зимующие почки — турионы. Но в отличие от других он образует 2 вида турионов — обычные, при нормальных условиях обитания, и турионы второго типа, представленные стеблем из удлинненных междоузлий с чешуевидными листьями. Такие турионы характерны для неблагоприятных местообитаний [52].

Potamogeton friesii Rupr. — **рдест Фриса**. Отмечен во всех водохранилищах, кроме Саратовского и Волгоградского, но находки его в отдельных водоемах немногочисленны. П. Ф. Маевский [20] не указывает его для Костромской обл. Нами найден в пределах этой области в заливе по р. Шаче у с. Сидоровское (Горьковское водохранилище). Растет в верховьях заливов на участках, не подверженных волнению, в виде вкраплений в сообществах широколистных рдестов, *Nymphaea candida*, *Nuphar lutea*, иногда *Glyceria maxima* (Hartm.) Holmb. Глубинная приуроченность 70–90, максимально 160 см. Грунты предпочитает илистые.

Potamogeton gramineus L. (*P. heterophyllus* Schreb.) — **рдест злаковый**. Отмечен во всех водохранилищах, кроме Саратовского и Волгоградского. Растет в верховьях заливов, на межостровных мелководьях, а также в открытых плёсах. Образует разреженные чистые заросли или смешанные с *Equisetum fluviatile* L., *Polygonum amphibium* L., *Eleocharis palustris* (L.) R. Br. Глубинная приуроченность от 30–40 до 150–200 см. Вид обладает большой экологической пластичностью. При обсыхании мелководий он образует наземную форму (*f. terestre*), представляющую собой небольшой побег с 3–4 кожистыми листьями. Благодаря этому свойству стал одним из самых распространенных в Куйбышевском

и Рыбинском водохранилищах, уровень которых подвержен сильным колебаниям, в силу чего многие водные растения испытывают угнетение. Кроме вышеупомянутой наземной формы встречаются глубоко-водная, лишенная плавающих листьев (f. *gramineus*), и форма с плавающими кожистыми листьями (f. *heterophyllus*).

Potamogeton lucens L. — рдест блестящий. Встречается очень часто, по всему каскаду водохранилищ. Растет в заливах, открытых плёсах. Образуется чаще всего чистые ассоциации, занимая участки с самыми различными глубинами от 30 до 160 см и разнообразными грунтами. Это один из господствующих видов в литорали искусственных водоемов.

Potamogeton natans L. — рдест плавающий. Часто встречается в Ивановском, Угличском, Рыбинском, Горьковском водохранилищах, значительно реже в Куйбышевском; в Саратовском и Волгоградском отсутствует и замещается рдестом узловатым (*P. nodosus*). Обитает в верховьях заболачивающихся заливов. Образуется чистые сообщества или растет в ассоциациях *Equisetum fluviatile*, *Nuphar lutea*, *Stratiotes aloides*. Приурочен к глубинам 100–150 см и торфянистым с большим количеством растительных остатков грунтам.

Potamogeton nodosus Poir. — рдест узловатый. Отмечен в мелководьях Куйбышевского, Саратовского и Волгоградского водохранилищ. П. Ф. Маевский [20] указывает только для Саратовской обл. как редкое растение. Поэтому приводим подробные данные о наших находках рдеста узловатого.

В Куйбышевском водохранилище встречается в верховье залива по р. Черемшан Ульяновской обл. Растение в области редкое [30]. В Саратовском растет на мелководье за островом напротив г. Сызрани Куйбышевской обл. Ранее в этой области рдест узловатый находил В. И. Матвеев [23]. В Волгоградском водохранилище найден в заливах по рекам Курдюм и Большой Иргиз, на межостровном мелководье выше г. Саратова Саратовской обл., в зал. Горный Балыклей и Политотдельском расширении Волгоградской обл. В Волгоградской обл. ранее этот вид находил А. К. Скворцов [36]. Встречается он и в незарегулированной части Волги, в ее дельте. Растет в заливах, на межостровных мелководьях, в открытых плёсах, образуя чаще всего разреженные чистые заросли. Занимает участки с глубинами 160–180 см и илистыми грунтами.

Potamogeton obtusifolius Mert. et Koch. — рдест туполистный. Найден в Ивановском водохранилище — в заливах Федоровском, Мошковичском и по рекам Созь и Бабня Калининской обл.; в Горьковском — в заливах по р. Мера Ивановской и р. Унжа Костромской обл. Для Костромской обл. вид приводится впервые [20]. Кроме того, есть указания о находках в Рыбинском [3] и Куйбышевском [7] водохранилищах. Растет на участках литорали, не подверженных волнению, в фитоценозах *Batrachium circinatum*, *Myriophyllum spicatum*, *Stratiotes aloides* на глубине 80–90 см.

Potamogeton pectinatus L. — рдест гребенчатый. Встречается очень часто, по всему каскаду. Растет в заливах, открытых плёсах, в прибойной зоне. Приурочен к глубинам 20–40 см, максимально 100 см, и преиму-

пещенно песчаным грунтам. В водохранилищах обычно доминирует, образуя чистые сообщества. Реже встречается в ассоциациях широколистных рдестов, *Myriophyllum spicatum*, *Ceratophyllum demersum* L.

Potamogeton perfoliatus L. — **рдест пронзеннолистный**. Встречается очень часто, по всему каскаду. Растет в заливах, межкостровных протоках, открытых плёсах и в прибойной зоне. Чаше всего образует мономинантные сообщества. Распространяется на глубину от 10 до 180 см. Один из основных ценозообразователей.

Potamogeton praelongus Wulf. — **рдест длиннейший**. В гербарии ИБВВ АН СССР хранится экземпляр этого вида из Горьковского водохранилища (залив по р. Черная Заводь Ярославской обл.). Нами это растение в волжских водохранилищах не найдено.

Potamogeton pusillus L. (**P. panormitanus** Biv.-Bern.) — **рдест маленький**. Найден в Угличском водохранилище в заливах по р. Кашинка и у Абрамцевского створа Калининской обл., в Горьковском — в заливе по р. Санихта Горьковской обл., в Куйбышевском — в заливе по р. Черемшан Ульяновской обл., в заливе по р. Иеть Марийской АССР, в Волгоградском — на мелководье у г. Балаково Саратовской обл., в заливах Горный Балыклей, Песковатка, Меловой Овраг и у Быковых Хуторов Волгоградской обл. П. Ф. Маевский [20] приводит этот вид только для Калининской и Волгоградской областей. Растет в защищенных мелководьях небольшими пятнами в ценозах полупогруженных и погруженных растений на глубине до 1 м и преимущественно на илистых грунтах. Плоды образует редко, что затрудняет его определение.

Potamogeton trichoides Cham. et Schlecht. — **рдест волосовидный**. Растение довольно редкое в изучаемом регионе. Найдено нами в Ивановском водохранилище в заливах по р. Созь и у дома отдыха „Игуменка”, в Угличском — в заливе у г. Белый Городок Калининской обл. (указывается впервые) [20, 26], в Горьковском — в заливе по р. Ячменка Ивановской обл. (новое местонахождение); в Куйбышевском — на мелководье по р. Малая Кокшага Чувашской АССР. Растет на защищенных от ветрового воздействия мелководьях вместе с другими видами рдестов на глубине 70–100 см и преимущественно на илистых грунтах.

ZANNICHELLIACEAE — ДЗАНИКЕЛЛИЕВЫЕ

Zannichellia palustris L. — **дзаникеллия болотная**. В большинстве региональных определителей отмечается как очень редкий вид. Поэтому приводим подробные данные о ее находках: Ивановское водохранилище — в заливах по рекам Бабня и Орша Калининской обл.; Угличское — в заливах по рекам Кашинка и Нерхатка Калининской обл.; Рыбинское — на мелководье в районе пос. Борок Ярославской обл.; Горьковское — в заливе по р. Солоница Ярославской обл., в заливе по р. Шача и в мелководье у с. Густомесово Костромской обл. (приводится впервые), в заливах по рекам Мера и Ячменка Ивановской обл. (приводится впервые), в заливе по р. Санихта Горьковской обл. [1].

Растение, видимо, не очень редкое, но из-за небольших размеров не попадает в поле зрения исследователей. Растет в литоральной зоне небольшими луговинками вместе с *Eleocharis acicularis* или узколиственными рдестами на песчаном, реже илистом грунте. Глубинная приуроченность от 10 до 50 см. Быстро реагирует на изменение условий среды, вызванные, в частности, антропогенным воздействием. Поэтому некоторые ученые [51] предлагают использовать его в качестве растения-индикатора при экологических исследованиях.

NAJADACEAE — НАЯДОВЫЕ

Najas marina L. — **наяда морская**. Найдена только однажды в Волгоградском водохранилище на мелководье в устье р. Каюковка Саратовской обл. в сообществе *Ceratophyllum demersum* L. на глубине 90 см на черном разбухшем иле. В. И. Матвеев [24] находил ее в Саратовском водохранилище.

Caulinia minor (All.) Coss. et Germ. (*Najas minor* All.) — **каулия малая**. Встречается очень редко. Отмечена в Куйбышевском водохранилище в заливах по р. Иletz Марийской АССР (приводится впервые) [20] и по р. Черемшан выше г. Димитровграда Ульяновской обл. В области растение редкое [30].

JUNCAGINACEAE — СИТНИКОВИДНЫЕ

Triglochin palustre L. — **триостренник болотный**. Встречается по всему району исследований, довольно часто. Растет по низким заболочивающимся берегам водоемов у воды, иногда в воде на небольшой глубине, в ценозах влаголюбивого разнотравья.

ALISMATACEAE — ЧАСТУХОВЫЕ

Alisma gramineum Lej. (*A. loeselii* Gorski) — **частуха злаковая**. Отмечена в Ивановском, Угличском, Рыбинском и Куйбышевском водохранилищах, но распространена на мелководьях неравномерно. Так, в Ивановском водохранилище отмечена лишь в заливе выше пристани Тешилово Калининской обл., в Угличском — в заливе по р. Малая Пудца у с. Леоново этой же области (приводится впервые) [20, 26], в Рыбинском — в Волжском плёсе, все находки отмечены в Ярославской обл. Ранее здесь было известно лишь одно ее местонахождение — Рыбинский район [20, 31]. В Куйбышевском водохранилище распространялась почти по всему водоему. Нами отмечена в заливах по рекам Иletz Марийской АССР, Шешма, Свияга, выше Свияжска, и по р. Кама, в 10 км выше г. Чистополя Татарской АССР, Черемшан Ульяновской обл. Все находки указываются впервые. Кроме того, найдена в заливе по р. Уса Куйбышевской обл. Ранее в этой области найдена В. И. Матвеевым [23].

Растет в верховьях заливов на отмелях вместе с *Eleocharis palustris*, *Polygonum amphibium*, *Potamogeton gramineus* L. Иногда образует разреженные чистые заросли, небольшие по площади. Глубинная приуроченность — от уреза воды до 40–50 см. При произрастании на глубине до 1 м образует глубоководную форму (f. *angustissimum*) с лентовидными листьями [58].

Alisma lanceolatum With. — **частуха ланцетная**. Отмечена в Куйбышевском, Саратовском и Волгоградском водохранилищах. Растет в верховьях заливов у воды или в воде на небольшой глубине. Ценотическая роль ее невелика, так как встречается она чаще всего отдельными экземплярами в сообществах прибрежно-водной растительности.

Alisma plantago-aquatica L. — **частуха подорожниковая**. Встречается очень часто, по всему каскаду водохранилищ, на мелководьях повсеместно. Образует небольшие чистые заросли, но чаще выступает в роли ингредиента. Приурочена к глубинам 20–40 см, максимально 100 см, и илистым или торфянистым грунтам. Относится к пионерной растительности. Появляется в массе в первые годы, но вид конкурентно нестойкий, и через несколько лет ее заросли сокращаются и вытесняются фитоценозами *Equisetum fluviatile*, *Glyceria maxima*, осок и рогозов.

Sagittaria sagittifolia L. — **стрелолист обыкновенный**. Встречается очень часто, по всему району исследования. Растет в верховьях заливов, на заостровных мелководьях, в открытых мелководных плёсах. Образует чистые заросли, но чаще встречается как ингредиент в сообществах гидрофильной растительности. Как и предыдущий вид, доминирует в водохранилищах в первые годы их существования, позднее его площади в значительной степени сокращаются. Глубинная приуроченность — от уреза воды до 40–60 см, максимально 120 см.

BUTOMACEAE — СУСАКОВЫЕ

Butomus umbellatus L. — **сусак зонтичный**. Встречается часто, по всему району исследований. Растет в заливах, мелководных открытых плёсах. Образует одноставные ценозы или куртинами входит в ассоциации воздушно-водных растений. Приурочен к глубинам 40–60 см, максимально 160 см, и илистым и песчаным грунтам.

HYDROCHARITACEAE — ВОДОКРАСОВЫЕ

Elodea canadensis Michx. — **элодея канадская**. Встречается довольно часто, по всему каскаду водохранилищ, в верховьях заливов по притокам или в небольших „слепых” заливчиках. Чистые заросли образует редко. Обычно растет пятнами в сообществах погруженной и полупогруженной растительности. Приурочена к участкам с глубинами 40–80 см и илистыми грунтами. Цветение элодеи отмечается как редкое явление [20, 27]. Нами наблюдалось неоднократно в разные годы на Ивановском, Горьковском, Куйбышевском водохранилищах.

На водоемах Куйбышевской области находил цветущую элодею В. И. Матвеев [22]. В европейской части СССР это явление, видимо, нередкое.

Stratiotes aloides L. — телопрез алоэвидный. Распространен в волжских водохранилищах неравномерно. Очень часто встречается в Ивановском, Угличском и Горьковском. Поселяется в верховьях заливов на участках, не подверженных волнению, с глубинами от 90 до 150 см. Вид очень активный, быстро расселяется и вытесняет *Myriophyllum spicatum*, *Batrachium circinatum*, *Nuphar lutea* и ряд других видов. В Рыбинском и Куйбышевском водохранилищах большого распространения не получил, так как плохо переносит колебания уровня, в Саратовском — отмечен только в самой северной его части, а в Волгоградском — не встречается совсем.

Hydrocharis morsus-ranae L. — водокрас обыкновенный, лягушечник. Встречается часто, по всему району „флоры”. Растет в верховьях заливов под пологом воздушно-водных растений.

POACEAE (GRAMINEAE) — МЯТЛИКОВЫЕ (ЗЛАКОВЫЕ)

Digitaria ischaemum (Schreb.) Muehl. (*Panicum ischaemum* Schreb.) — росичка обыкновенная, *Digitaria sanguinalis* (L.) Scop. — росичка кровавая. Оба вида встречались довольно часто в нижеволжских водохранилищах в первые годы после их наполнения. В настоящее время отмечаются изредка, по границе зоны временного затопления, на участках, подверженных кратковременному затоплению.

Echinochloa crusgalli (L.) Beauv. — ежовник обыкновенный, петушье просо. Встречается довольно часто, по всему району „флоры”. Растет в зоне временного затопления в сообществах гигрофильной растительности. В Саратовском и Волгоградском водохранилищах местами образует разреженные чистые заросли. Хорошо переносит затопление, развивается на глубине от 5 до 40 см.

Zizania aquatica L. — цицания водяная, водяной рис, канадский рис. Введена в культуру. Посадки встречаются в некоторых волжских водохранилищах. Но большого распространения в их литорали не получила, так как требовательна в водному режиму и грунтам. Хорошо развивается при условии стабильного уровня, в местах, не подверженных волнению и не заросших другими макрофитами, на заиленных грунтах. Кроме того, в годы с прохладным летом ее семена не вызревают и семенного возобновления не происходит.

Zizania latifolia (Griseb.) Stapf — цицания широколистная, водяной рис широколистный. Растение интродуцировано в европейской части СССР. Посадки встречаются в большинстве волжских водохранилищ. Вид хорошо развивается, образует обширные монодоминантные сообщества. Приурочена к защищенным от ветрового воздействия участкам с глубинами 80–120 см, максимально 140 см, к илистым грунтам. Колебания уровня переносит плохо [9]. Способствует

заболачиванию мелководий и сплавинообразованию, продуцируя огромную фитомассу [50].

***Setaria glauca* (L.) Beauv. (*Panicum lutescens* Weig)** — **щетинник сизый**, ***Setaria viridis* (L.) Beauv.** — **щетинник зеленый**. Оба вида изредка попадают в зону временного затопления волжских водохранилищ. Растут в виде вкраплений в пояс сорного разнотравья.

***Leersia oryzoides* (L.) Sw.** — **леерсия рисовидная**. Найдена в Угличском водохранилище в заливах по р. Кашинка у с. Троицкое, у г. Белый Городок, сел Спирово и Красное Калининской обл.; в Горьковском — в заливах по р. Солоница Ярославской обл., рекам Шача, Кешка и у с. Спас Костромской обл. (приводится впервые) [20], в заливах по рекам Шохна, Моча, Ячменка Ивановской обл. и по р. Яхра Горьковской обл.; в Куйбышевском — в заливе по р. Черемшан выше г. Димитровграда Ульяновской обл. Растение в области очень редкое [30]. В Саратовском водохранилище встречается в заливе по р. Малый Иргиз Саратовской обл. (приводится впервые) [20]; в Волгоградском — в заливе по р. Терешка, на мелководье напротив пос. Красные Текстильщики и на островах в устье р. Курдюм Саратовской обл. Кроме того, в Иваньковском водохранилище леерсию рисовидную находил В. А. Экзерцев [46], а в Рыбинском — А. П. Белавская и Т. Н. Кутова [3]. Столь многочисленные находки свидетельствуют о том, что условия существования на мелководьях волжских водохранилищ благоприятны для леерсии рисовидной. Но ценотическая роль ее невелика. Растет она чаще всего в виде вкраплений в сообществах осок или *Glyceria maxima*. Небольшие чистые заросли отмечены только в Волгоградском водохранилище. Тяготеет к глубинам 20–40 см, к вязким илистым грунтам.

***Phalaroides arundinacea* (L.) Rauschert (*Digraphis arundinacea* (L.) Trin., *Typhoides arundinacea* (L.) Moench)** — **двукисточник тростниковидный**. Встречается очень часто, по всем волжским водохранилищам. Растет неширокой полосой выше пояса осочников, местами замещая его. Глубинная приуроченность — от уреза воды до 60 см. Обилен в водохранилищах с нестабильным уровнем, особенно в Рыбинском, в литорали которого становится одним из господствующих видов. Т. Н. Кутова [12] объясняет это тем, что в маловодные годы создаются благоприятные условия для семенного возобновления двукисточника, что и способствует его широкому распространению.

***Crypsis alopecuroides* (Pill. et Mitt.) Schrad. (*Heleochloa alopecuroides* (Pill. et Mitt.) Host ex Roem)** — **скрытница лисохвостовидная**. Встречается очень редко. Собрана В. А. Экзерцевым в Волгоградском водохранилище в зал. Часовая Балка Волгоградской обл. 8 IX 1960 г. Растет на топком илистом берегу в зоне временного затопления.

***Phleum pratense* L.** — **тимopheвка луговая**. Встречается довольно часто, по всему каскаду. Растет рассеянно в поясе крупноосочников.

***Hierochloë odorata* (L.) Beauv. (*Holcus odoratus* L.)** — **зубровка душистая**. Отмечена в Иваньковском, Угличском, Рыбинском водохранилищах. Растет в поясе крупноосочников. Больших зарослей не создает. Встречается в виде небольших вкраплений в ценозах гигрофильной растительности. Выдерживает довольно продолжительное затопление.

***Alopecurus aequalis* Sobol.** — **лисохвост равный.** Встречается очень часто, по всему району исследования. Растет в верховьях заливов по низким сырым берегам и западинам. Образует небольшие чистые заросли или смешанные с *Eleocharis palustris*, *Ranunculus sceleratus*, *Rumex maritimus*. Хорошо переносит условия периодического затопления, поэтому получил широкое распространение в водохранилищах с колеблющимся уровнем — Рыбинском и Куйбышевском. В годы с низким уровнем образует наземную форму, в многоводные — водную, хотя последняя и менее жизненна. По наблюдениям Т. Н. Кутова [11], эта форма развивает вегетативную массу и почти не дает генеративных побегов. Глубинная приуроченность — от уреза воды до глубины 80–90 см, Кутова [12] находила его в Рыбинском водохранилище на глубине до 160 см.

***Alopecurus arundinaceus* Poir (A. ventricosus Pers.)** — **лисохвост тростниковидный.** Встречается изредка, по всему каскаду. Растет рассеянно по сырым берегам в ценозах гигрофильной растительности.

***Alopecurus geniculatus* L.** — **лисохвост коленчатый.** Отмечен почти во всех водохранилищах, кроме Саратовского и Волгоградского. Ценотическая роль его незначительна. Встречается в мелководьях водоемов редко. Растет по сырым западинам небольшими пятнами, заходя в воду на глубину до 20–40 см.

***Alopecurus pratensis* L.** — **лисохвост луговой.** Встречается изредка, по всем водоемам. Растет рассеянно в поясе осок.

***Agrostis canina* L.** — **полевица собачья.** Встречается изредка, в водохранилищах Верхней и Средней Волги. Растет единичными особями по границе зоны временного затопления в осочнике.

***Agrostis gigantea* Roth (A. alba L. subsp. gigantea (Roth) Jir.)** — **полевица гигантская.** Встречается довольно часто. Отмечена в Куйбышевском, Саратовском и Волгоградском водохранилищах. Растет рассеянно в сообществах гидрофитов.

***Agrostis stolonifera* L. (A. alba subsp. stolonifera (L.) Jir., A. stolonizans Bess. ex Schult. et Schult. fil.)** — **полевица побегообразующая.** Встречается часто, по всему каскаду. Растет в верховьях заливов, по низким берегам мелководной зоны, на самых различных грунтах: песчаном, торфянистом, заиленном. Вид обладает широкой экологической пластичностью. Развивается на глубине 20–60 см и даже 160–170 см [12]. В маловодные годы или при быстром летнем падении уровня растет и на суше, образуя местами плотные ковры. Т. Н. Кутова [12], наблюдавшая за развитием полевицы побегообразующей в Рыбинском водохранилище, сделала вывод, что чередование многоводных и маловодных лет явилось для нее положительным фактором. Этим и объясняется особенно широкое ее распространение в водохранилищах с непостоянным уровнем.

***Agrostis tenuis* Sibth. (A. vulgaris With.)** — **полевица тонкая.** Встречается довольно часто, по всем водохранилищам. Растет по низким берегам как сопутствующий вид в ценозах влаголюбивого разнотравья.

***Calamagrostis canescens* (Web.) Roth (C. lanceolata Roth)** — **вейник седеющий.** Встречается довольно часто. Отмечен почти во всех волжских водохранилищах, кроме Саратовского и Волгоградского. Растет

в верховьях заболачивающихся заливов и на сплавинах. Образует местами чистые заросли, чаще же растет пятнами в ассоциациях *Carex acuta*, *Equisetum fluviatile*, *Phalaroides arundinacea*.

***Calamagrostis epigeios* (L.) Roth.** — **лирик наземный.** Встречается часто, по всему району исследования. Растет неширокой полосой выше крупноосочников, иногда в поясе осок. Переносит непродолжительное затопление.

***Calamagrostis neglecta* (Ehrh.) Gaertn., Mey. et Scherb.** — **вейник незамечаемый.** Изредка встречается в водохранилищах Верхней и Средней Волги. Растет на заболоченных участках прибрежной зоны в фитоценозах гигрофильной растительности.

***Calamagrostis pseudophragmites* (Hall. fil.) Koel. [*C. glauca* (Bieb.) Trin.]** — **вейник ложнотростниковидный.** Встречается очень редко. Найден однажды в Волгоградском водохранилище в зал. Часовом Волгоградской обл. Образует небольшую заросль на сырой песчаной отмели. Растение редкое в Средней полосе европейской части СССР [20].

***Calamagrostis purpurea* (Trin.) Trin.** — **вейник пурпурный.** Встречается очень редко. Найден только в прибрежье Рыбинского водохранилища в заливах по р. Санжева и у кордонов Горловка и Веретье Дарвинского заповедника. Образует обширные односоставные заросли, заходит в воду на небольшую глубину.

***Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv.** — **луговик дернистый или щучка.** Довольно часто встречается по всему каскаду водохранилищ. Растет рассеянно в поясе крупноосочников.

***Beckmannia eruciformis* (L.) Host.** — **бекмания обыкновенная.** Встречается довольно редко. Для Ивановского водохранилища этот вид приводит В. А. Экзерцев [46], правда, гербарные сборы отсутствуют. В Рыбинском водохранилище в 1940 г. она введена в культуру А. П. Шенниковым [44] для залужения полосы периодического затопления и подтопления. Позднее опыты были прекращены, но она до сих пор распространяется в прибрежье самосевом. Имеются также опытные посадки в Горьковском водохранилище в заливе по р. Яхра [18]. Кроме того, отмечена в Саратовском водохранилище в заливе по р. Малый Иргиз. Больших зарослей не образует, и роль ее в зарастании мелководий волжских водохранилищ невелика.

***Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. (*P. communis* Trin.)** — **тростник обыкновенный, тростник южный.** Встречается очень часто, по всему каскаду. Растет по берегам, в открытых плесах, межостровных мелководьях, в верховьях заливов. Образует обычно чистые односоставные ассоциации. Занимает участки от уреза воды до глубины 100 см. Один из доминирующих видов в литорали искусственных водоемов.

***Eragrostis pilosa* (L.) Beauv.** — **полевица волосистая.** Встречается редко, в основном в водохранилищах Нижней Волги. Растет на песчаных отмелях и участках с нарушенным растительным покровом.

***Dactylis glomerata* L.** — **ежа сборная.** Встречается изредка, по всей территории „флоры”. Растет рассеянно по границе зоны временного затопления на сырых участках в поясе влаголюбивого разнотравья.

Poa annua L. — **мятлик однолетний**. Отмечается довольно часто, по всему каскаду водохранилищ. Растет по низким сырým берегам водоемов, на участках, подверженных кратковременному затоплению.

Poa palustris L. — **мятлик болотный**. Встречается очень часто, по всему району исследования. Растет рассеянно в поясе крупноосочников, хорошо переносит затопление.

Poa pratensis L. — **мятлик луговой**. Встречается изредка, по всем волжским водохранилищам. Растет рассеянно по границе зоны временного затопления в поясе крупноосочников.

Poa trivialis L. — **мятлик обыкновенный**. Отмечается довольно часто, по всему каскаду водохранилищ. Растет рассеянно в поясе влаголюбивого разнотравья. Более обилен в водохранилищах с колеблющимся уровнем — Рыбинском и Куйбышевском.

Catabrosa aquatica (L.) Beauv. — **поручейница водная**. Встречается очень редко, хотя отмечается как обычный вид [20]. Найдена только в Куйбышевском водохранилище — в Тургеневском заливе Ульяновской обл. Растет вдоль берега вместе с *Alopecurus aequalis* и *Oenanthe aquatica* на глубине около 20 см. Второе местонахождение — залив по р. Уса Куйбышевской обл.

Scolochloa festucacea (Willd.) Link. — **тростянка овсяничная**. Отмечена в литорали Ивановского, Угличского, Рыбинского и Куйбышевского водохранилищ. В Куйбышевском встречена один раз в заливе у с. Болгары Татарской АССР, на остальных — это довольно распространенный вид. Растет в заливах, открытых плёсах, образует устойчивые монодоминантные ассоциации. Приурочена к глубинам 70–80 см, к песчаным или илистым грунтам. Площади ее на волжских водохранилищах имеют тенденцию к расширению.

Glyceria fluitans (L.) R. Br. — **манник наплывающий**. Очень часто встречается на верхне- и средневолжских водохранилищах, на нижеволжских — реже. Растет на мелководных участках зоны временного затопления пятнами или в виде вкраплений в сообществах воздушно-водной растительности. Распространяется от уреза воды до глубины 30–50 см. Относится к пионерной растительности. Массового распространения достигает в начальный период становления растительного покрова мелководий искусственных водоемов.

Glyceria lithuanica (Gorski) Gorski — **манник литовский**. Встречается очень редко. Найден лишь в прибрежье Горьковского водохранилища в устье р. Мера Ивановской обл. Отмечается как редкое растение [20].

Glyceria maxima (Hartm.) Holmb. (*G. aquatica* (L.) Wahlenb.) — **манник большой**. Встречается очень часто, во всех водохранилищах, кроме Саратовского и Волгоградского. Растет в верховьях заливов, межостровных протоках, иногда в открытых мелководных плёсах. Образует чистые сообщества или как содоминант входит в ассоциации *Equisetum fluviatile* и осок. Приурочен к глубинам 20–80 см, максимально 100 см, к различным грунтам. Появляется в водохранилищах в первые годы после их наполнения и довольно быстро осваивает мелководную зону, вытесняя пионерную растительность. Способствует заболачиванию мелководий и образованию сплавин, продуцируя значительную фитомассу. Относится к числу доминантов.

***Glyceria plicata* (Fries) Fries (*G. turcomanica* Kom.)** — манник складчатый. Отмечается очень редко. Найден в Ивановском водохранилище у г. Конаково Калининской обл. на сырой песчаной отмели. Для области указывается впервые [3, 20, 26]. А. П. Белавская и Т. Н. Кутова [3] приводят этот вид для Рыбинского водохранилища как часто встречающийся. Однако нам найти это растение в Рыбинском водохранилище пока не удалось.

***Puccinellia distans* (Jacq.) Parl. (*Poa distans* Jacq.)** — бескильница расставленная. Встречается очень редко. Найдена только в Куйбышевском водохранилище в заливе по р. Уса Куйбышевской обл. в зарослях *Rumex maritimus* L.

***Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub. (*Zerna inermis* (Leyss.) Lindm, *Bromus inermis* Leyss.)** — коострец безостый. Встречается изредка. Отмечен на всех изученных водохранилищах. Растет по границе зоны временного затопления в поясе сорного разнотравья.

***Elytrogia repens* (L.) Nevski. (*Agropyron repens* (L.) Beauv.)** — пырей ползучий. Отмечается довольно часто, по всему району исследований. В первые годы после наполнения водохранилищ в массе развивается на мелководьях. По наблюдениям В. К. Богачева [5], довольно устойчив к затоплению, но постепенно заросли его изреживаются, и на более поздней стадии существования водохранилищ встречается как сопутствующий вид в ценозах влаголюбивого разнотравья.

CYPERACEAE — СОКОКОВЫЕ

***Cyperus fuscus* L.** — сыть бурая. Найдена в Куйбышевском и Волгоградском водохранилищах. В пределах этих водоемов встречается изредка, ценотическая роль ее невелика. Растет по сырым берегам и песчаным отмелям, начинает развиваться во второй половине лета после сработки уровня и обнажения субстрата. В. А. Экзерцев [46] указывает этот вид для Ивановского водохранилища, но гербарные сборы отсутствуют. Указание, вероятно, ошибочно.

***Cyperus glomeratus* L.** — сыть скученная. Встречается очень редко. В гербарии ИБВВ АН СССР хранятся сборы этого растения с Волгоградского водохранилища. Найдено В. А. Экзерцевым на левом берегу в 20 км ниже с. Горный Балыклей и на островах в 25 км ниже пос. Быково Волгоградской обл., в зоне временного затопления. В литературе [20] приводится единственное его местонахождение в области — район г. Красноармейска.

***Eriophorum latifolium* Норре.** — пушица широколистная. Встречается очень редко. Отмечена только в прибрежье Ивановского водохранилища [46].

***Eriophorum polystachyon* L. (*E. angustifolium* Honck.)** — пушица многоколосковая. Находят довольно часто в водоемах Верхней и Средней Волги. Растет в верховьях заболачивающихся заливов в сообществах осок или *Equisetum fluviatile*.

***Eriophorum vaginatum* L.** — пушица влагалищная. Встречается изредка. Отмечена в водохранилищах Верхней Волги. Растет в верховьях заливов по краю сплавин.

Holoschoenus vulgaris Link — **голосхенус обыкновенный**. Встречается очено редко. Зарегистрирован только в Волгоградском водохранилище в заливах в 20 км ниже с. Горный Балыклей и напротив с. Горная Пролейка Волгоградской обл. Растет рассеяннo в поясе влаголюбивого разнотравья.

Scirpus lacustris L. — **камыш озерный**. Встречается очень часто, по всему каскаду водохранилищ. Растет в заливах по рекам, в открытых мелководных плёсах. Образует чаще всего чистые односоставные сообщества. Занимает участки с глубинами от 30 до 150 см и илистыми грунтами. Принадлежит к числу основных ценозообразователей. В отдельных водохранилищах площади, занятые этим видом, значительны. Камыш озерный обладает способностью извлекать из воды и усваивать ряд органических веществ — индол, фенол и др. Поэтому его заросли играют важную роль в процессах самоочищения природных и сточных вод [55—57].

Scirpus radicans Schkuhr — **камыш укореняющийся**. Отмечается часто, по всему району „флоры”. Растет в верховьях заливов. Образует небольшие чистые заросли, чаще же встречается в виде вкраплений в сообществах осок, *Equisetum fluviatile*, *Glyceria maxima*. Приурочен к глубинам 10—70 см.

Scirpus sylvaticus L. — **камыш лесной**. Встречается довольно часто, по всем водохранилищам. Растет небольшими куртинками по берегам водоемов у воды или в воде на глубине 5—10 см. Ценотическая роль незначительна.

Scirpus supinus L. (*Schoenoplectus supinus* (L.) Palla). — **камыш раскидистый**. Встречается очень редко. Отмечен в Куйбышевском водохранилище у пос. Алексеевское Татарской АССР в зарослях гидрофитов (приводится впервые) [20]. Кроме того, найден в Волгоградском водохранилище в зал. Часовая Балка в 1,5 км выше ГЭС Волгоградской обл. в зарослях гидрофитов и на островах в 25 км южнее Быковых Хуторов этой же области в сообществе *Typha angustifolia*.

Scirpus tabernaemontani C. C. Gmel. — **камыш Табернемонтана**. Очень редок. Из водохранилищ Волжского каскада значительно чаще встречается в нижеволжских. П. Ф. Маевским [20] вид не указывается для Калининской и Ивановской областей. Нами найден в пределах Калининской обл. — в заливе у с. Красное (Угличское водохранилище), в Ивановской — на мелководье в 5 км выше г. Плёс (Горьковское водохранилище). Растет в заливах, на межкостровных мелководьях, в открытых плёсах чистыми куртинами на глубине от 40 до 120 см.

Bolboschoenus maritimus (L.) Palla — **клубнекамыш морской**. Очень редко встречается на водохранилищах Верхней и Средней Волги. Отмечен лишь на Горьковском водохранилище — в Костромском расширении Костромской обл. и на мелководье в 5 км выше г. Плёс Ивановской обл. В нижеволжских — обычный широко распространенный вид. Растет в верховьях заливов. Образует чистые заросли или в виде вкраплений встречается в сообществах воздушно-водной растительности. Приурочен к глубинам от 10 до 50 см к илистым или песчаным грунтам.

Bolboschoenus maritimus (L.) Palla var. **compactus** (Hoffm.) Egor. (**B. compactus** (Hoffm.) Drob.) — **клубнекамыш скученный**. Встречается изредка. Отмечен в водохранилищах Нижней Волги. Растет в тех же местообитаниях, что и предыдущий вид.

Blasmus compressus (L.) Panz.ex Link — **блисмус сжатый**. Встречается очень редко. Найден в Ивановском водохранилище в Харловском заливе, в Угличском — в заливе по р. Кашинка Калининской обл. Растет по границе зоны временного затопления в сообществах влаголюбивого разнотравья. В области растение редкое [26].

Dichostylis micheliana (L.) Ness — **дихостилис Микели**. Встречается редко. В гербарии ИБВВ АН СССР хранится несколько экземпляров этого вида с Волгоградского водохранилища (1. Волгоградская обл., у пос. Каменный Яр, VIII 1963, В. Экзерцев, Л. Лисицына; 2. Волгоградская обл., левый берег водохранилища в 25 км ниже пос. Быково, обводненная зона, IX 1960, В. Экзерцев, Л. Лисицына). В области растение редкое. В литературе [20] приводится единственное его местонахождение — район г. Красноармейска.

Mariscus hamulosus (Bieb.) Hooper (**Dichostylis hamulosa** (Bieb.) Ness.) — **марискус крючковатый**. Встречается очень редко. Определен нами из сборов, хранящихся в гербарии ИБВВ АН СССР (Волгоградское водохранилище, Волгоградская обл., левый берег острова в 25 км ниже пос. Быково, обводненная зона, IX 1960, В. Экзерцев, Л. Лисицына). О находке этого вида в Волгоградской обл. указывает В. А. Сагалаев [35]. В работах [20, 38] марискус крючковатый для области не приводится.

Eleocharis acicularis (L.) Roem.et Schult. — **ситняг игольчатый**. Встречается очень часто, по всем водохранилищам. Растет в литоральной зоне, заходя в воду на глубину до 50 см, местами образует обширные подводные луговины. При сработке уровня и обсыхании побережья продолжает вегетацию, цветет и плодоносит.

Eleocharis mamillata Lindb. fil. — **ситняг сосочковый**. Встречается очень редко, хотя во многих региональных определителях отмечается как обычный вид. Найден нами в Горьковском водохранилище в заливах по рекам Яхра Горьковской обл., Кешка и Немда Костромской обл. Для Костромской области приводится впервые [20]. Кроме того, отмечен в Угличском водохранилище в заливе по р. Нерль Калининской обл. В области растение редкое [26]. Растет пятнами в сообществах воздушно-водной растительности, заходя в воду на глубину 5–20 см.

Eleocharis ovata (Roth) Roem. et Schult. (**Scirpus ovatus** Roth) — **ситняг яйцевидный**. Встречается очень редко. Зарегистрирован только в Волжском плесе Рыбинского водохранилища на мелководье в районе пос. Борок Некоузского района и выше с. Кривец Мышкинского района Ярославской обл. Растет небольшими кустиками в ценозах *Alopecurus aequalis*, *Ranunculus sceleratus*, *Rumex maritimus*. Популяции этого вида, видимо, недолговечны, так как появляется он в побережье Рыбинского водохранилища периодически, обычно в годы с низким уровнем. Неблагоприятные условия переносит в виде семян. Семена

многих однолетников, накапливаясь в почве, долго сохраняют всхожесть даже под водой [33, 45].

***Eleocharis oxylepis* (Meinsh.) B. Fedtsch.** — **ситняг остроцешуйный.** Встречается очень редко. Найден в Волгоградском водохранилище в зал. Сухая балка Волгоградской обл. в зарослях гигрофитов. Приводится для средней полосы впервые [20].

***Eleocharis palustris* (L.) Roem. et Schult (E. *crassa* Fisch. et Mey. ex Zinserl., E. *intersita* Zinserl.)** — **ситняг болотный.** Находят очень часто, по всему каскаду водохранилищ. Растет по берегам, в верховьях заливов, образует разреженные чистые заросли или входит в состав фитоценозов *Sagittaria sagittifolia*, *Polygonum amphibium*, *Glyceria maxima* и других макрофитов. Занимает участки с глубинами от 0 до 60 см и песчаными или заиленными грунтами.

***Eleocharis uniglumis* (Link) Schult.** — **ситняг одноцешуйный.** Найден в Куйбышевском, Саратовском и Волгоградском водохранилищах. В первых двух — находки единичны, в последнем — встречается довольно часто. Растет по низким берегам, на участках, подверженных кратковременному затоплению.

***Carex acuta* L. (C. *gracilis* Curt.)** — **осока острая.** Встречается по всему району исследования, но неравномерно. В водохранилищах Верхней и Средней Волги — один из массовых видов, в водохранилищах Нижней Волги отмечается значительно реже. Растет по берегам и в верховьях заливов. Распространяется от уреза воды до глубины 50—60 см. Доминирующий вид прибрежно-водной растительности искусственных водоемов.

***Carex arthropiniquata* Schum.** — **осока сближенная.** Встречается очень редко. Найдена в Ивановском водохранилище в заливах Харловском и по р. Созь. Растет отдельными кочками по топким заболоченным участкам зоны временного затопления.

***Carex atherodes* Spreng. (C. *orthostachys* C. A. Mey.)** — **осока прямо-колосяя.** Встречается довольно часто в прибрежье Саратовского и Волгоградского водохранилищ. Растет по берегам у воды, иногда в воде на небольшой глубине. Ценотическая роль ее невелика, так как чистых зарослей она почти не образует.

***Carex aquatilis* Wahlb.** — **осока водяная.** Встречается изредка. Зарегистрирована в водохранилищах Верхней и Средней Волги. П. Ф. Маевским [20] для Костромской и Ивановской областей вид не указан. Нами же найден в заливах по рекам Кешка и Немда, в Костромском расширении Костромской обл. (Горьковское водохранилище), на мелководье в 5 км выше г. Плёс Ивановской обл. (Горьковское водохранилище). Растет пятнами среди других осок, заходит в воду на глубину до 50 см.

***Carex acutiformis* Ehrh.** — **осока заостренная.** Встречается очень редко. В. А. Экзерцев [46] включает ее в список флоры Ивановского водохранилища. Но гербарные сборы отсутствуют. Нами на этом водоеме она не найдена.

***Carex bohémica* Schreb. (C. *cyperoides* Murr.)** — **осока сытевидная.** Встречается очень редко. Зарегистрирована только в Рыбинском водохранилище на мелководье в районе пос. Борок Ярославской обл. и на территории Дарвинского заповедника в заливе по р. Горловке

Вологодской обл. Популяции осоки сытевидной недолговечны и сравнительно быстро исчезают [28]. Видимо, поэтому она в отдельные, чаще всего маловодные, годы дает вспьшки, в другие — не встречается совсем.

Carex caespitosa L. — **осока дернистая**. Встречается довольно часто, по всему каскаду водохранилищ. Растет в верховьях заливов кочками вместе с *C. acuta*, *C. nigra* и другими видами осок. Чистые заросли образует редко.

Carex cinerea Poll. (*C. canescens* L.) — **осока пепельно-серая**. Отмечена в водоемах Верхней и Средней Волги. Встречается изредка. Растет по берегам водохранилищ на сильно переувлажненных участках, иногда в воде в ценозах влаголюбивого разнотравья.

Carex contigua Норре (*C. lumnitzeri* Rouy) — **осока соседняя**. Встречается изредка, по всему региону. Растет в тех же местообитаниях, что и предыдущий вид, чистых зарослей не образует.

Carex diandra Schrank. — **осока двутычинковая**. Встречается изредка. Отмечена в водохранилищах Верхней и Средней Волги. Растет в верховьях заболачивающихся заливов в виде вкраплений в сообществах гигрофильной растительности.

Carex echinata Murr. (*C. stellulata* Good.) — **осока ежистоколючая**. Встречается изредка, в водохранилищах Верхней и Средней Волги. Растет рассеянно в поясе крупноосочников.

Carex elongata L. — **осока удлиненная**. Найдена в Ивановском водохранилище в заливе у д. Городище Калининской обл., в Угличском — в заливах по р. Кашинка и у д. Солоновки Калининской обл., в Рыбинском — в заливе по р. Санжева Вологодской обл. Растет в верховьях заливов по топким заболачивающимся участкам в сообществах вейников, *Glyceria fluitans*. Распространяется на глубину 5–10 см. Самостоятельных ассоциаций не создает.

Carex flava L. (*C. flavella* V. Krecz.) — **осока желтая**. Встречается часто, в водоемах Верхней и Средней Волги. Растет на сильно увлажненных участках зоны временного затопления вместе с другими видами осок.

Carex hirta L. — **осока коротковолосистая**. Встречается довольно часто, по всему каскаду водохранилищ. Растет по берегам водоемов у воды, реже в воде на небольшой глубине. Сколько-нибудь значительных зарослей не образует.

Carex lasiocarpa Ehrh. — **осока волосистоплодная**. Отмечена в Ивановском, Угличском и Рыбинском водохранилищах. Растет по глухим заболачивающимся заливам или по краю сплавин как сопутствующий вид в сообществах болотных растений.

Carex leporina L. — **осока заячья**. Встречается часто, по всем водохранилищам. Растет по низким сырым берегам в ценозах влаголюбивого разнотравья.

Carex melanostachya Bieb. ex Willd. — **осока черноколосая**. Найдена в Куйбышевском, Саратовском и Волгоградском водохранилищах. Встречается довольно часто. Растет по краю зарослей *Typha angustifolia*, *Phragmites australis*, других видов осок в виде вкраплений.

Carex nigra (L.) Reichard (*C. acuta* L.) — **осока черная**. Довольно часто встречается в водохранилищах Верхней и Средней Волги, на нижневолж-

ских значительно реже. Растет в верховьях заливов вместе с другими видами осок. Чистые заросли образует редко.

Carex panicea L. — **осока просьяная**. Встречается изредка, в водохранилищах лесной зоны. Растет рассеянно на сильно увлажненных участках зоны временного затопления в сообществах гигрофитов.

Carex praecox Schreb. — **осока ранняя**. Встречается изредка, по всему району исследования. Растет рассеянно по границе зоны временного затопления.

Carex pseudocyperus L. — **осока ложно-сыть**. Встречается часто, по всем водохранилищам, кроме Саратовского и Волгоградского. Растет в верховьях заливов по топким заболачивающимся участкам зоны временного затопления, постоянно присутствует на сплавинах. Чистых зарослей не образует.

Carex riparia Curt. — **осока береговая**. Встречается по всему каскаду водохранилищ, но неравномерно. В водоемах лесной зоны находки единичны. Так, в Иваньковском водохранилище она найдена лишь в Перетрусовском заливе у пристани Перетрусово Калининской обл., в Рыбинском — у м. Рожновский, в Горьковском — в заливах по рекам Касть и Кубань Костромской обл., а также на мелководе в 5 км выше г. Плёс Ивановской обл. Растет в виде вкраплений в ассоциациях *Phalaroides arundinacea*, *Equisetum fluviatile* и других видов осок. В Куйбышевском, Саратовском и Волгоградском водохранилищах — это обычный широко распространенный вид, местами замещающий *Carex acuta*. Растет в верховьях заливов, распространяется от уреза воды до глубины 40 см.

Carex rostrata Stokes (*C. inflata* auct. non Huds) — **осока вздутая**. Встречается очень часто, по всему району исследований. Растет в верховьях заболачивающихся заливов. Образует чистые ассоциации или как содоминант встречается в фитоценозах *Equisetum fluviatile*, *Carex acuta*, *Glyceria maxima*. Тяготеет к глубинам 40–60 см и торфянистым с большим количеством растительных остатков грунтам.

Carex rhynchophylla C. A. Mey. — **осока вздутоносая**. Встречается редко. Отмечена в водохранилищах Верхней Волги. Растет в верховьях заливов в виде вкраплений в сообществах крупноосочников.

Carex vesicaria L. — **осока пузырчатая**. Очень часто встречается в Иваньковском, Угличском, Рыбинском, Горьковском водохранилищах, в Куйбышевском, Саратовском и Волгоградском — значительно реже. Образует небольшие чистые заросли, но чаще растет в виде вкраплений в сообществах воздушно-водной растительности. Глубинная приуроченность 40–60 см, при сработке уровня развивается и вне воды.

Carex vulpina L. — **осока лисья**. Встречается часто, по всем волжским водохранилищам. Однако ценотическая роль ее невелика. Растет обычно как сопутствующий вид в фитоценозах гигрофитов.

ARACEAE — АРОИДНЫЕ

Acorus calamus L. — **айр обыкновенный, айрный корень**. Отмечен только в Иваньковском и Угличском водохранилищах, в литорали этих водоемов он встречается довольно часто. Растет в верховьях заливов, меж-

островных мелководьях. Образует обычно монодоминантные группировки. Тяготеет к глубинам 60–80 см и илистым грунтам. Нами найден в Угличском водохранилище в заливах у сел Княжево и Черкасово, в Греховом ручье Ярославской обл. (приводится впервые) [29, 31].

Calla palustris L. — **белокрыльник болотный**. Встречается часто, почти по всему каскаду водохранилищ, кроме Саратовского и Волгоградского. Растет в верховьях заболачивающихся заливов, образует чистые ценозы или входит в ассоциации *Equisetum fluviatile*, *Glyceria maxima*, *Menyanthes trifoliata*.

LEMNACEAE — РЯСКОВЫЕ

Spirodela polyrhiza (L.) Schleid. — **многокоренник обыкновенный**. Встречается очень часто, по всему району исследований. Растет под пологом воздушно-водных растений, местами плотным ковром покрывает свободную поверхность.

Lemna gibba L. — **ряска горбатая**. Довольно редкое растение в волжских водохранилищах. Найдена в Угличском водохранилище в заливе у д. Княжево Ярославской обл. В литературе [19, 32] были указания на произрастание ряски горбатой в Ярославской обл. Однако гербарные сборы отсутствовали, поэтому в „Определитель растений Ярославской области” [29, 31] этот вид не включен. В Куйбышевском водохранилище встречена в заливе по р. Черемшан Ульяновской обл. (приводится впервые) [30]. На Сараловском участке этого же водохранилища ряску горбатую находили И. Д. Голубева и Т. Л. Шпак [8]. Отмечена в Волгоградском водохранилище в заливе по р. Пичуга Волгоградской обл. В области растение редкое [20]. Растет в тех же местообитаниях, что и все ряски.

Lemna minor L. — **ряска малая**. Встречается очень часто, по всему каскаду водохранилищ. Растет обычно вместе с многокоренником, но в меньшем обилии.

Lemna trisulca L. — **ряска трехдольная**. Встречается часто, во всех водохранилищах. Растет в защищенных от волноветрового воздействия мелководьях вместе с *Ceratophyllum demersum*, *Elodea canadensis*, рдестами. В массе развивается во вновь созданных водохранилищах [10, 46]. Позднее количество ее резко сокращается.

JUNCACEAE — СИТНИКОВЫЕ

Juncus articulatus L. (*J. lampocarpus* Ehrh. ex Hoffm.) — **ситник членистый**. Встречается часто, по всему району исследований. Растет по низким сырым берегам в ценозах гигрофильной растительности. Хорошо переносит затопление.

Juncus atratus Кроск. — **ситник черный**. В изучаемом регионе вид редкий. Найден в Куйбышевском водохранилище в заливе у с. Болгары

Татарской АССР. В Саратовском водохранилище этот вид находили В. А. Экзерцев и В. И. Артеменко [47].

***Juncus bufonius* L. — ситник лягушачий.** Встречается часто, по всему району „флоры”. Растет рассеянно по низким, подверженным кратковременному затоплению берегам, а также на участках с нарушенным растительным покровом.

***Juncus compressus* Jacq. — ситник сплюснутый.** Встречается часто, по всему каскаду водохранилищ. Растет на низких сырых берегах, песчаных отмелях, у воды, иногда в воде на небольшой глубине.

***Juncus conglomeratus* L. (*J. leersii* Marss.) — ситник скученный.** Встречается изредка в водохранилищах Верхней и Средней Волги. Растет по низким сырым берегам водоемов в поясе гигрофильной растительности.

***Juncus effusus* L. — ситник развесистый.** Встречается довольно часто в водохранилищах Верхней и Средней Волги. Растет отдельными кустами по берегам водоемов у воды, иногда в воде на небольшой глубине.

***Juncus filiformis* L. — ситник нитевидный.** Встречается часто, по всему району исследований. Растет рассеянно по низким сырым берегам, подверженным кратковременному затоплению, на песчаных отмелях в ценозах *Phalaroides arundinacea*, *Eleocharis palustris*, осочнике, заходит в воду на глубину до 20–40 см.

***Juncus geniculatus* Schrank (*J. fusco-ater* Schreb.) — ситник коленчатый.** Отмечен в водохранилищах лесной зоны, причем в Рыбинском встречается довольно часто, в прочих — изредка. Растет по границе зоны временного затопления в ценозах влаголюбивого разнотравья. Переносит довольно продолжительное затопление.

***Juncus gerardii* Lois. — ситник Жерарда.** Встречается очень редко. Отмечен только в Саратовском водохранилище в заливе по р. Малый Иргиз Саратовской обл. и на мелководье в районе сел Нижнее и Верхнее Сызранское Куйбышевской обл. в зарослях гигрофитов.

***Juncus inflexus* L. (*J. glaucus* Ehrh.) — ситник членистый.** Встречается очень редко. Зарегистрирован лишь в Волгоградском водохранилище в зал. Меловой овраг Волгоградской обл. Растет на сыром песчаном грунте.

***Juncus tenuis* Willd. (*J. macer* S. F. Gray) — ситник тонкий.** Встречается очень редко. Найден однажды на Ивановском водохранилище в заливе у пристани Коровино Калининской обл. (приводится впервые) [20, 26]. Этот заносный и редкий до недавнего времени вид в настоящее время интенсивно расселяется по территории европейской части СССР [38].

LILIACEAE — ЛИЛЕЙНЫЕ

***Allium angulosum* L. — лук угловатый.** Встречается изредка, по всем водохранилищам. Растет рассеянно по низким сырым берегам в поясе влаголюбивого разнотравья.

IRIDACEAE — КАСАТИКОВЫЕ

***Iris sibirica* L. — касатик сибирский.** Растение редкое в изучаемом регионе. Найдено в Горьковском водохранилище в заливе в 5 км выше

г. Костомы Костромской обл., в Куйбышевском — на мелководье по р. Кама выше г. Чистополя Татарской АССР, в Саратовском — в заливе по р. Чапаевка и на мелководье выше Сызранского моста Куйбышевской обл. Растет рассеянно по границе зоны временного затопления в ценозах влаголюбивого разнотравья.

Iris pseudacorus L. — **касатик водяной**. Встречается часто, по всему каскаду водохранилищ. Растет в верховьях заболачивающихся заливов в виде вкраплений в ценозах *Equisetum fluviatile*, *Carex acuta*, *C. rostrata*, *Glyceria maxima*, *Phalaroides arundinacea*. Хорошо переносит затопление. Развивается на глубине до 40 см и илистых или торфянистых грунтах. Довольно устойчив к действию различных веществ, загрязняющих водоемы, выполняет важную роль в самоочищении вод.

ORCHIDACEAE — ОРХИДНЫЕ

Dactylorhiza incarnata (L.) Soo. (*Orchis incarnata* L.) — **пальчатокоренник мясокрасный**. Изредка встречается в зоне временного затопления водохранилищ лесной зоны. Растет рассеянно в ценозах гигрофильной растительности.

DICOTYLEDONEAE — ДВУДОЛЬНЫЕ SALICACEAE — ИВОВЫЕ

Ивы распространены по всему Волжскому каскаду, но в водохранилищах лесной зоны они встречаются значительно чаще, чем степной и полупустынной зон. Растут по берегам водоемов, наступая на пояс осочников, местами их вытесняя, как например в Ивановском и Угличском водохранилищах [50]. Ниже приводим список ив, зарегистрированных на мелководьях волжских водохранилищ: *Salix acutifolia* Willd — ива остролистная, *S. alba* L. — ива белая, *S. aurita* L. — ива ушастая, *S. caprea* L. — ива козья, *S. cinerea* L. — ива пепельная, *S. dasyclados* Wimm (*S. burjatica* Nas.) — ива шерстистопобеговая, *S. fragilis* L. — ива ломкая, *S. lapponum* L. — ива лапландская, *S. myrsinifolia* Salisb. (*S. nigricans* Smith.) — ива мирзинолистная или чернеющая, *S. pentandra* L. — ива пяти-тычинковая, *S. phylicifolia* L. — ива филиколистная, *S. rosmarinifolia* L. — ива розмаринолистная, *S. starkeana* Willd. (*S. depressa* L.) — ива Старка, *S. triandra* L. — ива трехтычинковая, *S. viminalis* L. (*S. gmelinii* Pall, *S. rossica* Nas.) — ива корзиночная.

URTICACEAE — КРАПИВНЫЕ

Urtica dioica L. — **крапива двудомная**. Встречается изредка в водохранилищах Верхней и Средней Волги. Растет в верховьях заливов в ивниках и ольховых топях, а также по краю зарослей осок.

Aristolochia clematitis L. — **кирказон обыкновенный**. Встречается изредка, по всему району исследований. Растет в верховьях заливов и ввяхах, ольховниках, осочниках на переувлажненном грунте.

POLYGONACEAE — ГРЕЧИШНЫЕ

Rumex acetosa L. — **щавель обыкновенный или кислый**, *R. acetosella* L. — **щавель малый или щавелек**. Оба вида изредка встречаются по всему району „флоры”. Растут по берегам водоемов, на участках с нарушенным растительным покровом, в ценозах влаголюбивого разнотравья. Чаще можно встретить их на мелководных водохранилищах с нестабильным уровнем.

Rumex aquaticus L. — **щавель водный**. Встречается часто, по всему каскаду водохранилищ. Растет в верховьях заливов как сопутствующий вид в большинстве ассоциаций воздушно-водных растений, заходит в воду на глубину до 20–40 см.

Rumex crispus L. — **щавель курчавый**. Встречается изредка, по всему региону. Растет единичными экземплярами по берегам водоемов у воды или в воде на небольшой глубине.

Rumex confertus Willd. — **щавель густой**. Встречается довольно часто, по всему каскаду водохранилищ. Растет в верховьях заливов и по берегам водоемов в поясе крупноосочников. Хорошо переносит затопление.

Rumex hydrolapathum Huds. — **щавель прибрежный**. Встречается изредка. Зарегистрирован почти во всех волжских водохранилищах, кроме Волгоградского. Растет в верховьях заливов на топких заболоченных участках. Чистых зарослей не образует. Отмечается обычно как сопутствующий вид в сообществах *Equisetum fluviatile*, *Carex acuta*, *C. rostrata*, *Glyceria maxima*. Тяготеет к глубинам 40–60 см и торфянистым грунтам.

Rumex maritimus L. — **щавель приморский**. Встречается часто, по всему району исследований. Большей частью растет единичными экземплярами в поясе гигрофильной растительности. Лишь в водохранилищах с колеблющимся уровнем в маловодные годы образует чистые или мозаичные ценозы с *Alopecurus aequalis*, *Ranunculus sceleratus*. Распространяется от уреза воды до глубины 10–20 см, максимально 50 см.

Rumex marschallianus Reichb. — **щавель Маршалла**. Встречается очень редко. Найден лишь в Волгоградском водохранилище на острове в 25 км южнее Быковых Хуторов Волгоградской обл. в сообществе *Typha angustifolia*.

Rumex pseudonatronatus (Borb.) Borb. ex Murb. — **щавель ложносолончаковый**. Встречается редко. Зарегистрирован в Ивановском водохранилище в заливе по р. Сосца у д. Хорошево Калининской обл., в Горьковском — в заливе по р. Мера Ивановской обл. и на острове в устье р. Костромы Костромской обл. Растет единичными экземплярами в поясе крупноосочников.

Rumex stenophyllus Ledeb. (*R. ussuriensis* Losinsk.) — **щавель узколистный**. Встречается редко. Отмечен в Куйбышевском водохранилище в заливе по р. Свияга Татарской АССР, в Волгоградском — в верховьях залива по р. Еруслан выше д. Беляевка Саратовской обл., в заливах Сухая Балка и по р. Сестренка Волгоградской обл. Растет рассеянно в ценозах гигрофильной растительности.

Rumex thyrsoiflorus Fingerh. — **щавель пирамидальный**. Встречается изредка, на водохранилищах лесной зоны. Растет на участках с нарушенным растительным покровом, подверженных кратковременному затоплению.

Rumex ucranicus Fisch. ex Spreng. — **щавель украинский**. Встречается редко. Найден в Куйбышевском водохранилище в заливе по р. Уса Куйбышевской обл. на обсохшем участке зоны временного затопления В. А. Экзерцевым (гербарий ИБВВ АН СССР). В районе Сараловского участка Волжско-Камского заповедника этого же водохранилища он собран И. Д. Голубевой [7]. В Волгоградском водохранилище в зал. Часовая Балка Волгоградской обл. собран В. А. Экзерцевым (гербарий ИБВВ АН СССР). Нами этот вид найден в Волгоградском водохранилище в 10 км выше г. Маркс Саратовской обл. на сырой песчаной отмели.

Polygonum amphibium L. — **горец земноводный**. Встречается очень часто, по всему каскаду водохранилищ. Появляется в них с первых лет их существования. Поселяется в открытых плёсах, верховьях заливов, на заостровных мелководьях, занимая участки с глубинами от 50 до 120 см, максимально 160 см. Образует чистые сообщества или входит в ассоциации *Nuphar lutea*, *Equisetum fluviatile*, *Carex acuta*, рдестов. Встречается в 2 формах — водной и наземной.

Polygonum aviculare L. — **горец птичий**. Встречается часто, по всему району „флоры”. Растет по берегам водоемов на участках с нарушенным растительным покровом в поясе сорного разнотравья.

Polygonum bistorta L. — **горец змеиный, горлец**. Встречается довольно часто в верхне- и средневожских водохранилищах, реже — в нижневожских. Растет рассеянно в поясе крупноосочников.

Polygonum hydropiper L. — **горец перечный или водяной перец**. Встречается часто, по всему каскаду. Обитает в верховьях заливов в зарослях осок, *Equisetum fluviatile*, *Glyceria maxima*, заходя в воду на глубину до 20 см. Хорошо переносит продолжительное затопление. Начинает вегетацию под водой. Дальнейшее развитие происходит или в воде, или на обсохшем после спада воды грунте.

Polygonum lapathifolium L. (*P. nodosum* Pers.) — **горец щавелелистный**. Встречается часто, по всему району „флоры”. Растет по низким берегам в сообществах гигрофильной растительности. В водохранилищах южной зоны иногда образует разреженные чистые заросли на глубине 15–20 см на разбухшем черном иле.

Polygonum minus Huds. — **горец малый**. Встречается довольно часто, по всему каскаду водохранилищ. Обитает в верховьях заливов. Оптимальные условия произрастания — сырые затененные участки, но развивается нормально и в воде на глубине до 80 см. Растет пятнами разной величины обычно вместе с *Galium palustre*, *Veronica scutellata*, *Potamogeton gramineus*.

Polygonum persicaria L. — **горец почечуйный**. Встречается изредка, в основном в Куйбышевском, Саратовском, Волгоградском водохранилищах. Растет по низким затопляемым берегам и в верховьях заливов. В Волгоградском водохранилище отмечались небольшие чистые заросли на глубине 10–15 см на разбухшем черном иле. Чаще же растет как сопутствующий вид в фитоценозах прибрежно-водной растительности.

Polygonum scabrum Moench. — **горец шероховатый**. Встречается часто по всему району исследования. Растет по берегам водоемов на участках с нарушенным растительным покровом в ценозах сорного разнотравья. Обилен в маловодные годы в водохранилищах с нестабильным летним уровнем.

CARYOPHYLLACEAE — ГВОЗДИЧНЫЕ

Stellaria crassifolia Ehrh. — **звездчатка толстолистная**. Встречается очень редко. В. А. Экзерцев [46] приводит ее для Ивановского водохранилища. Е. В. Лукина [18] находила звездчатку толстолистную в Горьковском водохранилище в заливе по р. Яхре. Нами этот вид в волжских водохранилищах не найден.

Stellaria graminea L. — **звездчатка злаковая**. Встречается изредка в водохранилищах Верхней и Средней Волги. Растет рассеянно по краю зарослей осок.

Stellaria palustris Retz. — **звездчатка болотная**. Встречается часто, по всему каскаду водохранилищ. Растет в верховьях заливов как ингредиент в большинстве ассоциаций воздушно-водных растений. Хорошо переносит длительное затопление.

Myosoton aquaticum (L.) Moench (**Malachium aquaticum** (L.) Fries) — **мягковолосник водный**. Встречается во всех водохранилищах, но в водоемах южной зоны значительно чаще, чем северной. Обитает в верховьях заливов в зарослях амфибийных растений. Хорошо переносит затопление, распространяется от уреза воды до глубины 20–40 см.

Cerastium holosteoides Fries (**C. caespitosum** Gilib.) — **ясколка дернистая**. Встречается изредка. Отмечена в водохранилищах Верхней и Средней Волги. Растет по низким сырым берегам в ценозах сорного разнотравья и растений-временников.

Sagina nodosa (L.) Fenzl — **мшанка узловатая**. Встречается изредка в водохранилищах Верхней и Средней Волги. Растет на сырых песчаных отмелях, а также на участках с нарушенным растительным покровом.

Sagina procumbens L. — **мшанка лежачая**. Найдена Е. В. Лукиной [18] в заливе по р. Яхре Горьковского водохранилища Горьковской обл. в прибрежных растительных сообществах на уплотненном илистом грунте.

Nymphaea candida J. et C. Presl. — **кувшинка чистобелая**. В водохранилищах Волжского каскада распространена неравномерно: часто встречается в литорали Иваньковского, Угличского, Рыбинского, Горьковского, в Куйбышевском — изредка, в Саратовском — не найдена, в Волгоградском отмечена только в зал. Грязнуха Саратовской обл. Растет в заливах по рекам, в мелководных плёсах, занимает экотопы с глубинами 150–200 см и илистыми грунтами. Образует чистые ассоциации или смешанные с *Nuphar lutea*, *Potamogeton natans*, *Stratiotes aloides*.

Nuphar lutea (L.) Smith. — **кубышка желтая**. Как и предыдущий вид, распространена в исследуемом районе неравномерно. Часто встречается в верхне- и средневолжских водохранилищах, в нижневолжских — редкий вид. В Саратовском водохранилище найдена лишь в мелководье у г. Сызрань Куйбышевской обл., в Волгоградском — в зал. Грязнуха Саратовской обл. Растет в заливах по рекам, в мелководных плёсах, в „слепых” заливчиках. Образует чистые сообщества или смешанные с *Nymphaea candida*, *Potamogeton natans*, *Equisetum fluviatile*, *Scirpus lacustris*. Глубинная приуроченность — 120–200 см.

Nuphar pumila (Timm) DC. — **кубышка малая**. Встречается очень редко. Найдена в Иваньковском водохранилище в Федоровском заливе Калининской обл., и Горьковском — в Костромском расширении Костромской обл. Это новые местонахождения кубышки малой в Калининской и Костромской областях [20, 25]. Кубышка малая очень чувствительна к загрязнению и исчезает из сильно эвтрофированных водоемов [53].

CERATOPHYLLACEAE — РОГОЛИСТНЫЕ

Ceratophyllum demersum L. — **роголистник темнозеленый**. Встречается очень часто, по всему каскаду водохранилищ. Растет в защищенных от волнобоя мелководьях. Образует чистые заросли, в которых растения иногда занимают всю толщу воды. Чаше встречается небольшими пятнами в ценозах различных погруженных и полупогруженных растений. Глубинная приуроченность — от 40 до 130 см.

Ceratophyllum submersum L. — **роголистник светлозеленый**. Встречается очень редко. Отмечен только в Волгоградском водохранилище у с. Мордово в 45 км ниже г. Саратова Саратовской обл. Для области указывается впервые [20]. Растение редкое в Средней полосе европейской части СССР [42].

RANUNCULACEAE — ЛЮТИКОВЫЕ

Caltha palustris L. — **калужница болотная**. Часто встречается в Иваньковском, Угличском, Рыбинском, Горьковском водохранилищах, в водохранилищах степной и полупустынной зон находки ее единичны.

Растет в верховьях заливов по выпадающим ручьям и речкам. Начинает вегетацию и цветет одной из первых. Весной образует разреженные чистые заросли и дает желтый аспект фитоценозов гидрофитов. Летом же бывают заметны лишь отдельные листья в зарослях *Equisetum fluviatile*, *Phalaroides arundinacea*, *Glyceria maxima* и осок. Приурочена к глубинам от 10 до 50 см.

***Batrachium circinatum* (Sibth.) Spach (*Ranunculus circinatus* Sibth., *Batrachium foeniculaceum* (Gilib.) V. Krecz.)** — **шелковник жестколистный**. Встречается в верхне- и средневолжских водохранилищах часто, значительно реже — в нижеволжских. Растет в защищенных мелководьях. Образует небольшие по площади чистые заросли, чаще же обитает в сообществах *Myriophyllum spicatum*, *Nuphar lutea*, а также рдестов. Приурочен к биотопам с глубинами 80–100 см и илистыми грунтами. В водохранилищах с нестабильным уровнем при быстром летнем его падении шелковник жестколистный образует наземную форму.

***Batrachium divaricatum* (Schränk) Wimm. (*Ranunculus divaricatus* Schränk)** — **шелковник расходящийся**. Находки этого вида в литорали волжских водохранилищ немногочисленны: в Ивановском водохранилище — в Федоровском заливе Калининской обл., в Угличском — в заливе у д. Княжево Ярославской обл., в Горьковском — в заливе по р. Шача Костромской обл. Обитает на защищенных мелководьях в зарослях гидрофитов на глубине от 40 до 100 см.

***Batrachium eradicatum* (Laest.) Fries (*Ranunculus eradicatus* (Laest) F. Johansen)** — **шелковник неукореняющийся**. Встречается очень редко. Найден в Горьковском водохранилище в заливе по р. Унжа Костромской обл. и на мелководье выше г. Плёс Ивановской обл., в Куйбышевском — на мелководье выше с. Сорочьи Горы Татарской АССР. Приурочен к тем же биотопам, что и предыдущий вид.

***Batrachium kauffmannii* (Clerc) V. Krecz. (*Ranunculus kauffmannii* Clerc)** — **шелковник Кауффмана**. Растение в исследуемом районе довольно редкое. Зарегистрировано в Ивановском водохранилище в заливе у с. Городня Калининской обл., в Горьковском — в заливах по рекам Унжа Костромской обл. и Санихта Горьковской обл. Растет в верховьях заливов небольшими пятнами в ценозах погруженной растительности на глубине 30–80 см.

***Batrachium trichophyllum* (Chaix) Bosch (*Ranunculus trichophyllum* Chaix)** — **шелковник волосистый**. Встречается очень редко. Найден в прибрежной зоне Рыбинского водохранилища на мелководье в районе пос. Борок Некоузского района Ярославской обл. и на речном участке Шекснинского плёса выше г. Череповца Вологодской обл. В Ярославской обл. растение очень редкое. Приводится лишь одно местонахождение этого растения [31]. Кроме того, найден в Волгоградском водохранилище в зал. Горный Балыклей Волгоградской обл. (приводится впервые) [20]. Растет на защищенных от волнобоя мелководьях в зарослях гидрофитов.

***Ranunculus acris* L. (R. acer. auct.)** — **лютик едкий**. Встречается изредка, по всему району „флоры”. Растет рассеянно в поясе крупноосочников.

***Ranunculus flammula* L.** — лютик жгучий, прыщенец. Отмечен в водохранилищах лесной зоны — Ивановском, Угличском, Рыбинском и Горьковском, причем наиболее часто встречается на мелководьях Рыбинского водохранилища, в других — находки немногочисленны. Лютик жгучий обладает широкой экологической пластичностью. Растет как в воде, так и на суше. Т. Н. Кутова [11, 12], наблюдавшая за развитием водной растительности Рыбинского водохранилища в первые годы после его наполнения, отмечает, что он встречается в 3 формах: наземной, мелководной, на глубине 20–30 см, и глубоководной, на глубине 80–100 см. В Рыбинском водохранилище образует местами небольшие чистые заросли, в остальных — растет в виде вкраплений в ценозах гигрофильной растительности.

***Ranunculus gmelinii* DC.** — лютик Гмелина. Встречается очень редко. В гербарии ИБВВ АН СССР хранятся сборы этого растения с Рыбинского водохранилища (1. Мелководье по р. Себла, левый берег у выхода в водохранилище, 23 VII 1953, А. М. Леонтьев; 2. окрестности пос. Борок у будки бакенщика, заросли канареечника, 25 VII 1956, коллектор неизвестен; 3. мелководье по р. Осинка 12 VIII 1956, Кузнецова; 4. мелководье у д. Васильевское 4 IX 1956, А. М. Леонтьев, Т. Посохина). Есть и более поздние указания на произрастание лютика Гмелина в прибрежье Рыбинского водохранилища, когда он встречался на водоеме повсюду [3, 34]. Но в последние годы найти этот вид в Рыбинском водохранилище не удается. Не встречен он и в остальных водохранилищах Волги.

***Ranunculus lingua* L.** — лютик длиннолистный. Отмечен в литорали Ивановского, Угличского и Куйбышевского водохранилищ, причем в Куйбышевском встречен однажды в заливе по р. Шешма выше г. Чистополя Татарской АССР, в остальных — довольно распространенный вид. Растет в верховьях заболачивающихся заливов рассеянно в ассоциациях воздушно-водных растений. Приурочен к глубинам 60–80 см и вязким торфянистым или илистым грунтам.

***Ranunculus repens* L.** — лютик ползучий. Встречается часто, по всему району „флоры”. Растет по низким берегам и в верховьях заливов в зарослях гигрофитов. Хорошо переносит продолжительное затопление, начинает вегетировать под водой, но полностью развивается и зацветает после спада воды.

***Ranunculus reptans* L.** — лютик стелющийся. Отмечен в прибрежье Угличского и Рыбинского водохранилищ. Приурочен к обсыхающим песчаным отмелям, но нередко встречается и в воде на глубине до 60 см. В последнем случае образует глубоководную форму с очень узкими листьями и почти не цветущую. Наземная форма цветет и плодоносит. Растет вместе с *Eleocharis acicularis*, *Limosella aquatica* L.

***Ranunculus sceleratus* L.** — лютик ядовитый. Встречается часто, по всему каскаду водохранилищ. Растет по низким сырым берегам, в верховьях заливов в сообществах гигрофитов. Обилен в водохранилищах с нестабильным уровнем, где в маловодные годы образует мозаичные фитоценозы с *Alopecurus aequalis*, *Rumex maritimus*, *Rorippa palustris*, *R. amphibia*.

***Thalictrum flavum* L.** — **василистник желтый.** Встречается часто по всему району исследований.

***Thalictrum lucidum* L. (*T. angustifolium* auct.)** — **василистник светлый.** Зарегистрирован в Ивановском, Угличском и Рыбинском водохранилищах. Растение довольно обычное в литорали этих водоемов.

***Thalictrum minus* L.** — **василистник малый.** Встречается редко. Отмечен почти во всех волжских водохранилищах, кроме Ивановского и Рыбинского.

***Thalictrum simplex* L.** — **василистник простой.** Встречается изредка. Найден в прибрежье Ивановского, Угличского, Рыбинского, Горьковского и Волгоградского водохранилищ.

Все виды василистников обитают в поясе крупноосочников, заходя в воду на небольшую глубину. Чистых зарослей не образуют, растут обычно единичными особями или группами. Ценотическая роль их невелика.

BRASSICACEAE (CRUCIFERAE) — КАПУСТНЫЕ (КРЕСТОЦВЕТНЫЕ)

***Rorippa amphibia* (L.) Bess.** — **жерушник земноводный.** Встречается очень часто по всему региону. Растет на защищенных мелководьях, в верховьях заливов пятнами в сообществах воздушно-водных растений. Приурочен к участкам с глубинами от уреза воды до 60 см. Относится к пионерной растительности. Сразу после наполнения водохранилищ появляется в массе, позднее вытесняется другими видами.

***Rorippa anceps* (Wahlenb.) Reichenb.** — **жерушник обоюдоострый.** Встречается очень редко. В гербарии ИБВВ АН СССР имеются сборы этого вида с Рыбинского водохранилища.

***Rorippa austriaca* (Crantz) Bess.** — **жерушник австрийский.** Зарегистрирован И. Д. Голубевой [7] на мелководьях Куйбышевского водохранилища в районе Сараловского участка Волжско-Камского заповедника.

***Rorippa brachycarpa* (C. A. Mey) Nauk.** — **жерушник короткоплодный.** Встречается изредка. Отмечен в прибрежье Куйбышевского, Саратовского и Волгоградского водохранилищ. Растет рассеянно по берегам заливов в зарослях влаголюбивого разнотравья.

***Rorippa palustris* (L.) Bess. (*R. islandica* auct.)** — **жерушник болотный.** Встречается часто по всему каскаду водохранилищ. Растет по берегам водоемов в верховьях заливов в поясе амфибийной растительности. Хорошо приспособлен к колебаниям уровня и наиболее широко распространен в водохранилищах с непостоянным уровнем — Рыбинском и Куйбышевском. В маловодные годы образует разреженные мозаичные ценозы с *Alopecurus aequalis*, *Rumex maritimus*, *Ranunculus sceleratus*. Распространяется от уреза воды до глубины 40 см.

***Rorippa sylvestris* (L.) Bess.** — **жерушник лесной.** Встречается изредка в водохранилищах Верхней и Средней Волги. Растет единичными особями в поясе осок, у воды, иногда в воде на небольшой глубине.

Cardamine amara L. — сердечник горький. Встречается очень редко. Собран нами в Угличском водохранилище в заливе выше с. Княжево Ярославской обл., в Горьковском — в заливе по р. Санихта выше г. Чкаловска Горьковской обл. В Яхринском заливе этого же водохранилища сердечник горький находила Е. В. Лукина [18]. Растет по топким заболачивающимся участкам в виде вкраплений в сообществах *Carex acuta*, *Glyceria maxima*, *Calla palustris*.

Cardamine pratensis L. — сердечник луговой. Часто встречается в верхне- и средневолжских водохранилищах, в нижневолжских не найден. Растет по низким сырым берегам и в верховьях заливов в поясе гигрофильной растительности. Хорошо переносит затопление.

SAXIFRAGACEAE — КАМНЕЛОМКОВЫЕ

Chrysosplenium alternifolium L. — селезеночник очереднолистный. Изредка встречается в водохранилищах Верхней Волги. Растет по ольховым топям, впадающим ручьям и речкам обычно вместе с *Caltha palustris* L. на глубине до 20 см.

PARNASSIACEAE — БЕЛОЗОПОВЫЕ

Parnassia palustris L. — белозор болотный. Довольно часто отмечается в водохранилищах Верхней Волги. Растет по границе зоны временного затопления в ценозах влаголюбивого разнотравья.

ROSACEAE — РОЗОЦВЕТНЫЕ

Comarum palustre L. — сабельник болотный. Встречается очень часто, почти по всему каскаду водохранилищ, не найден только в Саратовском и Волгоградском. Растет в верховьях заболачивающихся заливов и на сплавинах рассеянно или небольшими пятнами в сообществах воздушно-водной растительности.

Potentilla anserina L. — лапчатка гусиная. Встречается часто, по всем водохранилищам. Растет по низким сырым берегам, а также на участках с нарушенным растительным покровом. Переносит непродолжительное затопление.

Potentilla erecta (L.) Raeusch. — лапчатка прямостоячая, калган. Встречается изредка. Отмечен в водохранилищах Верхней Волги. Растет по сырым берегам рассеянно в поясе крупноосочников.

Potentilla norvegica L. — лапчатка норвежская. Встречается довольно часто, по всему району „флоры”. Растет по сырым песчаным берегам, отмелям, в фитоценозах гигрофильной растительности. Чаше отмечается в водохранилищах с нестабильным летним уровнем в маловодные годы.

Potentilla supina L. — лапчатка лежащая. Отмечена в прибрежье Куйбышевского и Волгоградского водохранилищ. Вид здесь довольно

обычный. Растет по границе зоны временного затопления в поясе сорного разнотравья.

***Geum rivale* L. — гравилат речной.** Изредка встречается в водохранилищах Верхней и Средней Волги. Растет рассеянно по краю зарослей крупноосочников.

***Filipendula denudata* (Presl.) Fritsch — лабазник обнаженный.** Встречается часто, по всему каскаду водохранилищ. Растет по берегам водоемов и в верховьях заливов. Обитает в фитоценозах осок, *Equisetum fluviatile*, *Phalaroides arundinacea*, нередко в воде на небольшой глубине.

***Filipendula ulmaria* (L.) Maxim. — лабазник вязолистный.** В волжских водохранилищах встречается очень редко. Найден только в Куйбышевском водохранилище, в заливе по р. Шешма выше г. Чистополя Татарской АССР в зарослях *Carex acuta* и *Phalaroides arundinacea*.

***Filipendula vulgaris* Moench (F. hexapetala Gilib.) — лабазник обыкновенный.** Отмечен в Куйбышевском водохранилище. В годы с высоким уровнем воды он попадает в зону затопления. Растет рассеянно у воды, иногда в воде на небольшой глубине в зарослях гигрофильной растительности.

***Sanguisorba officinalis* L. (S. glandulosa Kom.) — кровохлебка лекарственная.** Встречается изредка. Найдена в Куйбышевском, Саратовском, Волгоградском водохранилищах. Растет рассеянно в поясе гигрофильной растительности или осок на сильно переувлажненном грунте.

FABACEAE (LEGUMINOSAE) — БОБОВЫЕ (МОТЫЛЬКОВЫЕ)

***Vicia angustifolia* Reichard. — горошек узколистый, V. cracca L. — горошек мышиный, V. sepium L. — горошек заборный.** Встречаются изредка, по всем волжским водохранилищам. Растут единично в зарослях крупноосочников.

***Trifolium fragiferum* L. (Galearia fragifera (L.) C. Presl.) — клевер земляничный.** Отмечен лишь в Волгоградском водохранилище в заливах Горная Пролейка и Песчаный Волгоградской области. Растет по низким берегам у воды в сообществах влаголюбивого разнотравья.

***Trifolium repens* L. — клевер ползучий.** Встречается изредка, по всему району „флоры”. Растет по низким сырым берегам в сообществах влаголюбивого разнотравья.

***Lathyrus palustris* L. — чина болотная.** Встречается очень редко. Отмечена в Рыбинском водохранилище в районе Бор-Тимонинского кордона Дарвинского заповедника, в Горьковском — в Костромском расширении Костромской обл. Обитает в поясе крупноосочников. Растет обычно единичными особями.

***Lathyrus pratensis* L. — чина луговая.** Встречается в водохранилищах Верхней и Средней Волги довольно часто, растет в виде вкраплений в сообществах крупноосочников, *Equisetum fluviatile*, *Phalaroides arundinacea*.

***Lathyrus tuberosus* L. — чина клубненосная.** Встречается очень редко. Найдена нами в Ивановском водохранилище в Мошковичском заливе на берегу сбросного канала Конаковской ГРЭС Калининской обл. Растет у воды. В региональных сводках [20, 26] для этой области не указыва-

ется. В Саратовском водохранилище находили чину клубненосную В. А. Экзерцев и В. И. Артеменко [47].

GERANIACEAE – ГЕРАНИЕВЫЕ

Geranium palustre L. – герань болотная. Изредка встречается в водохранилищах Верхней и Средней Волги. Растет рассеянно в верховьях заливов в ценозах осок, вейников или *Phalaroides arundinacea*.

EUPHORBIACEAE – МОЛОЧАЙНЫЕ

Euphorbia palustris L. – молочай болотный. Найден в Куйбышевском, Саратовском и Волгоградском водохранилищах. Встречается изредка. Растет в верховьях заливов единичными особями или группами в фитоценозах *Carex acuta*, *C. riparia*, *Phalaroides arundinacea* на глубине до 40 см.

CALLITRICHACEAE – БОЛОТНИКОВЫЕ

Callitriche cophocarpa Sendtner (*C. polymorpha* Loennr.) – болотник короткоплодный. Встречается в водоемах довольно редко. Найден в Угличском, Ивановском, Горьковском водохранилищах. Обитает в верховьях заливов, на участках, не подверженных волнению, в небольших „слепых” заливчиках. Глубинная приуроченность от 20 до 60 см.

Callitriche hermaphroditica L. – болотник обоеполый. Встречается по всему району „флоры”, но не часто. Растет на защищенных от ветрового воздействия мелководьях, в небольших западинах, „слепых” заливах. Образует небольшие подводные луговинки в ценозах *Potamogeton pectinatus*, *Batrachium circinatum*, *Elodea canadensis*. Приурочен к глубинам от 30 до 60 см.

Callitriche verna L. (*C. palustris* L.) – болотник весенний. Отмечен во всех волжских водохранилищах, кроме Саратовского и Волгоградского. Растет на мелководных участках литоральной зоны, в сырых западинах. В массе начинает развиваться во второй половине лета при понижении уровня. Встречается в 2 формах – погруженной и наземной.

MALVACEAE – МАЛЬВОВЫЕ

Althaea officinalis L. – алтей лекарственный. Зарегистрирован только в Волгоградском водохранилище, где изредка встречается в поясе влаголюбивого разнотравья.

ELATINACEAE – ПОВОЙНИЧКОВЫЕ

Elatine alsinastrum L. – повойничек мокричный. Встречается очень редко. Найден И. Д. Голубевой [8] в Куйбышевском водохранилище

в районе Сараловского участка Волжско-Камского заповедника Татарской АССР.

Elatine hydropiper L. (*E. gyrosperma* Dueben.) — повоиничек водяной перец. Встречается изредка. Отмечен почти во всех волжских водохранилищах, кроме Саратовского и Волгоградского. Растет на мелководных участках небольшими луговинками, распространяется на глубину от 5 до 50 см. При сработке уровня во второй половине лета растет и вне воды. Предпочитает песчаные или песчаные с наилком грунты.

Elatine triandra Schkuhr. — повоиничек трехтычинковый. Встречается очень редко. Найден нами лишь в Горьковском водохранилище в заливе р. Немда Костромской обл. и в устье р. Мера Ивановской обл. Для области приводится впервые [20].

VIOLACEAE — ФИАЛКОВЫЕ

Viola palustris L. — фиалка болотная, V. epipsila Ledeb. — фиалка сверху-голая. Изредка встречаются в водохранилищах лесной зоны. Растут по сырым заболоченным берегам и в верховьях заливов в сообществах осок или *Equisetum fluviatile*.

LYTHRACEAE — ДЕРБЕННИКОВЫЕ

Peplis portula L. (*Lythrum portula* (L.) D. A. Webb.) — бутерлак портулаковый. В волжских водохранилищах довольно редок. Найден в Ивановском водохранилище в заливах Мошковичском и по р. Созь у пос. 1-е Мая Калининской обл.; в Горьковском — в устье р. Мера Ивановской обл.; в Куйбышевском — в заливах у сел Шеланга и Алексеевское Татарской АССР. Растет небольшими куртинками в сырых западинах или лишенных растительности низких заиленных участках литорали.

Lythrum salicaria L. — дербенник иволистник, плакун трава. Встречается очень часто, по всему району „флоры”. Растет в зоне временного затопления. Как ингредиент встречается в большинстве ассоциаций воздушно-водной растительности, а также на сплавинах. Приурочен к глубинам от 20 до 60 см.

Lythrum virgatum L. — дербенник прутовидный. Довольно часто встречается в водохранилищах Нижней Волги. Растет по берегам водоемов и в верховьях заливов в поясе влаголюбивого разнотравья.

ONAGRACEAE — КИПРЕЙНЫЕ

Epilobium adenocaulon Hausskn. — кипрей железистостебельный. Встречается изредка, по всему району „флоры”. Не найден лишь в Саратовском и Волгоградском водохранилищах. Во многих региональных определителях отмечается как редкий вид [1, 20, 26, 31]. Но в настоящее время этот заносный североамериканский вид распространился довольно широко в европейской части СССР [37]. Нами в пределах

изучаемого района он найден в Ивановском водохранилище — в Мошковичском и Обуховском заливах Калининской обл., в Угличском — в заливе ниже г. Белый Городок и в устье р. Медведицы этой же области, в Горьковском — в заливе по р. Кешка и в устье Костромского расширения Костромской обл., в Рыбинском — на мелководье около пос. Борок Ярославской обл., в Куйбышевском — в заливе напротив с. Старая Майна Ульяновской обл., в заливе по р. Уса Куйбышевской обл., в заливе по р. Илеть Марийской АССР, в заливе напротив с. Шеланга Татарской АССР. Растет по берегам водоемов, на песчаных наносах у воды, редко в воде.

***Epilobium hirsutum* L. — кипрей мохнатый.** Встречается во всех водохранилищах, но не часто. Растет обычно единичными особями в поясе крупноосочников, *Phalaroides arundinacea*, *Typha angustifolia*.

***Epilobium parviflorum* Schreb. — кипрей бедноцветковый.** Встречается очень редко. В. А. Экзерцев приводит его [46] для Ивановского водохранилища, но гербарными сборами эти указания не подтверждены. Нами этот вид в волжских водохранилищах не найден.

***Epilobium palustre* L. — кипрей болотный.** Встречается очень часто, по всему каскаду водохранилищ. Растет в верховьях заливов, а также на сплавинах. Как сопутствующий вид входит в состав большинства ассоциаций воздушно-водной растительности. Распространяется от уреза воды до глубины 20–40 см. Из кипреев наиболее распространенный в волжских водохранилищах, но в зарастании мелководий роль его невелика.

***Epilobium roseum* Schreb. — кипрей розовый.** Нами найден лишь в Ивановском водохранилище в прибрежной зоне у г. Конаково Калининской обл. на сыром песчаном грунте. Е. В. Лукиной [18] отмечен в Горьковском водохранилище в заливе по р. Яхре, И. Д. Голубевой [8] — в Куйбышевском, в районе Мансуровских островов, А. П. Белавской и Т. Н. Кутовой [3] в Рыбинском. Авторы отмечали его повсеместное распространение. Нами в Рыбинском водохранилище не обнаружен.

***Epilobium tetragonum* L. (*E. adnatum* Griseb.) — кипрей четырехгранный.** Встречается редко. Найден в Куйбышевском водохранилище в заливе по р. Утка Ульяновской обл., в Волгоградском — в Политотдельском расширении, в заливах Песчаном, Оленье, а также на острове в 25 км южнее Быковых Хуторов Волгоградской обл. Растет рассеянно по сырым берегам в ценозах влаголюбивого разнотравья.

TRAPACEAE — РОГУЛЬНИКОВЫЕ

***Trapa natans* L. — водяной орех, рогульник плавающий, чилим.** В 1957 г. был обнаружен В. А. Экзерцевым в Новосельском заливе Ивановского водохранилища в сообществе с *Nymphaea candida*. Однако в последующие годы больше не встречался.

HALORAGACEAE — СЛАНЯГОДНИКОВЫЕ

***Myriophyllum spicatum* L. — уруть колосистая.** Встречается очень часто, по всему каскаду водохранилищ. Растет в заливах, мелководных откры-

тых плёсах, межостровных протоках. Образует чистые ассоциации или пятнами встречается в сообществах *Ceratophyllum demersum*, *Stratiotes aloides*. Занимает участки с глубинами 40–90 см, максимум 180 см. Относится к доминантам растительного покрова мелководий. Особенно большие площади занимает во вновь созданных водохранилищах. На более поздних стадиях ее вытесняют *Nymphaea candida*, *Nuphar lutea*, а еще позднее *Stratiotes aloides*.

Myriophyllum verticillatum L. — уруть мутовчатая. Встречается довольно часто, по всему району „флоры”. Растет на защищенных от ветрового воздействия мелководьях, участках с малоподвижной водой. Больших зарослей не образует, обитает чаще в сообществах рдестов, *Stratiotes aloides*, *Utricularia vulgaris* L. Занимает участки с глубинами 40–60 см, максимум 150 см, и жидкими черными илами. При понижении уровня образует наземную форму.

HIPURIDACEAE — ХВОСТНИКОВЫЕ

Hippuris vulgaris L. (*H. melanocarpa* (N. Semen.)) — хвостник обыкновенный, водяная сосенка. Встречается нечасто. Отмечен почти во всех водохранилищах, кроме Саратовского и Волгоградского. Растет по глухим заливам, на участках, не подверженных волнению, в виде вкраплений в ценозах *Stratiotes aloides*, *Ceratophyllum demersum*, *Utricularia vulgaris* на глубине 50–100 см. При понижении уровня воды образует наземную форму, которая цветет и плодоносит.

APIACEAE (UMBELLIFERAE) — СЕЛЬДЕРЕЙНЫЕ (ЗОНТИЧНЫЕ)

Cicuta virosa L. — вех ядовитый. Отмечен в большинстве волжских водохранилищ, кроме Саратовского и Волгоградского. Встречается часто. Растет по топким заболоченным участкам зоны временного затопления в сообществах осок, *Equisetum fluviatile*, *Calla palustris*, *Glyceria maxima*, а также на сплавинах. Распространяется от уреза воды до глубины 10–50 см.

Sium latifolium L. — поручейник широколистный. Встречается часто, по всему району исследований. Растет в верховьях заливов как сопутствующий вид в большинстве ассоциаций воздушно-водных растений. Приурочен к глубинам до 40–50 см.

Oenanthe aquatica (L.) Poir. — омежник водный. Встречается часто, по всему району „флоры”. Растет в верховьях заливов в виде вкраплений в ассоциациях воздушно-водных растений на глубине от 5 до 45 см. Постоянно встречается на сплавинах. Относится к пионерной растительности, появляется на мелководьях сразу после наполнения водохранилищ. Так, мощные заросли его в Рыбинском водохранилище наблюдал В. К. Богачев [4, 5], в Иваньковском — А. В. Калинина [10] и др. Позднее вытесняется конкурентно более способными видами. Однако в отдельные годы может давать вспышки.

Calestania palustris (L.) K.-Pol. (*Peucedanum palustre* (L.) Moench.) — калестания болотная. Встречается изредка, во всех водохранилищах.

Растет по берегам водоемов, в верховьях заливов в поясе крупноосочников. Самостоятельных фитоценозов не создает, выступает как сопутствующий вид.

Angelica archangelica L. (*Archangelica officinalis* Hoffm.) — дудник лекарственный, *Angelica sylvestris* L. — дудник лесной. Оба вида в последние годы появились в Иваньковском, Угличском, Рыбинском, Горьковском водохранилищах. Встречаются довольно часто. Растут рассеянно в поясе осок, по краю сплавин.

PRIMULACEAE — ПЕРВОЦВЕТНЫЕ

Hottonia palustris L. — турча болотная. Найдена в Иваньковском, Угличском и Горьковском водохранилищах, причем находки ее в акватории водоемов единичны. Растет по глухим заливам небольшими пятнами в ценозах погруженной растительности.

Lysimachia nummularia L. — вербейник монетчатый, луговой чай. Встречается часто, по всему району „флоры”. Растет по низким берегам водоемов, в верховьях заливов в зарослях осок, вейников, *Phalaroides arundinacea*, местами в значительном количестве. Хорошо переносит затопление, начинает вегетацию под водой, образуя подводную форму. При этом изменяется анатомическое строение его побегов: кутикула становится незаметной, столбчатая паренхима не выделяется, сокращается число механических элементов в тканях и др. Эту особенность отмечал еще А. Д. Фурсаев [40], изучавший переживание растениями половодья в пойме Нижней Волги. Зацветает и заканчивает вегетацию вербейник монетчатый чаще всего в наземных условиях. Но если половодье было длительным, то, по наблюдениям Т. Н. Кутовой [11], он не цветет даже после спада воды.

Lysimachia vulgaris L. — вербейник обыкновенный. Встречается часто, во всех волжских водохранилищах. Растет по берегам водоемов, в верховьях заливов и на сплавинах. Чистых зарослей не образует, обычно как ингредиент входит в состав большинства ассоциаций воздушно-водных растений.

Naumburgia thyrsiflora (L.) Reichenb. — наумбургия кистецветная. Встречается часто, по всему каскаду. Растет по глухим заливам, топким заболоченным участкам зоны временного затопления, пятнами или рассеянно в ценозах осок, *Equisetum fluviatile*, *Glyceria maxima*, *Typha angustifolia*, *Phragmites australis* и на сплавинах. Распространяется от уреза воды до глубины 60–80 см.

Glaux maritima L. — глаукс морской. Встречается очень редко. Собран В. А. Экзерцевым в Волгоградском водохранилище в 45 км ниже г. Саратова Саратовской обл. (гербарий ИБ ВВ АН СССР).

MENYANTHACEAE — ВАХТОВЫЕ

Menyanthes trifoliata L. — вахта трехлистная. Отмечена в Угличском, Рыбинском, Иваньковском, Горьковском водохранилищах. Растет

в верховьях заболачивающихся заливов. Образует чистые заросли или как содоминант входит в состав ассоциаций воздушно-водных растений. Принимает участие в образовании сплавин.

BORAGINACEAE — БУРАЧНИКОВЫЕ

Myosotis caespitosa K. F. Schultz (*M. laxa* Lehm.) — **незабудка дернистая**. Встречается во всех водохранилищах, но особенно часто в Рыбинском и Куйбышевском. Растет рассеянно в прибрежных растительных группировках, заходит в воду на глубину до 20 см.

Myosotis palustris (L.) (*M. scorpioides* L.) — **незабудка болотная**. Встречается часто, по всему каскаду. Растет по берегам водоемов и в верховьях заливов в виде вкраплений в фитоценозах воздушно-водной растительности. Переносит продолжительное затопление. Иногда цветет под водой на глубине 50–60 см.

Symphytum officinale L. — **окопник лекарственный**. Встречается довольно часто в Куйбышевском, Саратовском, Волгоградском водохранилищах. Растет в верховьях заливов в зарослях *Phalaroides arundinacea*, *Carex acuta* и *C. riparia* на вязком илистом грунте. Чистых зарослей не образует, встречается чаще всего отдельными особями или группами.

LAMIACEAE (LABIATAE) — ЯСНОТКОВЫЕ (ГУБОЦВЕТНЫЕ)

Scutellaria dubia Taliev et Sirj. — **шлемник сомнительный**. Встречен только в Волгоградском водохранилище в заливе по р. Сестренка Волгоградской обл. В области растение редкое [20].

Scutellaria galericulata L. — **шлемник обыкновенный**. Обычный, широко распространенный вид во всех волжских водохранилищах. Растет по берегам водоемов и в верховьях заливов как сопутствующий вид в большинстве ассоциаций воздушно-водной растительности, а также на сплавинах. Хорошо переносит продолжительное затопление.

Glechoma hederacea L. — **будра плющевидная**. Встречается изредка, во всех водохранилищах. Растет по границе зоны временного затопления в поясе гигрофильной растительности. Переносит непродолжительное затопление.

Stachys palustris L. (*S. wolgensis* Wilensky) — **чистец болотный**. Встречается очень часто, по всему району „флоры”. Растет как сопутствующий вид в большинстве ассоциаций воздушно-водных растений, а также на сплавинах. Лишь в Саратовском водохранилище, растительность мелководной которого еще не сформировалась, образует мозаичные ценозы с *Phalaroides arundinacea*, *Bolboschoenus maritimus*, *Carex acuta*. Заросли сосредоточены в основном в верховье водохранилища и тянутся вдоль береговой линии. Распространяется на глубину до 50 см.

***Lycopus exsaltatus* L. fil.** — **зюзник высокий.** Встречается редко. Отмечен в нижеволжских водохранилищах. Растет рассеянно в поясе влаголюбивого разнотравья.

***Lycopus europaeus* L.** — **зюзник европейский.** Встречается часто, по всему каскаду водохранилищ. Растет рассеянно в зоне временного затопления в сообществах воздушно-водных растений. Заходит в воду на глубину от 5 до 40 см.

***Mentha arvensis* L.** — **мята полевая.** Встречается часто, по всему району „флоры”. Растет по берегам водоемов в поясе крупноосочников у воды и в воде на небольшой глубине.

SOLANACEAE — ПАСЛЕНОВЫЕ

***Solanum dulcamara* L.** — **паслен сладко-горький.** Встречается часто, во всех водохранилищах. Растет по низким сырым берегам, в верховьях заливов в ивниках, осочниках, *Phalaroides arundinacea*, по краю зарослей *Typha angustifolia*, *Phragmites australis*, у воды, нередко в воде на глубине до 60 см.

***Solanum nigrum* L.** — **паслен черный.** Встречается редко. Отмечен только в прибрежье Волгоградского водохранилища. Растет по границе зоны временного затопления в поясе сорного разнотравья.

SCROPHULARIACEAE — НОРИЧНИКОВЫЕ

***Scrophularia nodosa* L.** — **норичник шишковатый.** Встречается изредка. Отмечен в водохранилищах Верхней и Средней Волги. Растет по берегам заливов рассеянно в поясе крупноосочников у воды, редко — в воде на небольшой глубине.

***Gratiola officinalis* L.** — **авран лекарственный.** Встречается довольно часто в Куйбышевском, Саратовском и Волгоградском водохранилищах. Растет по берегам водоемов, в верховьях заливов в ценозах *Typha angustifolia*, *Phragmites australis*, а также осок. Хорошо переносит длительное затопление. По наблюдению ряда авторов [40, 41], образует подводную форму, имеющую анатомическое строение, отличное от наземной.

***Limosella aquatica* L.** — **лужайник водный.** Встречается нечасто, почти во всех водохранилищах, кроме Саратовского и Волгоградского. Растет на песчаных отмелях, в сырых западинах, на участках с нарушенным растительным покровом. Распространяется на глубину до 40 см. Грунты предпочитает песчаные, но растет и на илистых.

***Veronica anagallis-aquatica* L.** — **вероника ключевая.** Встречается по всему каскаду водохранилищ, но в южных значительно чаще, чем в северных. Растет на защищенных мелководьях в виде вкраплений в сообществах *Equisetum fluviatile*, *Rumex maritimus*, *Alisma plantago-aquatica*, осок. Распространяется на глубину 5–20 см, максимально 40 см.

***Veronica beccabunga* L.** — **вероника поручейная.** В изучаемом регионе растение довольно редкое. Отмечено в Иваньковском водохранилище

в заливе у пристани Тешилово и в протоке выше с. Городня Калининской обл., в Угличском — в заливе ниже г. Белый Городок этой же области, в Горьковском — в заливе по р. Унжа Костромской обл., в Рыбинском — в мелководье у пос. Мяска Вологодской обл. Растет в верховьях заболачивающихся заливов на топких участках в зарослях гидрофильной растительности. Заходит в воду на глубину до 40 см.

Veronica longifolia L. — **вероника длиннолистная**. Встречается часто, по всем водохранилищам. Растет рассеянно по берегам водоемов в поясе крупноосочников.

Veronica serpyllifolia L. — **вероника тимьянолистная**. Встречается довольно редко. Найдена в Рыбинском и Горьковском водохранилищах. Растет по границе зоны временного затопления в ценозах гидрофильной растительности.

Veronica scutellata L. — **вероника щитковая**. Встречается наиболее часто в прибрежье Рыбинского водохранилища, в Ивановском и Горьковском — изредка. Растет по низким затопленным берегам и в верховьях заливов в виде вкраплений в ценозах гидрофильной растительности. Лишь в литорали Рыбинского водохранилища местами образует чистые заросли. Хорошо переносит длительное затопление.

Pedicularis palustris L. — **мытник болотный**. Встречается довольно часто в водохранилищах Верхней и Средней Волги. Растет по краю зарослей крупноосочников на сильно переувлажненной почве.

LENTIBULARIACEAE — ПУЗЫРЧАТКОВЫЕ

Utricularia australis R. Br. (*U. neglecta* Lehm.) — **пузырчатка южная**. Найдена В. А. Экзерцевым [46] в Ивановском водохранилище в заливе у с. Городня Калининской обл. Второе местонахождение — Горьковское водохранилище, залив у с. Воронино Ивановской обл. К сожалению, все гербарные экземплярные собраны в нецветущем состоянии, поэтому обе находки нуждаются в уточнении.

Utricularia intermedia Haupе. — **пузырчатка средняя**. Встречается очень редко. Найдена в Угличском водохранилище в заливе у г. Белый Городок Калининской обл. В области растение редкое [26]. А. П. Белавская и Т. Н. Кутова [3] находили ее в Рыбинском водохранилище в устье р. Санжевы (Шекснинский плёс). Обитает в глухих заливах, в сообществах прибрежно-водных растений.

Utricularia minor L. — **пузырчатка малая**. Встречается очень редко. Обнаружена лишь в Ивановском водохранилище в заливах Перетрусовском и у с. Корчева Калининской обл. В области растение редкое [26]. Растет в верховьях заливов в ценозах воздушно-водных растений.

Utricularia vulgaris L. — **пузырчатка обыкновенная**. В водохранилищах лесной зоны встречается часто, в водоемах степной и полупустынной зон — значительно реже. Растет на защищенных от ветрового воздействия участках литорали среди рдестов, *Myriophyllum spicatum*, *M. verticillatum*, *Ceratophyllum demersum*. Во вновь созданных водохранилищах бывает чрезвычайно обильна [4, 5, 46]. Позднее площади ее сильно

сокращаются. П. Ф. Маевский [20] не указывает этот вид для Волгоградской обл. Нами же он найден в заливе у Быковых Хуторов (Волгоградское водохранилище).

PLANTAGINACEAE — ПОДОРОЖНИКОВЫЕ

***Plantago lanceolata* L.** — **подорожник ланцетолистный.** Встречается изредка, во всех волжских водохранилищах. Растет рассеянно по границе зоны временного затопления в осочниках.

***Plantago major* L. (*P. borysthenea* (Rogow.) Wissjul.)** — **подорожник большой (обыкновенный).** Встречается изредка, по всему району „флоры”. Растет рассеянно по низким берегам у воды или по краю осоковых зарослей.

***Plantago maxima* Juss. ex Jacq.** — **подорожник большой.** Встречается очень редко. Обнаружен нами в Волгоградском водохранилище в заливе по р. Большой Караман вблизи г. Маркс Саратовской обл. Растет по границе зоны затопления в зарослях гигрофитов.

***Plantago media* L.** — **подорожник средний.** Встречается изредка, по всем водохранилищам. Растет по границе зоны временного затопления в осочниках.

***Plantago tenuiflora* Waldst. et Kit.** — **подорожник тонкоцветковый.** Встречается очень редко. В гербарии ИБВВ АН СССР имеется экземпляр этого вида, собранный В. А. Экзерцевым в Волгоградском водохранилище в зал. Часовая Балка в 1.5 км выше ГЭС Волгоградской обл. П. Ф. Маевским [20] приводится единственное местонахождение его в Волгоградской обл. — район г. Красноармейска.

RUBIACEAE — МАРЕНОВЫЕ

***Asperula rivalis* Sibth. et Smith** — **ясменник приручейный.** Встречается очень редко. Найден лишь в Ивановском водохранилище в заливе у с. Городня и на берегу озеровидного расширения Видогощ Калининской обл. В области растение редкое [26]. Растет в зарослях *Carex acuta* и *Phalaroides arundinacea* на сыром грунте.

***Galium palustre* L.** — **подмаренник болотный.** Встречается очень часто, по всему району исследования. Растет по берегам и в верховьях заливов. Входит в состав большинства ассоциаций воздушно-водных растений. Достигает значительного обилия и образует второй подъярус в ассоциациях *Equisetum fluviatile*, *Glyceria maxima*, *Phalaroides arundinacea*. Хорошо переносит затопление, начинает вегетацию под водой, но цветение наступает при понижении уровня или когда растение достигает поверхности воды. Встречается на глубине 20—30 см. Однако Т. Н. Кутова [11] находила его на глубине до 100 см.

***Galium ruprechtii* Pobed. (*G. trifidum* L.)** — **подмаренник Рупрехта.** Встречается редко. В Ивановском водохранилище найден в заливах у с. Городня и по р. Шоше, а также у пристани Перетрусово Калининской обл., в Горьковском — на острове выше г. Юрьевец Ивановской обл.

А. П. Белавская и Т. Н. Кутова приводят его для Рыбинского водохранилища. Растет в верховьях заливов по краю манниковых или тростниковых зарослей и на сплавинах. Предпочитает торфянистые грунты.

Galium uliginosum L. — **подмаренник топяной**. Встречается довольно часто, в водохранилищах лесной зоны. Растет по заболоченным участкам зоны временного затопления в сообществах амфибийной растительности.

Galium volgense Pobed. — **подмаренник волжский**. Встречается в основном в водохранилищах Нижней Волги — Саратовском, Волгоградском, редко в Куйбышевском. Растет рассеянно в поясе крупноосочников или *Phalaroides arundinacea* на сильно переувлажненном грунте.

VALERIANACEAE — ВАЛЕРИАНОВЫЕ

Valeriana officinalis L. (*V. exaltata* Milan) — **валериана лекарственная**. Встречается изредка, по всем водохранилищам. Растет по заболачивающимся мелководьям в ценозах гигрофильной растительности.

ASTERACEAE (COMPOSITAE) — АСТРОВЫЕ (СЛОЖНОЦВЕТНЫЕ)

Erigeron canadensis L. — **мелкопестник канадский**. Встречается изредка, по всему району „флоры”. Растет по берегам водоемов в зарослях растений-временников, чаще встречается в водохранилищах с нестабильным летним уровнем — Рыбинском и Куйбышевском.

Gnaphalium uliginosum L. — **сушеница топяная**. Встречается довольно часто, в водохранилищах лесной зоны. Южнее ее замещает *G. rossicum* Ktze. Растут по берегам водоемов, в сырых западинах, на участках с нарушенным растительным покровом. В массе развиваются в прибрежье водохранилищ с колеблющимся уровнем при его быстром летнем падении.

Inula britannica L. — **девясил британский**. Встречается часто, по всему каскаду водохранилищ. Относится к пионерной растительности. В массе отмечается в прибрежье водохранилищ, особенно нижеволжских, в первые годы после их наполнения. Позднее его вытесняют многолетние корневищные виды.

Pulicaria vulgaris Gaerth. (*P. prostrata* (Gilib.) Aschers.) — **блошница обыкновенная**. Встречается очень редко. Найдена в Куйбышевском водохранилище в верховье залива по р. Утка Ульяновской обл., в Волгоградском — в заливе по р. Еруслан Саратовской обл. Растет по берегам водохранилищ у воды вместе с *Limosella aquatica*, *Veronica anagallis-aquatica* на вязком илистом насыщенном водой грунте.

Xanthium strumarium L. — **дурнишник обыкновенный**. Встречается часто в Куйбышевском, Саратовском, Волгоградском водохранилищах. Растет по берегам водоемов вместе с *Polygonum lapatifolium*, *Echinochloa crusgalli* и другими однолетниками.

Bidens cernua L. — **черда поникшая**. Встречается часто, по всему району исследований. Растет на заболачивающихся участках зоны временного затопления, местами образует **чистые заросли**.

Bidens radiata Thuill. — **череда лучистая**. Встречается часто, но неравномерно. В водохранилищах Верхней Волги не найдена, в Горьковском — в заливе по р. Яхре ее находила Е. В. Лукина [18]. Для нижеволжских водохранилищ является обычным видом. Растет по берегам водоемов в поясе сорного разнотравья.

Bidens tripartita L. — **череда трехраздельная**. Встречается часто, по всему району „флоры”. Растет в верховьях заливов в сообществах гигрофильной растительности. Более широко распространена в водохранилищах с нестабильным уровнем — Рыбинском и Куйбышевском. В маловодные годы она местами образует непроходимые заросли.

Achillea cartilaginea Ledeb. — **тысячелистник хрящеватый**. Встречается очень часто, по всему каскаду. Растет повсеместно — по берегам водоемов, в верховьях заливов в ценозах *Carex acuta*, *Phalaroides arundinacea*,вейников, у воды или в воде на небольшой глубине.

Achillea salicifolia Bess. (**Ptarmica salicifolia** (Bess.) Serg., **P. borysthena** Klok. et Sakalo) — **тысячелистник иволистный**. Очень редок. Найден лишь в Волгоградском водохранилище на острове напротив пос. Красный Текстильщик Саратовской обл. в зарослях гигрофитов.

Matricaria perforata Merat [**Tripleurospermum inodorum** (L.) Sch. Bip., **Matricaria inodora** L.] — **ромашка продырявленная**. Встречается часто, по всему району исследований. Растет по низким берегам и в верховьях заливов в поясе однолетних сорных видов. В массе развивается в прибрежье водохранилищ с колеблющимся уровнем в годы с низким уровнем.

Petasites frigidus (L.) Cass. (**Nardosmia angulosa** Cass.) — **белокопытник холодный**. Очень редок. Обнаружен только в Горьковском водохранилище в Костромском расширении в зарослях гигрофитов.

Petasites hybridus (L.) Gaertn., Mey. et Schreb. — **белокопытник гибридный**. Встречается очень редко. Найден однажды в Горьковском водохранилище на берегу р. Шача у с. Сидоровское Костромской обл. Растет у выхода грунтовых вод, образует довольно обширную заросль, спускается до самой воды. Для области приводится впервые [20].

Petasites spurius (Retz.) Reichenb. — **белокопытник ненастоящий**. Встречается изредка, по всем водохранилищам. Растет по обрывистым берегам и на участках с нарушенным растительным покровом у воды.

Senecio fluviatilis Wallr. — **крестовник приречный**. Встречается очень редко. В. А. Экзерцев [46] приводит его для Ивановского водохранилища, но гербарными сборами эти указания не подтверждены.

Senecio tataricus Less. — **крестовник татарский**. Встречается очень редко. Найден лишь в Куйбышевском водохранилище в заливе по р. Прость выше г. Чистополя Татарской АССР. Растет небольшими группами в зарослях *Glyceria maxima* и *Carex acuta* на глубине от 5 до 10 см.

Cirsium arvense (L.) Scop. — **бодяк полевой**. Встречается довольно часто, по всему району „флоры”. Растет рассеянно по берегам водоемов в поясе крупноосочников.

Cirsium palustre (L.) Scop. — **бодяк болотный**. Встречается довольно редко. Отмечен в Ивановском, Угличском, Рыбинском водохрани-

лищах. Растет обычно единичными особями в ценозах прибрежно-водной растительности.

***Sonchus palustris* L.** — осот болотный. Встречается очень редко. Отмечен в Горьковском водохранилище. Растет рассеянно в поясе гигрофильной растительности.

Таким образом, на мелководных волжских водохранилищах зарегистрировано 342 вида растений, принадлежащих 141 роду, 58 семействам, 10 семейств объединяют 209 видов, т. е. более 60% всего состава флоры: сем. *Cyperaceae* насчитывает 48 видов, *Poaceae* — 43, *Polygonaceae* — 20, *Asteraceae* — 20, *Ranunculaceae* — 17, *Potamogetonaceae* — 16, *Salicaceae* — 15, *Juncaceae* — 11, *Rosaceae* — 10, *Scrophulariaceae* — 9. Видовая насыщенность остальных семейств невысокая — 21 семейство содержит от 8 до 3 видов, а 27 — представлены всего 1–2 видами. Но в число последних входят семейства, объединяющие настоящие водные растения, виды которых играют большую роль в процессах зарастания мелководных водохранилищ, — *Nymphaeaceae*, *Ceratophyllaceae*, *Haloragaceae*, *Araceae*, *Hydrocharitaceae*, *Lemnaceae*, *Typhaceae*, *Menyanthaceae*. Наибольшим богатством видов отличаются роды *Carex*, содержащий 26 видов, *Potamogeton* — 16, *Salix* — 15, *Rumex* — 12, *Juncus* — 11, *Polygonum* — 8, *Ranunculus* — 7, *Rorippa*, *Epilobium* — по 6 видов. По продолжительности жизни большая часть представителей волжской флоры относится к многолетним поликарпическим растениям — 83.6% (285 видов), одно- и двулетние — 16.7% (57 видов). Среди одно- и двулетников настоящих водных растений немногим более 10: *Salvinia natans*, *Najas marina*, *Caulinia minor*, *Trapa natans*, виды родов *Elatine*, *Callitriche*. Остальную часть составляют однолетние сорные виды, в массе развивающиеся в прибрежье водохранилищ в маловодные годы или при быстром летнем падении уровня и обнажении субстрата.

По способу приспособления к условиям обводнения волжскую флору мы разделили на 4 экологические группы. Гидатофиты, или настоящие водные растения, составляют 16.3% (56 видов); гидрофиты, или воздушно-водные растения — 24.3% (83 вида), более 50% (178 видов) составляют гигрофиты — растения, приспособленные к избыточному увлажнению. Последняя группа объединяет растения, по-разному приспособленные к условиям периодического затопления. Так, виды родов *Ranunculus*, *Galium*, *Rumex*, *Rorippa*, *Lysimachia*, *Veronica*, *Alopecurus* в течение вегетационного периода оказываются в условиях различной обводненности. Начинают развитие частично или полностью погруженными в воду, а заканчивают его чаще всего на суше. А однолетники из родов *Bidens*, *Cyperus*, *Gnaphalium*, *Xanthium*, *Polygonum*, *Matricaria* неблагоприятные условия переносят в виде семян. При сработке уровня и обнажении субстрата они начинают быстро развиваться и к осени успевают закончить вегетацию. При этом нередко наблюдается явление неотении. 25 видов составляют мезофиты — растения достаточно увлажненных местообитаний, которые переносят непродолжительное затопление.

Зарегулирование стока привело к изменению распространения ряда водных растений в пределах как всего каскада, так и отдельных водохранилищ.

Так, *Typha angustifolia*, *T. laxmannii*, *Acorus calamus*, *Potamogeton nodosus*, *P. gramineus*, *Leersia oryzoides*, *Scolochloa festucacea*, *Potamogeton pusillus*, *Alisma gramineum* в условиях зарегулированного стока получили широкое распространение в волжских водохранилищах. А *Potamogeton praelongus*, *P. alpinus*, *Ranunculus gmelinii*, *Sparganium angustifolium*, отмечавшиеся в ряде водохранилищ в первые годы после их наполнения, в настоящее время выпали из состава флоры.

При изучении флоры волжских водохранилищ выявлен ряд видов, новых и редких для областей, где расположены исследованные водохранилища.

Впервые для Калининской области указываются *Juncus tenuis*, *Alisma gramineum*, *Glyceria plicata*, *Sparganium glomeratum*, *Potamogeton trichoides*, *Scirpus tabernaemontani*, *Asperula rivalis*; для Ярославской — *Lemna gibba*, *Acorus calamus*; для Костромской — *Potamogeton friesii*, *P. obtusifolius*, *Zannichellia palustris*, *Eleocharis mamillata*, *Petasites hybridus*; для Ивановской — *Carex aquatilis*, *Galium volgense*, *Potamogeton trichoides*, *Zannichellia palustris*, *Elatine triandra*; для Горьковской — *Potamogeton pusillus*, *Eleocharis mamillata*; для Марийской АССР — *Caulinia minor*, *Alisma gramineum*, *Epilobium adenocaulon*; для Татарской АССР — *Alisma gramineum*, *Scirpus supinus*, *Typha laxmannii*; для Ульяновской обл. — *Potamogeton pusillus*, *Lemna gibba*, *Typha laxmannii*; для Волгоградской обл. — *Batrachium trichophyllum*, *Mariscus hamulosus*, *Utricularia vulgaris*.

Для 26 видов установлены новые местонахождения.

Л и т е р а т у р а

1. Аверкиев Д. С. Определитель растений Горьковской области. Горький, 1938.
2. Алексеев Ю. Е. *Sparganium glomeratum* Laest. в средней полосе европейской части СССР // Новости систематики высших растений. Л., 1975. Т. 12.
3. Белавская А. П., Кутова Т. Н. Растительность зоны временного затопления Рыбинского водохранилища // Растительность волжских водохранилищ. М.; Л., 1966.
4. Богачев В. К. О развитии водной растительности в Рыбинском водохранилище // Тр. биол. станции „Борок”. М.; Л., 1950. № 1.
5. Богачев В. К. Формирование водной растительности Рыбинского водохранилища // Учен. зап. Ярослав. гос. пед. ин-та. 1952. Вып. 14 (24).
6. Богачев В. К., Беловашина Н. М., Дубровина А. В., Острякова Г. А. Некоторые новые для Ярославской области виды растений // Ботан. журн. 1962. Т. 47, № 11.
7. Голубева И. Д. Зарастание мелководий Куйбышевского водохранилища в районе Сараловского участка Волжско-Камского заповедника // Тр. Волжско-Камского заповедника. Казань, 1977. Вып. 3.
8. Голубева И. Д., Шпак Т. А. Флора и растительность островных экосистем Куйбышевского водохранилища // Структура островных экосистем Куйбышевского водохранилища. М., 1980.
9. Горянинская Л. К. Дикий рис на Ивановском водохранилище // Проблемы биогеографии. Калинин, 1975.
10. Калинина А. В. Первые стадии зарастания мелководий Московского моря // Сов. ботаника. 1945. № 4.
11. Кутова Т. Н. Формирование водной и прибрежной растительности на Рыбинском водохранилище // Рыбинское водохранилище. М., 1953. Ч 1.
12. Кутова Т. Н. Экологическая характеристика растений зоны временного затопления Рыбинского водохранилища // Тр. Дарвин. гос. заповедн. Вологда, 1957. Вып. 4.

13. Лисицына Л. И. К изучению флоры Угличского водохранилища // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1972. № 16.
14. Лисицына Л. И. О флоре Горьковского водохранилища // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1972. № 14.
15. Лисицына Л. И. Флора водоемов Верхнего Поволжья // Флора и растительность водоемов бассейна Верхней Волги. Рыбинск, 1979.
16. Лисицына Л. И. Эколого-биологический анализ флоры Куйбышевского водохранилища // Региональные проблемы экологии. Казань, 1985. Ч. 1.
17. Лисицына Л. И., Экзерцев В. А. О редких видах водных и прибрежно-водных растений водоемов волжского бассейна // Состояние и перспективы исследования флоры средней полосы европейской части СССР. М., 1984.
18. Лукина Е. В. Прибрежно-водная и водная флора Яхринского залива Горьковского водохранилища // Учен. зап. Горьков. ун-та. Горький, 1973. Вып. 162.
19. Маевский П. Ф. Флора Средней России. М., 1917.
20. Маевский П. Ф. Флора средней полосы европейской части СССР. М., 1964.
21. Марков М. В. Флора и растительность пойм рек Волги и Камы в пределах Татарской АССР // Учен. зап. Казан. ун-та. 1955. Т. 115, кн. 1.
22. Матвеев В. И. Цветение *Elodea canadensis* Michx в водоемах Среднего Поволжья // Ботан. журн. 1964. Т. 49, № 5.
23. Матвеев В. И. Флора водоемов Средней Волги и ее притоков // Учен. зап. Куйбышев. гос. пед. ин-та. 1969. Т. 6, вып. 68.
24. Матвеев В. И. Формирование флоры и растительности Саратовского водохранилища в первые годы его существования // Учен. зап. Куйбышев. гос. пед. ин-та. 1973. Т. 119, вып. 3.
25. Невский М. Л. Флора Калининской области. Ч. 1 // Учен. зап. Калинин. гос. пед. ин-та. 1947. Т. 11, вып. 2.
26. Невский М. Л. Флора Калининской области. Калинин, 1952. Ч. 2.
27. Нейштадт М. И. Определитель растений средней полосы европейской части СССР. М., 1957.
28. Новиков В. С., Артеменко В. И., Губанов И. А., Тихомиров В. Н. О распространении *Carex bohemica* Schreb. в средней полосе европейской части СССР // Бюл. МОИП. 1972. № 2.
29. Определитель высших растений Ярославской области. Ярославль, 1986.
30. Определитель растений Среднего Поволжья. Л., 1984.
31. Определитель растений Ярославской области. Ярославль, 1961.
32. Петровский А. С. Флора Ярославской губернии // Тр. общества для исследований Ярославской губернии в естественно-историческом отношении. М., 1880. Вып. 1.
33. Потапов А. А. Начальные стадии зарастания Цимлянского водохранилища // Мед. паразитология. 1955. № 3.
34. Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л., 1972.
35. Сагалаев В. А. О некоторых редких растениях флоры Волгоградской области // Флора степей и полупустынь на примере Нижнего Поволжья. Волгоград, 1982.
36. Скворцов А. К. Материалы к флоре Волгоградской области // Флора и растительность европейской части СССР. М., 1971.
37. Скворцов А. К., Русанович И. И. Гибридные структуры клеток под сканирующим микроскопом // Природа. 1973. № 12.
38. Флора европейской части СССР. Л., 1976. Т. 2.
39. Флора СССР. М.; Л., 1934–1964. Т. 1–30.
40. Фурсаев А. Д. К вопросу видообразования в условиях пойм рек // Сов. ботаника. 1937. № 3.
41. Фурсаев А. Д., Хвалица Н. Я. Материалы к экологии флоры пойм рек: Сообщение II. Переживание поемности // Учен. зап. Саратов. ун-та. 1941. Т. 15, вып. 7.
42. Цвелев Н. Н. О некоторых редких и заносных растениях европейской части СССР // Новости систематики высших растений. Л., 1981. Т. 18.
43. Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981.

44. Шенников А. П., Макаревич В. Н. Материалы к биологии и экологии *Beckmannia eruiciformis* (L.) Host. // Вест. Ленингр. ун-та. 1960. Т. 21, вып. 4.
45. Шубин В. Ф., Шарова В. А. Влияние длительного затопления на дикую и культурную флору в районе Цимлянского водохранилища // Ботан. журн. 1958. Т. 43, № 12.
46. Экзерцев В. А. Флора Ивановского водохранилища // Растительность волжских водохранилищ. М.; Л., 1966.
47. Экзерцев В. А., Артеменко В. И. К флоре Саратовского водохранилища // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1975. № 26.
48. Экзерцев В. А., Лисицына Л. И., Довбня И. В. Флористический состав и продукция водной растительности Угличского водохранилища // Флора, фауна и микроорганизмы Волги. Рыбинск, 1974.
49. Экзерцев В. А., Лисицына Л. И. Конспект флоры Горьковского водохранилища // Флора, фауна и микроорганизмы Волги. Рыбинск, 1974.
50. Экзерцев В. А., Мишулина Г. С. О заболачивании мелководий Ивановского водохранилища // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1976.
51. Grow J. H. Distribution and ecological characteristics of *Zannichellia palustris* L. along the Alaska Pacific coast // Bull. Torrey Bot. Club. 1979. Vol. 106, N 4.
52. Hašková B., Slavonovsky F. Prezimování a vegetativní rozmnozování rdestu kadeřaveho (*Potamogeton crispus* L.) // Spisy Přírodověd. fak. Univ. Brně. 1968. N 9.
53. Hejny S., Soukupova L., Tomšovic P., Ostry I. Geobotanická studie štulicu malého *Nuphar pumila* (Timm.) DC. v jižních Čechách // Sb. Jihočesk. muz. Česk. Budějov. Přír. vědy. 1982. Vol. 22, N 1.
54. Kovacs M. Chemical composition of the lesser reed-mace (*Typha angustifolia* L.) in lake Balaton // Acta bot. Acad. sci. hung. 1982. Vol. 28, N 3–4.
55. Seidel K., Boden H., Löhrnczi E. *Schoenoplectus lacustris* (L.) Palla zur Reinigung von Gichtwassern // Naturwissenschaften. 1974. Bd 61, N 2.
56. Seidel K., Kickuth R. Biologische Behandlung phenolhaltiger Abwasser mit Hilfe der Flechtbinse (*Scirpus lacustris* L.) // Wasserwirt.-Wassertechn. 1967. Bd 17, N 6.
57. Seidel K., Scheffer F., Kickuth R., Schlimme E. Aufnahme und Umwandlung organischer stoffe durch die Flechtbinse. Eliminierung von Indol aus limnischen Biotopen und dessen Umwandlung zu Pflanzeninhalts stoffen durch die Flechtbinse (*Sc. lacustris*) // Gas- und Wasserfach, 1967. Bd 10, N 6.
58. *Sußwasserflora* von Mitteleuropa. Jena, 1980. Bd 23, T. 1.

ФЛОРА И РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ОЗЕР ЯРОСЛАВСКОЙ ОБЛАСТИ

Ярославская область не относится к числу озерных. М. А. Фортунатов и Б. Д. Московский [28] приводят 83 водоема общей площадью 127.3 км², что составляет 0.35 % ее территории. В целом озерность области гораздо меньше, чем Северо-Запада СССР. В. А. Новский [17] указывает на тектоническую обусловленность озер к полосе Ярославского прогиба. Они приурочены к бассейнам малых рек — Плещеевской Нерли, Клязьминской Нерли, Ити, Юхоти, котловинам — Рюмниковско-Осоевской, Солодихинского болота, левобережной поймы Волги. Ранее, до образования Рыбинского водохранилища, большое количество озер находилось в пределах Молого-Шекснинской низины [17].

Из общей площади озер области более 80 % приходится на Неро и Плещеево. Озер с площадью от 1 до 10 км² — 5. Большинство водоемов имеет площадь от 0.01 до 0.1 км² [28]. Наибольшее количество озер расположено в левобережной пойме в пределах Некрасовского административного района.

Флора и растительность озер области изучена неравномерно. Фитоценотически наиболее полно исследованы озера Плещеево и Неро. Растительность первого изучал А. Ф. Флеров [25, 27]. Он же подробно охарактеризовал растительность оз. Неро [27]. Позднее С. А. Дамская [6] описала преобладающие здесь группировки макрофитов. Сведения о зарастании оз. Неро содержатся также в работах Б. С. Грезе [4], А. В. Монакова и В. А. Экзерцева [25], С. Н. Григорьева [5], Н. В. Чижикова [29]. Григорьев и Чижиков приводят данные и по растительности других водоемов. Краткая характеристика современной растительности озер области дана Л. А. Поляковой [20].

Специально флористических работ немного, и они касаются далеко не всех водоемов. В капитальном труде А. Ф. Флерова „Флора Владимирской губернии” [26] указываются виды для оз. Плещеево. Более полная сводка по флоре этого водоема позднее была составлена М. Первухиным [19]. В работе В. А. Варенцова [3] по флоре бывшего Переславского уезда имеются указания на произрастание ряда водных и прибрежно-водных видов. В работе Л. И. Лисицыной [13] приводятся соответствующие данные для озер Ярославской области. Редкие водные

и прибрежно-водные виды указывают Л. И. Лисицына и В. А. Экзерцев [14]: Растительность и флористические особенности водоема-охладителя Ярославской теплоэлектроцентрали (ЯрТЭЦ) изучены В. М. Катанской [8]. Современные данные о распространении водных растений (по административным районам без указания водоемов) содержатся в последнем издании „Определителя высших растений Ярославской области” [18].

Таким образом, обобщающей работы о флоре и растительности озер области нет. Данная статья основывается на результатах полевых исследований 1985 г., проведенных сотрудниками лаборатории водных растений Института биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина АН СССР. Используются также материалы предшествующих лет.

Ф Л О Р А

МОХООБРАЗНЫЕ

Fontinalaceae (L.) Myrin.

Fontinalis antipyretica (L.) Hedw. — **фонтиналис противопожарный**. Отмечен лишь в литорали Рюмниковского озера. Растет вместе с *Isoetes lacustris* L. на глубинах 80—150 см на илистых и песчано-илистых грунтах. Образует обширные по площади подводные луговины.

СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ

Thelypteridaceae Pichi Sermolli

Thelypteris palustris (A. Gray) Schott — **телиптерис болотный**. Довольно обычный, но не массовый вид, встречается по низким заболоченным берегам на тростниковых или осоковых сплавинах озер Сомино, Савельевское, Вашутинское. А. Ф. Флеров [27] приводит его для оз. Вепревского.

Equisetaceae L. C. Richard ex DC.

Equisetum fluviatile L. — **хвощ приречный**. Встречается повсеместно в литорали ярославских озер. Растет на глубинах 10—80 (110) см на илистых и торфянисто-илистых грунтах, входит в число ценозоообразователей.

Equisetum palustre L. — **хвощ болотный**. Отмечен на восточном заболоченном берегу оз. Плещеево, где растет вместе с *E. fluviatile* на глубине 10 см. Ранее указывался для оз. Неро [6]. Более характерен для приозерных болот.

Isoëtaceae Bartl.

Isoëtes lacustris L. — **полушник озерный**. Отмечен в Рюмниковском, Савельевском, Вашутинском и Чашницком озерах. В первом образует довольно большие по площади луговины на глубине 50—150 см на песчаных и песчано-илистых грунтах. В других водоемах встречается реже и ценообразователем не выступает. Гляциальный реликт. Подлежит охране.

Isoëtes echinospora Durieu. — **полушник шиповатый**. Найден в озерах Рюмниковском и Вашутинском на глубине 80 см в зарослях *Ranunculus reptans* L., *Elatine hydropiper* L., *Nitella* sp. Редкий вид. Подлежит охране.

Typhaceae Juss.

Typha angustifolia L. — **рогоз узколистный**. Встречается в литорали озер Плещеево, Сомино, Савельевское, Неро. Совершенно отсутствует в озерах Некрасовской поймы. Растет на глубинах 30—130 см на илистых, торфяно-илистых и супесчаных грунтах. Обычно образует монодоминантные сообщества.

Typha latifolia L. — **рогоз широколистный**. Отмечен во всех озерах. Занимает участки с глубинами от 10 до 70 см и разными грунтами. Образует чистые или смешанные ценозы. Постоянно присутствует на сплавинах.

Sparganiaceae Rudolphi

Sparganium emersum Rehm. — **ежеголовник всплывший**. Встречается в литорали всех озер. Растет пятнами в зарослях *Butomus imbellatus* L., *Sagittaria sagittifolia* L., *Scirpus lacustris* L. на глубине 40—70 (100) см преимущественно на илистых грунтах. Изредка образует чистые заросли, небольшие по площади.

Sparganium erectum L. — **ежеголовник прямой**. Обитает в прибрежье большинства исследованных озер. Растет куртинами в ассоциациях *Glyceria maxima*, *Equisetum fluviatile* на глубинах 20—80 см на илистых грунтах.

Sparganium gramineum Georgi (*S. friesii* Beurl.) — **ежеголовник злаковый**. Найден в Вашутинском, Рюмниковском, Чашницком озерах. Растет пятнами на глубине до 2 м на твердых песчаных грунтах. Ранее приводился для оз. Савельевского [3]. Редкий для области вид, подлежащий охране.

Potamogetonaceae Dumort.

Potamogeton berchtoldii Fieb. — **рдест Берхтольда**. Встречается в озерах Сомино, Вашутинском, водоеме-охладителе ЯрТЭЦ. Растет небольшими пятнами в ценозах погруженной растительности.

Potamogeton compressus L. — **рдест сплюснутый**. Отмечен в озерах Шачебольском, Искробольском, Великом, Ловецком, Черном. Растет единично или в виде вкраплений в ассоциациях *Myriophyllum spicatum* L., *Stratiotes aloides* L., *Ceratophyllum demersum* L. на глубинах до 100 см на илистых или торфяно-илистых грунтах.

Potamogeton crispus L. — **рдест курчавый**. Редкий вид, отмеченный в озерах Плещеево, Вашутинском и водоеме-охладителе ЯрТЭЦ. Ранее встречался в оз. Неро, где, по данным С. Н. Григорьева [5] и А. Ф. Флерова [27], его заросли занимали значительные площади. В настоящее время найти его в оз. Неро не удается.

Potamogeton friesii Rupr. — **рдест Фриса**. Встречается в озерах Плещеево, Сомино, Ловецком, Шачебольском. Растет пятнами в ценозах погруженной растительности. Редкий для Ярославской области вид, подлежит охране [18].

Potamogeton gramineus L. — **рдест злаковый**. Отмечен в оз. Вашутинском в зарослях *Equisetum fluviatile* и *Scolochloa festucacea*.

Potamogeton lucens L. — **рдест блестящий**. Встречается в оз. Плещеево и в водоемах Некрасовской поймы. Растет на глубинах до 1–1.5 м на илистых грунтах.

Potamogeton natans L. — **рдест плавающий**. Отмечен в озерах Вепревском и Савельевском. Растет пятнами в ценозах из *Nuphar lutea*, *Equisetum fluviatile*.

Potamogeton obtusifolius Mert. et Koch. — **рдест туполистный**. Встречается в литорали озер Сомино, Ловецкого, Шачебольского, Ешка, Согожского, Исадского. Растет в виде вкраплений в зарослях *P. perfoliatus* L. и других макрофитов.

Potamogeton pectinatus L. — **рдест гребенчатый**. Отмечен в большинстве обследованных озер. Растет пятнами в литорали на глубинах до 80–90 см преимущественно на песчаных грунтах.

Potamogeton perfoliatus L. — **рдест пронзеннолистный**. Широко распространен во всех озерах области. Часто выступает ценозообразователем, формируя в основном монодоминантные сообщества на глубинах от 50–60 см до 2 м на различных типах грунтов.

Potamogeton praelongus Wulf. — **рдест длиннейший**. Редкий вид, отмеченный лишь в озерах Вепревском и Черном. Растет на глубине до 2 м на илистых и торфяно-илистых грунтах в зарослях погруженных макрофитов.

Potamogeton pusillus L. — **рдест маленький**. Редкий вид, встречен в прибрежье озер Плещеево и Согожского. Ранее указывался для оз. Савельевского [3].

Potamogeton trichoides Cham. et Schlecht. — **рдест волосовидный**. Найден в озерах Яхробольском, Ешка, Шачебольском. Обитает на глубинах 1–1.2 м преимущественно на илистых грунтах. Растет небольшими вкраплениями в сообществах погруженных гидрофитов. Ранее приводился для оз. Неро [6, 27].

Zannichelliaceae Dum.

Zannichellia palustris L. — **заникеллия болотная**. Встречается в литорали озер Плещеево, Ловецкого, Ешка. Растет небольшими луговинками в ценозах погруженной растительности на глубине до 50 см на твердых песчаных грунтах.

Najadaceae Juss.

Caulinia flexilis Willd. (*Najas flexilis* (Willd.) Rost. et Schmidt) — **каулия гибкая**. Найдена лишь в оз. Вашутинском. Растет небольшими кустиками в ценозах погруженной растительности на глубине 10–40 см преимущественно на песчаных грунтах. Ранее вид указывался для оз. Плещеево [3]. Но в настоящее время здесь не найден. Растение очень редкое и нуждается в охране.

Alismataceae Vent.

Alisma plantago-aquatica L. — **частуха подорожниковая**. Встречается в литорали большинства исследованных озер. Растет в виде вкраплений в сообществах воздушно-водной растительности, распространяясь от уреза воды до глубины 15–40 см, предпочитает илистые грунты.

Sagittaria sagittifolia L. — **стрелолист обыкновенный**. Встречается в литорали всех озер. Распространяется от уреза воды до 10–80 (100) см. Образует чистые или смешанные ценозы с *Equisetum fluviatile*, *Butomus umbellatus*, *Nuphar lutea*.

Butomaceae Rich.

Butomus umbellatus L. — **сусак зонтичный**. Встречается в прибрежье большинства озер. Приурочен к глубинам 30–40 (90) см, илистым или песчаным грунтам. Растет куртинами. Формирует небольшие по площади чистые, реже смешанные ценозы.

Hydrocharitaceae Juss.

Elodea canadensis Michaux — **элодея канадская**. Обычный в ярославских озерах вид. Обитает на глубине 10–90 см, а в водоемах с высокой прозрачностью (Рюмниковское, Плещеево) — 150–220 см. Формирует как чистые, так и смешанные фитоценозы с *Potamogeton perfoliatus*, *Ceratophyllum demersum*, *Isoëtes lacustris*.

Vallisneria spiralis L. — **валлиснерия спиральная**. Найдена в водоемоохладителе ЯрТЭЦ, куда была, как предполагают, занесена случайно. Образует смешанные заросли с *Myriophyllum spicatum*, *Ceratophyllum demersum*, занимающие почти всю акваторию водоема.

Hydrocharis morsus-ranae L. — водокрас обыкновенный, лягушечник. Встречается во всех озерах. Обитает на участках, не подверженных волнению, под пологом воздушно-водных растений. Часто развивается в большом количестве и образует второй ярус в ассоциациях.

Stratiotes aloides L. — телопрез алоэвидный. Встречается в мелководной зоне большинства водоемов на глубинах до 120–150 см почти исключительно на илистых и торфяно-илистых грунтах. Формирует чистые ценозы, реже смешанные с *Nymphaea candida*, *Ceratophyllum demersum*, *Myriophyllum spicatum* и другими погруженными видами. Мощный ценозообразователь на притеррасных озерах Некрасовской поймы, где он занимает большие площади.

Р о а с с а е Barnhart (Gramineae)

Echinochloa crus-galli (L.) Beauv. — ежовник обыкновенный, куриное просо. Встречается в прибрежье озер Некрасовской поймы — Яхробольского, Великого, Ешка. Растет по низким заливаемым берегам единичными особями в сообществах прибрежно-водной растительности.

Zizania latifolia (Griseb.) Stapf. — цицания широколистная, водяной рис широколистный. Растет небольшими куртинами в литорали озер Неро и Вашутинского в сообществах воздушно-водной растительности. Интродуцент.

Zizania aquatica L. subsp. angustifolia (Hitch.) Tzvel. — цицания водяная, водяной рис, канадский рис. Встречается небольшими куртинами и разрозненными пятнами в озерах Вашутинском, Шачебольском, Великом в ценозах воздушно-водной растительности. Интродуцент.

Leersia oryzoides (L.) Sw. — леерсия рисовидная. Отмечена в основном в озерах Некрасовской поймы — Яхробольском, Шачебольском, Ешка, Искробольском, Великом. Растет по низким берегам в виде вкраплений в ценозах из *Glyceria maxima*, *Carex acuta* на глубине 4 см. Редкий для Ярославской области вид [18].

Phalaroides arundinacea (L.) Rausch. (Digraphis arundinacea L., Typhoides arundinacea (L.) Moench) — двукисточник тростниковидный. Встречается в прибрежье большинства озер, распространяясь от уреза воды до глубины 30–40 см, предпочитает илистые и илисто-торфянистые грунты. Формирует чистые или смешанные ценозы.

Alopecurus geniculatus L. — лисохвост коленчатый. Найден в озерах Некрасовской поймы — Яхробольском, Искробольском, Великом, где растет небольшими пятнами по низким сырым берегам и западинам.

Alopecurus aequalis Sobol. — лисохвост равный. Отмечен в озере Ловецком и водоеме-охладителе ЯрТЭЦ. Растет в тех же местообитаниях, что и предыдущий вид.

Agrostis stolonifera L. (A. stolonizans Bess. ex Schult. et Schult. fil.) — полевница побегообразующая. Встречается по низким затопляемым берегам большинства озер преимущественно в ценозах гидрофитов.

Calamagrostis canescens (Web.) Roth. — ве́йник седе́ющий. Отмечен в прибрежной зоне озер Яхробольского и Великого.

Calamagrostis neglecta (Ehrh.) Gaertn. Mey. et Schreb. — **вейник незамечаемый**. Растет по низким заболачивающимся берегам большинства озер в ценозах болотной растительности.

Deschampsia caespitosa (L.) Beauv. — **луговик дернистый, щучка**. Изредка встречается в прибрежье некоторых озер (Савельевское).

Beckmannia eruciformis (L.) Host. — **бекмания обыкновенная**. Найдена лишь в прибрежье оз. Неро в зарослях гигрофитов.

Phragmites australis (Cav.) Trin ex Steud. — **тростник обыкновенный, тростник южный**. Встречается во многих озерах на участках с глубинами 50–80 (120) см и разными грунтами. Формирует монодоминантные и смешанные ценозы.

Molinia caerulea (L.) Moench. — **молиния голубая**. Отмечена в озерах Рюмниковском, Савельевском, где растет по низким заболачивающимся берегам и на сплавинах.

Poa palustris L. — **мятлик болотный**. Встречается во всех озерах области по низким заболачивающимся берегам в сообществах гигрофильной растительности.

Scolochloa festucea (Willd.) Link. — **тростянка овсянищевая**. Распространена в литорали озер Плещеево, Сомино, Вашутинского, Неро. Тяготеет к глубинам 50–70 см и песчаным и песчано-илистым грунтам. Формирует чистые и смешанные сообщества с *Equisetum fluviatile*, *Phragmites australis*. А. Ф. Флеров [27] указывал ее для Вепревского и Ловецкого озер, но нами здесь она не найдена.

Glyceria maxima (Hartm.) Holmb. — **манник большой**. Обычный для озер области вид. Распространяется от уреза воды до глубины 30–50 (120) см. Предпочитает илистые грунты. Образует чистые и смешанные ценозы с *Equisetum fluviatile*, *Scirpus lacustris*.

Glyceria fluitans (L.) R. Br. — **манник наплывающий**. Встречается часто почти во всех озерах. Растет небольшими пятнами на глубине до 60 см.

Glyceria plicata (Fries.) Fries — **манник складчатый**. Отмечен в прибрежье оз. Плещеево. Растет у воды в зарослях гигрофитов.

Elytrigia repens (L.) Nevski (**Агропурон репенс** (L.) Beauv.) — **пырей ползучий**. Встречается по низким сырым берегам озер Некрасовской поймы. Растет рассеянно в ценозах гигрофитов.

С у р е г а с е а е Juss.

Cyperus fuscus L. — **сыть бурая**. Найдена в литорали озер Неро, Ешка, Яхробольского, Искробольского, где растет небольшими куртинками по урезу воды. Редкий для Ярославской области вид [18].

Scirpus lacustris L. — **камыш озерный**. Встречается во всех озерах. Растет на глубине 100–140 (180) см преимущественно на плотных илах и заиленных песках. В озерах Некрасовской поймы с сапропелевыми грунтами часто образует сплавины. Активный ценозообразователь. Формирует чистые, реже смешанные сообщества с *Phragmites australis*, *Equisetum fluviatile* и другими воздушно-водными видами.

Scirpus radicans Schkuhr. — **камыш укореняющийся**. Встречается в прибрежной зоне озер Рюмниковского, Яхробольского, Ешка,

Шачебольского, Великого. Растет пятнами в ценозах гигрофильной растительности на глубине 40–60 см.

***Scirpus tabernaemontani* C. C. Gmel.** — **камыш Табернемонтана.** Зарегистрирован в прибрежной зоне озер Плещеево и Неро. Редкий для области вид [18].

***Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla** — **клубнекамыш морской.** Встречается в литорали озер Плещеево, Неро, Искробольского, Великого. Приурочен к глубинам до 40 см, к илистым или песчаным с наилком грунтам. В озерах Плещеево и Неро образует монодоминантные ценозы, в остальных растет в виде вкраплений в сообществах *Glyceria maxima* и других гигрофитов. В оз. Плещеево представлен разновидностью *Bolboschoenus maritimus* var. *compactus* G. F. Mey.

***Eleocharis acicularis* (L.) Roem et Schult.** — **ситняг игольчатый.** Обычное для ярославских озер растение. Растет от уреза воды до глубины 10–40 (80) см. Предпочитает песчаные грунты. Обильно развивается после спада воды на обнаженных участках литорали.

***Eleocharis palustris* (L.) R. Br.** — **ситняг болотный.** Вид широко распространен в озерах области. Растет на глубинах до 60 см с песчаными и песчано-илистыми грунтами. Формирует чистые сообщества или как примесь входит в состав ценозов из *Glyceria maxima*, *Equisetum fluviatile* и других гидрофитов.

***Eleocharis mamillata* Lindb. fil.** — **ситняг сосочковый.** Встречен однажды в прибрежной зоне водоема-охладителя ЯрТЭЦ. Редкий для области вид [18].

***Carex acuta* L. (C. *gracilis* Curt.)** — **осока острая.** Встречается в литорали большинства озер. Растет по берегам и в воде на глубине 50–60 см преимущественно на илистых и торфяно-илистых грунтах. Активный ценозообразователь, создает основной фон пояса „осочников”, физиономически четко выраженный в прибрежье ряда водоемов. Образует чистые сообщества или входит в состав ассоциаций из *Glyceria maxima*, *Equisetum fluviatile*.

***Carex aquatilis* Wahlb.** — **осока водяная.** Встречается в литорали озер Плещеево, Шачебольского, Великого. На более обводненных местах замещает экологически *Carex acuta*. Растет небольшими пятнами.

***Carex caespitosa* L.** — **осока дернистая.** Отмечена в прибрежной зоне оз. Вашутинского. Растет по низким заболачивающимся берегам.

***Carex hirta* L.** — **осока коротковолосистая.** Довольно обычна на высоких берегах озер с песчаными и супесчаными почвами.

***Carex lasiocarpa* Ehrh.** — **осока волосистоплодная.** Найдена в прибрежье озер Плещеево, Савельевского, Ловецкого. Растет по низким заболачивающимся берегам и на сплавинах.

***Carex nigra* (L.) Reichard.** -- **осока черная.** Встречается в озерах Плещеево, Чашницком.

***Carex pseudocyperus* L.** — **осока ложносытевая.** Довольно распространенное в ярославских озерах растение. Растет в небольшой примеси или единично в ценозах гигрофильной растительности по заболоченным берегам и на сплавинах.

Carex riparia Curt. — **осока береговая**. Единственное местонахождение оз. Сомино. Собрана в 1963 г. В. В. Экзерцевой (гербарий ИБВВ АН СССР). Редкий для области вид [18].

Carex rostrata Stokes (**C. inflata** auct.) — **осока вздутая**. Обычный для ярославских озер вид. Распространена от уреза воды до глубины 60 см. Тяготеет к торфянистым грунтам.

Carex vesicaria L. — **осока пузырчатая**. Отмечена в прибрежной зоне озер Плещеево, Вашутинского, Чашницкого, Ешка, Великого. Растет пятнами в ценозах из *Carex acuta*, *Equisetum fluviatile*, *Glyceria maxima*.

А г а с е а е Juss.

Calla palustris L. — **белокрыльник болотный**. Встречается по заболачивающимся берегам большинства озер вместе с *Menyanthes trifoliata*, *Typha latifolia* и на сплавинах. Иногда образует небольшие чистые заросли.

Л е м н а с е а е S. F. Gray.

Spirodela polyrhiza (L.) Schleid. — **многокоренник обыкновенный**. Часто встречается в затишных участках всех озер, обычно вместе с *Lemna minor*.

Lemna minor L. — **ряска малая**. Встречается в тех же условиях, что и предыдущий вид, но в меньшем обилии.

Lemna trisulca L. — **ряска трехдольная**. Встречается почти во всех озерах в ценозах погруженной растительности, иногда в массе.

Ж у н с а с е а е Juss.

Juncus articulatus L. — **ситник членистый**. Отмечен в прибрежье оз. Рюмниковского и водоема-охладителя ЯрТЭЦ. Растет рассеянно у воды в сообществах гигрофильной растительности.

Juncus bufonius L. — **ситник лягушачий**. Довольно обычный вид. Чаще встречается в озерах Некрасовской поймы, где растет по низким заливаемым берегам у воды и в воде на незначительной глубине на песчаных и песчано-илистых грунтах. Иногда образует временные группировки в местах с нарушенной растительностью.

Juncus compressus Jacq. — **ситник сплюснутый**. Встречается на сырых берегах озер Некрасовской поймы и оз. Плещеево.

Juncus geniculatus Schrank (**J. fusco-ater** Schreb.) — **ситник коленчатый**. Найден в прибрежной зоне оз. Шачебольского в зарослях гигрофитов.

Juncus effusus L. — **ситник развесистый**. Встречается в прибрежье озер Рюмниковского и Чашницкого. Растет отдельными кустами у воды.

Iris pseudacorus L. — касатик водяной. Встречается в озерах Сомино и Шачебольском. Растет вкраплениями в зарослях прибрежно-водной растительности.

Polygonaceae Juss.

Rumex aquaticus L. — шавель водный. Отмечен в прибрежье большинства озер. Растет единичными особями в ценозах из *Equisetum fluviatile*, *Glyceria maxima*, *Carex acuta* преимущественно на глубине до 40 см на илистых и илисто-торфянистых грунтах.

Rumex confertus Willd. — шавель густой. Отмечен в прибрежье озер Неро и Ешка. Растет единичными экземплярами в ценозах гигрофильной растительности.

Rumex hydrolapathum Huds. — шавель прибрежный. Встречается в литорали озер Плещеево, Неро, Сомино, Лавецкого. Растет рассеянно в сообществах из *Equisetum fluviatile*, *Carex rostrata*. Приурочен к глубинам до 40 см и вязким торфянистым и илистым грунтам.

Rumex maritimus L. — шавель приморский. Найден в озерах Сомино, Вашутинском, Плещеево, Чашницком, Рюмниковском, Неро. Растет единичными особями по берегам у воды в группировках влаголюбивого разнотравья.

Polygonum amphibium L. — горец земноводный. Характерное растение для ярославских озер. Формирует чистые и смешанные ценозы с *Equisetum fluviatile*, *Scirpus lacustris*, *Sagittaria sagittifolia*, *Nuphar lutea*. Тяготеет к глубинам 50–80 см и илистым или песчаным грунтам.

Polygonum hydropiper L. — горец перечный, водяной перец. Зарегистрирован в озерах Неро, Чашницком, Ловецком, Яхробольском, Ешка, Искробольском, Великом, водоеме-охладителе ЯрТЭЦ. Растет по низким сырым берегам в ценозах из *Carex acuta*, *Glyceria fluitans*, реже в воде на глубине 10 см.

Polygonum minus Huds. — горец малый. Отмечен в прибрежье озер Рюмниковского, Неро, Яхробольского. Растет в тех же условиях, что и предыдущий вид, но в меньшем обилии.

Polygonum lapathifolium L. — горец щавелелистный. Обычный для ярославских озер вид. Растет по низким сырым берегам в ценозах гигрофитов.

Polygonum persicaria L. — горец почечуйный. Отмечен в озерах Рюмниковском, Ешка. Растет в тех же условиях, что и предыдущий вид.

Caryophyllaceae Juss.

Myosoton aquaticum (L.) Moench (Malachium aquaticum (L.) Fries.) — мягковолосник водный. Встречен в прибрежье озер Плещеево и Искробольского. Растет единичными экземплярами в ценозах из *Carex acuta*.

***Stellaria crassifolia* Ehrh.** — звездчатка толстолистная. Отмечена в прибрежной зоне озер Плещеево, Искробольского, водоема-охладителя ЯрТЭЦ. Растет по низким сырым берегам у воды. Редкий для области вид [18].

***Stellaria palustris* Retz.** — звездчатка болотная. Встречается в озерах Плещеево, Рюмниковском, Ешка, Великом, где растет в сообществах воздушно-водной растительности.

Nymphaeaceae Salisb.

***Nymphaea candida* Presl.** — кувшинка чистобелая. Встречается почти во всех озерах. Занимает биотопы на глубинах 80–150 (200) см на илистых грунтах. Образует чистые и смешанные ценозы с *Nuphar lutea*, *Scirpus lacustris*, *Equisetum fluviatile*, *Myriophyllum spicatum*, *Stratiotes aloides*. Наибольшие по площади заросли отмечены на озерах Некрасовской поймы: Великом, Шачебольском, Яхробольском, Исадском.

***Nuphar lutea* (L.) Smith.** — кубышка желтая. Встречается в большинстве озер. Образует чистые, но чаще смешанные ассоциации с *Nymphaea candida*, *Equisetum fluviatile*, *Scirpus lacustris*, *Scolochloa festucacea*, *Stratiotes aloides*. Приурочен к участкам на глубинах 60–100 см преимущественно на илистых грунтах.

***Nuphar pumila* (Timm.) DC.** — кубышка малая. Отмечена в озерах Вашутинском, Савельевском, Ешка, Исадском. Обитает на глубинах 100–120 см, предпочитает вязкие илистые грунты. Ранее была распространена в озерах Плещеево и Неро [19, 27]. Растет единично или в небольшой примеси в ценозах нимфейных.

Ceratophyllaceae S. F. Gray

***Ceratophyllum demersum* L.** — роголистник темнозеленый. Обычный вид в озерах области. Образует чистые или смешанные сообщества с *Elodea canadensis*, *Stratiotes aloides*. В неглубоких озерах — Сомино, Ловецком, водоеме-охладителе ЯрТЭЦ — занимает всю толщу воды.

Ranunculaceae Juss.

***Caltha palustris* L.** — калужница болотная. Встречается в прибрежной зоне озер Плещеево, Савельевского, Вашутинского, в приозерных болотах. В травостой входит единично или в небольшой примеси. Разрывается в микропонижениях.

***Batrachium circinatum* (Sibth.) Spach (*Ranunculus circinatus* Sibth.)** — шелковник жестколистный. Распространен в литоральной зоне озер Плещеево, Сомино, Вашутинского, Ловецкого, Яхробольского, Шачебольского и водоема-охладителя ЯрТЭЦ. Растет небольшими пятнами, распространяясь на глубину 40–60 см.

***Batrachium triophyllum* (Chaix.) Bosch (*Ranunculus trichophyllus* Chaix)** -- шелковник волосолистный. Редкий для водоемов области вид, отмеченный в оз. Вашутинском, где растет в ценозах погруженной растительности на глубине 40 см на твердых песчаных грунтах. Ранее указывался для оз. Неро [27].

***Ranunculus flammula* L.** — лютик жгучий, прыщенец. Отмечен в прибрежье оз. Чашницкого у воды в зарослях *Glyceria fluitans*.

***Ranunculus lingua* L.** — лютик длиннолистный. Распространен в прибрежной зоне озер Плещеево, Сомино, Вашутинского, Неро, водоема-охладителя ЯрТЭЦ. Растет единичными особями в зарослях *Equisetum fluviatile*, *Carex rostrata* на вязких торфянистых грунтах.

***Ranunculus repens* L.** — лютик ползучий. Встречается по сырым заливаемым берегам озер Некрасовской поймы, на приозерных заболоченных лугах. В травостой входит единично или в небольшой примеси.

***Ranunculus reptans* L.** — лютик стелющийся. Отмечен в литорали озер Вашутинского, Рюмниковского, Чашницкого, Неро. Встречается в двух формах: наземной, которая цветет и плодоносит, и погруженной, обычно стерильной, с узкими шпоровидными листочками, распространенной на глубинах 40–50 (100) см.

Brassicaceae Burnett (Cruciferae)

***Rorippa amphibia* (L.) Bess.** — жерушник земноводный. Распространен в прибрежной зоне озер Плещеево, Сомино, Яхробольского, Искробольского. Растет пятнами в сообществах из *Carex acuta*, *Equisetum fluviatile*, *Glyceria maxima*.

***Rorippa palustris* (L.) Bess. (*R. islandica* (Oeder) Borb.)** — жерушник болотный. Встречается по берегам озер Неро, Яхробольского, Искробольского, Великого. Растет рассеянно на отмелях, у воды и в воде на глубине 10–20 см на илистых и торфяно-илистых грунтах.

Rosaceae Juss.

***Comarum palustre* L.** — сабельник болотный. Встречается в прибрежье большинства озер. Растет по топким заболачивающимся берегам и на сплавинах.

***Filipendula ulmaria* (L.) Maxim.** — лабазник вязолистный. Отмечен в прибрежной зоне озер Савельевского и Шачебольского. Растет по низким сырым берегам в ценозах из *Carex acuta*, *C. vesicaria*.

Callitrichaceae Link.

***Callitriche hermaphroditica* L.** — болотник обополюй. Найден в озерах Вашутинском и Ешка. Растет небольшими пятнами в ценозах погруженной растительности на глубине до 40 см.

***Callitriche verna* L. (*C. palustris* L.) — болотник весенний.** Отмечен в озерах Рюмниковском, Яхробольском, Искробольском, Великом. Растет в виде вкраплений в ассоциациях прибрежно-водных растений. Ранее указывался для озер Неро и Плещеево [19, 27].

Elatinaceae Dumort.

***Elatine hydropiper* L. — повойничек водяной перец.** Найден в озерах Вашутинском, Рюмниковском, Чашническом, Савельевском. Растет от уреза воды до глубины 50–60 см преимущественно на песчаных и песчано-илистых грунтах. Нечасто встречающийся в водоемах области вид.

***Elatine triandra* Schkuhr. — повойничек трехтычинковый.** Зарегистрирован в Рюмниковском и Чашническом озерах. Растет в аналогичных условиях, что и предыдущий вид. Редок для Ярославской области.

Lythraceae Juss.

***Peplis portula* L. — бутерлак портулаковый.** Встречен только однажды в прибрежье оз. Рюмниковского.

***Lythrum salicaria* L. — дербенник иволистник, плакун-трава.** Широко распространенное в ярославских озерах растение. Как сопутствующий вид входит в состав большинства ассоциаций воздушно-водных растений.

Onagraceae Juss.

***Epilobium hirsutum* L. — кипрей мохнатый.** Найден в прибрежье оз. Плещеево и водоема-охладителя ЯрТЭЦ. Растет единичными особями в ценозах *Carex acuta*.

***Epilobium palustre* L. — кипрей болотный.** Часто встречается во всех озерах, в приозерных болотах и на заболоченных лугах в зарослях гигрофитов. В травостой входит единично или в небольшой примеси.

***Epilobium parviflorum* Schreb. — кипрей мелкоцветный.** Встречен однажды на восточном берегу оз. Плещеево в зарослях из *Equisetum fluviatile*. Редкий для Ярославской области вид [18].

***Epilobium roseum* Schreb. — кипрей розовый.** Найден только в прибрежье оз. Ешка в зарослях влаголюбивого разнотравья.

Haloragaceae R. Br.

***Myriophyllum spicatum* L. — уруть колосистая.** Встречается в литорали большинства озер области. Обитает на участках с глубинами 50–80 см преимущественно на илистых и торфяно-илистых грунтах. В водоемах с высокой прозрачностью воды (Плещеево, Вашутинское) распространяется до глубины 2 м и более. Формирует чистые заросли, чаще смешанные со *Stratiotes aloides*, *Caratophyllum demersum*.

***Myriophyllum verticillatum* L. — уруть мутовчатая.** Встречена однажды в оз. Великом.

Hippuridaceae Link.

Hippuris vulgaris L. — **хвостник обыкновенный, водяная сосенка**. Вид, нечасто встречающийся в озерах области. Отмечен на топких заболачивающихся берегах озер Плещеево и Яхробольского.

Apiaceae Lindley (Umbelliferae)

Cicuta virosa L. — **вех ядовитый**. Растет в большинстве водоемов области по низким заболоченным берегам в ценозах из *Equisetum fluviatile*, *Glyceria maxima*, а также на сплавинах. В травостой входит единично или в небольшой примеси.

Sium latifolium L. — **поручейник широколистный**. Встречается в большинстве озер области как сопутствующий вид в сообществах гидрофитов. В травостой входит единично или в незначительной примеси.

Oenanthe aquatica (L.) Poir. — **омежник водный**. Отмечен в озерах Плещеево, Сомино, Неро, Яхробольском, Искробольском, Великом. Растет пятнами в зарослях воздушно-водной растительности.

Calestania palustris (L.) K.-Pol. — **калестания болотная**. Встречается на заболоченных берегах озер Савельевского, Чашницкого, Вашутинского. В травостой входит обычно единичными особями.

Primulaceae Vent.

Lysimachia vulgaris L. — **вербейник обыкновенный**. Обычный широко распространенный в озерах области вид. Растет в виде вкраплений в большинстве сообществ воздушно-водных макрофитов.

Naumburgia thyrsoflora (L.) Reichenb. — **наумбургия кистецветная**. Встречается в большинстве озер. Растет по низким заболачивающимся берегам в ассоциациях *Carex acuta*, *Glyceria maxima*, *Phragmites australis* на глубине до 20–30 см. В травостой входит единично или в небольшой примеси. Постоянный компонент сплавин. Разрастается в микропонижениях.

Menyanthaceae Dumort.

Menyanthes trifoliata L. — **вахта трехлистная**. Встречается в прибрежье озер Савельевского, Вашутинского, Чашницкого, Рюмниковского, где растет по низким заболоченным берегам и на сплавинах. В травостой входит в примеси, иногда выступает содоминантом.

Boraginaceae Juss.

Myosotis caespitosa K. F. Schultz — **незабудка дернистая**. Отмечена в прибрежье оз. Плещеево в зарослях гидрофитов.

Myosotis palustris (L.) L. (*M. scorpioides* L.) — **незабудка болотная**. Найдена в прибрежной зоне озер Плещеево, Неро, Чашницкого, Рюмниковского. Растет в виде вкраплений в сообществах гигрофильной растительности.

Scutellaria galericulata L. — **шлемник обыкновенный**. Довольно распространенный вид в изучаемом регионе. Растет на заболоченных берегах, по урезу воды, на сплавинах. В травостой обычно входит в небольшой примеси.

Stachys palustris L. — **чистец болотный**. Встречается во всех озерах. Растет по низким берегам в ценозах с господством *Carex acuta*, *Glyceria maxima*, *Equisetum fluviatile* на сплавинах, на приозерных заболоченных лугах. В травостой входит единично или в небольшой примеси.

Lycopus europaeus L. — **юзник европейский**. Распространен по берегам всех озер. В качестве сопутствующего вида входит в состав ассоциаций гигрофитов.

Mentha arvensis L. — **мята полевая**. Отмечена в прибрежье большинства озер. Растет по сырым берегам, иногда в воде на небольшой глубине. В травостой ценозов гигрофильной растительности обычно входит в незначительной примеси.

Solanaceae Juss.

Solanum dulcamara L. — **паслен сладко-горький**. Встречается в прибрежье озер Неро, Сомино, Вашутинского, Ловецкого, Великого. Единичными особями входит в состав ассоциаций с господством *Glyceria maxima*, *Phragmites australis*.

Scrophulariaceae Juss.

Limosella aquatica L. — **лужайник водный**. Отмечен в прибрежной зоне озер Некрасовской поймы (Яхробольское, Шачебольское, Ешка, Великое). Растет по сырым берегам, реже в воде на глубине 5–10 см, преимущественно на илистых грунтах. Ценотическая роль незначительна.

Veronica anagallis-aquatica L. — **вероника ключевая**. Вид отмечен в прибрежье оз. Плещеево, ранее встречался на оз. Неро [27].

Veronica longifolia L. — **вероника длиннолистная**. Встречается в прибрежной зоне большинства озер, на приозерных заболоченных лугах в ценозах из *Carex acuta*. В травостой входит в небольшой примеси.

Veronica scutellata L. — **вероника щитковая**. Отмечена в прибрежье оз. Неро по периферии зарослей *Phragmites australis*. Вне озера нередко встречается на сырых и заболоченных лугах.

Lentibulariaceae Rich.

Utricularia vulgaris L. — **пузырчатка обыкновенная**. Отмечена на заболачивающихся участках озер Чашницкого и Яхробольского.

Galium palustre L. — **подмаренник болотный**. Растение обычное для изучаемых озер. Растет в небольшой примеси в ценозах гигрофильной растительности.

Galium ruprechtii Pobed. — **подмаренник Рупрехта**. Отмечен в прибрежной зоне озер Неро, Савельевского, Рюмниковского, Чашницкого, водоема-охладителя ЯрТЭЦ. Растет по периферии ценозов из *Phragmites australis*, *Glyceria maxima* единично или небольшими пятнами. Для оз. Плещеево вид указывал В. А. Варенцов [3].

Galium uliginosum L. — **подмаренник топяной**. Найден в оз. Ешка в поясе осочника. Вне озер — обычный компонент глубоководных торфяников.

Valerianaceae Batsch.

Valeriana officinalis L. — **валериана лекарственная**. Отмечена в прибрежной зоне оз. Ешка в зарослях осоки. В области нередко встречается на сырых местах и около воды.

Asteraceae Dumort. (Compositae)

Gnaphalium uliginosum L. — **сушеница топяная**. Растет небольшими пятнами по сырым берегам озер Некрасовской поймы — Яхробольского, Ешка, Искробольского.

Bidens cernua L. — **черда поникшая**. Часто встречается по топким заболачивающимся берегам большинства озер в ценозах воздушно-водной растительности.

Bidens radiata Thuill. — **черда лучистая**. Найдена в прибрежье озер Плещеево, Ешка, Великого. В области растение редкое [18].

Bidens tripartita L. — **черда трехраздельная**. Обычный в литорали изученных озер вид. Растет по низким заливаемым берегам в ценозах гигрофильной растительности, на нарушенных переувлажненных участках.

Achillea cartilaginea Ledeb. — **тысячелистник хрящеватый**. Встречается в прибрежье большинства озер, где растет по периферии зарослей осок.

Анализ флоры

Флору озер Ярославской области составляют растения 149 видов из 82 родов, 42 семейств.

Систематическую структуру и особенности изучаемой флоры довольно четко отражает флористический спектр (см. таблицу), свидетельствующий о том, что 13 семейств содержат по 1 виду, 12 — по 2, остальные — по 3 и более. Коэффициент насыщенности семейств видами составляет 3.5.

Флористический спектр флоры озер Ярославской области

Семейство	Количество		Число видов в семействе, % от общего
	родов	видов	
<i>Poaceae</i>	15	20	13.4
<i>Cyperaceae</i>	5	18	12.0
<i>Potamogetonaceae</i>	1	13	8.7
<i>Polygonaceae</i>	2	9	6.0
<i>Ranunculaceae</i>	3	7	4.7
<i>Juncaceae</i>	1	5	3.5
<i>Asteraceae</i>	3	5	3.5
<i>Hydrocharitaceae</i>	4	4	2.7
<i>Onagraceae</i>	1	4	2.7
<i>Apiaceae</i>	4	4	2.7
<i>Lamiaceae</i>	4	4	2.7
<i>Scrophulariaceae</i>	2	4	2.7
<i>Sparganiaceae</i>	1	3	2.0
<i>Lemnaceae</i>	2	3	2.0
<i>Caryophyllaceae</i>	2	3	2.0
<i>Nymphaeaceae</i>	2	3	2.0
<i>Rubiaceae</i>	1	3	2.0
<i>Equisetaceae</i>	1	2	1.3
<i>Isoëtaceae</i>	1	2	1.3
<i>Typhaceae</i>	1	2	1.3
<i>Alismataceae</i>	1	2	1.3
<i>Brassicaceae</i>	1	2	1.3
<i>Rosaceae</i>	1	2	1.3
<i>Callitrichaceae</i>	1	2	1.3
<i>Elatinaceae</i>	1	2	1.3
<i>Lythraceae</i>	1	2	1.3
<i>Haloragaceae</i>	1	2	1.3
<i>Primulaceae</i>	1	2	1.3
<i>Boraginaceae</i>	1	2	1.3
<i>Fontinalaceae</i>	1	1	0.7
<i>Thelypteridaceae</i>	1	1	0.7
<i>Zannichelliaceae</i>	1	1	0.7
<i>Najadaceae</i>	1	1	0.7
<i>Araceae</i>	1	1	0.7
<i>Iridaceae</i>	1	1	0.7
<i>Ceratophyllaceae</i>	1	1	0.7
<i>Hippuridaceae</i>	1	1	0.7
<i>Menyanthaceae</i>	1	1	0.7
<i>Solanaceae</i>	1	1	0.7
<i>Lentibulariaceae</i>	1	1	0.7
<i>Valerianaceae</i>	1	1	0.7
<i>Butomaceae</i>	1	1	0.7

Наибольшим видовым богатством характеризуются семейства *Poaceae*, насчитывающие 20 видов (13.4%), *Cyperaceae* — 18 видов (12%), *Potamogetonaceae* — 13 видов (8.7%), *Polygonaceae* — 7 видов (6%).

Первое место в флористическом спектре занимают виды сем. *Poaceae*, обладающие широкой экологической пластичностью и заселяющие разнообразные экотопы. Среди его представителей немало доминантов, ценозообразователей: *Phragmites australis*, *Glyceria maxima*, *Scolochloa festucacea*, *Phalaroides arundinacea*.

Второе место принадлежит сем. *Cyperaceae*. Экология видов, входящих в его состав, весьма разнообразна, что позволяет им осваивать разнообразные биотопы. Многие виды осоковых играют заметную роль в сложении фитоценозов ярославских озер. Доминанты растительных сообществ — *Scirpus lacustris*, *Carex acuta*, *C. rostrata*, *C. aquatilis*, *Eleocharis palustris*. Значительный удельный вес во флоре озер принадлежит сем. *Potamogetonaceae*. Высокий флористический вклад его сочетается и со значительной фитоценотической ролью. Сообщества рдестов широко распространены в озерах Ярославской области. Кроме того, высокая видовая насыщенность свидетельствует о специфичности изучаемой флоры. В мелких семействах доминантами выступают *Equisetum fluviatile*, *Typha angustifolia*, *Stratiotes aloides*, *Nymphaea candida*, *Nuphar lutea*, *Ceratophyllum demersum*, *Myriophyllum spicatum*, *Sagittaria sagittifolia*.

По отношению к условиям жизни в водной среде растения изучаемой флоры принадлежат к четырем экологическим группам.

Группа	Число видов	
	экз.	% от общего
Гидатофиты	40	26.8
Гидрофиты	56	37.6
Гигрофиты	46	30.9
Гигромезофиты	7	4.7

Две первые группы объединяют настоящие водные растения (более 60% всей флоры), две последние — наземные виды, приспособленные к жизни в условиях избыточного увлажнения, которые растут по низким заливаемым берегам озер и заметной роли в зарастании их мелководной зоны не играют.

Найден ряд редких видов для области, нуждающихся в охране: *Isoetes lacustris* L., *I. echinospora* Durien., *Sparganium gramineum* Georgi, *Caulinia flexilis* Willd, *Potamogeton friesii* Rupr., *P. trichoides* Cham et Schlecht, *Elatine triandra* Schkuhr, *Cyperus fuscus* L., *Eleocharis mamillata* Lindb. fil., *Nuphar pumila* (Timm.) DC. Вместе с тем некоторые виды, приводившиеся для озер области в ряде публикаций [3, 19, 27], нами не найдены. Это *Sparganium glomeratum* Laest., *Potamogeton alpinus* Balb., *Scirpus sylvaticus* L., *Carex appropinquata* Schum., *C. elata* All. (*C. stricta* Good.), *Subularia aquatica* L., *Hottonia palustris* L.

Хорологические особенности флоры озер. Анализ ареалов широко применяется в ботанико-географических работах. Отечественными исследователями он обычно проводился на зонально-региональной

основе. Это дает возможность выявить географическую структуру исследуемой флоры, ее связь с флорами других территорий и особенности ее формирования и развития. В последнее время советские ученые, главным образом под влиянием работ исследователей круга Мейзеля [33], кроме географического фактора в распространении растений учитывают также степень влияния океаничности—континентальности [7, 23, 24].

Методика хорологического анализа флоры с достаточной полнотой изложена в цитированных работах [7, 23, 24, 33]. Укажем, что по отношению к теплосолярным показателям устанавливаются арктическая, бореальная, температурная, субмеридиональная и меридиональная зоны. Нами выделены группы мультizonальных, бореальных, бореотемператных, бореосубмеридиональных и температурно-субмеридиональных видов.

При выяснении хорологической структуры водной флоры исследуемых озер мы исходили не из экологических (возможных) ареалов, а из биоценологических (фактических). В границах последнего вид оказывается наиболее приспособленным к условиям среды. Именно здесь реализуются его фитоценологические свойства. В отечественной фитоценологии этот вывод был сделан А. П. Шенниковым [30].

Руководствуясь опорной системой ареалов Мейзеля, на которую были наложены данные флористических исследований озер, нами был получен спектр хорологических групп видов.

Преобладают виды (69) зонального распространения — бореальные, бореотемператные, бореосубмеридиональные и температурно-субмеридиональные.

Мультizonальные виды (27) иногда принимаются в качестве интразональных. Адвентивное включение составляют *Vallisneria spiralis* L., *Zizania aquatica* L., *Z. latifolia* Turcz. (Griseb.) Stapf.

Регионально-зональные особенности исследуемой гидрофильной флоры подчеркивают виды (7), в своем распространении непосредственно связанные с бореальной зоной. В сопредельных зонах распространено 35 видов. В целом флора озер имеет четко выраженный бореальный характер. Во флоре Литвы, по Ю. Ю. Страздайте и В. В. Стяпанавичене [23], 4 вида бореального распространения. На этой территории нет также видов более южного распространения и совсем ничтожно представлена температурная группа. Особенность флоры — преобладание (43 вида) европейско-азиатско-североамериканских видов (циркумполярных). Вместе с тем флора исследованных водоемов отличается от таковой более северных районов. В ее составе нет ни одного представителя, которые хорологически можно было бы отнести к группе арктобореальных видов.

Несколько неожиданное соотношение количества континентальных, океанических и индифферентных видов (соответственно 33, 51 и 16) объясняется климатическими условиями и историей развития флоры и растительности. Ярославская область в соответствии со схемой климатического районирования Б. П. Алисова [1] расположена в пределах западной подобласти атлантико-континентальной области, где во все сезоны года преобладают западные ветры, несущие воздушные

массы атлантического происхождения и взаимодействующие с воздушными массами континентальных районов. Поэтому климат области имеет яркие черты переходного от морского к континентальному [21], что привело к увеличению океанических видов. Обогащение гидрофильной флоры этими видами связывается также с более теплым климатом суббореального периода голоцена. В это время на территорию области проникли *Isoetes lacustris*, *I. setaceae*, *Potamogeton praelongus*. В этот же период далеко на север продвинулась граница широколиственных лесов, в их числе и гигрофильного варианта — черноольховых вместе со свитой травянистых спутников (*Carex riparia*, *Leersia oryzoides*, *Scirpus sylvaticus*). В последующий период черноольшаники выпали из состава растительности. Флористически связанные с ними травянистые виды стали поглощаться группировками прибрежно-водной растительности. Дальнейшее обогащение водной флоры океаническими видами происходило в связи с хозяйственной деятельностью. Адвентивное включение представляют *Elodea canadensis*, *Zizania aquatica*, *Z. latifolia*, *Vallisneria spiralis*.

Ценоотическая характеристика растительности озер

В сложении водной растительности принимают участие 24 формации: 12 — воздушно-водной, 4 — с плавающими на поверхности воды листьями, 8 — погруженной. Формации и ассоциации выделены на доминантно-эдикаторной основе, как это принято в большинстве работ по высшей водной растительности [9, 10, 22, 31, 32].

Воздушно-водная растительность

В сложении воздушно-водной растительности наибольшее участие принимают формации осоки острой, хвоща приречного, камыша озерного, двукисточника тростниковидного и тростника. Формация рогоза широколистного, хотя и часто встречается, однако, нигде больших площадей не занимает. Формации сусака зонтичного, стрелолиста, рогоза узколистного свойственны немногим озерам или отдельным участкам, где доминируют в составе растительности.

Формация осоки острой — *Cariceta acutae*. Сообщества встречаются в прибрежной полосе почти всех озер и часто образуют физиономически выраженный пояс шириной от нескольких метров до 10–15 м и более. Большие площади остроосочниковых заболоченных лугов распространены вокруг озер Яхробольского, Великого, Неро. Глубина стояния вод обычно не превышает 10–15 см. Грунты илисто-торфянистые с растительными остатками. Общее проективное покрытие составляет 60–70 %. Травостой одноярусный высотой 90–120 см. Фон определяют темно-зеленые побеги *Carex acuta*. Обилие доминанта составляет cop_{1-2} . В травостой входят *Glyceria maxima*, *Galium palustre*, *Phalaroides arundinacea*, *Lythrum salicaria*, *Eleocharis palustris*, *Equisetum fluviatile* и другие,

преимущественно гелофильные (болотные) виды с обилием каждого sol-sp. В составе формации отмечено более 27 видов. Чаще распространена ассоциация осоки острой с болотным разнотравьем — *Caricetum acutae paludi-herbosum*.

Формация двухкосточника тростниковидного — *Phalaroideta arundinaceae*. Ценозы наиболее характерны для прибрежий озер Неро, Плещеево, Яхробольского, Исадского, Кухольного, где часто занимают большие площади. Приурочены они к несколько более высоким уровням, чем остроосочники, к грунтам торфянисто-илистым, реже торфянистым. Общее проективное покрытие достигает 80–90 %. Травостой чаще двухъярусный. Фон его определяют побеги *Phalaroides arundinacea* и хорошо развитое болотное и лугово-болотное разнотравье. Первый ярус образован доминантом высотой 140–160 см и обилием сор₂₋₃. Вторым ярусом высотой 70–90 см нередко сложен *Lysimachia vulgaris*, образующим во время цветения красочный аспект. Его обилие достигает сор₂₋₃. Реже встречаются *Carex acuta*, *C. nigra*, *Agrostis stolonifera*, *Eleocharis palustris* и другие с обилием каждого sol-sp. Формация сложена 15–17 видами. Наиболее распространена ассоциация двухкосточника тростниковидного с болотным разнотравьем — *Phalaroidetum arundinaceae paludi-herbosum*. В условиях несколько большего обводнения она сменяется ассоциациями почти чистого двухкосточника — *Phalaroidetum arundinaceae subpurum* — и двухкосточника с манником большим — *Phalaroidetum arundinaceae maximae-glyceriosum*. Большого распространения они не имеют.

Формация хвоща приречного — *Equiseteta fluviatile*. Сообщества широко распространены в озерах Некрасовской поймы, а также Неро, Плещеево, Вашутинском, Савельевском, Рюмниковском и Чашническом на глубинах от 40 до 110 см. Грунты преимущественно илистые и торфяно-илистые, реже — песчаные и песчано-илистые. На участках с сапропелевыми отложениями хвощ приречный нередко образует подводную сплаvinу. Травостой одно- или двухъярусный высотой 130–140 см и общим проективным покрытием от 20 до 70–80 %. Основу надводного яруса образует доминант с обилием сор₂-сор₃. Темно-зеленые побеги хвоща приречного создают основной аспект. В травостое с обилием sol-сор₁ отмечены *Scirpus lacustris*, *Typha latifolia*, *Glyceria maxima*, *Sagittaria sagittifolia*. Ярус плавающих растений выражен не всегда. В тех случаях, когда он развит, его основу составляют *Polygonum amphibium*, *Nymphaea candida*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Lemna minor*, *Stratiotes aloides*. Формация сложена 25 видами. Наиболее распространена ассоциация почти чистого хвоща приречного — *Equisetetum fluviatile subpurum*. Реже встречаются ассоциации хвоща приречного с камышом озерным — *Equisetetum fluviatile lacustris-scirposum*, хвоща приречного с рогозом широколистным — *Equisetetum fluviatile latifoliae-typhosum*, хвоща приречного с тростником — *Equisetetum fluviatile phragmitosum*, хвоща приречного с разнотравьем — *Equisetetum fluviatile aqui-herbosum*.

Формация тростника — *Phragmiteta australis*. Ценозы занимают наибольшие площади в озерах Неро, Плещеево, Вашутинском. В первом их заросли наряду с рогозовыми настолько обширны, что по типу

зарастания этот водоем можно отнести к тростниково-рогозовому типу. Здесь тростник развивается вдоль береговой линии, образуя мощные широкие полосы, и в открытой части, где растет пятнами. Изредка ценозы тростника встречаются в оз. Савельевском. В водоемах Некрасовской поймы они характерны только для оз. Шачебольского, в остальных тростник растет отдельными куртинами или отсутствует. Преобладающие глубины колеблются в пределах 60–110 см. Грунты разные — от илистых до песчаных. Высота тростника достигает 250–300 см, а в оз. Неро — и выше 3 м. Травостой обычно одноярусный, реже двухъярусный. Общее проективное покрытие составляет 30–60%. Обилие сор₂₋₃. С обилием sol-sp отмечены *Equisetum fluviatile*, *Typha angustifolia*, *Zizania aquatica*, *Stratiotes aloides*, *Spirodela polyrhiza*, *Nuphar lutea* и др. В сложении формации принимают участие 12 видов. Широко распространена ассоциация почти чистого тростника — *Phragmitetum australis subpurum*. Реже встречаются ассоциации тростника с рогозом узколистным — *Phragmitetum australis angustifoliae-typhosum*, тростника с манником большим — *Phragmitetum australis maximae-glyceriosum*, тростника с хвощом приречным — *Phragmitetum australis fluviatile-equisetosum*, тростника с телорезом — *Phragmitetum australis stratiotosum*; в оз. Неро — тростника с цицанией широколистной *Phragmitetum australis latifoliae-zizanosum*.

Формация камыша озерного — *Scirpeta lacustris*. Сообщества свойственные всем водоемам, но наибольшего развития достигают в озерах Плещеево, Неро, Вахутинском, Савельевском, Яхробольском и Искробольском. В прибрежной зоне камыш озерный образует поясопрерывистый тип зарослей, в средней части плёса — куртинный и кольцевидный. Преобладающие глубины составляют 70–120 см. Грунты представлены преимущественно сапропелевыми и мягкими илами, реже заиленными песками и супесями. Травостой обычно одноярусный высотой 150–280 см. Аспект образуют темно-зеленые побеги камыша. Общее проективное покрытие колеблется от 30–35 до 45–60%. Обилие доминанта составляет сор₁₋₂. В травостой входят также *Typha latifolia*, *Nymphaea candida*, *Nuphar lutea*, *Stratiotes aloides*, *Lemna minor*, *L. trisulca*, *Spirodela polyrhiza*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Elodea canadensis* и др. Обилие каждого sol—сор₁. Всего отмечено 32 вида. Формация представлена ассоциациями почти чистого камыша озерного *Scirpetum lacustris subpurum*, камыша озерного с кувшинками — *Scirpetum lacustris nymphaea-nupharosum*, камыша озерного с тростником и хвощом приречным — *Scirpetum lacustris-phragmitoso-equisetosum*.

Формация рогоза широколистного — *Typheta latifoliae*. Сообщества приурочены к побережьям и зарастающей части основной акватории озер Неро, Савельевского и большинства водоемов Некрасовской поймы. Рогоз широколистный образует куртины или небольшие по площади заросли. Нередко встречаются сплавины, погруженные на 20–30 см в воду. Реже сплавины надводные. Глубины составляют до 60–70 см. Грунты преимущественно торфянистые илы и сапропели. Травостой обычно одноярусный высотой до 160–180 см с общим проективным покрытием от 40 до 65%. Аспект создают листовые пластинки вегетирующих

побегов рогоза. Обилие доминанта — сор₁₋₃. Содоминантами выступают *Equisetum fluviatile*, *Nuphar lutea*, *Lemna minor* с обилием сор₁ каждого. В травостой входят также *Carex pseudocyperus*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Glyceria maxima*, *Scirpus lacustris* с обилием каждого сол-сп и др. (всего 26 видов). Формация представлена ассоциациями рогоза широколистного с хвощом приречным — *Typhetum latifoliae fluviatilae-equisetosum*, рогоза широколистного с кубышкой желтой — *Typhetum latifoliae luteae-nupharosum*, рогоза широколистного с водно-болотным разнотравьем — *Typhetum latifoliae aquipaludosa-herbosum*. Наибольшее участие в зарастании принимает последняя.

Формация рогоза узколистного — *Typheta angustifoliae*. Сообщества этого вида распространены преимущественно в озерах Плещеево и Неро, где они развиваются в прибрежьях и в открытой зарастающей акватории. Большие заросли сосредоточены в устье р. Сары. Грунты в основном илистые, преобладающие глубины колеблются от 40 до 170 см. Травостой чаще одноярусный высотой до 300 см с проективным покрытием 40–60 %. Участие доминанта составляет сор₂₋₁. Единично в травостое отмечены *Nymphaea candida*, *Nuphar lutea*, *Phragmites australis*, *Scolochloa festucacea*, *Glyceria maxima*. В сложении формации принимают участие 10 видов. Формация представлена ассоциациями почти чистого рогоза узколистного — *Typhetum angustifoliae subpurum*, рогоза узколистного с камышом озерным — *Typhetum angustifoliae scirposa lacustris*, рогоза узколистного с тростником — *Typhetum angustifoliae phragmitosum*, рогоза узколистного с клубнекамышом морским — *Typhetum angustifoliae maritimi-bolboschoenosum*, рогоза узколистного с кубышкой желтой — *Typhetum angustifoliae luteae-nupharosum*. Преобладает ассоциация почти чистого рогоза узколистного.

Формация манника большого — *Glycerieta maximae*. Сообщества характерны для озер Плещеево, Неро, Ешки, Яхробольского, Шачебольского. На других водоемах они встречаются реже. Манник большой чаще формирует поясной тип зарослей шириной до нескольких метров или растет пятнами в ценозах *Typheta latifoliae*, *Scirpeta lacustris*. В сторону берега они обычно сменяются поясом осочника. Оптимальные глубины составляют 40–50 см в редких случаях 80 см. Грунты представлены торфами и разной плотности илами с растительными остатками. Травостой одноярусный высотой от 90 до 180 см. Аспект создают светло-зеленые в преобладающей массе вегетирующие побеги манника. Общее проективное покрытие колеблется от 35 до 80 %. Обилие доминанта достигает сор₂₋₃. В травостое отмечены также *Carex acuta*, *C. pseudocyperus*, *Equisetum fluviatile*, *Scirpus lacustris*, *Bidens tripartita*, *Lycopus europaeus*, *Lemna minor* и др. Участие каждого компонента сол-сор₁. Всего отмечено 26 видов. Формация представлена ассоциациями почти чистого манника большого — *Glycerietum maximae subpurum*, манника большого с водно-болотным разнотравьем — *Glycerietum maximae aquipaludosa-herbosum*, манника большого с тростником — *Glycerietum maximae phragmitosum*. Все они в одинаковой степени участвуют в зарастании озер.

Формация тростянки овсяницевой — *Scolochloeta festucaceae*. Ценозы широко распространены в озерах Вашутинском и Плещеево, составляя

в последнем наибольший процент всех зарослей водоема. Они приурочены к прибрежной зоне, где на песчаных грунтах образуют пятна или прерывистые полосы. Типичные глубины 80–90 см, реже 200 см. Сообщества отличаются неравномерным сложением. Высота травостоя составляет 120–250 см, общее проективное покрытие 20–50 %. Участие доминанта составляет сор₁. В травостой входят *Hydrocharis morsus-ranae*, *Equisetum fluviatile* и др. Обилие каждого сол. В сложении формации принимают участие около 10 видов. Формация представлена ассоциацией почти чистой тростянки овсяницевой — *Scolochloetum festucaceae subpurum*, тростянки с кубышкой желтой — *Scolochloetum festucaceae luteanupharosum*, тростянки с элодеей канадской — *Scolochloetum festucaceae elodeosum*.

Формация ситняга болотного — *Eleochareta palustris*. Сообщества встречаются в озерах Неро, Плещеево, Савельевском, Чашницком. Они занимают небольшие площади и развиваются пятнами или полосами на глубинах от 10–20 до 70–80 см на разных грунтах — заиленных торфах и песках, каменисто-песчаных. Травостой одно-трехъярусный высотой 80–120 см и проективным покрытием от 10 до 100 %. Обилие доминанта составляет сор₂₋₁. В травостое отмечены *Nymphaea candida*, *Scirpus lacustris*, *Glyceria maxima*, *Butomus umbellatus*, *Agrostis stolonifera* и др. (всего 13 видов). Обилие каждого компонента составляет сол-sp., редко более. Формация представлена ассоциациями почти чистого ситняга болотного — *Eleocharetum palustris subpurum*, ситняга болотного с сусаком зонтичным — *Eleocharetum palustris butomosum*. В оз. Чашницком распространена ассоциация ситняга болотного с частухой обыкновенной и водокрасом — *Eleocharetum palustris alismatosa* (*Plantago-aquaticae*)-*hydrocharitosum*.

Формация сусака зонтичного — *Butometa umbellati*. Наибольшего развития сообщества достигают в озерах Неро, Плещеево, Искробольском и в меньшей степени Яхробольском, Шачебольском, Согожском. В оз. Неро они образуют вдоль берега полосы шириной несколько метров при длине до 100–200 м и в отдельных местах до 500 м. В оз. Искробольском сусак зонтичный растет пятнами или куртинами по всей акватории. Сообщества приурочены к глубинам от 30–40 до 70–80 см. Преобладающие грунты — илы и заиленные пески. На участках озер с сапропелевыми отложениями сусак зонтичный образует сплавины. Травостой одноярусный высотой до 100–110 см, иногда до 180 см и проективным покрытием 35–40 %. Участие доминанта составляет сор₂. В травостое отмечены *Scirpus lacustris*, *Bolboschoenus maritimus*, *Sagittaria sagittifolia* и др. Обилие каждого компонента сол-sp. В сложении формации принимают участие до 10 видов. Наибольшее распространение имеет ассоциация почти чистого сусака зонтичного — *Butometum umbellati subpurum*.

Формация стрелолиста обыкновенного — *Sagittarieta sagittifoliae*. Сообщества характерны для озер Искробольского, Рюмниковского и в меньшей степени Плещеево. В остальных водоемах они встречаются редко и не имеют существенного значения в сложении растительности. Глубины составляют 40–100 см. Грунты представлены заиленными

песками, илами и сапропелями. Травостой высотой до 140–150 см одно-двухъярусный с общим проективным покрытием 40–50 %, иногда до 80 %. Обилие доминанта достигает сор₂₋₃, реже сор₁. В травостой также входят *Scirpus lacustris*, *Butomus umbellatus*, *Glyceria fluitans*, *Equisetum fluviatile*, в оз. Рюмниковском — *Sparganium gramineum*, *Isoetes lacustris* и др. (всего 12 видов с участием каждого из них сол-сор₁). Формация представлена ассоциациями почти чистого стрелолиста — *Sagittarium sagittifoliae subpurum* — и стрелолиста с воднотравьем — *Sagittarium sagittifoliae aqui-herbosum*.

Растительность с плавающими на поверхности воды листьями

Формация кувшинки чистобелой — *Nymphaea candidae*. Ценозы наиболее характерны для водоемов Некрасовской поймы. Наибольшего развития они достигают в оз. Великом, где ориентировочно около $\frac{1}{3}$ акватории занято зарослями этого вида. В озерах Шачебольском, Яхробольском, Ешка они развиваются в заливообразных расширениях, в озерах Исадском и Искробольском — на отдельных участках основной акватории, где образуют большие куртины. В оз. Согожском сообщества кувшинки чистобелой в значительной мере вытеснены сообществами телореца. Довольно обычны заросли кувшинки в устьевых участках рек. Они распространены также в озерах Чашницком и Черном: в первом у южного берега образуют большую куртину площадью до 1500 м², во втором — встречаются куртинами по всей акватории. Сообщества приурочены к глубинам 70–120 см, реже — 140–200 см. Грунты преимущественно илы, реже — чистые или заиленные пески. Общее проективное покрытие 40–70 %, обилие доминанта — сор₂. Фон определяют темно-зеленые пластинки листьев и белые цветы кувшинки. Из других видов отмечены *Scirpus lacustris*, *Sparganium erectum*, *Nuphar lutea*, *Lemna trisulca*, *Spirodela polyrhiza*, *Stratiotes aloides*, *Ceratophyllum demersum*, *Polygonum amphibium*, *Equisetum fluviatile* с обилием sp-сор₁ каждого компонента. Реже встречаются *Butomus umbellatus*, *Batrachium circinatum*, *Sagittaria sagittifolia*, *Potamogeton perfoliatus*, *Elodea canadensis* и др. В сложении формации принимают участие 20 видов. Наиболее распространена ассоциация кувшинки чистобелой с разнотравьем — *Nymphaeosum candidae aqui-herbosum*. Реже встречается ассоциация почти чистой кувшинки чистобелой — *Nymphaeosum candidae subpurum*.

Формация кубышки желтой — *Nuphara lutei*. Ценозы ее в озерах области встречаются чаще, чем кувшинки чистобелой. Они характерны для озер Неро, Плещеево, Вашутинского, Савельевского, Вепревского, Рюмниковского, где участвуют в зарастании прибрежий, основной части акватории и заливов. Более широко распространены в водоемах Некрасовской поймы, особенно в Великом и Искробольском, в которых на значительных участках образуют очень красочный аспект, дополняемый пятнами цветущих кубышек. В остальных озерах сообщества кубышки развиваются преимущественно в заливах и устьевых участках

рек. Следует отметить, что экологический ареал кубышки желтой несколько шире, чем кувшинки чистобелой, поэтому в озерах нередко смешанные ценозы, где содоминантами выступают оба вида. Глубины колеблются от 70 до 170 см. Преобладающие грунты — илы и сапропели, заиленные пески, переотложенные торфы. Общее проективное покрытие 40–80 %, иногда 100 %. Обилие доминанта достигает сор₂₋₃, кувшинки чистобелой — сор₁. С меньшим обилием встречаются *Stratiotes aloides*, *Potamogeton natans*, *P. praelongus*, *P. perfoliatus*, *Equisetum fluviatile*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Ceratophyllum demersum*, *Lemna minor*. Рассеяно отмечены *Sparganium erectum*, *Scirpus lacustris*, *Butomus umbellatus* и др. Всего зарегистрировано 22 вида. Формация представлена ассоциациями почти чистой кубышки — *Nupharetum luteae subpurum*, кубышки желтой и кувшинки чистобелой — *Nupharetum luteae candidae-nymphaeosum*, кубышки желтой с разнотравьем — *Nupharetum luteae aqui-herbosum*. Наиболее распространена и типична для озер последняя.

Формация горца земноводного — *Polygoneta amphibii*. Сообщества характерны для озер Неро, Плещеево, Рюмниковского, Заозерье, в которых они принимают значительное участие в формировании пояса плавающих растений. В водоемах Некрасовской поймы отмечены в Яхробольском и Шачебольском, где занимают небольшие площади на глубинах 55–130 см, чаще 70–90 см, на заиленных песках. Благодаря красноватому оттенку листовых пластинок и соцветий сообщества хорошо выделяются на фоне окружающей растительности. Горец земноводный образует пятнистый тип зарослей. Обычно развит только ярус плавающих растений, ярусы воздушно-водных и погруженных растений выражены нечетко. Общее проективное покрытие 20–40 %. Обилие доминанта достигает сор₂₋₁. В небольшой примеси с участием сор₁ каждого компонента отмечены *Equisetum fluviatile*, *Butomus umbellatus*, *Glyceria maxima*, *Sagittaria sagittifolia*, *Lemna minor*, *L. trisulca*, *Ranunculus reptans*, *Potamogeton perfoliatus* и др. Всего в формации 15 видов. Наиболее распространена ассоциация горца земноводного с разнотравьем — *Polygonetum amphibiae aqui-herbosum*. В оз. Рюмниковском описана редкая для водоемов европейской части СССР ассоциация горца земноводного с полушником озерным — *Polygonetum amphibiae lacustris-isetosum*.

Погруженная растительность

Формация рдеста пронзеннолистного — *Potamogetoneta perfoliati*. Наибольшие площади рдест пронзеннолистный образует в озерах Неро, Яхробольском, Исадском, Кухольском. Сообщества имеют вид хорошо просматривающихся куртин, каждая площадью от нескольких квадратных метров до нескольких десятков квадратных метров. Глубины колеблются в пределах 60–150 см. Преобладающие грунты — илы, реже — заиленные пески. Общее проективное покрытие 35–45 %, в разреженных сообществах до 25 %. Четко выражен только ярус погруженных растений,

плавающие и воздушно-водные развиты слабо или отсутствуют. Обилие доминанта достигает сор₂₋₃. С участием sp-sol отмечены *Equisetum fluviatile*, *Batrachium circinatum*, *Nuphar lutea* и др. Формация сложена 8 видами. Наиболее распространена в водоемах ассоциация рдеста пронзеннолистного с разнотравьем — *Potamogetoneta perfoliati aquiherbosum*.

Формация рдеста гребенчатого — *Potamogetoneta pectinati*. Ценозы были встречены только на песчаной литорали заливообразного расширения оз. Яхробольского на глубине 40–50 см в полосе прибоя. Сообщество одновидовое шириной до 2–3 м и длиной до 100 м. Имеет мозаично-пятнистый тип сложения. Описана ассоциация почти чистого рдеста гребенчатого — *Potamogetoneta pectinati subpurum*.

Формация рдеста сплюснутого — *Potamogetoneta compressi*. Ценозы характерны для озер Черного и Вепревского. Они имеют вид пятен, разбросанных по всему водоему. В прибрежьях образуют полосы, шириной до 10 м. Преобладающие глубины 140–200 см. Грунты — илы и торфы. Общее проективное покрытие 50–80%, обилие доминанта — сор₂. Из других видов отмечены *Equisetum fluviatile*, *Elodea canadensis*, *Spirodela polyrrhiza*, *Nymphaea candida*, *Nuphar lutea* с обилием sp-sol каждого. В сложении формации принимают участие 8 видов. Описаны 2 ассоциации: рдеста сплюснутого с разнотравьем — *Potamogetoneta compressi aquiherbosum* (оз. Вепревское) — и почти чистого рдеста сплюснутого — *Potamogetoneta compressi subpurum* (оз. Черное).

Формация телореза алоэвидного — *Stratioteta aloidis*. Сообщества свойственны в основном водоемам Некрасовской поймы. В озерах Яхробольском, Исадском, Искробольском и Согожском они образуют обширные по площади заросли, подавляющие развитие других видов, прежде всего кувшинковых. Телорез обильно разрастается в заболачивающихся ручьях и реках, соединяющих пойменные водоемы. На поверхности воды, особенно в затишных участках, он образует плотные надводные ковры, физиономически четко выделяющиеся на фоне окружающей растительности. Ценозы телореза встречаются также в глухих заболачивающихся заливах оз. Неро. Преобладающие грунты представлены илами и сапропелями, нередко глубокими. Телорез наряду с хорошо развитым надводным слоем на глубинах до 100–110 см формирует несколько разреженный придонный. Между ними располагается ярус подводной растительности. Воздушно-водные растения встречаются единично или в незначительной примеси и ярус не образуют. Общее проективное покрытие варьирует от 50 до 90–95%. Обилие доминанта составляет сор₁₋₃. Содоминантами с обилием до сор₁₋₂ каждого вида выступают *Elodea canadensis*, *Lemna minor*, *L. trisulca*, *Potamogeton perfoliatus*, *Nuphar lutea*, *Spirodela polyrrhiza*. Рассеянно встречаются *Butomus umbellatus*, *Nymphaea candida*, *Ceratophyllum demersum*, *Equisetum fluviatile*. Всего отмечено 15 видов. Формация чаще представлена ассоциацией телореза алоэвидного с разнотравьем — *Stratioteta aloidis-aquiherbosum*.

Формация ряски трехдольной — *Lemneta trisulcae*. Сообщества характерны для затишных участков озер Некрасовской поймы,

характеризующихся высокой прозрачностью. Грунты во всех случаях представлены жидкими илами и сапропелями. В этих условиях развиваются монодоминантные ценозы с общим проективным покрытием ориентировочно 100%. Обилие доминанта составляет soc. В незначительной примеси отмечены *Myriophyllum spicatum*, *Ceratophyllum demersum*, *Potamogeton perfoliatus*. Подобные сообщества, не занимающие, однако, больших площадей, относятся к ассоциации почти чистой ряски трехдольной — *Lemnetum trisulcae subpurum*.

Формация элодеи канадской — *Elodeeta canadensis*. Сообщества свойственны прибрежьям озер Шачеболского и Вепревского, где они имеют вид пятен или полос шириной до 10 м. Глубины колеблются от 20 до 150 см. Грунты представлены песками и торфянистыми илами. Общее проективное покрытие достигает 90–100%, обилие доминанта — сор₂₋₃. Из других видов отмечены *Spirodela polyrhiza* (сор₃), *Ceratophyllum demersum*, *Potamogeton compressus*, *P. natans* и другие с обилием sol каждого компонента. Всего встречено 7 видов. Формация представлена ассоциацией элодеи канадской с разнотравьем — *Elodeetum canadensis aqui-herbosum*.

Формация роголистника темнозеленого — *Ceratophylleta demersi*. Сообщества характерны для оз. Ловецкого, где занимают центральную часть водоема, а также распространены по всему периметру прибрежной зоны и в протоках. Роголистник темнозеленый образует пятнистый тип зарастания. Глубины достигают 140–180 см. Грунты представлены илами. Общее проективное покрытие достигает 90–100%. Участие доминанта — сор₂₋₃. Из других видов отмечены *Potamogeton compressus*, *P. pectinatus*, *Elodea canadensis*, *Lemna trisulca*, *Nuphar lutea*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Spirodela polyrhiza* с обилием сор₁-sol каждого компонента. Последние 3 вида образуют более или менее выраженный ярус плавающих растений. На Ловецком озере распространена ассоциация роголистника темнозеленого с разнотравьем — *Ceratophylleta demersi aqui-herbosum*. Фрагменты этой ассоциации отмечены на озерах Некрасовской поймы.

Формация валлиснерии спиральной — *Vallisnerieta spiralis*. Сообщества свойственны исключительно для водоема-охладителя ЯрТЭЦ, где они занимают почти всю акваторию. Глубины, к которым приурочены заросли, колеблются в пределах от 15 до 190 см. Преобладающие грунты — пески, в центральной части водоема слегка заиленные. Общее проективное покрытие достигает 50–60%. Из других видов с обилием сор₁-sol отмечены *Myriophyllum spicatum*, *Ceratophyllum demersum*. Формация представлена ассоциацией валлиснерии спиральной с разнотравьем — *Vallisnerietum aqui-herbosum*.

Формация лютика стелющегося — *Ranunculeta reptantis*. Формация погруженной формы отмечена вдоль берегов оз. Рюмниковского на глубине 60 см на песчано-илистых грунтах. Ценозы имеют вид пятен или нешироких полос. Общее проективное покрытие достигает 10–15%, непосредственно в пятнах и полосах — 100%. Обилие доминанта — сор₁. Ценозы одновидовые. Формация представлена ассоциацией чистого лютика стелющегося — *Ranunculetum reptantis purum*.

Озера бассейна Плещеевской Нерли

Озера расположены в пределах сильно заболоченной Нерльской низины. В. А. Новский [17] образование низины относит к калининскому оледенению. В этот период нагромождение мертвых льдов в ее восточной части привело к образованию большого водоема, остатки которого представляют современные озера Плещеево и Сомино. Кроме этих озер здесь находятся водоемы Грачково и Савельевское. Площадь всех 4 озер равна 53.17 км².

Озеро Плещеево. Длина его 9.6 км, ширина — 6.7 км, площадь — 50.8 км², средняя глубина — 11.2 м. Характерно наличие широкой (до 1 км) мелководной зоны с глубинами до 2 м с преобладанием песчаных грунтов. Водоем овальной формы со слабо изрезанной линией. Защищенных от ветра и волнобоя участков нет. Из крупных рек впадает р. Трубеж, вытекает р. Векса Плещеевская.

Высшей водной растительностью озеро зарастает слабо. В настоящее время ею покрыто 6% акватории, что составляет четверть всех площадей мелководий. Близкая степень зарастания (5%) была отмечена 20 лет назад Л. А. Поляковой [20].

Несмотря на большую протяженность побережья (26.8 км), растительный покров сравнительно однороден. Четко выражены 2 пояса растительности — воздушно-водной и погруженной. Пояс растений с плавающими листьями развит слабо. Наиболее интенсивно зарастают западный и северо-западный участки побережий озера, где распространены обширные заросли из *Scirpus lacustris*, *Phragmites australis*, *Typha angustifolia*.

Сообщества этих видов отмечались еще около 60 лет назад М. Первухиным [19]. Зарастание литорали происходит следующим образом. По краю заболоченного берега узкой полосой распространены фитоценозы из *Carex acuta*, *Glyceria maxima* с вкраплениями отдельных куртин *Typha latifolia*. Далее они сменяются широкой обводненной полосой *Phragmites australis*. С нарастанием глубины тростники сменяются фитоценозами из *Scolochloa festucacea* и *Equisetum fluviatile*. На глубоких местах они замещаются фитоценозами из *Potamogeton perfoliatus*. На этом участке литорали отмечены также большие куртины *Eleocharis palustris*, *Butomus umbellatus*, чередующиеся с ценозами из *Nuphar lutea* и *Polygonum amphibium*.

На северном берегу к песчаной литорали близко подходит лес. Водная растительность здесь представлена поясом, образованным *Potamogeton perfoliatus*. На восточном берегу фитоценозы *Glyceria maxima* сменяются сообществами *Equisetum fluviatile*, а последние с нарастанием глубины — *Scolochloa festucacea*. В поясе погруженной растительности преобладают фитоценозы из *Potamogeton perfoliatus* и *Myriophyllum spicatum*.

На юго-восточном берегу заливные луга непосредственно переходят в манниковую и хвощово-осоковую сплаvinу. Окраина последней

окаймлена сообществами из *Phalaroides arundinacea*, *Glyceria maxima*, *Typha angustifolia*. Сплавины переходят в разреженные заросли *Scolochloa festucacea*, *Scirpus lacustris*, *Sparganium erectum*. В поясе погруженной растительности отмечены большие скопления *Potamogeton perfoliatus*, *Myriophyllum spicatum*. Для южного берега характерны сплошные заросли харовых водорослей. Их развитие на этом участке озера обусловлено мягкими илистыми грунтами и чистыми спокойными водами.

В устье р. Трубеж отмечена куртина *Sagittaria sagittifolia*, ранее указывавшаяся Д. А. Ласточкиным [12], М. Первухиным [19]. Со стороны берега она граничит с узкой полосой *Glyceria maxima* и *Scirpus lacustris*, а со стороны озера — с *Potamogeton perfoliatus*, *Elodea canadensis*, *Ceratophyllum demersum*, на глубине 30–40 см встречаются заросли харовых водорослей. С нарастанием глубины появляются редкие куртины *Butomus umbellatus* и небольшие по площади пятна *Potamogeton perfoliatus*.

Озеро Савельевское. Расположено в заболоченной котловине, окруженной лесистыми холмами. При высокой воде из озера вытекает небольшой временный водоток. Длина водоема 800 м, ширина — 600 м, площадь — 0,48 км². Типичные глубины колеблются в пределах 3–4 м. Почти по всей акватории грунты представлены торфянистыми илами, сменяющимися на восточном берегу заиленными песками.

На значительном протяжении береговой линии развит неширокий пояс болотной растительности, сложенной осоково-вейниковыми, осоково-вейниково-пушицевыми, осоково-папоротниковыми, тростниковыми и тростниково-вейниковыми фитоценозами. Доминантами выступают *Carex acuta*, *C. rostrata*, *C. lasiocarpa*, *Calamagrostis epigeios*, *Phragmites australis*. На северо-восточном и юго-западном участке встречаются небольшие по площади сплавины. На юго-восточном берегу разреженными пятнами развиваются сообщества из *Eleocharis palustris*, *Glyceria fluitans*, *Scirpus lacustris*. В северо-западной части распространены заросли *Nuphar lutea*. Погруженная растительность не развита.

Озеро Сомино. Находится в сильно заболоченной низменности несколько северо-западнее оз. Плещеево. Оба водоема соединены р. Вексой Плещеевской, которая полностью заросла. Из оз. Сомино вытекает р. Плещеевская Нерль. Длина озера 1,7 км, ширина — 1,2 км, площадь — 1,85 км². Типичные глубины колеблются от 0,8 до 1,2 м. Дно водоема покрыто толщей сапропеля, достигающей в воронкообразной впадине 41 м [16]. На значительной части акватории мощность сапропелей в среднем составляет 3 м. Озеро почти со всех сторон окружено осоково-сфагновыми сплавинами. Заболоченный берег занят сообществами тростника, образующего более или менее прерывистые полосы. Среди его зарослей встречаются пятна манника большого, хвоща приречного, рогоза широколистного. Сама акватория сплошь покрыта зарослями *Ceratophyllum demersum*, *Lemna trisulca*, нитчатых водорослей, образующих обширные по площади поля.

К этой группе озер относятся водоемы Вашутинское, Чашницкое, Заозерское, Вепревское, Караш, Черное, Алексино. Общая площадь их 4.27 км². Они приурочены к понижениям гляциального конечно-моренного рельефа. Гряды сложены преимущественно валунными и гравийными песками. По В. А. Новскому [17], образование озерных котловин, по-видимому, связано с выпахающей деятельностью ледника. Берега озер низкие, заболоченные. По глубинам их можно условно разделить на мелководные литорального типа и несколько более глубокие (до 4–5 м).

Озеро Вашутинское. Представляет собой продолговатый водоем, вытянутый с северо-запада на юго-восток. Длина — 2.9 км, ширина — 1.2, площадь — 3.10 км². Типичные глубины колеблются в пределах 1.5–2.5 м. Грунты в основном представлены торфянистыми илами, в северо-восточной части заметна примесь песков. Береговая линия слабоизрезанная. К северному и южному берегам подходят небольшие торфяники. Остальные берега заняты лугами и лесами.

Вдоль западного и частично восточного берегов выражен пояс осок, где в основном доминирует *Carex acuta*. Далее располагается пояс воздушно-водной растительности, сложенный сообществами из *Phragmites australis*, *Scirpus lacustris*, *Scolochloa festuacea*, *Equisetum fluviatile*, образующими длинные полосы. На восточном берегу отмечен большой массив *Zizania aquatica*. Пояс плавающих растений образован *Nuphar lutea*, *N. pumila*, *Polygonum amphibium*, *Potamogeton natans*, занимающими большие площади и формирующими чистые и смешанные ценозы. Погруженная растительность развита слабо и представлена разреженными сообществами из *P. perfoliatus*, *Ceratophyllum demersum*, *Elodea canadensis*, образующими заросли куртинного типа. Северо-западный и северо-восточный берега на отдельных участках заняты сплавиными.

Озеро Вепревское. Расположено среди торфяных болот, водами которого питается. Водоем округлой формы. Длина — 300 м, ширина — 270 м. Площадь зеркала непостоянная, в межень — достигает 0.07 км². Типичные глубины — 1.8–2 м. Грунты представлены торфянистыми илами, покрывающими сверху сапропели. Мощность сапропелей в отдельных местах достигает 8.5 м.

На этом водоеме затопленная древесно-кустарниковая растительность вплотную примыкает к водной поверхности. Тростниковые и тростниково-камышовые сплавины образуют почти непрерывный пояс, но у северо-западного берега они растут пятнами. Хорошо развиты сообщества из *Equisetum fluviatile*.

Пояс плавающих растений состоит из ценозов *Nuphar lutea* + *Nymphaea candida*, распространенных по всему водоему. На юго-восточном берегу к ним примешиваются разреженные заросли *Potamogeton natans*. На южном берегу непосредственно к сплавиным примыкает сообщество с доминированием *Spirodela polyrrhiza*, а кувшинково-кубышковые ценозы располагаются на участках с большими глубинами. *Elodea canadensis* и *Potamogeton compressus* образуют пояс погруженной растительности,

занимающей почти всю остальную акваторию, кроме центральной части. В небольших количествах здесь отмечены *Ceratophyllum demersum*, *Potamogeton perfoliatus*, *P. praelongus*.

Озеро Заозерье. Имеет почти округлую форму. Длина — 700 м, ширина — 600 м, площадь — 0.32 км². Типичные глубины составляют 3–5 м, наибольшие — 10 м. Грунты в центральной части представлены сапропелями мощностью до 2 м. В прибрежной зоне почти на всем протяжении грунты песчаные или песчано-илистые. Заболочены только небольшой отрезок берега в юго-западной части, где преобладают илистые грунты, и часть северо-западного. Озеро усиленно эвтрофируется, что косвенно еще в 1903 г. отмечал С. Н. Григорьев [5]. В настоящее время мощными источниками загрязнения кроме селений служат стоки 2 ферм. В этих местах растительность представлена манниковыми и манниково-осоковыми сплавинами. В прибрежье остальной части воздушно-водная растительность состоит из чистых или почти чистых зарослей *Glyceria maxima*. Отмечены единичные пятна *Eleocharis palustris*. Пояс плавающих растений выражен очень слабо и представлен сильно разреженными пятнами *Polygonum amphibium*, встречающимися на юго-восточном берегу за полосой манника большого. Пояс погруженных растений отсутствует. Очевидно, это связано с сильным загрязнением вод и их невысокой прозрачностью за счет интенсивного развития водорослей. На северном берегу и на части северо-восточного высшая водная растительность не развивается.

Озеро Черное. Длина — 300 м, наибольшая ширина — 150 м, площадь — 0.05 км². Глубины колеблются от 1 до 1.5 м, в отдельных местах — до 2 м, грунт илистый, черный. Окружающая территория сильно заболочена. Берега представляют гипново-сфагновую сплаvinу, надвигающуюся на озеро. На южном и северном берегах хорошо развиты рогозовые сплавины с комплексом болотных видов. Пояс плавающих растений представлен разреженными пятнами *Nymphaea candida*. Они распространены по всему периметру водоема на глубине 200 см на илистых грунтах. Отдельные пятна отмечены в середине озера. Погруженная растительность состоит из фитоценозов *Potamogeton compressus*, распространенных по всему озеру. В небольших количествах встречаются *Ceratophyllum demersum*, *Potamogeton praelongus*.

Озеро Чашницкое. Длина — 1180 м, ширина — 750 м, площадь — 0.54 км². В связи с сезонными колебаниями уровня акватория непостоянная. Типичные глубины составляют 4–5 м. Грунты в восточной части песчанистые, иногда с примесью гальки. Встречаются также валуны. В западной и южной частях преобладают сапропели, в некоторых местах перекрытые торфами. Характер берегов и условия литорали по периметру озера неодинаковы, что оказывает существенное влияние на особенности зарастания. Высшая водная растительность приурочена в основном к прибрежной зоне. Водоем слабозаросший.

Юго-западный берег представляет собой затопленный березняк с островами всплывшего торфа, на котором развит комплекс древесно-кустарниковой болотной растительности. По краю торфяных островов встречаются единичные пятна *Nuphar lutea*, *Hydrocharis morsus-ranae*.

Западный берег занят сфагновым болотом, заросшим невысокими соснами и кустами ив. Непосредственно с болотом соседствует пояс плавающих растений, состоящий из разреженных пятен *Nuphar lutea*. Они приурочены к торфянистым грунтам и глубинам до 200 м. Сложение растительности здесь пятнистое. Состоит она из комплекса различных видов — *Typha latifolia*, *Agrostis stolonifera*, *Alisma plantago-aquatica*, *Rumex aquaticus*, *Nuphar lutea*, *Elodea canadensis* видов рода *Carex* и др. Основу растительности затопленной луговины составляет ассоциация *Eleocharis palustris* + *Alisma plantago-aquatica*—*Hydrocharis morsus-ranae*—*Agrostis stolonifera*.

На заболоченном северо-западном берегу растительность сложена разреженными зарослями *Phragmites australis* с отдельными куртинами *Carex acuta* и *Eleocharis palustris*. Плавающая растительность представлена небольшими по площади пятнами *Polygonum amphibium*. Из погруженной растительности в этой части озера отмечены заросли *Elodea canadensis*.

У края северного берега на глубине 110 см на песчаном грунте встречаются единичные экземпляры *Sparganium gramineum*.

Растительность северо-восточного берега состоит из разреженной полосы *Eleocharis palustris*, со стороны берега граничащей с зарослями *Cicuta virosa*. В небольшом количестве встречаются *Sagittaria sagittifolia*, *Typha latifolia*, *Cicuta virosa*, *Nymphaea candida*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Elodea canadensis*.

Восточный берег занят сплавиной с доминированием *Cicuta virosa*, *Comarum palustre* и примесью *Carex pseudocyperus*, *Calla palustris*, *Agrostis stolonifera* и др. Непосредственно к сплавине на глубине 60 см подходит пояс воздушно-водных растений, состоящий из сообществ *Equisetum fluviatile*, *Eleocharis palustris*.

В юго-восточной части озера растительный покров имеет мозаичный характер. Куртины воздушно-водных растений из *Phragmites australis*, *Eleocharis palustris*, *Sagittaria sagittifolia* чередуются с пятнами *Polygonum amphibium*. Подобные группировки есть и в литорали южного берега.

На глубине 160 см вдоль южного берега тянется полоса *Equisetum fluviatile*. Непосредственно к хвощу примыкает сообщество из *Nymphaea candida* шириной 15 м и длиной до 100 м.

Озера Рюмниковско-Осоевской котловины

Озера в котловине расположены на водоразделе между реками, впадающими в Клязьминскую Нерль и Сару. Котловина сильно заболочена и заторфована. Озера Чачино, Годеново, Осоевское общей площадью 1.60 км² осушены в связи с торфопеработками. В естественном состоянии находится Рюмниковское озеро.

Озеро Рюмниковское. Длина озера 1.74 км, ширина — 1.2 км, площадь — 1.53 км². К юго-западному берегу подходит болото, куда в многоводные годы происходит сток из озера. Северный берег высокий, остальные — низкие. На южном и восточном берегах разбросано много валунов. Грунты основной акватории озера представлены сапропелями

мощностью до 2 м. Вдоль северного и частично южного берега грунты песчаные. Различия в характере берегов этого водоема и эдафические условия литорали определяют особенности зарастания. Западный и юго-западный берега заболочены, северный и южный частично заняты сплавиными, для юго-восточного и восточного характерна прибойная литораль.

На западном берегу находится сосново-березовое сфагновое болото, где встречаются и безлесные участки. Непосредственно к нему примыкает пояс плавающих растений, представленный сообществами кубышки желтой шириной до 30—40 м. На юго-западном берегу хорошо развит пояс погруженных растений, состоящий из пятен *Fontinalis antipyretica*.

Северный берег занят осоковой сплавиной с пятнами *Phalaroides arundinacea*, *Typha latifolia*. На глубине 70 см к сплаvine примыкает сообщество *Equisetum fluviatile* + *Carex rostrata*. Грунты песчаные. Непосредственно с ним соседствует сообщество *Sagittaria sagittifolia*—*Nuphar lutea*—*Isoetes lacustris*, широкой полосой протянувшееся вдоль северного и частично северо-восточного берегов.

В северо-восточной части озера развит пояс воздушно-водных растений, сложенный зарослями *Glyceria maxima*, *Equisetum fluviatile*, *Sagittaria sagittifolia*, *Eleocharis palustris*. Пояс плавающих растений представлен ценозами из *Polygonum amphibium*. В погруженной растительности отмечены пятна *Ranunculus reptans*, *Isoetes lacustris*, *Elatine hydropiper*, которые иногда образуют неширокие чередующиеся полосы.

На пологом песчаном мелководье восточного берега растения располагаются редкими небольшими пятнами. Пояс воздушно-водной растительности составляют группировки *Sagittaria sagittifolia*. Пояс плавающих растений представлен единичными пятнами *Polygonum amphibium* и зарослями *Sparganium gramineum*, растущими прерывистой полосой вдоль берега и распространяющимися на южный и восточный участки озера. Из погруженных растений встречаются *Ranunculus reptans* и единичные экземпляры *Potamogeton perfoliatus*, *Eleocharis acicularis*.

Южный берег озера занят осоковой сплавиной. На глубине 120 см кроме пятен *Sparganium gramineum* отмечен также *Sagittaria sagittifolia*.

Озера бассейнов рек Сары и Которосли

Водоемы расположены в пределах Ростовской низины. Всего здесь насчитывается 14 водоемов площадью 53.92 км². Наибольшее из них оз. Неро.

Озеро Неро. Озеро грушевидной формы. Южная часть расширена, северная — сужена. В озеро впадают более 20 рек и ручьев. Наиболее значительный приток — р. Сара. Вытекает из озера р. Векса Ростовская. Длина озера 12.5 км, ширина — 8 км. По площади это наибольший водоем Ярославской области, достигающий 51.7 км². Типичные глубины — 0.7—1.2 м. Более 80 % акватории занимают участки с глубинами около 1 м. Специфической особенностью грунтов этого озера является повсеместное распространение мощных сапропелей толщиной до 5 м.

Воды содержат повышенное количество растворенных минеральных веществ и хлоридов. Водоем отличается непостоянством уровня.

Мелководность водоема, особые трофические условия грунтов и вод обуславливают интенсивное развитие водной растительности. Преобладание литорали и почти полное отсутствие пелагиали способствуют развитию высшей водной растительности почти по всей акватории, исключая центральную часть, где глубины достигают 3.5 м.

Наибольшие площади высшей водной растительности сосредоточены в южной части водоема. Обильному развитию ее благоприятствует изрезанность береговой линии, наличие заливов и устьевых участков рек, которые зарастают *Phragmites australis*, *Typha angustifolia*, *Phalaroides arundinacea*. С увеличением глубины они сменяются ценозами из *Equisetum fluviatile*, *Scirpus lacustris*, затем смешанными ценозами *Typha latifolia*—*Nuphar lutea*, располагающимися пятнами или прерывистой полосой. В сторону открытой водной поверхности развиваются сообщества из *Nuphar lutea*. В глухих заболачивающихся заливах распространены заросли *Stratiotes aloides*. Пояс погруженных растений представлен пятнами *Potamogeton perfoliatus*.

Западный берег залива (р. Варус) занят заболоченными лугами с доминированием *Glyceria maxima*, сменяющихся узкой полосой осочника с преобладанием *Carex acuta*, *C. vesicaria*. Противоположная сторона залива занята чередующимися группировками *Butomus umbellatus*, *Spartanium erectum*, *Phragmites australis*. Последние окаймлены ценозами кувшинки чистобелой. Вся обширная акватория залива занята пятнами *P. australis*, *Scirpus lacustris*, *Nuphar lutea*.

В отличие от южного слабоизрезанный западный берег, от Яковлевского монастыря до д. Мазихи, зарастает меньше. Полоса растительности здесь значительно уже. Распространены преимущественно фитоценозы из *Phragmites australis*. Типичный профиль для западного побережья может быть представлен следующим образом: заболоченные манниково-осоковые луга в сторону озера сменяются широкой полосой тростника, обрамленной узкой полосой манника большого и сусака, которые иногда замещаются рогозом узколистным. На глубоких местах развиваются ценозы из *Nuphar lutea*.

На восточном берегу озера преобладают сообщества тростника, образующие пояс шириной в отдельных местах до 300 м. Со стороны воды они переходят в фитоценозы *Glyceria maxima* + *Eleocharis palustris*, *Glyceria maxima* + *Butomus umbellatus*, *Typha angustifolia* + *Scirpus lacustris*, *Butomus umbellatus*. Далее они сменяются прерывистой полосой *Polygonum amphibium* и пятнами *Potamogeton perfoliatus*. Там, где тростник отсутствует, большими массивами развиваются заросли *Typha angustifolia*.

Своеобразие растительного покрова северной части озера выражается прежде всего в его пятнистости. Для района р. Вексы характерен следующий профиль: заливные луга переходят в заросли двукисточника тростниковидного. Далее по направлению к открытому водному пространству они сменяются чистыми манниковыми или смешанными тростниково-манниковыми ценозами. Затем следуют скопления полевицы

побегообразующей с сусакom зонтичным, за которым распространены заросли довольно редкого для Ярославской обл. *Bolboschoenus maritimus*, что связано с повышенным содержанием хлоридов в этой части озера. Далее на запад в направлении г. Ростова в растительном покрове преобладают монодоминантные фитоценозы из *Scirpus lacustris*, образующие концентрические пятна.

Озеро Ловецкое. Длина водоема — 1.75 км, ширина — 0.9 км, площадь — 1.29 км². В зависимости от маловодных и многоводных лет площадь озера меняется. Дно покрыто сапропелем мощностью до 5.5 м. Прилегающая территория заболочена. С юга в озеро впадает р. Потоловка, из северо-западной части вытекает р. Векса Ловецкая — приток р. Сары. М. А. Фортунатов и Б. Д. Московский [28] Ловецкое озеро относят к эвтрофному водоему, находящемуся в стадии гипераккумуляции. Последнее обстоятельство определяет и характер зарастания.

Берега заболочены и заняты сплавиными, опоясывающими все озеро. В растительном покрове сплавин преобладают смешанные группировки из *Phalaroides arundinacea*, *Typha latifolia*, *Phragmites australis*, *Glyceria maxima* с болотными видами *Carex pseudocyperus*, *Comarum palustre*, *Caltha palustris*, *Cicuta virosa*, *Lythrum salicaria*, *Solanum dulcamara*, *Bidens cernua*. Окраина сплавины обрывается на глубине 120 см. В самом озере развита погруженная растительность, представленная почти чистыми сообществами *Ceratophyllum demersum*, приуроченными к илистым грунтам и покрывающими зеленым „ковром” дно водоема.

Озера левобережной поймы Волги

Озера, называемые некрасовскими, расположены в пределах юго-западного выступа Костромской низины. Водоемы и прилегающая к ним территория находятся в зоне инженерной защиты Горьковского водохранилища. Геоморфологически они связаны с высокой поймой Волги, которая до образования Горьковского водохранилища поднималась над меженным уровнем реки на 8–10 м. Большинство озер притеррасного залегания. Они связаны с понижениями, унаследованными от древних русел притоков Волги и Костромы. Питание их происходит в основном за счет вод, стекающих с вышерасположенной бортовой террасы. До создания Горьковского водохранилища озера ежегодно заливались паводковыми водами [11]. В настоящее время водоемы находятся вне сферы аллювиального режима и в них происходят активные процессы зарастания, приводящие к заболачиванию водоемов и сокращению площадей открытой водной поверхности. Всего в этом районе насчитывается 36 озер общей площадью 11.88 км².

Озеро Яхробольское. Состоит из 2 плёсов: собственно Яхробольского (2.67 км²) и Исадного (0.61 км²), которые разделены узким полуостровом длиной более 2 км, занятым сообществами лугово-болотной и болотной растительности. Водоемы соединены узкой протокой глубиной не более 0.4–0.5 м, почти сплошь заросшей погруженной и плавающей растительностью. В многоводные годы оба плёса

образуют общую акваторию. Берега почти на всем протяжении торфянистые, размываемые на прибойных участках. Грунты более чем на 80 % площадей представлены сильно разреженными сапропелями мощностью до 5 м. Преобладающие глубины — 1–1.3 м, наибольшие — до 2 м. Из-за сильной взмученности прозрачность обычно не превышает 0.5–0.6 м. Озеро почти со всех сторон окружено заболоченными лугами. Конфигурация береговой линии сложная, что обуславливает разнообразие экотопов и поселяющейся растительности.

Степень зарастания озера ориентировочно достигает 20–25 %. При этом зарастаемость Исадного плёса несколько выше, чем Яхробольского. Площади, занятые воздушно-водной растительностью, несколько уступают плавающей и погруженной растительности. Распределение их неравномерно. Сообщества воздушно-водной растительности приурочены преимущественно к открытым южным, восточным и частично северным берегам Яхробольского плёса. Основное участие в зарастании принимают сообщества *Scirpus lacustris*, образующие поясово-прерывистый и кольцевидный типы зарослей. Реже распространены заросли *Equisetum fluviatile* куртинного типа, экологически замещающие предыдущие. На глубинах 1.2–1.4 м воздушно-водная растительность этих участков сменяется погруженной, основу которой составляют ценозы из *Potamogeton perfoliatus* куртинного типа, распространяющиеся и далее в глубь основной акватории. На затишных участках фрагментарно встречаются сообщества *Typha latifolia*, *Stratiotes aloides*. Небольшой по протяженности прибойный участок литорали, прилегающий к уступу боровой террасы, против с. Яхроболь, с глубинами 30–40 см и торфянисто-песчаными грунтами занят ассоциациями *Potamogeton pectinatus*, которые не характерны для озер Некрасовской поймы из-за слабого развития соответствующих экотопов.

Аналогичный характер прибрежно-водной растительности отмечен для Исадного плёса с той разницей, что на основной акватории большие площади заняты сообществами *Potamogeton perfoliatus*.

Более разнообразен состав растительности в устьевых участках ручьев и рек и в заливообразных расширениях, отличающихся затишным режимом и большим разнообразием экотопов. Здесь представлены кувшинковые, преимущественно *Nuphar lutea*, с ярусом погруженных растений — *Stratiotes aloides*, *Myriophyllum spicatum*, *Elodea canadensis*, *Lemna trisulca*. Выше зоны выклинивания фиксированное русло почти сплошь занято фитоценозами из *Stratiotes aloides*. В прибрежье приустьевых участков рек развиты ассоциации *Glyceria maxima*, *Equisetum fluviatile*, *Scirpus lacustris*, *Typha latifolia*.

В результате изменения аллювиального режима процессы зарастания этого водоема усилились. По Н. В. Чижикову [29], степень зарастаемости этого водоема равнялась 5–8 %. К настоящему времени она возросла не меньше чем в 2–2.5 раза. Этот же автор отмечал в составе растительности сообщества стрелолиста, сусака зонтичного, которые сейчас редки. Пионером прогрессирующего заболачивания является рогоз широколистный. Прежде он встречался реже.

Озеро Ешка. Этот водоем речного типа и представляет собой озеровидное расширение одноименной реки в среднем ее течении. Сама река вытекает из Золотушного озера. Длина озеровидного расширения — 3.1 км, наибольшая ширина — 150 м, средняя — 40–50 м, наибольшие глубины — 6 м, типичные — колеблются в пределах 1–2 м. Грунты представлены илами и заиленными песками. Береговая линия почти на всем протяжении постоянная: склоны пологие, в отдельных местах достигают высоты нескольких метров, северный (правый) берег более возвышенный. Степень зарастания не превышает 5–7 %. По характеру растительности можно выделить западный участок, где начинается озеровидное расширение, северный и южный берега.

На западном участке, где речка-ручей переходит в озеровидное расширение, глубины достигают 1–1.2 м. В этой части акватории, незначительной по отношению к основной площади водоема, водной растительностью занято до 80–90 % площади. От уреза воды до глубины 60–80 см вдоль берега часто развивается манниковая сплавина, образуя прерывистый пояс шириной до 5–8 м. Сообщества манника сменяются пятнами *Equisetum fluviatile*, а также группировками *Typha latifolia*, поселяющегося на местах с нарушенной растительностью. В местах с несколько более высокими берегами и резким спадом глубин часто развивается узкая полоса из *Carex acuta*, *C. pseudocyperus* и болотного разнотравья. Далее пояс прибрежной воздушно-водной растительности на глубинах до 1.4–1.5 м сменяется сообществами из *Nuphar lutea*. Середина обычно занята смешанными полидоминантными ассоциациями погруженных растений, где доминируют *Potamogeton perfoliatus*, *P. compressus*, *P. natans*, *Stratiotes aloides*.

На северном и южном берегах озеровидного расширения выражен узкий прерывистый пояс воздушно-водной растительности, образованный чередующимися пятнами *Scirpus lacustris*, *Equisetum fluviatile*, *Glyceria maxima*, реже *Typha latifolia*, за которыми располагается узкий пояс осочника, преимущественно из *Carex acuta* с лугово-болотным разнотравьем. Погруженная растительность на этом участке озера почти не развита, за исключением небольших разреженных пятен *Potamogeton perfoliatus*, *Elodea canadensis*.

Озеро Шачебольское. Вытянуто с севера на юг и достигает длины 2.5 км при наибольшей ширине 250 м, площадь — 0.61 км². Берега обрывистые высотой до 8–10 м. Глубины достигают 7.2 м, средние — 3–5 м. Литораль вдоль западного и восточного берегов в связи с резким падением дна выражена слабо и не превышает нескольких метров. В северной части расположены 3 мелководных залива. Дно покрыто песчаным и илисто-песчаным грунтами.

Зарастаемость водоема не превышает 5–10 % от общей площади акватории. По характеру растительности можно выделить южный прибрежный участок, где она занимает до 20–25 %, северный с заливами, почти сплошь покрытыми растительностью (до 80–90 %), и участок вдоль западного и восточного берегов (до 5 %). Основная акватория озера с глубинами более 2 м лишена растительности.

В южной заливообразной оконечности водоема воздушно-водная растительность, сложенная сообществами манника большого, тростника, камыша озерного, в отдельных местах достигает ширины 10–12 м. С увеличением глубины она сменяется ценозами из *Ceratophyllum demersum*, *Elodea canadensis*, *Batrachium circinatum*, *Potamogeton pectinatus*, *P. perfoliatus*, *Myriophyllum spicatum*, *M. verticillatum*, *Chara* sp. Выше уреза воды расположен пояс осочников, нарушенный выпасом. Доминируют *Carex acuta*, *C. vesicaria* с примесью лугово-болотного разнотравья.

Заливообразное расширение на западном берегу со стороны Яхробольского озера занято преимущественно узкой полосой *Equisetum fluviatile* с небольшими пятнами *Scirpus lacustris*. Западный и восточный берега заняты чередующимися сообществами из *Phragmites australis*, *Glyceria maxima*, *Equisetum fluviatile*, реже *Typha latifolia*. Эти виды образуют довольно узкий, шириной не более нескольких метров, пояс растительности, который у уреза воды в некоторых местах переходит в осочник. Из-за слабого развития литорали погруженная растительность представлена фрагментами ассоциаций *Potamogeton perfoliatus*, *Elodea canadensis*. В северо-западной части основной акватории, где от водоема отшнуровываются заливы, встречаются пятна *Myriophyllum spicatum*, *Batrachium circinatum*.

Растительность, приуроченная непосредственно к заливам, довольно разнообразна. Ее основу составляют сообщества *Nymphaea candida*, которые занимают центральную часть среднего и западного заливов. Вместе с кувшинкой часто встречаются *Nuphar lutea*, *Potamogeton obtusifolius*, *Spirodela polyrhiza*, *Stratiotes aloides*, *Lemna trisulca*. Меньшие площади заняты ассоциациями *Nuphar lutea*. В прибрежье среднего и западного заливов сосредоточены заросли *Stratiotes aloides*, затем сменяющиеся полосой *Equisetum fluviatile*. Со стороны суходола часто выражена узкая полоса осочника с водно-болотным разнотравьем. Верховья обоих заливов почти сплошь заняты телорезом.

Озеро Искробольское. Имеет почти округлую форму, наибольшая длина — 1100 м, ширина — 850 м. Площадь, по М. А. Фортунатову и Б. Д. Московскому [28], равнялась 0.72 км². Размеры водоема в зависимости от гидрометеорологических факторов и режима работы насосной станции, откачивающей воду в Горьковское водохранилище, сильно колеблются. Берега большей частью заболочены, трясиного типа. Грунты представлены сапропелями, сильно разжиженными в верхних горизонтах. Их мощность достигает 3 м. Вдоль северо-западного побережья на отдельных местах встречаются заиленные пески. Водоем мелководный. Наибольшие глубины 1 м, средние — 0.55–0.7 м. Зарастание происходит со стороны прибрежий и на самой акватории преимущественно по типу сплавинообразования. Большие площади заняты сообществами плавающих на поверхности воды растений.

Северо-западный берег озера отделен от уступа боровой террасы неширокой полосой осочника, развитого на торфянистых почвах. Пояс воздушно-водной растительности представлен *Glyceria maxima*, *Equisetum fluviatile*, *Typha latifolia*. В небольших заливообразных расширениях

обильно развиваются *Elodea canadensis*, *Ceratophyllum demersum*, *Potamogeton perfoliatus*.

Северо-восточный берег почти на всем протяжении занят огромной рогозовой сплавиной с болотным разнотравьем. На южном и юго-восточном берегах распространены сообщества из *Equisetum fluviatile*, *Scirpus lacustris*. Характерным компонентом растительности озера является *Nuphar lutea*, распространенная в северной и северо-западной частях основной акватории. По сравнению с другими водоемами поймы на Искробольском она занимает наибольшие площади. Реже распространены *Stratiotes aloides*, *Butomus umbellatus*. По всей акватории разбросаны куртины воздушно-водных растений, преимущественно *Scirpus lacustris*, реже — *Equisetum fluviatile*, *Typha latifolia*. Вместе они создают характерный ландшафт литорали.

До образования Горьковского водохранилища зарастаемость этого озера, по данным Н. В. Чижикова [29], достигала 15–20 %. В настоящее время она составляет около 70 %. М. А. Фортунатов и Б. Д. Московский [28] отмечали, что в 1963 г. около 60 % площади, покрытой макрофитами, составляли ассоциации камыша озерного. Большие участки были заняты сообществами рдеста пронзеннолистного. В последующие годы камыш озерный сохранил доминирующие позиции. Значительное развитие получили сообщества кувшинковых, хвоща приречного и рогоза широколистного.

Озеро Великое. Водоем вытянут с запада на восток, конфигурация его сложная. Длина водоема — 2150 м, ширина — 1500 м. Береговая линия непостоянная, поэтому размеры водоема в разные годы и сезоны колеблются. Типичная площадь — 2.03 км². Основная акватория занята сапропелями мощностью 1.5 м. Озеро состоит из 3 плёсов.

Западный, наиболее широкий, плёс называется Макаровским. Северный берег плёса трясиновый. У уреза воды развиты сообщества из *Glyceria maxima*, *Equisetum fluviatile*. Далее они сменяются узкой прерывистой полосой ценозов *Sagittaria sagittifolia*. К западному берегу подходит низинное болото, переходящее у уреза воды в ассоциации *Equisetum fluviatile*, *Glyceria maxima* сплавиного типа. Они последовательно сменяются комплексом *Scirpus lacustris*, *Nymphaea candida*, затем кувшинки чистобелой или *Nuphar lutea* с погруженными видами. В сложении погруженной растительности наибольшее участие принимает *Potamogeton perfoliatus*. Аналогичный характер растительности и у южного берега, но сообщества *P. perfoliatus* здесь занимают более значительные площади. В прибрежье юго-западной части плёса на илистых грунтах на глубине 80–90 см отмечены заросли *Phragmites australis*. Наиболее характерный компонент водной растительности этого плёса — *Nymphaea candida*, которая кроме прибрежий массового развития достигает в открытой части, расположенной между северным и южным берегами. Этот участок характеризуется проточностью. Сообщества кувшинковых здесь занимают огромные площади и в период цветения образуют необычайно красочный аспект. Чаше они представлены ассоциациями кувшинки чистобелой с погруженными растениями, реже — с кубышкой желтой. В сплошных зарослях кувшинковых в этой акватории озера

изредка встречаются одиночные цветущие и вегетирующие экземпляры кубышки малой — *Nuphar pumila* (Timm.). Здесь же были встречены разреженные пятна водяного риса однолетнего *Zizania aquatica* L. ssp. *angustifolia* (Hitche.) Tzvel.

Средний плёс озера мелководный. Типичные глубины достигают 0.5–0.8 м. Вблизи северного берега преимущественное развитие получил *Scirpus lacustris*. Далее заросли камыша озерного сменяются смешанными сообществами кувшинки чистобелой и кубышки желтой. Центральная часть плёса занята куртинами *S. lacustris*, между которыми обильно развиты пятна кувшинки чистобелой и кубышки желтой. Встречаются также смешанные заросли из обоих видов кувшинковых. Восточный плёс имеет довольно пеструю картину зарастания. Большие по площади пятна *Nuphar lutea* чередуются с пятнами *Nymphaea candida*, *Stratiotes aloides*, реже встречаются *Scirpus lacustris*. С берега в глубь акватории полосами и пятнами располагаются сообщества *S. lacustris*, занимающие, однако, небольшие площади. Вдоль берега выше уреза воды развит пояс осочника.

Озеро Кухольное. Длина озера вместе с заливом достигает 1300 м, площадь — 0.49 км². Глубина колеблется от 0.1 до 0.7 м. Грунты представлены сапропелями. Степень зарастаемости озера 50 %.

Вдоль западного берега тянутся заросли *Equisetum fluviatile*. На южном берегу преобладают сообщества *Scirpus lacustris*. Расположенный здесь залив в широкой части занят ценозами кувшинковых, которые в верховьях сменяются почти чистыми зарослями *Stratiotes aloides*. На восточном берегу преобладают ассоциации *Equisetum fluviatile*, *Scirpus lacustris*. Реже встречаются небольшие пятна *Sparganium erectum*. Отходящая от этого берега протока, соединяющая оз. Кухольское с р. Келноть, почти сплошь заросла хвощом приречным и телорезом. В северной части расположена большая рогозовая сплавина с примесью водно-болотных видов. Здесь же отмечены заросли *Phragmites australis*. Небольшие площади заняты хвощом приречным. Воздушно-водная растительность, отчетливо выраженная по всему побережью, далее сменяется сообществами *Potamogeton perfoliatus*, пятнисто-куртинного типа зарастания. В отдельных местах обильно развивается *Elodea canadensis*. В основной акватории разбросаны пятна *Scirpus lacustris* сплавинного типа.

Озеро Согожское. В исследуемой группе озер этот водоем занимает крайнее северо-восточное положение и находится недалеко от Костромского разлива Горьковского водохранилища. Западный берег близко подходит к боровой террасе. Остальные берега невысокие и окружены низинными болотами и заболоченными лугами. Длина озера 3 км, ширина — 1.1 км, площадь — 2.05 км². Типичные глубины от 1 до 1.5 м, наибольшие — 2 м. Грунты представлены сапропелями мощностью до 3–4 м. Озеро состоит из 2 плёсов: северного, Переделицкого, и южного, Согожского. При низком стоянии уровня вод оба плёса разделены.

Озеро по сравнению с остальными водоемами Некрасовской поймы отличается наибольшей степенью зарастания, достигающей 90–95 %. Протоки и небольшие по площади открытые участки водной поверхности

теряются среди сплошных зарослей *Equisetum fluviatile*, *Scirpus lacustris*, *Butomus umbellatus*, *Typha latifolia* сплавиного типа. Отмечены пятна *Phragmites australis*. Большие площади заняты почти чистыми зарослями *Stratiotes aloides*, образующими хорошо развитый надводный слой и несколько разреженный подводный. Для этого водоема кувшинковые не характерны: в редких случаях они выступают субдоминантами в ценозах телореза. На открытых участках и в протоках обильно развиваются заросли *Elodea canadensis*, *Lemna trisulca*, *Myriophyllum spicatum*, *Ceratophyllum demersum*, *Chara* sp.

В водоеме протекают активные процессы заболачивания, практически охватывающие почти всю акваторию. Примерно на половине площадей этот процесс происходит по типу сплавинообразования. Большие площади заняты ценозами телореза без сколько-нибудь заметного участия воздушно-водных растений, но с постоянной примесью погруженных видов.

Водоем-охладитель Ярославской теплоэлектростанции

Он находится в понижении боровой террасы левобережья Волги несколько восточнее г. Ярославля на месте выработанного Ляпинского торфяного массива [2]. Существующий на его месте водоем-охладитель представляет собой систему нескольких прудов, разделенных перемычками, которые в последующем были размыты полностью или частично. Берега обнесены дамбой, слабо изрезаны. Глубины нарастают постепенно. Преобладающие грунты песчаные, в центральной части заиленные. Водоем периодически очищается от растительности. Береговая линия почти на всем протяжении занята пионерными сильно разреженными группировками *Eleocharis palustris*, *Butomus umbellatus*. Встречаются куртины и полосы *Typha latifolia*, *Phragmites australis*, *Equisetum fluviatile*. Сплошных густых зарослей они почти не образуют. Более развиты погруженные макрофиты, представленные сообществами из *Vallisneria spiralis*, *Ceratophyllum demersum*, *Myriophyllum spicatum*. Эта картина отличается от той, которая ранее была зафиксирована В. М. Катанской [8].

Таким образом, водная и прибрежно-водная растительность озер Ярославской области ценотически разнообразна. В ее сложении принимают участие 24 формации. Их роль в зарастании озер неодинакова. В озерах бассейна Плещеевской Нерли (Плещеево, Савельевское) водная растительность покрывает не более 10 % их площадей. На мелководьях оз. Плещеево преобладают формации воздушно-водных (*Scirpeta lacustris*, *Phragmiteta australis*) и погруженных (*Potamogetoneta perfoliati*) растений. Сравнение современной растительности этого озера с опорными данными предшествующих исследователей показывает, что она существенно не изменялась. Лишь в отдельные годы исчезали и появлялись заросли харовых водорослей. В зарастании оз. Савельевского, расположенного в заболоченной низине, принимают участие сообщества сплавиного типа с доминированием болотных и водноболотных видов — *Carex acuta*, *C. rostrata*, *Phragmites australis*. Плавающая

растительность представлена ценозами *Nuphar lutea*, погруженная — почти не развита.

В озерах бассейна Клязьминской Нерли (Вашутинское, Вепревское, Заозерское, Черное, Чашницкое) зарастание зависит от характера приозерных болот и степени антропогенного воздействия. Большое распространение имеют сплавины, образованные болотными и водно-болотными видами — *Carex pseudocyperus*, *Menyanthes trifoliata*, *Calla palustris*, *Typha latifolia*, *Equisetum fluviatile*. Плавающая растительность развита на большей части озер и представлена преимущественно ценозами кувшинковых, погруженная — выражена в основном в озерах Чашницком и Вепревском и сложена сообществами *Potamogeton compressus*, *Elodea canadensis*. Фитоценозы большинства этих водоемов находятся в стадии устойчивого климакса и за последние 80 лет не претерпели существенных изменений, что подтверждают данные предшествующих исследователей [5, 25].

В оз. Рюмниковском большая часть прибрежий занята сплавиными или заболочена. Доминируют *Carex rostrata*, *Phalaroides arundinacea*, *Typha latifolia*, *Glyceria maxima*, *Equisetum fluviatile*. Плавающая растительность развита слабо. Из погруженных растений широко распространился *Isoëtes lacustris*. Юго-восточный и восточный берега представляют прибойную литораль и используются для рекреации. Растительность озера изменяется слабо. Общий ее характер сохраняется на протяжении последних 80 лет.

Озера бассейна Сары и Которосли (Неро, Ловецкое) сильно заросли. Преобладают сообщества из *Phragmites australis*, *Typha angustifolia*, *Scirpus lacustris*, *Glyceria maxima*, *Potamogeton perfoliatus*, постепенно переходящие в приозерные торфяники с преобладанием осоково-разнотравных ценозов. Для динамики растительности оз. Неро за последние десятилетия характерны колебания площадей погруженной и плавающей растительности.

Притеррасные озера Некрасовской поймы (левобережье Волги) — Яхробольское, Великое, Согожское и другие — интенсивно зарастают *Equisetum fluviatile*, *Scirpus lacustris*, *Glyceria maxima*, *Nymphaea candida*, *Nuphar lutea*, *Stratiotes aloides*. Погруженные микрофиты развиты слабо. Аналогичный характер имеют озера, расположенные в центральной части поймы. Озера речного типа, несколько заходящие в глубь боровой террасы, — Шачебольское, Ешка — зарастают в мелководных заливах. Эволюция озер Некрасовской поймы в естественных условиях шла в сторону их прогрессирующего заболачивания и заторфовывания. С созданием Горьковского водохранилища, когда пойменные водоемы оказались в зоне инженерной защиты, процессы заболачивания ускорились.

Большое значение в настоящее время придается охране растительного мира. Ставится задача сохранения всего многообразия флоры. С этой целью составляются национальные и региональные списки видов, нуждающихся в охране. Авторы „Определителя высших растений Ярославской области” [18] указывают 63 особо редких вида, находящихся под угрозой исчезновения, и 66, интенсивно истребляемых

из-за своих полезных свойств или же сокращающих свою численность в результате уничтожения типичных экотопов. В их число входят некоторые водные и прибрежно-водные растения. В последние десятилетия в связи со строительством гидротехнических сооружений, осушительными мероприятиями, эвтрофированием и рекреацией усилилась антропогенная нагрузка на водоемы, что привело к нарушению экологических режимов озер. Изменение экологических условий приводит к сокращению численности популяций редких и реликтовых видов, а также находящихся вблизи границ ареалов. Так, из состава флоры выпало 7 видов, приводившихся прежними исследователями и не подтвержденными нашими сборами. Сокращается численность массовых видов. Проведенные исследования дали возможность выделить группу водных и прибрежно-водных растений, нуждающихся в охране: *Isoetes echinospora* Durieu, *I. lacustris* L., *Potamogeton trichoides* Cham et Schlecht., *Caulinia flexilis* Willd., *Zannichellia palustris* L., *Leersia oryzoides* (L.) Sw., *Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla., *Eleocharis mamillata* Lindb. fil., *Cyperus fuscus* L., *Nymphaea candida* Presl., *Nuphar lutea* (L.) Smith, *Nuphar pumila* (Tim.) DC., *Elatine triandra* Schkuhr.

Охрана водных растений предполагает прежде всего охрану водоемов, в которых они произрастают. В Ярославской обл. необходимо взять под охрану такие озера, как Плещеево, Рюмниковское, Чашницкое, Вашутинское, Вепревское, в которых зарегистрированы реликтовые и редкие водные растения.

Л и т е р а т у р а

1. Алисов Б. П. Климат СССР. М., 1956.
2. Богачев В. К., Шаханин Н. И., Шаханина О. Д. Флора и растительность // Природа и хозяйство Ярославской области. Ч. 1. Природа. Ярославль, 1959.
3. Варенцов В. А. К материалам для флоры Переславского уезда Владимирской губернии // Докл. Переславль-Залесского науч.-просвет. о-ва. Переславль-Залесский, 1927. Вып. 16.
4. Грезе Б. С. Исследования оз. Неро в гидробиологическом и рыбохозяйственном отношении. Ч. 1. Гидробиология // Сб. тр. Ростов. науч. о-ва по изуч. местного края. Ростов-Ярославский, 1929. Вып. 1.
5. Григорьев С. Н. Озера Ростовского уезда // Землеведение. М., 1903. Кн. 2-3.
6. Дамская С. А. Очерк зарослей озера Неро и их фауны // Тр. Ярослав. естеств.-истор. о-ва. Ярославль, 1921. Т. 3, вып. 1.
7. Дубына Д. В., Шеляг-Сосонко Ю. Р. Географічна структура флори водойм України // Укр. ботанічний журн. 1984. № 6.
8. Катанская В. М. Растительность водохранилищ-охладителей тепловых электростанций Советского Союза. Л., 1979.
9. Катанская В. М. Высшая водная растительность континентальных водоемов СССР. Л., 1981.
10. Корелякова И. Л. Растительность Кременчугского водохранилища. Киев, 1977.
11. Крайнер Н. П. О Костромском разливе Горьковского водохранилища // Озера Ярославской области и перспективы их хозяйственного использования. Ярославль, 1970.
12. Ласточкин Д. А. Плещеево озеро: Характеристика водоема и его населения // Тр. Переславль-Залесского истор.-худож. и краеведческого музея. Переславль-Залесский, 1927. Вып. 2.

13. Лисицына Л. И. Флора водоемов Верхнего Поволжья // Флора и растительность водоемов бассейна Верхней Волги. Рыбинск, 1979.
14. Лисицына Л. И., Экзерцев В. А. О редких видах водных и прибрежно-водных растений водоемов волжского бассейна // Состояние и перспективы исследования флоры средней полосы европейской части СССР. М., 1984.
15. Монаков А. В., Экзерцев В. А. Сообщества прибрежных и водных растений озера Неро и их фауна // Озера Ярославской области и перспективы их хозяйственного использования. Ярославль, 1970.
16. Нейштадт М. И. Новые данные об отложениях озера Сомино // Тр. Моск. о-ва испытателей природы. 1960. Т. 3.
17. Новский В. А. Геологическая история озер Ярославского Поволжья // Озера Ярославской области и перспективы их хозяйственного использования. Ярославль, 1970.
18. Определитель высших растений Ярославской области. Ярославль, 1986.
19. Первухин М. Плещеево озеро. Ч. II. Флора и фауна // Тр. Переславль-Залесского истор.-худож. и краеведческого музея. Переславль-Залесский, 1927. Вып. 3.
20. Полякова Л. А. Материалы по растительности озер Среднего Поволжья // Первая конференция по изучению водоемов бассейна Волги. Тольятти, 1968.
21. Поташов И. Д. Климат // Природа и хозяйство Ярославской области. Ч. 1. Природа. Ярославль, 1959.
22. Распопов И. М. Высшая водная растительность озера Кубенского // Озеро Кубенское. Л., 1977. Ч. 2.
23. Страздайте Ю. Ю., Стяпанавичене В. В. Хорологические группы видов водной растительности Литовской ССР // Тр. Ан ЛитССР. Сер. В, Биол. науки. 1978. Т. 4 (84).
24. Стяпанавичене В. В. Хорологические особенности растительности озер Восточной Литвы по данным исследований за 1975–1977 гг. // Тр. Ан ЛитССР. Сер. В, Биол. науки. 1979. Т. 4 (88).
25. Флеров А. Ф. Растительные сообщества Переславского уезда Владимирской губернии // Материалы к познанию флоры и фауны Российской империи. Отд. ботаники. М., 1899. Вып. 3.
26. Флеров А. Ф. Флора Владимирской губернии // Тр. о-ва естествоиспытателей при Юрьевском ун-те. М., 1902. Т. 10.
27. Флеров А. Ф. Ботанико-географические очерки. III. Ростовский край // Землеведение. М., 1903. Т. 10.
28. Фортунатов М. А., Московский Б. Д. Озера Ярославской области: Кадастровое описание и краткие лимнологические характеристики // Озера Ярославской области и перспективы их хозяйственного использования. Ярославль, 1970.
29. Чижиков Н. В. Озера Ярославской области и их значение для сельского хозяйства // Краевед. зап. Ярослав. обл. краевед. музей. Ярославль, 1956. Вып. 1.
30. Шенников А. П. Природные факторы распределения растений в естественном освещении // Журн. общ. биологии. 1942. № 5–6.
31. Экзерцев В. А. Классификация растительных группировок зоны временного затопления Угличского водохранилища // Бюл. Ин-та биологии водохранилищ АН СССР. 1960. № 6.
32. Экзерцев В. А. Экологические ряды ассоциаций верховий Шошинского плёса Ивановского водохранилища // Бюл. Ин-та биологии водохранилищ АН СССР. 1962. № 13.
33. Meusel H., Jäger E., Weinert E. Vergleichende Chorologie der Zentraleuropäischen Flora. Jena, 1965.

ФЛОРА ОЗЕР СЕВЕРО-ДВИНСКОЙ ВОДНОЙ СИСТЕМЫ

Северо-Двинская водная система, соединяющая бассейны Северной Двины и Волги, существует более 150 лет. Гидрографически она представляет цепочку озер, связанных реками и каналами. С постройкой шлюзов и регулированием водного режима водоемы превратились в озера водохранилищного типа. Гидрологический режим характеризуется сильными колебаниями уровня, особенно Сухонского водораздела.

Ботанико-географически исследуемая территория относится к Северо-европейской таяжной провинции, Валдайско-Онежской подпровинции и расположена в полосе южной тайги [9]. Исследователи И. А. Перфильев [13], Ю. Д. Цинзерлинг [24], Р. В. Бобровский [2] отмечают наличие в составе флоры южной тайги неморальных и неморально-бореальных видов.

Зональный тип растительности на окружающей озера территории представлен лесами из *Picea abies* (L.) Karst., *Pinus sylvestris* L., *Betula pendula* Roth., *B. pubescens* Ehrh., *Populus tremula* L. Наиболее распространены ельники-зеленомошники с преобладанием в травяном покрове *Oxalis acetosella* L. и ельники-черничники дубравно-травянистые. Однако эти насаждения вследствие хозяйственной деятельности, прежде всего рубок и распашки, занимают ограниченные площади. Широко распространены производные насаждения с преобладанием в древостое *Betula pendula* Roth, *Populus tremula* L., *Alnus incana* (L.) Moench. В системе торфяно-болотного районирования исследуемая территория относится к Печорско-Волжской провинции грядово-мочажинных торфяников [10]. Болота в районе озер занимают наибольшие площади. По Е. А. Галкиной [6], они могут быть отнесены к классу типов болотных массивов приозерного залегания. Луга как вторичный тип растительности представлены материковыми и пойменными. Первые преобладают на Шекснинском водоразделе, вторые — на Сухонском.

Из экологических условий, благоприятствующих развитию высшей водной растительности озер, следует отметить значительные площади мелководий в прибрежной зоне и местами сильную изрезанность береговой линии, что обуславливает разнообразие экотопов. Наибольшие площади высшая водная растительность занимает в озерах Зауломском (40%) и Вазеринском (до 50%), на озерах Сиверском, Покровском, Кишемском она составляет 10–15%, Татаровском и Благовещенском —

Т а б л и ц а 1

Видовой состав растительности озер Северо-Двинской водной системы

Вид	Оз. Дол- гое	Оз. Сивер- ское	Оз. По- кровское	Оз. Зау- ломское	Оз. Вазе- ринское	Оз. Пи- гасово	Оз. Кипе- мское	Оз. Тага- ровское	Оз. Благо- вещенское	Оз. Ку- бенское
<i>Equisetum fluviatile</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Typha latifolia</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>T. angustifolia</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Sparganium emersum</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>S. erectum</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Potamogeton compressus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>P. filiformis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>P. friesii</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>P. pusillus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>P. lucens</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>P. perfoliatus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>P. pectinatus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>P. thirichoides</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>P. gramineus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Zannichellia palustris</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Alisma juzepeczukii</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>A. lanceolatum</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>A. plantago-aquatica</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Sagittaria sagittifolia</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Butomus umbellatus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Stratiotes aloides</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Hydrocharis morsus-ranae</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Elodea canadensis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Phragmites australis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Alopecurus aequalis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+

Т а б л и ц а 1 (продолжение)

Вид	Оз. Дол- гое	Оз. Сивер- ское	Оз. По- кровское	Оз. Зау- ломское	Оз. Вазе- ринское	Оз. Пи- гасово	Оз. Кише- мское	Оз. Тата- ровское	Оз. Благо- вещенское	Оз. Ку- бенское
<i>Phalaroides arundinacea</i>	+	+	+	+	-	-	-	-	-	+
<i>Agrostis stolonifera</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Glyceria fluitans</i>	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-
<i>G. maxima</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Scolochloa festuacea</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Scirpus lacustris</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>S. radicans</i>	-	-	+	+	-	-	+	-	-	-
<i>Eleocharis acicularis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>E. palustris</i>	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+
<i>Carex acuta</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>C. aquatilis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>C. pseudocyperus</i>	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-
<i>C. rostrata</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>C. vesicaria</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Calla palustris</i>	+	+	+	+	-	-	+	-	-	-
<i>Lemna minor</i>	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>L. trisulca</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Spirodela polyrhiza</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Juncus bufonius</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Iris pseudacorus</i>	+	+	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Polygonum lapathifolium</i>	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>P. persicaria</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>P. amphibium</i> f. <i>aquaticus</i> Leyss	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
f. <i>terrestris</i> Leyss	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>P. hydropiper</i>	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-
<i>Rumex pseudonatronatus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+

Таблица 1 (продолжение)

Вид	Оз. Дол- гое	Оз. Сивер- ское	Оз. По- кровское	Оз. Зау- ломское	Оз. Вазе- ринское	Оз. Пи- гасово	Оз. Кише- мское	Оз. Тата- ровское	Оз. Благо- вещенское	Оз. Ку- бенское
<i>Rumex ucrainicus</i>	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>R. aquaticus</i>	-	+	+	+	-	-	+	+	+	-
<i>R. maritimus</i>	-	+	+	+	-	-	-	-	+	-
<i>R. obtusifolius</i>	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Stellaria crassifolia</i>	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>S. palustris</i>	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-
<i>Sagina nodosa</i>	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+
<i>Nuphar intermedia</i>	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>N. lutea</i>	+	+	+	+	-	+	-	-	-	-
<i>N. pumila</i>	-	-	+	+	-	+	-	-	-	-
<i>Nymphaea alba</i>	-	+	-	-	-	+	-	-	-	+
<i>N. candida</i>	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-
<i>N. tetragona</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Ceratophyllum demersum</i>	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Caltha palustris</i>	-	+	+	+	+	-	+	+	+	+
<i>Ranunculus flammula</i>	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+
<i>R. lingua</i>	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>R. reptans</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>R. sceleratus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Batrachium circinatum</i>	-	+	+	+	+	-	+	+	+	+
<i>B. trichophyllum</i>	-	+	+	+	+	-	+	+	+	+
<i>B. kauffmannii</i>	-	+	+	+	+	-	+	+	+	+
<i>Rorippa amphibia</i>	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Subularia aquatica</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Comarum palustre</i>	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+
<i>Callitriche hermaphroditiica</i>	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>C. palustris</i>	-	+	+	+	+	-	-	-	+	+

Таблица 1 (продолжение)

Вид	Оз. Дол- гое	Оз. Сивер- ское	Оз. По- кровское	Оз. Зау- ломское	Оз. Вазе- ринское	Оз. Пи- гасово	Оз. Кишем- ское	Оз. Тата- ровское	Оз. Благо- вещенское	Оз. Ку- бенское
<i>Elatine hydropper</i>	-	+	+	+	-	-	-	-	-	+
<i>Lythrum salicaria</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Epilobium palustre</i>	-	+	+	+	+	+	+	-	-	+
<i>Myriophyllum spicatum</i>	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+
<i>Sium latifolium</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Peucedanum palustre</i>	+	-	-	+	-	-	+	-	-	-
<i>Oenanthe aquatica</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Cicuta virosa</i>	+	+	+	+	+	+	-	-	-	+
<i>Naumburgia thyrsiflora</i>	-	-	+	+	-	-	+	-	-	+
<i>Lysimachia nummularia</i>	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+
<i>L. vulgaris</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Menyanthes trifoliata</i>	-	+	+	-	-	-	+	-	-	+
<i>Myosotis caespitosa</i>	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-
<i>M. palustris</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Lycopus europaeus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Scutellaria galericulata</i>	-	+	+	+	+	-	+	-	-	+
<i>Limosella aquatica</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Utricularia intermedia</i>	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>U. vulgaris</i>	-	-	+	+	-	-	+	-	+	-
<i>Veronica anagalis-aquatica</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>V. beccabunga</i>	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>V. scutellata</i>	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Galium uliginosum</i>	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Bidens radiata</i>	-	+	+	-	-	-	-	+	-	-
<i>B. cernua</i>	+	-	+	+	+	+	-	+	-	+
<i>B. tripartita</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Senecio tataricus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Fontinalis antipyretica</i>	+	-	-	+	+	+	-	+	+	+
<i>Riccia fluitans</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+

не более 5 %, Кубенском — до 30 %. В распределении растительности по акватории водоемов наблюдается известная закономерность, подчиняющаяся так называемому закону Клинге [29].

В сложении растительности озер участвуют 11 формаций воздушно-водных растений, 4 — с плавающими на поверхности воды листьями, 7 — погруженных. Наиболее распространены формации *Phragmiteta australis*, *Equiseteta fluviatile*, *Polygoneta amphibiae*, *Potamogetoneta lucentis*.

По характеру растительности исследованные водоемы разделяются на следующие типы: рдестный — оз. Кубенское, тростниково-рогозный — озера Сиверское, Зауломское, Покровское, тростниково-камышовый — оз. Благовещенское, рогозный — оз. Кишемское, урутево-рясковый — озера Долгое, Вазеринское.

Флора озер Северо-Двинской системы почти не изучалась. В работе И. М. Распопова [16], касающейся растительности оз. Кубенского, имеются указания на произрастания ряда видов, в основном доминирующих.

Авторами этой работы в 1983–1984 гг. проведены флористические исследования озер системы. Список отмеченных видов и их распространение по отдельным водоемам представлены в табл. 1. Современные названия видов растений и их авторов даны в соответствии со сводкой К. С. Черепанова [26, 27].

Характеристика структур флоры

1. **Систематический состав.** На озерах системы отмечено 107 водных и прибрежно-водных растений, а также наиболее гигрофильных (гипергигрофильных) видов, приуроченных к сплавинам (табл. 2); мхов и хвощей — 3 вида, цветковых — 104. Последние представлены 59 родами из 35 семейств. Споровых — 1 видом 1 семейства из однодольных — 45 видов, двудольных — 59. Их соотношение составляет примерно 4:5. Отметим, что значительное участие однодольных представляет характерную особенность гидрофильных флор вообще. Это четко проявляется на озерах системы.

Ведущие по количеству видов семейства *Potamogetonaceae*, *Cyperaceae*, *Polygonaceae* (по 9 видов), *Ranunculaceae* (8), *Poaceae* (7), *Nymphaeaceae* (6), *Apiaceae*, *Asteraceae*, *Alismataceae* (по 4) включают несколько более половины всех цветковых, участвующих в зарастании озер. Остальные семейства малочисленны и включают по 3, 2, 1 виду — *Lemnaceae*, *Primulaceae*, *Scrophulariaceae*, *Brassicaceae*, *Lamiaceae*, *Butomaceae*, *Ceratophyllaceae*, *Elatinaceae*, *Lythraceae*, *Menyanthaceae*, *Onagraceae*, *Haloragaceae*, *Iridaceae*, *Juncaceae*.

2. **Экологические и фитоценотические особенности.** Флора озер Северо-Двинской водной системы сложена видами, показывающими разную степень приспособленности к водной среде. К настоящему времени предложен ряд классификаций жизненных форм водных и прибрежно-водных растений, обзор которых дан А. М. Барсегяном [1] и И. М. Распоповым [17]. Мы исходили из традиционного разделения растений на ксерофиты, мезофиты, гигрофиты и гидрофиты. Водную

Таблица 2

Систематическая структура флоры Северо-Двинской водной системы

Семейство	Количество		Семейство	Количество	
	родов	видов		родов	видов
<i>Cyperaceae</i>	3	9	<i>Callitrichaceae</i>	1	2
<i>Polygonaceae</i>	2	9	<i>Boraginaceae</i>	1	2
<i>Potamogetonaceae</i>	1	9	<i>Lentibulariaceae</i>	1	2
<i>Ranunculaceae</i>	3	8	<i>Zannichelliaceae</i>	1	1
<i>Poaceae</i>	6	7	<i>Butomaceae</i>	1	1
<i>Nymphaeaceae</i>	2	6	<i>Araceae</i>	1	1
<i>Alismataceae</i>	2	4	<i>Juncaceae</i>	1	1
<i>Apiaceae</i>	4	4	<i>Iridaceae</i>	1	1
<i>Asteraceae</i>	2	4	<i>Ceratophyllaceae</i>	1	1
<i>Scrophulariaceae</i>	2	4	<i>Rosaceae</i>	1	1
<i>Hydrocharitaceae</i>	3	3	<i>Elatinaceae</i>	1	1
<i>Lemnaceae</i>	2	3	<i>Lythraceae</i>	1	1
<i>Primulaceae</i>	2	3	<i>Onagraceae</i>	1	1
<i>Caryophyllaceae</i>	2	3	<i>Haloragaceae</i>	1	1
<i>Brassicaceae</i>	2	2	<i>Menyanthaceae</i>	1	1
<i>Lamiaceae</i>	2	2	<i>Rubiaceae</i>	1	1
<i>Typhaceae</i>	1	2	<i>Equisetaceae</i>	1	1
<i>Sparganiaceae</i>	1	2			

и прибрежно-водную флору и растительность слагают гидрофиты и частично гигрофиты.

Группа гидрофитов, погруженных и с плавающими на поверхности воды листьями, насчитывает 36 видов из следующих семейств: *Potamogetonaceae*, *Hydrocharitaceae*, *Lemnaceae*, *Nymphaeaceae*, *Ceratophyllaceae*, *Haloragaceae*, *Callitrichaceae*, *Elatinaceae*, *Ranunculaceae* (*Batrachium*) и др. Эта группа составляет водную флору в узком понимании. *Nymphaea candida*, *Nuphar lutea*, *Potamogeton perfoliatus*, *P. lucens*, *P. pectinatus*, *P. gramineus*, *Ceratophyllum demersum*, *Myriophyllum spicatum*, *Stratiotes aloides*, *Elodea canadensis* выступают ценозообразователями.

Группа гидро-гидрофитов, или воздушно-водных растений, включает 25 видов. Систематически в ней преобладают виды семейств *Typhaceae*, *Sparganiaceae*, *Alismataceae*, *Butomaceae*, некоторые осоковые и мятликовые, а также *Equisetum fluviatile*. Ценозообразователей в ней насчитывается 10 видов — *Phragmites australis*, *Scolochloa festucacea*, *Glyceria maxima*, *Scirpus lacustris*, *Typha angustifolia*, *Butomus umbellatus*, *Sparganium emersum*, *S. erectum*, *Sagittaria sagittifolia*, *Equisetum fluviatile*.

Группа гигрофитов, связанных с избыточно увлажненными местообитаниями, насчитывает 44 вида. Часть из них приурочена к верхней границе пояса воздушно-водных растений — *Peucedanum palustre*, *Lycopus europaeus*, *Caltha palustris*, *Galium uliginosum*, *Stellaria palustris* и др. Компонентами славяны выступают гипергигрофильные *Calla palustris*, *Naumburgia thyrsiflora*, *Menyanthes trifoliata*, *Ranunculus lingua*, *Iris pseudacorus* и др. С пионерными местообитаниями в прибрежной полосе озер

связаны *Juncus bufonius*, *Eleocharis acicularis*, *Sagina nodosa*, *Bidens tripartita* и др.

3. **Биоморфологические особенности.** Биоморфологически в составе флоры озер господствуют травянистые растения — 104 вида. В их составе поликарпиков 87 видов, монокарпиков — 17. Преобладание в составе флоры озер поликарпиков представляет характерную особенность гидрофильных флор вообще.

4. **Хорологические особенности.** Анализ ареалов видов флоры широко применяется в ботанико-географических работах. Отечественными исследователями он обычно проводится на широкой зонально-региональной основе. Это дает возможность выявить географическую структуру исследуемой флоры, ее связь с флорами других территорий и особенности ее формирования и развития. В последнее время советские исследователи, главным образом под влиянием зарубежных работ [30], кроме географического фактора в распространении растений учитывают также степень влияния океаничности—континентальности [7, 19, 20]. Подобный так называемый хорологический подход отличается от традиционного большей объективностью и известным экологизмом. Он удобен при рассмотрении современной флоры независимо от ее происхождения и дает возможность сравнительной оценки географических элементов флор разных районов.

Наиболее сложным при хорологическом анализе является установление отношения видов к фактору океаничности—континентальности. В оценке этого существенного показателя физико-географической среды у разных авторов [7, 19, 20, 30] пока присутствует известный разноречивый, когда один и тот же вид нередко трактуется по-разному. Объясняется это тем, что хорологический метод был разработан зарубежными исследователями преимущественно на материале наземной растительности Западной Европы (леса, луга, болота), в отношении видового состава которых океаничность — континентальность выступает довольно четко. Экологические условия водной среды затушевывают влияние этого фактора на географическое распределение гидрофитов, и он далеко не для всех видов этого экологического комплекса выступает столь четко. Так, в работе Д. В. Дубыны и Ю. Р. Шеляг-Сосонко [7] из более чем 200 учтенных видов 74 были отнесены к индифферентным. По-видимому, в природе количество этих видов не очень велико. Несомненно, что за довольно внушительным числом индифферентных видов скрывается их систематическая и экологическая разнокачественность. При дальнейших исследованиях экологический статус видов по отношению к океаничности—континентальности будет уточняться.

При выяснении хорологической структуры водной флоры исследуемых озер мы исходили не из экологических (возможных) ареалов, а из биоценологических (фактических), в границах которых вид оказывается наиболее приспособленным к условиям среды. Именно здесь реализуются его фитоценологические свойства. В отечественной фитоценологии этот вывод сделан А. П. Шенниковым [25].

В нашей работе уточнен экологический статус ряда видов, для чего были использованы данные предшествующих исследований, главным

образом анализ многочисленной литературы. Это дало возможность прежде всего понизить количество индифферентных видов.

Спектр хорологических групп видов озер Северо-Двинской системы (табл. 3) в общих чертах отражает ботанико-географические закономерности района исследований с учетом длительного антропогенного воздействия на прибрежно-водную флору и растительность. Отметим, что водные мхи из анализа исключены.

Как видно, на озерах преобладают виды зонального распространения — бореальные, бореотемператные, борео-субмеридиональные и температно-субмеридиональные (71 вид).

Мультизональные виды (25) иногда принимаются в качестве интразональных. Адвентивное включение представляет североамериканский *Elodea canadensis* Michaux. Регионально-зональные особенности исследуемой гидрофильной флоры подчеркивают виды европейского распространения (7), а также виды, в своем распространении непосредственно связанные с бореальной зоной (14). Кроме бореальной в сопредельных зонах распространено еще 36 видов. В целом флора озер Северо-Двинской системы имеет четко выраженный бореальный характер. В ее составе нет, например, субмеридионально-меридиональных видов, отмеченных для флоры водоемов Украины. На нашей территории не представлены также температные виды. Во флоре Литвы, по данным Ю. Ю. Страздайте и В. В. Стяпанавичене [19], 4 вида бореального распространения. На этой территории нет также видов более южного распространения и совсем ничтожно представлена температная группа. Из особенностей флоры водоемов Севера европейской части СССР, которые четко выражены на озерах системы, укажем на преобладание европейско-азиатско-североамериканских видов (47) (циркумполярных — по терминологии других авторов). Вместе с тем флора исследованных водоемов обособлена от флоры более северных районов. В ее составе нет ни одного представителя, которого хорологически можно было бы отнести к группам арктическо-бореальных или арктических видов.

Географическое положение озер в центральных районах Севера европейской части СССР обуславливает преобладание в составе флоры континентальных видов (48) по сравнению с океаническими (28) и индифферентными (27). Иное соотношение наблюдается во флоре Литвы и Украины, где преобладают океанические виды. При этом континентальность флоры исследованных нами озер выступает не за счет участия настоящих эукоинентальных видов, а видов с более широким диапазоном к этому экологическому фактору — так называемых эвриконтинентальных, т. е. более пластичных.

Доминирование во флоре озер видов широкого географического распространения и широкого диапазона по отношению к фактору океаничности—континентальности объясняется кроме причин зонально-регионального порядка также интенсивным хозяйственным использованием системы на протяжении более 150 лет. Это привело к известному эвтрофированию озер и, по-видимому, выпадению из состава флоры некоторых отдельных видов более узкой экологии и распространения.

Т а б л и ц а 3

Спектр хорологических групп видов водной и прибрежно-водной растительности озер Северо-Двинской водной системы

I. Мультизональная группа	<i>Rumex pseudonatronatus</i>
A. Мультирегиональные виды	<i>Stellaria crassifolia</i>
а. Эвриконтинентальные	Б. Евразийские виды
<i>Phragmites australis</i>	а. Эвриконтинентальные
<i>Alisma plantago-aquatica</i>	<i>Carex acuta</i>
<i>Potamogeton pectinatus</i>	<i>Galium uliginosum</i>
б. Эвриокеанические	б. Эуконтинентальные
<i>Lemna minor</i>	<i>Nymphaea tetragona</i>
<i>L. trisulca</i>	<i>Nuphar pumila</i>
в. Индифферентные	III. Бореотемператная группа
<i>Batrachium trichophyllum</i>	A. Евразийско-североамериканские
<i>Bidens tripartita</i>	виды
<i>Callitriche palustris</i>	а. Эвриконтинентальные
<i>Ceratophyllum demersum</i>	<i>Carex vesicaria</i>
<i>Potamogeton perfoliatus</i>	б. Эвриокеанические
<i>Spirodella polyrrhiza</i>	<i>Calla palustris</i>
Б. Евразийско-североамериканские	<i>Carex aquatilis</i>
виды	<i>Myosotis palustris</i>
а. Эвриконтинентальные	<i>Potamogeton compressus</i>
<i>Callitriche hermaphrodita</i>	<i>P. filiformis</i>
<i>Menyanthes trifoliata</i>	<i>P. gramineus</i>
<i>Typha latifolia</i>	в. Индифферентные
б. Эвриокеанические	<i>Carex rostrata</i>
<i>Potamogeton pusillus</i>	<i>Lysimachia nummularia</i>
<i>Sparganium emersum</i>	<i>Subularia aquatica</i>
в. Индифферентные	Б. Евразийские виды
<i>Eleocharis palustris</i>	а. Эвриконтинентальные
<i>Lythrum salicaria</i>	<i>Batrachium kauffmannii</i>
<i>Myriophyllum spicatum</i>	<i>Nuphar intermedia</i>
<i>Utricularia intermedia</i>	<i>Rumex aquaticus</i>
<i>U. vulgaris</i>	<i>Stratiotes aloides</i>
В. Евразийские виды	б. Эвриокеанические
а. Эвриконтинентальные	<i>Nymphaea candida</i>
<i>Oenanthe aquatica</i>	<i>Scirpus lacustris</i>
б. Эвриокеанические	в. Индифферентные
<i>Hydrocharis morsus-ranae</i>	<i>Agrostis stolonifera</i>
в. Индифферентные	<i>Juncus bufonius</i>
<i>Potamogeton lucens</i>	IV. Бореосубмеридиональная группа
II. Бореальная группа	A. Евразийско-североамериканские
A. Евразийско-североамериканские	виды
виды	а. Эвриконтинентальные
а. Эвриконтинентальные	<i>Equisetum fluviatile</i>
<i>Alopecurus aequalis</i>	<i>Phalaroides arundinaceus</i>
<i>Caltha palustris</i>	<i>Ranunculus sceleratus</i>
<i>Comarum palustre</i>	<i>Veronica scutellata</i>
<i>Galium palustre</i>	б. Эвриокеанические
<i>Myosotis caespitosa</i>	<i>Eleocharis acicularis</i>
<i>Ranunculus flammula</i>	<i>Ranunculus reptans</i>

в. Индифферентные	<i>Batrachium circinatum</i>
<i>Bidens cernua</i>	<i>Bidens radiata</i>
Б. Евразийские виды	<i>Elatine hydropiper</i>
а. Эвриконтинентальные	<i>Glyceria maxima</i>
<i>Butomus umbellatus</i>	<i>Scirpus radicans</i>
<i>Cicuta virosa</i>	<i>Scutellaria galericulata</i>
<i>Lycopus europaeus</i>	<i>Rumex maritimus</i>
<i>Rorippa amphibia</i>	<i>R. ucrainicus</i>
<i>Stellaria palustris</i>	б. Эврикеанские
<i>Sagittaria sagittifolia</i>	<i>Sparganium erectum</i>
б. Эврикеанские	<i>Veronica anagallis aquatica</i>
<i>Iris pseudacorus</i>	в. Индифферентные
в. Индифферентные	<i>Polygonum hydropiper</i>
<i>Lysimachia vulgaris</i>	<i>Potamogeton trichoides</i>
<i>Nuphar lutea</i>	VI. Европейская бореальная группа
<i>Ranunculus lingua</i>	а. Эвриконтинентальные виды
V Температно-субмеридиональная группа	<i>Peucedanum palustre</i>
А Евразийско-североамериканские виды	<i>Sium latifolia</i>
а. Эуконтинентальные	б. Эукеанско-субкеанские виды
<i>Scolochloa festucacea</i>	<i>Alisma juzepczukii</i>
б. Эвриконтинентальные	VII. Европейская бореотемператная группа
<i>Veronica beccabunga</i>	а. Эврикеанские виды
в. Эврикеанские	<i>Senecio tataricus</i>
<i>Carex pseudocyperus</i>	VIII. Европейская температурно-субмеридиональная группа
<i>Naumburgia thyrsiflora</i>	а. Эврикеанские виды
<i>Polygonum amphibium</i>	<i>Alisma lanceolatum</i>
<i>Typha angustifolia</i>	<i>Glyceria fluitans</i>
<i>Zannichelia palustris</i>	<i>Nymphaea alba</i>
г. Индифферентные	IX. Адвентивная группа
<i>Polygonum persicaria</i>	А. Североамериканские виды
<i>P. lapathifolium</i>	а. Эврикеанские
Б. Евразийские виды	<i>Elodea canadensis</i>
а. Эвриконтинентальные	

5. Происхождение и развитие флоры озер. Генезис и последующую эволюцию флоры озер Северо-Двинской водной системы необходимо рассматривать в связи с процессами становления и развития флор северных районов Евразии, которым посвящена обширная литература. В общей форме эти вопросы освещаются М. Г. Поповым [14, 15], Е. В. Вульфом [5], А. Н. Криштофовичем [11], В. Н. Сукачевым [21], А. Л. Тахтаджяном [22] и др. История водно-болотной флоры и растительности рассматривается И. Д. Богдановской-Гизнэф [3, 4]. Отдельно следует выделить работы, основывающиеся на палеоботанических, в частности спорово-пыльцевых данных [23].

В исторической географии растений для решения вопросов генезиса и эволюции флор обычно привлекается анализ ареалов видов. Современные ареалы растений исторически взаимообусловлены и отражают

этапы их развития. Выявленные по сходству ареалов естественные группы видов одновременно представляют генетические элементы исследуемой флоры.

Наиболее древней по возрасту является группа европейско-азиатско-североамериканских видов, связанных с водоемами и прибрежно-водными экотопами ранее существовавшего единого евразийско-американского континента. К ней относятся и так называемые мультирегиональные (или космополитные) виды. Такие космополиты, как *Potamogeton pectinatus*, *P. perfoliatus*, *Phragmites australis*, *Ceratophyllum demersum*, в действительности представляют самые типичные голарктические виды, впоследствии расселившиеся в другие районы земного шара. Большинство расселений произошло в плейстоцене или же связано с хозяйственной деятельностью человека. Группа европейско-азиатских видов отражает различия в водной флоре, имевшие место после нарушения связей Евразии с Северной Америкой. Отметим, что несколько большее число европейско-азиатско-североамериканских видов (или голарктических) по сравнению с европейско-азиатскими (палеарктическими) видами указывает на то, что связи между обоими континентами в отдельные периоды геологической истории осуществлялись через „мосты” суши, что подтверждается палеогеографическими данными. По этой причине обмен флористическими элементами гидрофильного комплекса доминировал над процессами изоляции и обособления. Это соображение в еще большей мере относится и к гидрофильным видам, область распространения которых охватывает Европу или несколько заходит за Урал и в Западную Сибирь. Видов с узким ареалом, т. е. эндемичных, на озерах системы практически нет, если не считать весьма проблематичного *Alisma Juzepczukii* Tzvel.

На протяжении плейстоцена выпали немногие виды, в их числе водные и прибрежно-водные *Najas flexilis* Willd., *Trapa natans* L., *Aldrovanda vesiculosa* L., *Salvinia natans* L., виды родов *Azolla*, *Osmunda*, а также экзотические *Euryale ferox* Salisb., *Brasenia schreberi* J. F. Gmel., *Sparganium interglacialicum* Dorof. Большинство их были характерны для климатического оптимума микулинского (рисс-вюрмского — по *прежней терминологии*) межледникового с господством в составе зональной растительности настоящих широколиственных лесов (вязово-дубовых и дубово-вязовых), сменившихся затем смешанно-широколиственными и хвойно-широколиственными лесами [18]. Последующее валдайское оледенение, граница которого проходила несколько южнее системы озер, уничтожило эту флору. В связи с этим чрезвычайно интересной представляется находка *Potamogeton filiformis* Pers, которая относится к локальным экзотам микулинского межледникового. Это обстоятельство указывает на то, что природные условия в краевой зоне валдайского оледенения не были столь суровыми и здесь могла существовать растительность. Во всяком случае, последующий занос этого вида рдеста можно допустить, прибегнув только к натяжкам.

С эпохой климатического оптимума связывается проникновение на озера группы неморально-бореальных видов *Scirpus sylvaticus*, *Iris pseudacorus*, *Alisma lanceolatum*, *Stratiotes aloides*, *Senecio tataricus* и др.

6. **Антропогенные изменения флоры озер.** Флора и растительность озер после открытия здесь в 1829 г. судоходства находится под непрерывным антропогенным воздействием. Это привело к тому, что индивидуальные флористические особенности водоемов, имевшие место до постройки системы, оказались сглаженными, а некоторые виды узкой экологии и фитоценологии, по-видимому, выпавшими из состава флоры. Несомненно, что флора озер даже в пределах Шекснинского и Северо-Двинского водоразделов, не была одинаковой. По характеру питания это были мезотрофные с чертами олиготрофии озера. Реликтом их прежнего невысокого уровня трофии следует считать группировки харовых водорослей. Современный состав гидрофильной флоры показывает, что на озерах преобладают виды широкой экологической приспособляемости. Аналогичную картину показывает и спектр хорологических групп. Существующие флористические отличия отдельных озер и характер распределения на них растительности объясняются гидрологическими особенностями и морфометрическими показателями водоемов. Таким образом, современная флора озер довольно однообразна. Специфические особенности подчеркивают *Nymphaea alba*, *Zannichellia palustris*, *Senecio tataricus*, *Stratiotes aloides* и некоторые другие виды, имеющие ограниченное распространение.

Основным антропогенным фактором, длительное время воздействовавшим на фитоценозы высшей водной растительности, следует считать движение речных судов и вождение плотов, что усиливало водную эрозию и несколько увеличивало мутность.

В последние десятилетия начал накладываться такой мощный фактор, как эвтрофирование. Он обусловлен не только стоками с полей, но и промышленными, и бытовыми. Так, сильно загрязнено, судя по характеру растительности, оз. Долгое в городской черте г. Кириллова. Эвтрофируется оз. Вазеринское. По-видимому, с этим связано появление в водоемах Северо-Двинской системы *Zannichellia palustris* L.

Считается, что расширение площадей сообществ элодеидов (*Elodea canadensis*, *Ceratophyllum demersum*, *Ranunculus circinatus*) наиболее интенсивно происходит в водоемах, испытывающих постоянный, но умеренный приток биогенных веществ [12], поэтому ее можно рассматривать в качестве индикатора подобного процесса на исследуемых озерах. Наиболее чувствительные к увеличению биогенов свободноплавающие виды — *Lemna minor*, *Spirodela polyrrhiza*, *Hydrocharis morsus-ranae* — обильно развиваются на участках озер, защищенных от волнобоя. Озера Долгое и Вазеринское расположены вне судового хода. Первое можно рассматривать как аналог Вазеринского. Оно больше эвтрофировано стоками г. Кириллова. Этим объясняется отсутствие в нем, в противоположность Вазеринскому, телореза, который считается чувствительным к загрязнению воды [8]. Воздушно-водная растительность соответствует физико-географическим условиям отдельных озер.

Уменьшение плотности популяций кувшинок на Сиверском озере следует рассматривать как следствие рекреаций. В угрожаемом состоянии здесь находится популяция *Nymphaea alba*.

Следует отметить, что водные и водно-болотные экосистемы наиболее уязвимы по сравнению с наземными. В силу специфичности среды происходящие нарушения на каком-либо экотопе водоема распространяются на всю его акваторию.

Изменение флоры нарушенных водоемов происходит в сторону преобладающего развития гибридных форм. Как известно, этот процесс в растительном мире представляет собой довольно распространенное явление. В естественных условиях гибриды обычно выпадают, так как не находят соответствующих экотопов. При нарушении растительного покрова образуются, по Гранту [28], пионерные экотопы, которые осваиваются гибридными формами. Выявление и идентификация этих форм сопряжены с определенными трудностями.

В последнее время большое значение придается индивидуальной охране видов, для чего составляются союзные и республиканские „Красные книги”, а также публикуются региональные списки редких и исчезающих растений. К видам, подлежащим охране на озерах Северо-Двинской системы, целесообразно отнести всех представителей семейства нимфейных. Состояние видов родов *Nymphaea*, *Nuphar* на озерах Сиверском и Долгом — регрессирующее, на остальных — удовлетворительное. Охране подлежит *Potamogeton filiformis* Pers., встречающийся в оз. Сиверском.

Следует также иметь в виду, что озера Сиверское, Долгое и Покровское представляют естественную ландшафтную компоненту комплекса историко-архитектурного музея — заповедника Кирилло-Белозерского монастыря. Поэтому водная и прибрежно-водная растительность должна учитываться при разработке комплекса мероприятий по охране окружающего природного ландшафта.

Л и т е р а т у р а

1. Барсегян А. М. Водно-болотная флора и растительность Армении. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Ереван, 1982.
2. Бобровский Р. В. Растительный покров // Природа Вологодской области. Вологда, 1957.
3. Богдановская-Гизнэф И. Д. О происхождении флоры бореальных болот Евразии // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л., 1946. Вып. 2.
4. Богдановская-Гизнэф И. Д. Водная растительность СССР // Ботан. журн. 1974. Т. 59, № 12.
5. Вульф Е. В. Историческая география растений // История флор земного шара. М.; Л., 1944.
6. Галкина Е. А. Болотные ландшафты лесной зоны // Географический сборник. М., 1955. № 7.
7. Дубына Д. В., Шеляг-Сосонко Ю. Р. Географическая структура флоры водоемов Украины // Укр. ботанічний журн. 1984. № 6.
8. Житков В. С. Реакция высшей водной растительности на некоторые факторы водной среды при загрязнении водоемов стоками свиноводческого комплекса // Изменение природной среды в процессе сельскохозяйственного производства. М., 1981.
9. Исаченко Т. И., Лавренко Е. М. Ботанико-географическое районирование // Растительность европейской части СССР. Л., 1980.
10. Кац Н. Я. Типы болот СССР и Западной Европы и их географическое распространение. М., 1948.

11. Криштофович А. Н. Эволюция растительного покрова в геологическом прошлом и ее основные факторы // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л., 1946. Вып. 2.
12. Мязметс А. Х., Румянцева З. А. Влияние различных факторов на интенсивность антропогенного эвтрофирования озер // Антропогенное воздействие на малые озера. Л., 1980.
13. Перфильев И. А. Флора Северного края // Высшие споровые, голосеменные и однодольные. Архангельск, 1934. Ч. 1.
14. Попов М. Г. Очерк растительности и флоры Карпат // Материалы к познанию фауны и флоры СССР. Нов. сер. Отд. ботан. 1949. № 5 (13).
15. Попов М. Г. Основы флорогенетики. М., 1962.
16. Распопов И. М. Высшая водная растительность оз. Кубенского // Озеро Кубенское. Л., 1977. Ч. 2.
17. Распопов И. М. Высшая водная растительность больших озер Северо-Запада СССР. Л., 1985.
18. Соколова В. Б., Хомутова В. И. Граница валдайского оледенения в центральной части Вологодской области // Краевые образования материковых оледенений. М., 1972.
19. Страздайте Ю. Ю., Стяпанавичене В. В. Хорологические группы видов водной растительности Литовской ССР // Тр. АН ЛитССР. Сер. В, Биол. науки. 1978. Т. 4 (84).
20. Стяпанавичене В. В. Хорологические особенности озер Восточной Литвы по данным исследований за 1975–1977 гг. // Тр. АН ЛитССР. Сер. В, Биол. науки. 1979. Т. 4 (88).
21. Сукачев В. Н. История растительности СССР во время плейстоцена // Растительность СССР. М.; Л., 1938. Т. 1.
22. Тахтаджян А. Л. К вопросу о происхождении умеренной флоры Евразии // Ботан. журн. 1958. № 2.
23. Хомутова В. И. Пыльца и споры в отложениях оз. Кубенского // Озеро Кубенское. Л., 1977. Ч. 2.
24. Цинзерлинг Ю. Д. География растительного покрова северо-запада европейской части СССР. Л., 1934.
25. Шенников А. П. Природные факторы распределения растений в естественном освещении // Журн. общ. биологии. 1942. № 45 (6).
26. Черепанов С. К. Свод дополнений и изменений к „Флоре СССР“. Л., 1973.
27. Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981.
28. (Grant V.) Грант В. Видообразование у растений. М., 1984.
29. Klinge J. Über den Einfluss der mittleren Windrichtung auf das Verwachsen der Gewässer, nebst Betrachtung anderer von der Windrichtung abhängiger Vegetationserscheinungen im Ostbalticum // Engler's Bot. jb. Leipzig. 1890. Bd 14.
30. Meusel H., Jäger E., Weinert E. Vergleichende Chorologie der Zentraleuropäischen Flora // Fischer. Jena, 1965.

ВИДОВОЙ СОСТАВ РАСТИТЕЛЬНОСТИ МЕЛКОВОДИЙ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Флора мелководий Рыбинского водохранилища изучается с первых лет его существования [1, 2, 4, 8]. Однако ряд исследователей показал [1, 3, 10], что сукцессии растительного покрова даже на длительно существующих водохранилищах не прекращаются, а лишь замедляются по мере старения водоемов. Смена растительных сообществ приводит к изменениям и во флоре макрофитов.

Данная работа выполнена в плане многолетних наблюдений за формированием и изменением видового состава растительности мелководий искусственных водоемов. Материал собирали в основном в июле—августе 1984—1988 гг., но для более полного выявления видового состава сборы осуществляли весной и осенью. За этот период были детально обследованы все типы мелководий: верховья заливов по притокам, открытые плёсы, межостровные мелководья, песчаные отмели, обсыхающие участки зоны временного затопления.

Флору мелководий мы берем довольно широко, включая в нее все виды растений, обитающих в водной среде определенный период в сезоне (от 1 до 3 мес.).

В литорали Рыбинского водохранилища зарегистрировано 194 вида растений из 100 родов, 46 семейств (см. таблицу).

Систематический состав изученной флоры представлен следующими группами:

	Число видов	
	экз.	%
<i>Bryophyta</i>	3	1.5
<i>Equisetophyta</i>	3	1.5
<i>Angiospermae</i>	188	97
в том числе <i>Monocotyledonae</i>	82	42.2
<i>Dicotyledonae</i>	106	54.8

Следует отметить сравнительно высокую роль однодольных в исследуемой флоре, что объясняется условиями местообитания.

Ведущие по числу видов 10 семейств объединяют 117 видов (более 60 %): *Cyperaceae* и *Poaceae* насчитывают по 23 вида, *Polygonaceae* — 13; *Potamogetonaceae* и *Ranunculaceae* — по 11, *Asteraceae* — 10, *Salicaceae* — 8, *Scrophulariaceae* — 7, *Juncaceae* — 6, *Brassicaceae* — 5 видов; 23 семейства

Семейство, вид	Встречаемость
Ricciaceae	
<i>Ricciocarpus natans</i> (L.) Corda	+++
<i>Riccia fluitans</i> L.	++
Fontinalaceae	
<i>Fontinalis antipyretica</i> (L.) Hedw.	++
Equisetaceae	
<i>Equisetum arvense</i> L.	+++
<i>E. fluviatile</i> L.	+++++
<i>E. palustre</i> L.	+
Typhaceae	
<i>Typha angustifolia</i> L.	++
<i>T. latifolia</i> L.	++++
Sparganiaceae	
<i>Sparganium emersum</i> Rehm.	++++
<i>S. erectum</i> L.	+++++
Potamogetonaceae	
<i>Potamogeton acutifolius</i> Link.	+
<i>P. berchtoldii</i> Fieb.	++
<i>P. compressus</i> L.	++
<i>P. friesii</i> Rupr.	++
<i>P. gramineus</i> L.	+++++
<i>P. lucens</i> L.	++++
<i>P. natans</i> L.	++
<i>P. obtusifolius</i> Mert et Koch.	+
<i>P. pectinatus</i> L.	+++
<i>P. perfoliatus</i> L.	+++++
<i>P. trichoides</i> Cham et Schlecht.	+
Zannichelliaceae	
<i>Zannichellia palustris</i> L.	+
Juncaginaceae	
<i>Triglochin palustris</i> L.	+++
Alismataceae	
<i>Alisma gramineum</i> Lej.	++++
<i>A. plantago-aquatica</i> L.	++++
<i>Sagittaria sagittifolia</i> L.	+++++
Butomaceae	
<i>Butomus umbellatus</i> L.	+++++
Hydrocharitaceae	
<i>Elodea canadensis</i> Michx.	+++
<i>Hydrocharis morsus-ranae</i> L.	++++
<i>Stratiotes aloides</i> L.	++
Poaceae	
<i>Agrostis stolonifera</i> L.	++++

Семейство, вид	Встречаемость
<i>Agrostis tenuis</i> Sibth.	+
<i>Alopecurus aequalis</i> Sobol.	+++
<i>A. geniculatus</i> L.	+
<i>A. pratensis</i> L.	+
<i>Beckmannia eruciformis</i> (L.) Host	+
<i>Calamagrostis canescens</i> (Web.) Roth.	+++
<i>C. epigeios</i> (L.) Roth.	++
<i>C. neglecta</i> (Ehrh.) Gaertn. Mey. et Scherb.	+++
<i>C. purpurea</i> (Trin.) Trin.	+++
<i>Deschampsia caespitosa</i> (L.) Beauv.	+++
<i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski.	++
<i>Festuca pratensis</i> L.	++
<i>Glyceria fluitans</i> (L.) R. Br.	++++
<i>G. maxima</i> (Hartm.) Holmb.	+++++
<i>Leersia oryzoides</i> (L.) Sw.	+
<i>Phalaroides arundinacea</i> (L.) Rauschert	+++++
<i>Phleum pratense</i> L.	+++
<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin ex Steud.	++++
<i>Poa palustris</i> L.	++++
<i>P. trivialis</i> L.	++
<i>Scolochloa festucea</i> (Willd.) Link.	+
<i>Zizania latifolia</i> (Griseb.) Stapf.	+
Cyperaceae	
<i>Bolboschoenus maritimus</i> (L.) Palla	++
<i>Carex acuta</i> L.	+++++
<i>C. aquatilis</i> Wahlb.	+++++
<i>C. bohémica</i> Schreb.	+
<i>C. caespitosa</i> L.	++
<i>C. cinerea</i> L.	++
<i>C. contigua</i> Hoppe	+
<i>C. elongata</i> L.	++
<i>C. hirta</i> L.	+++
<i>C. leporina</i> L.	+++
<i>C. nigra</i> (L.) Reichard	++++
<i>C. pseudocyperus</i> L.	+
<i>C. rostrata</i> Stokes	+++
<i>C. rhynchophysa</i> C. A. Mey.	+
<i>C. vesicaria</i> L.	+++++
<i>C. vulpina</i> L.	++
<i>Eleocharis acicularis</i> (L.) Roem et Schult.	+++++
<i>E. ovata</i> (Roth) Roem et Schult.	++
<i>E. palustris</i> (L.) Roem et Schult.	++++
<i>Eryophorum polystachion</i> L.	++
<i>Scirpus lacustris</i> L.	+++
<i>S. radicans</i> Schkuhr	+++
<i>S. sylvaticus</i> L.	+++
Araceae	
<i>Acorus calamus</i> L.	+

Т а б л и ц а (продолжение)

Семейство, вид	Встречаемость
Lemnaceae	
<i>Lemna minor</i> L.	++++
<i>L. trisulca</i> L.	+++
<i>Spirodela polyrhiza</i> : (L.) Schleid.	++++
Juncaceae	
<i>Juncus articulatus</i> L.	+++
<i>J. bufonius</i> L.	++++
<i>J. compressus</i> L.	++
<i>J. effusus</i> L.	++
<i>J. filiformis</i> L.	++
<i>J. geniculatus</i> Schrank.	+
Iridaceae	
<i>Iris pseudacorus</i> L.	+++
Orchidaceae	
<i>Dactylorhiza incarnata</i> (L.) Soó	++
Salicaceae	
<i>Salix aurita</i> L.	+++
<i>S. caprea</i> L.	+++
<i>S. cinerea</i> L.	+++
<i>S. myrsinifolia</i> Salisb.	++
<i>S. pentandra</i> L.	++++
<i>S. starkeana</i> Willd.	++
<i>S. triandra</i> L.	++++
<i>S. viminalis</i> L.	+++
Urticaceae	
<i>Urtica dioica</i> L.	++
Polygonaceae	
<i>Polygonum amphibium</i> L.	+++++
<i>P. aviculare</i> L.	+++
<i>P. hydropiper</i> L.	+++
<i>P. lapatifolium</i> L.	+++
<i>P. minus</i> L.	++++
<i>Rumex acetosa</i> L.	++
<i>R. acetosella</i> L.	++
<i>R. aquaticus</i> L.	++++
<i>R. confertus</i> Willd.	++
<i>R. crispus</i> L.	++
<i>R. hydrolapatum</i> Huds.	+++
<i>R. maritimus</i> L.	++++
<i>R. pseudonatronatus</i> Borb. ex Murb.	++
Chenopodiaceae	
<i>Chenopodium glaucum</i> L.	++
<i>Ch. polyspermum</i> L.	+++
<i>Ch. rubrum</i> L.	++

Т а б л и ц а (продолжение)

Семейство, вид	Встречаемость
Caryophyllaceae	
<i>Gypsophila muralis</i> L.	+++
<i>Myosoton aquaticum</i> (L.) Moench.	+
<i>Stellaria crassifolia</i> Ehrh.	+
<i>S. palustris</i> Retz.	++++
Nymphaeaceae	
<i>Nuphar lutea</i> (L.) Smith.	++
<i>Nymphaea candida</i> Presl.	+++
Ceratophyllaceae	
<i>Ceratophyllum demersum</i> L.	+++
Ranunculaceae	
<i>Caltha palustris</i> L.	++++
<i>Barbichium circinatum</i> (Sibth.) Spach	+++
<i>B. trichophyllum</i> (Chaix) Bosch.	+++
<i>Ranunculus flammula</i> L.	++++
<i>R. lingua</i> L.	+++
<i>R. repens</i> L.	++++
<i>R. reptans</i> L.	+++++
<i>R. sceleratus</i> L.	++++
<i>Thalictrum flavum</i> L.	++++
<i>T. lucidum</i> L.	++
Brassicaceae	
<i>Cardamine amara</i> L.	+
<i>C. pratensis</i> L.	++
<i>Rorippa amphibia</i> (L.) Bess.	+++++
<i>R. palustris</i> (L.) Bess.	+++
<i>R. sylvestris</i> (L.) Bess.	+
Rosaceae	
<i>Comarum palustre</i> L.	++++
<i>Filipendula denudata</i> (J. et Presl.) Fritsch.	+++
<i>Potentilla anserina</i> L.	++++
<i>P. erecta</i> (L.) Rauschert.	++
<i>P. norvegica</i> L.	+++
Fabaceae	
<i>Lathyrus paluster</i> L.	+
<i>L. pratense</i> L.	+++
<i>Trifolium repens</i> L.	+++
<i>Vicia cracca</i> L.	+++
<i>V. sepium</i> L.	++
Elatinaceae	
<i>Elatine hydropiper</i> L.	++++
Callitrichaceae	
<i>Callitriche hermaphroditica</i> L.	+++
<i>C. verna</i> L.	++++

Т а б л и ц а (продолжение)

Семейство, вид	Встречаемость
Lythraceae	
<i>Lythrum salicaria</i> L.	++++
<i>Peplis portula</i> L.	+
Onagraceae	
<i>Epilobium adenocaulon</i> Hausskn.	+++
<i>E. hirsutum</i> L.	++
<i>E. palustre</i> L.	+++
Haloragaceae	
<i>Myriophyllum spicatum</i> L.	+++
<i>M. verticillatum</i> L.	++
Hippuridaceae	
<i>Hippuris vulgaris</i> L.	++
Apiaceae	
<i>Angelica sylvestris</i> L.	+
<i>Cicuta virosa</i> L.	+
<i>Oenanthe aquatica</i> (L.) Poir.	+++++
<i>Sium latifolium</i> L.	+++++
Primulaceae	
<i>Lysimachia nummularia</i> L.	++++
<i>L. vulgaris</i> L.	++++
<i>Naumburgia thyrsoflora</i> (L.) Reichenb.	++++
Menyanthaceae	
<i>Menyanthes trifoliata</i> L.	+
Boraginaceae	
<i>Myosotis caespitosa</i> K. F. Schultz.	++++
<i>M. palustris</i> Lam.	++++
Lamiaceae	
<i>Lycopus europaeus</i> L.	+++
<i>Mentha arvensis</i> L.	++++
<i>Scutellaria galericulata</i> L.	+++
<i>Stachys palustris</i> L.	+++++
Solanaceae	
<i>Solanum dulcamara</i> L.	++
Scrophulariaceae	
<i>Limosella aquatica</i> L.	+++
<i>Pedicularis palustris</i> L.	+
<i>Scrophularia nodosa</i> L.	+
<i>Veronica anagallis-aquatica</i> L.	+++
<i>V. beccabunga</i> L.	+
<i>V. longifolia</i> L.	+++
<i>V. scutellata</i> L.	++
Plantaginaceae	
<i>Plantago major</i> L.	+++

Т а б л и ц а (продолжение)

Семейство, вид	Встречаемость
<i>Lentibulariaceae</i>	
<i>Utricularia vulgaris</i> L.	++
<i>Rubiaceae</i>	
<i>Galium palustre</i> L.	++++
<i>G. ruprechtii</i> Pobed.	+
<i>G. uliginosum</i> L.	+
<i>Asteraceae</i>	
<i>Achillea cartilaginea</i> L.	++++
<i>Bidens cernua</i> L.	+++
<i>B. radiata</i> Thuill	++
<i>B. tripartita</i> L.	+++
<i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop.	+++
<i>Gnaphalium uliginosum</i> L.	+++
<i>Inula britannica</i> L.	++++
<i>Leontodon autumnalis</i> L.	++
<i>Matricaria perforata</i> Merat.	+++
<i>Tussilago farfara</i> L.	++

П р и м е ч а н и е. „+” — очень редко, „++” — редко, „+++” — изредка, „++++” — часто, „+++++” — очень часто.

включают от 5 до 2 видов; 13 — по 1 виду. Наличие в числе ведущих семейств *Cyperaceae*, *Potamogetonaceae*, *Ranunculaceae*, *Juncaceae* свидетельствует о гидрофильном характере флоры. Наибольшим видовым богатством отличаются роды *Carex* (15), *Potamogeton* (11), *Rumex* и *Salix* (по 8), *Juncus* и *Ranunculus* (по 6), *Polygonum* (5).

По продолжительности жизни большая часть представителей флоры относится к многолетним поликарпическим растениям (85.6%, или 166 видов), которые занимают господствующее положение в фитоценозах. Одно- и двулетники составляют 14.4% (28 видов). Фитоценотическая роль однолетников невелика. Лишь в маловодные годы они заселяют обсыхающие мелководья и местами образуют смешанные густые заросли, например виды родов *Bidens*, *Rumex*, *Chenopodium*.

По степени приспособления растений к местообитаниям с различной степенью обводненности исследуемую флору, по классификации Г. И. Поплавской [7], можно разделить на 4 экологические группы:

	Число видов	
	экз.	%
Гидатофиты	34	17.5
Гидрофиты	46	23.7
Гигрофиты	101	52.1
Гигромезофиты	13	6.7

Первые 2 группы объединяют собственно водные растения, последние 2 — в основном виды, приспособившиеся к существованию в условиях периодического обводнения.

Настоящие водные растения составляют 41.2% (80 видов). Они играют важную роль в формировании растительного покрова мелководий. Более 50% (101 вид) составляют гигрофиты — растения, приуроченные к переувлажненным местообитаниям. Входящие в них виды по-разному приспособились к условиям колеблющегося уровня. Так, многолетние растения из родов *Lysimachia*, *Galium*, *Potentilla*, *Veronica*, *Cardamine*, *Rorippa* выдерживают продолжительное затопление, начинают вегетацию полностью или частично погруженными в воду, а заканчивают чаще всего на обсохших участках. Однолетники из родов *Rumex*, *Chenopodium*, *Polygonum*, *Bidens*, *Gnaphalium*, *Limosella* и др. неблагоприятные условия переносят в форме семян, трогаются в рост по мере обсыхания мелководий и к осени завершают цикл развития. В фитоценозах играют подчиненную роль.

Гигромезофиты, или растения достаточно увлажненных местообитаний, составляют 6.7% (13 видов). Встречаются они единично в сообществах прибрежно-водных растений, переносят кратковременное затопление. Не все виды исследуемой флоры играют одинаковую роль в сложении растительных сообществ.

В литорали Рыбинского водохранилища доминируют *Equisetum fluviatile*, *Sparganium emersum*, *S. erectum*, *Potamogeton gramineus*, *P. perfoliatus*, *P. lucens*, *Butomus umbellatus*, *Sagittaria sagittifolia*, *Glyceria maxima*, *Phalaroides arundinacea*, *Phragmites australis*, *Carex acuta*, *C. aquatilis*, *C. vesicaria*, *Polygonum amphibium*, *Rorippa amphibia*, а такие виды, как *Eleocharis acicularis*, *Juncus bufonius*, *Polygonum minus*, *P. hydropiper*, *Rumex maritimus*, *Ranunculus reptans*, *Lythrum salicaria*, *Myosotis palustris*, *M. caespitosa*, *Stachys palustris*, *Inula britannica*, получившие широкое распространение в прибрежной зоне водохранилища, выступают обычно или в роли содоминантов, или ингредиентов.

Отмечен ряд видов, новых и редких как для водохранилища, так и для региона, в котором оно расположено.

Acorus calamus L. — аир обыкновенный. Найден: 1 — в Волжском плёсе водохранилища, залив по левому берегу у с. Воскресенского Угличского района, Ярославской обл., 2 — в Волжском плёсе, верховье залива по р. Учма Угличского района Ярославской обл., 3 — в Главном плёсе, верховье залива по р. Юга Рыбинского района Ярославской обл. Для области приводится впервые [6].

Bolboschoenus maritimus (L.) Palla — клубнекамыш морской. Установлено несколько местонахождений этого вида: 1 — Волжский плёс, мелководе в районе пос. Борок, Некоузского района, Ярославской обл., 2 — Волжский плёс, залив по правому берегу водохранилища против д. Яковлевская, Угличского района, Ярославской обл., 3 — Волжский плёс, мелководе по левому берегу водохранилища против пос. Глебово, Рыбинского района, Ярославской обл., 4 — Главный плёс, правый берег р. Пачеболка при впадении ее в р. Ухру Пошехонского района, Ярославской обл. Растение здесь редкое [6].

Zannichellia palustris L. — дзаникеллия болотная. Собрана на мелководе в устье р. Сутки (Волжский плёс), Некоузского района, Ярославской обл. и на мелководе по правому берегу водохранилища



Местонахождения *Alisma gramineum* Lej.

(Волжский плёс) против пос. Мышкино, Мышкинского района, Ярославской обл. Находки дзаникеллии болотной в области немногочисленны [6].

Leersia oryzoides (L.) Sw. — **леерсия рисовидная**. Встречена однажды в заливе по р. Керома (Главный плёс) у д. Колобово Пошехонского района, Ярославской обл. Растение редкое [6].

Carex bohemica Schreb. — **осока богемская**. Найдена на левом берегу залива по р. Керома (Главный плёс) в его устьевой части Пошехонского района, Ярославской обл. Ранее этот вид отмечался в районе пос. Борок, Некоузского района, Ярославской обл. и в Дарвинском заповеднике. Находки осоки богемской в области немногочисленны [6].

Potamogeton trichoides Cham. et Schlecht. — **рдест волосовидный**. Обнаружен в заливе по р. Терёшка выше пристани Первомайской Брейтовского района, Ярославской обл. В „Определителе высших растений Ярославской области” [6] указывается только для Ростовского района.

Potamogeton obtusifolius Mert et Koch. — **рдест туполистный**. Отмечен в заливе по р. Маткома ниже с. Гаютино, Пошехонского района, Ярославской обл. Встречается довольно редко [6].

Potamogeton friesii Rupr. — **рдест Фриса**. Собран в заливе по р. Керома (Главный плёс) у д. Колобово, Пошехонского района, Ярославской обл. Как и предыдущий вид, редок [6].

В литературе неоднократно отмечалось [5, 9], что создание водохранилищ с большой площадью мелководий способствует появлению в их литорали новых и расселению редких для данного региона видов. Подтверждением этому может служить распространение в мелководной зоне Рыбинского водохранилища *Alisma gramineum* Lej. — частухи злаковой. Впервые она была найдена на мелководье в районе пос. Борок, Некоузского района, Ярославской обл. в 1973 г. В настоящее время вид расселился по всему водохранилищу. Обитает на песчаных отмелях и в воде на глубине до 50 см. Образует небольшие чистые заросли или смешанные с ситнягом игольчатым, ситнягом болотным, лютиком стелющимся. Местонахождения частухи злаковой указаны на рисунке (рис. 1). Вместе с тем ряд видов, отмечавшихся в литорали водохранилища предыдущими исследователями, в настоящее время выпал из состава флоры. К ним относятся: *Potamogeton alpinus* Balb., *P. praelongus* Wulf, *Epilobium roseum* Schreb., *Ranunculus gmelinii* DC., *Sparganium angustifolium* Michx., *S. glomeratum* Laest., *S. minimum* Wallr.

Л и т е р а т у р а

1. Богачев В. К. Формирование водной растительности Рыбинского водохранилища // Учен. зап. Ярослав. гос. пед. ин-та. 1952. № 14 (24).
2. Белавская А. П., Кутова Т. Н. Растительность зоны временного затопления Рыбинского водохранилища // Растительность волжских водохранилищ. М.; Л., 1966.
3. Корелякова И. Л. Растительность Кременчугского водохранилища. Киев, 1977.
4. Лисицына Л. И. Формирование и особенности флоры Рыбинского водохранилища // Вторая Всесоюз. конф. по высшим водным и прибрежно-водным растениям: Тез. докл. Борок, 1988.
5. Лисицына Л. И., Экзерцев В. А. Анализ флоры Волгоградского водохранилища // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1989. № 84.
6. Определитель высших растений Ярославской области. Ярославль, 1986.
7. Поплавская Г. И. Экология растений. М., 1948.
8. Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л., 1972.
9. Хмелев К. В., Хлызова Н. Ю. Растительность водоемов бассейна реки Воронеж // Вторая Всесоюз. конф. по высшим водным и прибрежно-водным растениям: Тез. докл. Борок, 1988.
10. Экзерцев В. А., Лисицына Л. И., Довбня И. В. Флористический состав и продукция растительности Угличского водохранилища // Флора, фауна и микроорганизмы Волги. Рыбинск, 1974.

СУКЦЕССИИ ГИДРОФИЛЬНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ
В ЛИТОРАЛИ ИВАНЬКОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Иваньковское водохранилище создано в 1937 г. Это первый искусственный водоем в каскаде волжских водохранилищ. Площадь его 327 км², протяженность — 115 км. На мелководья с глубинами до 2 м, доступных для зарастания, приходится 49 % площади водоема. За время существования водоема собран большой материал о растительном покрове мелководий. Установлено, что наряду с интенсивным зарастанием литорали происходит довольно быстрая смена растительности на ранее занятых участках. Причем сукцессионные процессы протекают на огромных площадях в сравнительно короткие сроки (5–10 лет). Изучены их механизм, направленность и скорость процессов.

Формирование флоры, смены ее состава,
прогноз изменений

Процесс зарастания водохранилища изучали с момента его создания, что дает возможность сравнить флору на разной стадии формирования и использовать эти данные при составлении прогноза ее изменений. Уже первые исследователи отмечали, что все существующие до затопления растения погибают в первый год после наполнения и одновременно начинается процесс формирования новой флоры. Поставщиками диаспор водных растений служат водоемы водосборного бассейна, а также водоемы, залитые при наполнении водохранилища.

По наблюдению А. В. Калининой [4], в начальный период зарастания наибольшего распространения достигают виды, дающие в короткий срок большую продукцию семян, легко разносимых водой и одновременно быстро размножающихся вегетативно. Это *Alisma plantago-aquatica* L., *Oenanthe aquatica* (L.) Poir. и некоторые другие. В постоянно обводненной зоне пионерами зарастания выступают *Myriophyllum spicatum* L., *Elodea canadensis* Michx., *Batrachium circinatum* (Sibth.) Spach, *Potamogeton lucens* L., *P. perfoliatus* L., *P. pectinatus* L. В верхнем поясе зоны временного затопления поселяются растения бывших осоковых, ситняговых и мелкозлаковых лугов. Таким образом, в литорали водохранилища одновременно поселяются растения разных экологических групп.

В первые годы существования искусственных водохранилищ состав флоры во многом зависит от случайного заноса диаспор макрофитов.

В дальнейшем на ее формирование влияют уровенный режим, характер грунтов, ветровое воздействие, а позднее — конкурентные взаимоотношения видов в фитоценозах. Так, *Alisma plantago-aquatica*, *Oenanthe aquatica*, *Butomus umbellatus* L., *Sagittaria sagittifolia* L. — виды конкурентно-нестойкие. Они вытесняются зарослями *Typha latifolia* L., *Glyceria fluitans* (L.) Br., *Alopecurus geniculatus* L., несмотря на то, что тоже образуют ассоциации временного характера. В свою очередь их вытесняют *Glyceria maxima* (Hartm.) Holmb., *Scirpus lacustris* L., *Phragmites australis* (Cav.) Trin et Steud. Примерно через 10 лет появляются нимфейные — *Nymphaea candida* Presl., *Nuphar lutea* (L.) Smith. В целом процесс формирования флоры заканчивается примерно через 15–20 лет. Происходящие в дальнейшем сукцессионные процессы отражаются не столько на видовом составе, сколько на составе доминантов и эдификаторов растительного покрова водоема.

Флористический состав уже сложившейся растительности Иваньковского водохранилища впервые изучен В. А. Экзерцевым [11]. Всего в литорали водоема зарегистрировано более 220 видов растений из 53 семейств. Наибольшим количеством видов представлены семейства *Cyperaceae* (31), *Poaceae* (29), *Ranunculaceae* (14), *Salicaceae* (12), *Polygonaceae* (10), *Potamogetonaceae* (10), *Scrophulariaceae* (8), *Juncaceae* (7), остальные 45 семейств, т. е. 85 %, представлены небольшим числом видов. Типично водные растения (семейства *Ceratophyllaceae*, *Nymphaeaceae*, *Callitrichaceae*, *Alismataceae*, *Hydrocharitaceae*, *Lemnaceae*, *Typhaceae*) играли основную роль в зарастании литорали водохранилища тех лет. Наиболее распространенные виды — *Carex acuta* L., *Equisetum fluviatile* L., *Glyceria maxima*, *Phragmites australis*, *Scirpus lacustris*, *Potamogeton lucens*, *P. perfoliatus*, *Myriophyllum spicatum*, *Sagittaria sagittifolia*, *Sparganium simplex* Huds. Сравнение флоры Иваньковского водохранилища и других искусственных и естественных водоемов показало наибольшее сходство ее с флорой Рыбинского и Учинского водохранилищ (коэффициент общности соответственно 86 и 75 %). Коэффициент сходства с флорой естественных озер невелик (Габозеро — 26 %, косинские озера — 34 %, оз. Селигер — 40 %). Объясняется это бедностью видового состава растительности озер. Совмещение на водохранилище различных экологических условий — рек, озер, пересыхающих водоемов, болот, расширяет состав его флоры, делает доступными для видов разных экологических групп различные участки его мелководий.

По экологическому составу флора Иваньковского водохранилища разделена на 4 группы. Наиболее многочисленна (132 вида, 60 %) группа гигрофитов, но фитоценотическая роль их невелика. Другие 2 группы объединяют настоящие водные растения — гидрофиты и гидатофиты (всего 75 видов, 32 %). В их число входят основные доминанты растительного покрова, играющие ведущую роль в зарастании водоема и продуцирующие основную часть органического вещества, поступающего в водоем с высшей водной растительностью. Небольшое число (19 видов, 8 %) составляют мезофиты — растения, приспособившиеся к условиям избыточного увлажнения. Были найдены виды, ранее не отмечавшиеся в Калининской области: *Potamogeton friesii* Rupr.,

Utricularia neglecta Lam., *Oenothera biennis* L., *Leersia oryzoides* (L.) Sw., *Aristolochia clematitis* L.

Происшедшие за 10 лет изменения в составе флоры водохранилища показала повторная инвентаризация [5]. Зарегистрировано 207 видов высших споровых и цветковых растений (древесная растительность не учитывалась). Сравнивая эти данные с полученными ранее, можно отметить следующее.

1. Количественный состав флоры изменился незначительно (без древесной растительности первоначально составленный список включает 210 таксонов).

2. Заметные изменения произошли в видовом составе флоры и в составе доминирующих видов.

В литорали водоема появились такие растения, как *Potamogeton trichoides* Scham et Schlecht, *Zannichellia palustris* L., *Glyceria plicata* Fries., *Alisma gramineum* Lej., *Blysmus compressus* Panz ex Link., *Juncus tenuis* Willd., *Rumex hydrolapathum* Huds., *Nuphar pumila* (Timm.) DC., *Utricularia minor* L., *Carex riparia* Curt., *C. appropinquata* Schum., *Galium ruprechtii* Pobed., *Lathyrus tuberosus* L., ранее здесь не встречавшиеся. Среди них *Potamogeton trichoides*, *Utricularia minor*, *Zannichellia palustris*, характеризующиеся незначительными размерами, могли остаться незамеченными при первом обследовании. *Rumex hydrolapathum*, *Carex appropinquata*, *C. lasiocarpa* L., *Galium ruprechtii* появились в результате заболачивания мелководий водохранилища. *Alisma gramineum*, отмечавшаяся ранее только на Куйбышевском водохранилище, в последние годы начала интенсивно расселяться по всему каскаду. Появилась она и на верхневолжских водохранилищах — Рыбинском, Угличском, Ивановском. *Juncus tenuis*, заносный американский вид, по литературным данным [10], в настоящее время широко распространяется на территории европейской части СССР. К заносным относится и *Lathyrus tuberosus*, а такие растения, как *Beckmannia eruciformis* (L.) Host., *Cyperus fuscus* L., *Eleocharis ovata* (Roth.) Roem. et Schult., *Carex acutiformis* Ehrh., *Saxifraga hirculus* L., *Epilobium parviflorum* (Schreb.) DC., *Cardamine amara* L., *Trapa natans* L., *Sparganium friesii* Beurl., *Myosotis sparsiflora* L., при самых тщательных поисках обнаружить не удалось. Изменилась ценотическая роль отдельных видов. Так, *Alisma plantago-aquatica*, *Oenanthe aquatica*, *Sparganium simplex*, *Butomus umbellatus*, *Eleocharis palustris* (L.) R. Br., *Batrachium circinatum*, *Rorippa amphibia* (L.) Bess., ранее господствовавшие в фитоценозах, в настоящее время встречаются небольшими пятнами или как сопутствующие виды в ассоциациях *Stratiotes aloides* L., *Typha angustifolia* L., *Acorus calamus* L., *Zizania latifolia* L., *Nymphaea candida*, *Equisetum fluviatile*, *Scolochloa festuacea* (Willd.) Link., *Phragmites australis*.

В связи с интенсивным заболачиванием мелководий водохранилища и сплавинообразованием в дальнейшем будет возрастать роль болотных видов.

Для первых лет существования Иваньковского водохранилища А. В. Калининой [4] выделены 3 этапа в развитии прибрежно-водной и водной растительности.

I этап — в первые 2 года благодаря наличию в водах водохранилища большого количества биогенных элементов и обилию диаспор в защищенных мелководьях в массе развиваются нитчатые водоросли и свободноплавающие погруженные растения *Elodea canadensis* Michx., *Ceratophyllum demersum* L., *Lemna trisulca* L.

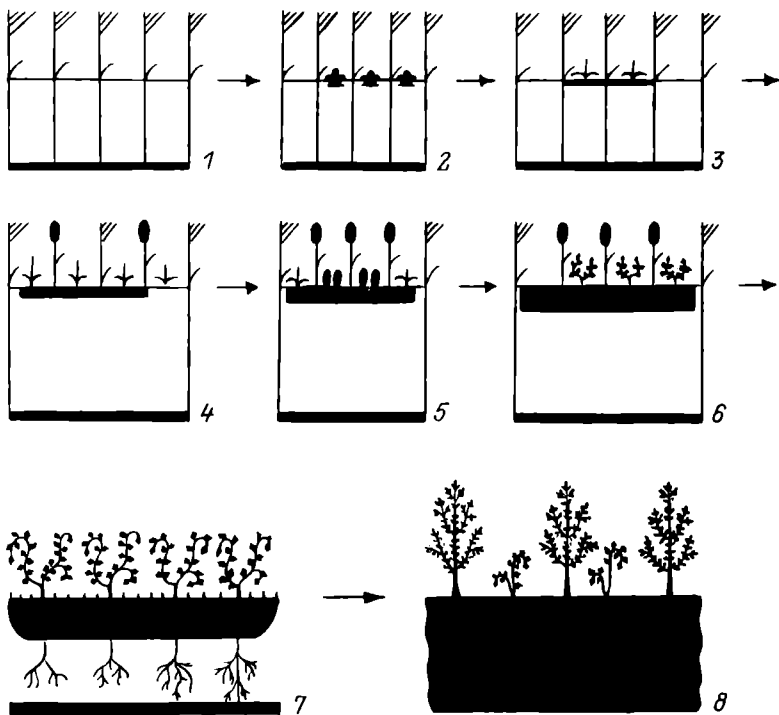
II этап — распространение широколистного воздушно-водного разнотравья — *Alisma plantago-aquatica*, *Sagittaria sagittifolia*, *Oenanthe aquatica*.

III этап — смена широколистного воздушно-водного разнотравья узколистным. Этот период характеризуется началом острых конкурентных взаимоотношений. Предыдущие растительные сообщества сменяются фитоценозами из *Typha latifolia*, *Glyceria maxima*, *Phragmites australis*. Особенно благоприятные условия сложились для распространения *Glyceria maxima*, который начал вытеснять как заросли широколистного разнотравья, так и возникающие сообщества из рогоза широколистного (*Typha latifolia*). На тринадцатом году существования водохранилища на его мелководьях наступает господство зарослей *Glyceria maxima* [9]. В этот период в процессе жизнедеятельности воздушно-водной растительности создается огромная фитомасса, большая часть которой, отмирая, остается в водоеме, что приводит к накоплению в грунтах литорали илов растительного происхождения, особенно в верховьях изолированных заливов и на мелководных заостровных сильно заросших участках. Накопление большого количества органики в грунтах подготавливает среду для эндогенных смен одних сообществ другими, и наступают следующие этапы развития растительного покрова, выделенные В. А. Экзерцевым и другими исследователями [2, 3, 12].

IV этап — смена сообществ манника, тростника и других узколистных воздушно-водных видов сообществами *Equisetum fluviatile* и *Stratiotes aloides*, обуславливающих начало заболачивания мелководных, главным образом изолированных, участков водохранилища.

V этап — продолжение эндогенных процессов заболачивания литоральной зоны, результатом которых явилось сплавинообразование. Этот процесс характерен для растительного покрова Иваньковского водохранилища в настоящее время.

Сплавинная растительность появилась в начале 60-х годов, а особенно интенсивное сплавинообразование наблюдается в последние 10–15 лет. К 1973 г. площади сплавин достигли 17,5 км², или 23% от всех зарослей. Сплавины возникают, как правило, в группировках воздушно-водных растений — наиболее продуктивных гидрофильных растительных сообществах при слабой гидродинамической активности на глубине 60–80 см. В естественных водоемах процесс сплавинообразования происходит, как правило, путем нарастания на свободную водную поверхность водно-болотных растений с участием сфагновых



Сукцессии растительных фитоценозов при сплавинообразовании.

1 – *Glyceria maxima* purum; 2 – *Glyceria maxima*–*Lemna minor* + *Spirodela polyrrhiza* + *Hydrocharis morsus-ranae*; 3 – *Glyceria maxima*–*Spirodela polyrrhiza*–*Bidens tripartita*; 4 – *Glyceria maxima* + *Typha latifolia* + *Cicuta virosa*; 5 – *Typha latifolia* + *Menyanthes trifoliata*; 6 – *Typha latifolia*–*Salix triandra*; 7 – *Salix triandra*–*Calamagrostis canescens* + *Carex rostrata*; 8 – *Betula pendula*+*Salix triandra*.

или гипновых мхов. Впоследствии на месте озера образуется либо сфагновое, либо гипновое болото.

Сплавинные фитоценозы на водохранилищах представляют собой новые, ранее не изученные сообщества, возникшие в процессе эндогенных сукцессий. На продолжительно существующих искусственных водоемах с постоянным летним уровнем фитоценозы из *Glyceria maxima*, *Equisetum fluviatile*, *Phragmites australis* и из других воздушно-водных растений настолько изменяют условия своего биотопа, что уже не могут в нем существовать. В результате на смену типично водной растительности приходит водно-болотная. В общих чертах механизм смен сводится к следующему (см. рисунок). В изолированных участках мелководий среди густых зарослей на поверхности воды накапливается большое количество растительных остатков, вокруг которых в массе развиваются *Lemna minor* L., *Spirodela polyrrhiza* (L.) Schleid., *Hydrocharis morsus-ranae* L. В результате односоставные заросли *Glyceria maxima*, *Equisetum fluviatile* и других видов сменяются ассоциациями этих доминантов с ярко выраженным ярусом плавающих растений.

Образованный сплошной полог из отмерших побегов и плавающих растений резко ухудшает газовый и температурный режимы водной среды, зарослей и грунта, поэтому надводный ярус доминирующих видов изреживается. На скоплениях из растительных остатков появляются семенные всходы *Bidens tripartita* L., *Stachys palustris* L., *Lycopus europaeus* L., *Oenanthe aquatica* (L.) Poir., *Alisma plantago-aquatica* L. Корни всходов переплетаются и уплотняют плавающий зыбкий ковер.

По мере уплотнения и смыкания плавающих островов на их поверхности разрастаются *Cicuta virosa* L., *Menyanthes trifoliata* L., *Typha latifolia*, вытесняя первых поселенцев. Слой воды под сплавиной полностью изолируется от воздушной среды и в нем создаются анаэробные условия. Побегов манника или хвоща, пронизывающие молодую сплавину, образуют в ней массу придаточных корней и теряют связь с непрогретым, лишенным кислорода грунтом. Их корневища, располагаясь в плавающем ковре, еще больше уплотняют его. На месте зарослей погруженных растений возникает новая плавающая ассоциация. Манник или хвощ, укоренившись в сплаvine, продолжают удерживать доминирующее положение наряду с такими вселенцами, как *Typha latifolia* и *Cicuta virosa*. На первых стадиях мощность плавающего слоя достигает 10–15 см, он сильно увлажнен и сплошь покрыт *Lemna minor* и *Spirodela polyrrhiza*, которые великолепно развиваются на влажных полуразложившихся растительных остатках. Сплаvина начинает нарастать не только в толщину, но и вширь, надвигаясь из центра заросли на ее внешние участки. Одновременно продолжают развиваться сукцессии растительного покрова сплавины. Доминирующую роль в нем наряду с *Glyceria maxima*, *Equisetum fluviatile*, *Phragmites australis* играют *Typha latifolia*, *Cicuta virosa*, *Calla palustris* L., *Comarum palustre* L. Верхний слой ковра становится сухим и из состава доминантов выпадают ряски. Эта стадия является расцветом сплавинной растительности. Но и она длится недолго. Когда толщина плавающего слоя достигает 20–30 см, на нем способна укореняться кустарниковая растительность. С поселением древесной растительности сплавинные комплексы постепенно погибают. Кусты ивняка достигают 2–3 м высоты, их корневая система соединяет плавающий ковер с подстилающей породой. В составе травостоя появляются *Calamagrostis canescens* (Web.) Roth., *Comarum palustre*, *Carex rostrata* Stokes. На месте гидрофильной растительности возникает новый тип — древесно-кустарниковая. Весь процесс от появления сплавины до ее смены ивняками происходит за 20–30 лет.

По доминирующему виду в ассоциации выделены 3 наиболее распространенных типа сплаvin: манниковый, хвощовый, тростниковый. Кроме того, встречаются телорезовые, айровые и рогозовые. Рогоз широколистный поселяется в сплавинных комплексах, как правило, на манниковой, хвощовой или тростниковой основе. Изредка появляются сплавины на основе посадок риса дальневосточного (*Zizania latifolia*).

Растительность манниковых сплаvin в период их расцвета представлена следующими ассоциациями: *Glyceria maxima purum*, *G. maxima* + *Spirodela polyrrhiza*, *Glyceria maxima* + *Acorus calamus*,

Glyceria maxima + *Typha latifolia*, *Glyceria maxima* + *Calla palustris* + *Typha latifolia*, *Glyceria maxima* + *Rorippa amphibia* + *Typha latifolia*, *Glyceria maxima* + *Carex vesicaria* + *C. acuta* — *Lemna minor*, хвощовых — *Equisetum fluviatile purum*, *E. fluviatile* — *Lemna minor*, *Equisetum fluviatile* + *Glyceria maxima*, *Equisetum fluviatile* + *Phragmites australis*, *Equisetum fluviatile* + *Typha latifolia*, *Equisetum fluviatile* + *Calla palustris* + *Typha latifolia*, *Equisetum fluviatile* + *Glyceria maxima* + *Typha latifolia*, тростниковых — *Phragmites australis purum*, *P. australis* + *Equisetum fluviatile*, *Phragmites australis* + *Typha latifolia* + *Equisetum fluviatile*, *Phragmites australis* + *Glyceria maxima* + *Typha latifolia*.

Фитоценозы сплавин имеют преимущественно вытянутую форму, расположены полосами, иногда пятнами, величина которых разнообразна. По площади встречаются небольшие (100 м^2), средние ($0.2\text{--}0.4 \text{ км}^2$), а порою огромные массивы ($1\text{--}2 \text{ км}^2$).

Сложение травостоя неравномерное, сомкнуто-групповое. В отличие от прибрежных и водных растительных ценозов сообщества сплавин более пятнисты. Ярусность выражена нечетко.

В ассоциациях сплавинной растительности зарегистрированы 48 высших сосудистых растений из 25 семейств и 1 вид мха.

По отношению к условиям среды флора сплавин может быть представлена следующими эколого-морфологическими группами (3). Группа воздушно-водных растений составляет 40 % всей флоры. Наиболее распространены манник большой, хвощ приречный, тростник обыкновенный, рогоз широколистный, аир обыкновенный.

Группа растений влажных местообитаний и растений, приспособившихся к условиям избыточного увлажнения, представлена несколько большим числом видов — 50 % флоры. Однако, если первая группа играет основную роль в сложении фитоценозов сплавин, так как именно ее представители являются доминантами и эдификаторами, то вторая группа имеет второстепенное значение, встречаясь в фитоценозах чаще всего единичными экземплярами.

Группа погруженных растений, свободноплавающих и с плавающими листьями, в целом характеризуется небольшим видовым разнообразием.

Флористическая насыщенность ассоциаций распространенных типов сплавин невелика: наиболее разнообразен флористический состав манниковых сплавин (41 вид), беднее — хвощовых и тростниковых (соответственно 26 и 22 вида).

Видовой состав вышеуказанных типов сплавин довольно близок, о чем свидетельствует сравнительно высокий коэффициент общности видов (более 40 %).

В манниковых сплавах кроме доминанта высокой степенью постоянства и обилия отличаются рогоз широколистный, ряска (табл. 1). Последняя встречается постоянно, порою сплошь покрывая водные окна и создавая микроценозы в самих сплавах. В хвощовых сплавах высокая степень постоянства у манника большого, также часто присутствует рогоз широколистный, обилие их разнообразно. В тростниковых сплавах господствует тростник, угнетая развитие

Таблица 1

Степень постоянства и обилия основных видов
в фитоценозах сплавины

Вид	Степень постоянства, %	Обилие
Манниковые сплавины		
<i>Glycaria maxima</i>	100	cop ₂ -cop ₃
<i>Cicuta virosa</i>	78	sol-sp
<i>Lemna minor</i>	70	sp-cop ₂
<i>Acorus calamus</i>	65	sol-cop ₂
<i>Typha latifolia</i>	59	cop ₁ -cop ₃
<i>Spirodela polyrrhiza</i>	59	sp-cop ₁
Хвощовые сплавины		
<i>Equisetum fluviatile</i>	100	cop ₁ -cop ₃
<i>Glyceria maxima</i>	80	sol-cop ₁
<i>Cicuta virosa</i>	70	sol-sp
<i>Hydrocharis morsus-ranae</i>	70	sol-sp
<i>Typha latifolia</i>	60	sp-cop ₁
Тростниковые сплавины		
<i>Phragmites australis</i>	100	cop ₂ -cop ₃
<i>Calla palustris</i>	80	sol-sp
<i>Cicuta virosa</i>	70	sol-sp
<i>Stachys palustris</i>	60	sol-sp
<i>Typha latifolia</i>	50	cop ₁ -cop ₂

Примечание. Оценка обилия приведена по шкале Друде.

других видов. Во всех обследованных ассоциациях *Phragmites australis* представлен обильно, остальные виды, кроме рогоза, редко и даже единично. Во всех типах сплавины в небольшом количестве, но почти повсеместно присутствует вех ядовитый, являясь как бы индикатором сплавинообразования.

Для более полного представления о строении плавающей подушки и растительности на ней сделан анализ составных частей типичной манниковой сплавины. Вырезано 5 образцов площадью 40 × 40 см², которые были разделены на 2 фракции: надсплавинную часть, состоящую из стеблей и листьев, аналогичную понятию „надземная масса”, и основу сплавины, куда входят живые корневища, корни, частицы грунта и отмершие растительные остатки. Масса надсплавинной части составляла всего лишь 7 % от монолита, 93 % — основа сплавины. Доля живых и отмерших корней, корневищ и побегов в плавающей подушке приблизительно одинакова.

Годовая продукция растительности и ее динамика

Сукцессионные процессы, происходящие на мелководьях водохранилища, влекут за собой не только изменения растительности, но и изменения продуктивности фитоценозов, слагающих растительный покров.

Т а б л и ц а 2

Биомасса фитоценозов макрофитов (воздушно-сухая масса, г/м²)

Формация	1960 г.	1973 г.	t \bar{x}
	x \pm	x \pm	
<i>Carex acuta</i>	554 \pm 46	672 \pm 47	1.8
<i>Glyceria maxima</i>	627 \pm 23	861 \pm 176	2.3
<i>Equisetum fluviatile</i>	685 \pm 29	1162 \pm 145	5.1*
<i>Phragmites australis</i>	600 \pm 41	1172 \pm 79	6.0*
<i>Typha angustifolia</i>	943 \pm 239	1972 \pm 146	3.6*
<i>Scirpus lacustris</i>	496 \pm 30	393 \pm 12	1.4
<i>Scolochloa festucacea</i>	297 \pm 55	407 \pm 78	1.1
<i>Polygonum amphibium</i>	129 \pm 16	87 \pm 10	1.6
<i>Potamogeton natans</i>	226 \pm 59	147 \pm 21	1.3
<i>P. lucens</i>	247 \pm 49	144 \pm 13	2.4*
<i>P. perfoliatus</i>	175 \pm 44	58 \pm 11	2.9
<i>Stratiotes aloides</i>	665 \pm 30	534 \pm 61	2.0

Сравнение годовой продукции надземной части растительности показывает, что количество органического вещества, создаваемое сообществами макрофитов, закономерно увеличивается.

	1957 г.	1973 г.	1980 г.
Площадь зарослей, км ²	55	79	83
Степень зарастания, %	17	24	28
Органическое вещество, тыс. т.	25	54	68

Прирост годовой продукции наблюдается в результате изменения фитомассы (табл. 2) и замены низкопродуктивных сообществ из *Alisma plantago-aquatica*, *Sagittaria sagittifolia*, *Eleocharis palustris*, *Rorippa amphibia* высокопродуктивными фитоценозами воздушно-водных растений *Equisetum fluviatile*, *Phragmites australis*, *Scirpus lacustris*, а также сплавинными группировками и сообществами из *Stratiotes aloides*. С 1957 по 1973 г. общая годовая продукция выросла на 29 тыс. т в органическом веществе.

Период 1973–1980 гг. характеризуется дальнейшим увеличением площадей воздушно-водной растительности, что привело к увеличению продукции на 14 тыс. т.

Влияние смены растительности на гидрохимический режим мелководий

Водная растительность, один из основных компонентов биоценозов мелководий, играет важную роль в биологическом режиме, биотическом балансе и процессах формирования качества воды. Значение ее разнообразно и неоднозначно. Поглощая минеральные вещества, в том числе

и биогенные элементы, и развиваясь на границе раздела вода—суша, сообщества гидрофильных растений образуют естественный фильтр между водосбором и водоемом. Кроме того, роль растительного покрова как естественного биофильтра определяется способностью осажждать в воде частицы, извлекать из воды и разлагать или усваивать фенолы, нефть, тяжелые металлы, радиоизотопы, пестициды, некоторые экзогенные органические соединения [1, 6—8, 13—15].

Так, для Иваньковского водохранилища количество минеральных веществ и биогенных элементов, накапливаемых ежегодно фитocenозами макрофитов к периоду их максимального развития, составляют следующие величины:

	Минеральные вещества	N	P	K	Na	Ca	Mg
На площадь водоема, т	13500	2500	150	2500	600	1500	600
На 1 км ² мелководий, кг/км ²	8.0	1.5	0.1	1.5	0.5	1.0	0.5

В высокопродуктивных и широко распространенных на водохранилище тростниковых, хвощовых, манниковых и телорезовых зарослях величина (выражена в кг/км²) поглощаемых биогенов значительно выше:

	N	P	K	Na	Ca	Mg
Тростниковые	5.00	0.40	2.00	0.80	1.00	0.40
Хвощовые	4.00	0.60	4.50	1.60	2.50	1.50
Манниковые	4.00	0.50	1.50	0.15	1.50	0.50
Телорезовые	1.32	0.12	1.55	0.10	0.74	0.32

Учитывая это, указанные заросли можно рассматривать как мощные естественные биофильтры, перехватывающие биогенные элементы, токсические вещества, некоторые минеральные и органические соединения с водосборной площади в летнее время — в период наиболее интенсивного стока с сельскохозяйственных угодий.

Влияние растительности на качество воды мелководной зоны не ограничивается только положительными процессами изъятия ряда веществ. При чрезмерном развитии характер преобразований может быть и отрицательным. Так, наблюдаемый в настоящее время на Иваньковском водохранилище процесс заболачивания путем сплавинообразования сопровождается изменением химических показателей. Развитие мощных сплавинных комплексов способствует застою водной массы под сплавидами, который приводит к дефициту растворенного в воде кислорода. При недостатке свободного кислорода в микробиологических процессах используется связанный кислород органических соединений. В результате водный слой под сплавидами обогащается такими восстановленными продуктами, как сероводород и метан.

В течение 2 лет изучали влияние сплавин на водные массы мелководий. Общепринятыми методами определили содержание в воде

Т а б л и ц а 3

Насыщение воды кислородом в сплавинах, %

Станция	Май	Июнь	Август	Сентябрь	Октябрь
Над сплавиной	70	91	22	19	50
Под сплавиной	39	49	11	10	33
Заросли:					
поверхность	96	113	103	68	94
дно	96	73	90	67	88
Открытый участок:					
поверхность	100	11	100	71	92
дно	100	96	97	69	93
Над сплавиной	39	46	13	25	57
Под сплавиной	36	43	9	7	49
Заросли:					
поверхность	83	75	48	58	87
дно	83	61	48	52	87
Открытый участок:					
поверхность	90	77	68	65	87
дно	90	73	66	65	87

Т а б л и ц а 4

Содержание водородных ионов в сплавинах водохранилища

Станция	Май	Июнь	Август	Сентябрь	Октябрь
Над сплавиной	6.8	7.2	6.9	6.8	7.2
Под сплавиной	6.8	7.0	6.9	6.8	6.8
Заросли:					
поверхность	7.2	7.4	7.2	7.0	7.2
дно	7.2	7.4	7.2	7.0	7.2
Открытый участок:					
поверхность	7.0	7.4	7.3	7.0	7.2
дно	7.0	7.4	7.3	7.0	7.2
Над сплавиной	6.8	7.2	7.0	6.8	7.0
Под сплавиной	6.8	7.0	7.0	6.9	7.0
Заросли:					
поверхность	7.2	7.2	7.4	7.0	7.2
дно	7.2	7.2	7.4	7.0	7.2
Открытый участок:					
поверхность	7.2	7.4	7.4	7.0	7.2
дно	7.2	7.4	7.4	7.0	7.2

свободного растворенного кислорода, сероводорода и концентрацию водородных ионов.

Пробы отбирали в 2 заливах: над сплавиной и под сплавиной, в зарослях на расстоянии 1.5 м от сплавины и на открытых участках водоема в фитоценозах манниково-рогозовых сплавин, ассоциации *Typha latifolia* + *Glyceria maxima*. По флористическому составу,

обилию, проективному покрытию, сложению и строению ассоциации сплавин схожи.

Самый высокий процент насыщения воды кислородом отмечен на поверхности сплавин в мае и июне, самый низкий — в августе (табл. 3). Благодаря замедленному водообмену в сплавах скапливается большое количество растительных остатков, на разложение которых расходуется растворенный кислород. По мере удаления от сплавин насыщение воды кислородом улучшается и наибольших величин оно достигает на открытых, свободных от растительности участках. В сплавах при недостатке свободного кислорода микроорганизмы, участвующие в разложении растительных остатков, используют связанный кислород органических соединений. Водная масса обогащается H_2 , CH_4 и H_2S .

Содержание сероводорода (мг/л) в сплавинном комплексе достигает значительных величин, что в целом отрицательно влияет на гидрoхимический режим водоема:

	Июнь	Август	Сентябрь	Октябрь
Под сплавинной	3.4	1.7	2.4	3.4
В сплавине	2.4	0.6	0.5	1.5
В илах	14.3	10.8	49.1	23.4
На открытом участке	0	0	0	0

В сплавинных комплексах по сравнению с открытыми участками концентрация водородных ионов ниже (табл. 4).

Таким образом, впервые в мировой практике выявлены этапы развития водной и прибрежно-водной растительности мелководий равнинного водохранилища лесной зоны и интенсивность процессов заболачивания, приводящих к превращению мелководий в береговую зону. Установлено отрицательное влияние сплавинных группировок на качество воды мелководий водоема.

Л и т е р а т у р а

1. Врочинский К. К. Накопление пестицидов высшими водными растениями // Высшие водные и прибрежно-водные растения. Киев, 1977.
2. Довбня И. В., Экзерцев В. А. Сплавиннообразование на мелководьях Иваньковского водохранилища // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1988. № 77.
3. Иваньковское водохранилище и его жизнь. Л., 1978.
4. Калинина А. В. Первые стадии зарастания мелководий Московского моря // Сов. ботаника. М., 1945. Т. 13.
5. Лисицына Л. И. Флора водоемов Верхнего Поволжья // Флора и растительность водоемов бассейна Верхней Волги. Рыбинск, 1979.
6. Мережко А. И. Роль высших водных растений в самоочищении водоемов // Гидробиол. журн. 1973. Вып. 9, № 4.
7. Мережко А. И. К вопросу о роли высших водных растений в детоксикации вредных веществ в водоеме // Высшие водные и прибрежно-водные растения. Киев, 1977.
8. Мережко А. И., Шокодько Т. И., Смирнова Н. Н. Поглощение тростником обыкновенным ДДТ и ГХЦГ при различных концентрациях // Высшие водные и прибрежно-водные растения. Киев, 1977.

9. Потапов А. А. Распределение водных растений в заливах Иваньковского и Истринского водохранилищ в зависимости от состава воды и характера донных отложений // Строительство водохранилищ и проблема малярии. М., 1954.
10. Флора европейской части СССР. Л., 1976. Т. 2.
11. Экзерцев В. А. Флора Иваньковского водохранилища // Растительность волжских водохранилищ. Л., 1966.
12. Экзерцев В. А., Мишулина Г. С. О заболачивании мелководий Иваньковского водохранилища // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1976. № 32.
13. Seidel K. Zu biologie und Gewässer-Reinigungs vermögen von *Iris pseudacorus* L. // Naturwissenschaften. 1973. Bd 60, N 3.
14. Seidel K., Boden H., Lörinczi E. *Schoenoplectus lacustris* (L.) Palla zur Reinigung von Gichtwässern // Naturwissenschaften. 1974. Bd 61, N 2.
15. Seidel K., Scheffer F., Kickuth R., Schlimme E. Aufnahme und Umwandlung organischer Stoffe durch die Flechtbinse Eliminierung von Indol aus limnischen Biotopen und dessen Umwandlung zu Pflanzeninhalts stoffen durch die Flechtbinse (*Sc. lacustris*) // Gas- und Wasserfach. 1967. Bd 108, N 6.

ПРОДУКЦИЯ ВОДНОЙ И ПРИБРЕЖНО-ВОДНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ОЗЕР КАЛИНИНСКОЙ ОБЛАСТИ

С 1977 по 1979 г. нами обследованы 23 озера бассейна рек Мсты и Волчины. Определены площади зарослей и состав растительного покрова, типы зарастания озер, фитомасса и годовая продукция растительности. Работы проводились по методике, подробно описанной ранее [3].

Озера Калининской области в ботаническом отношении изучены мало. Отдельные сведения о водных растениях содержатся в работах общего характера [2, 6, 9, 11]. Флористический состав исследовался А. П. Белавской [1] и Л. И. Лисицыной [4, 5]. Некоторые вопросы формирования растительности рассматривались Н. Я. Мироновой [7, 8]. Сравнение фотосинтетической производительности погруженных макрофитов и фитопланктона ряда озер проведено Т. Н. Покровской [10].

Калининская область — один из наиболее богатых озерных районов Русской равнины. На ее территории насчитывается более 600 озер, которые распространяются по области довольно неравномерно (см. рисунок).

Обследованный нами район бассейна рек Мсты и Волчины и их притоков характеризуется сочетанием ландшафтов задровых равнин и холмистого рельефа с преобладанием лесных и болотных массивов. Большинство озер, кроме глухих болотных, проточны, связаны с системами вышеуказанных рек, что создает условия благоприятного кислородного режима; реакция воды нейтральная или слабощелочная у поверхности и лишь на глубине она становится слабокислой. Среди донных отложений преобладают озерные илы типа сапропелей.

Обследованные водоемы различны по площади — от 0.04 до 13.7 км². Большинство озер зарастает на 5—13%, но иногда растительность занимает до 94% акватории.

Для растительности озер бассейна р. Мсты и Волчины свойственны простые по ярусному строению и сравнительно бедные по флористическому составу ассоциации. С увеличением трофности водоемов наблюдается усложнение структуры фитоценозов.

Растительный покров представлен 69 ассоциациями 16 формаций. В каждой ассоциации насчитывается в среднем по 10 видов. Структура фитоценозов трехъярусная, реже одно-двухъярусная. Сложение травостоя в монодоминантных сообществах более или менее равномерное,

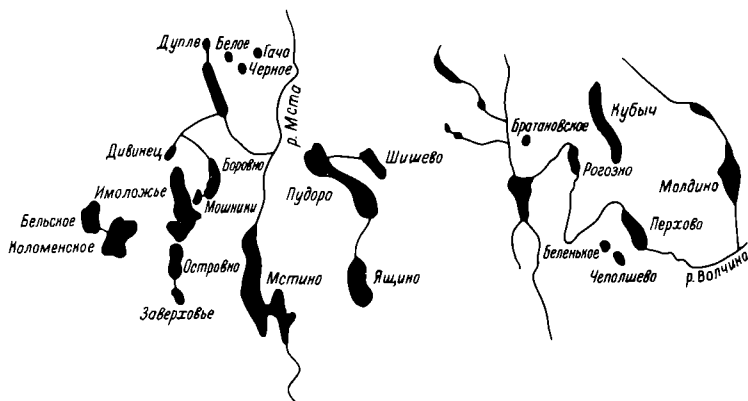


Схема озер водоразделов рек Мсты и Волчины.

в полидоминантных — неравномерное, часто пятнистое. Заросли различны по плотности и проективному покрытию.

Растительный покров естественных водоемов по сравнению с искусственными беднее по видовому разнообразию. Флора озер Калининской области составляет 115 видов, водохранилищ Верхней Волги — Ивановского — 199, Угличского — 167, Горьковского — 221 [12].

Учитывая главенствующее положение того или иного вида — эдификатора в растительном покрове, нами выделены следующие типы зарастания озер: тростниковый, рдестовый, нимфейный и осоково-нимфейный.

Тростниковый тип ярко выражен на озерах Мстино, Перхово, Клубыч, Островно, Имоложье. Заросли тянутся вдоль берегов полосами шириною до 25 м, занимая литоральную зону до глубины 80 см. Фитоценозы с господством *Phragmites australis* составляют от 40 до 80 % общей площади растительности.

Рдестовый тип зарастания представлен на озерах Пудоро, Шихево, Коломенское, на которых ассоциации рдестов (*Potamogeton perfoliatus*, *Potamogeton praelongus* и *Potamogeton lucens*) занимают от 40 до 70 % всех зарослей.

Нимфейный тип зарастания наблюдается на слабопроточных озерах с подтоком болотных вод. К таковым можно отнести оз. Мошники, где обширные пространства (75 % площади растительности) занимают фитоценозы с господством *Nymphaea candida* и *Nuphar lutea*.

Типично дистрофные озера Гача, Черное, Белое зарастают по осоково-нимфейному типу. Торфянистый ил и высокое содержание органических веществ обуславливают развитие пояса осок с болотными растениями, отсутствующего на других озерах. На этих водоемах преобладают фитоценозы с доминированием *Carex rostrata* и *Nuphar lutea*.

Выделение типов зарастания озер по доминирующим фитоценозам является несколько условным. Не все водоемы можно четко отнести к том или иному типу, так как встречаются озера, зарастание которых идет по-разному: для восточных берегов характерно наличие простых

по строению, монодоминантных, сообществ, для западных — усложненных, с 2 и более доминантами. Часто по западным берегам можно наблюдать признаки заболачивания — сплавины. В целом для озер Калининской области справедлив закон Клинге, по которому интенсивному зарастанию подвержены северо-западные части озер в соответствии с господствующими здесь летом ветрами.

Одной из составляющих продукции растительности является фитомасса. Максимальную ее величину создают сообщества: *Phragmites australis*, *Equisetum fluviatile*, *Glyceria maxima* — более 500 г/м² (воздушно-сухая масса) (табл. 1). Небольшими показателями отличаются фитоценозы *Potamogeton natans*, *Potamogeton lucens*, *Potamogeton perfoliatus*, *Ranunculus circinatus* — 55–110 г/м².

На озерах, так же как и на водохранилищах, фитомасса простых по ярусному строению и доминантному составу фитоценозов выше фитомассы усложненных полидоминантных сообществ: так, биомасса ассоциаций *Phragmites australis purum* составляет 519 г/м², *Phragmites australis* + *Equisetum fluviatile* — 226 г/м², *Phragmites australis* + *Scirpus lacustris* — 244 г/м², *Phragmites australis* + *Scolochloa festuacea* — 385 г/м², *Phragmites australis* + *Scirpus lacustris*—*Nuphar lutea* — 350 г/м² (табл. 1). В зарослях с господством *Scirpus lacustris* наблюдается та же тенденция. Наибольшая фитомасса свойственна монодоминантным группировкам камыша озерного, с усложнением структуры и состава сообщества биомасса уменьшается.

Оз. Бельское. Площадь — 2.68 км². Водоем мелководен на 100%. Сообщества высших растений занимают более 30% акватории озера (0.89 км²).

По восточному берегу распространены простые по строению растительные группировки, преимущественно монодоминантные ассоциации *Phragmites australis* и *Scirpus lacustris*, глубже разреженными пятнами развиваются *Nymphaea candida* и *Potamogeton perfoliatus*.

Растительный покров западной и южной частей озера разнообразнее. Он представлен более усложненными фитоценозами с доминированием *Equisetum fluviatile*. Сообщества с господством хвоща в целом по озеру занимают 45% зарослей, а на западном берегу преобладают. Здесь развиваются ассоциации *Equisetum fluviatile purum*, *Equisetum fluviatile* + *Scirpus lacustris*, *Equisetum fluviatile*—*Nymphaea candida*. С нарастанием глубины, так же как и на восточном берегу, встречаются группировки *Nymphaea candida*, *Potamogeton perfoliatus*.

По северному берегу развиваются осочники (*Carex acuta*), камышовые и тростниковые заросли.

Годовая продукция гидрофильной растительности озера составляет 182 т в воздушно-сухой массе, 165 т в абсолютно сухой массе, 147 т в органическом веществе. Более 50% органического вещества продуцируют фитоценозы с доминированием *Equisetum fluviatile*.

Оз. Коломенское. Площадь — 4.91 км², глубины до 2 м составляют 21%. Высшая водная и прибрежно-водная растительность занимает 11% площади водоема (0.62 км²).

Т а б л и ц а 1

Фитомасса высшей растительности озер Калининской области
в 1977–1979 гг. (г/м²)

Ассоциация	Воздушно-сухая масса
<i>Phragmites australis</i>	519
<i>Phragmites australis</i> + <i>Equisetum fluviatile</i>	226
<i>Phragmites australis</i> + <i>Scolochloa festuacea</i>	385
<i>Phragmites australis</i> + <i>Scirpus lacustris</i>	244
<i>Phragmites australis</i> + <i>Scirpus lacustris</i> – <i>Nuphar lutea</i>	350
<i>Equisetum fluviatile</i>	513
<i>Scirpus lacustris</i>	389
<i>Scirpus lacustris</i> – <i>Nymphaea candida</i>	313
<i>Scirpus lacustris</i> – <i>Nuphar lutea</i> – <i>Potamogeton lucens</i>	253
<i>Glyceria maxima</i>	514
<i>Scolochloa festuacea</i>	274
<i>Nymphaea candida</i>	136
<i>Nuphar lutea</i>	172
<i>Potamogeton natans</i>	55
<i>Potamogeton lucens</i>	98
<i>Potamogeton perfoliatus</i>	110
<i>Ranunculus circinatus</i>	64
<i>Ceratophyllum demersum</i>	317
<i>Ceratophyllum demersum</i> – <i>Potamogeton natans</i>	285

Вдоль восточного берега Главного плёса тянется полоса *Phragmites australis*, сменяясь пятнами ассоциаций *Phragmites australis* + *Scirpus lacustris* и *Scirpus lacustris*. Глубже в прибойной зоне распространены фитоценозы рдестов – *Potamogeton lucens*, *P. perfoliatus*, *P. praelongus*.

Зарастание по западному берегу шире, чем по восточному. Узкая полоса *Phragmites australis* граничит с чередующимися ассоциациями *Scirpus lacustris* и *Equisetum fluviatile*, к которым примыкают сообщества с господством нимфейных и рдестов.

Коломенская Лука (южный залив) зарастает почти сплошь. Растительность распределяется четко по поясам, у берегов главенствующее положение занимают тростник и хвощ, к ним широким кольцом примыкают ассоциации нимфейных – *Nymphaea candida*, *N. candida* + *Stratiotes aloides*, *Nymphaea candida*–*Sagittaria sagittifolia*. Центральная часть залива занята сообществами с господством *Stratiotes aloides*.

По северному и северо-западному берегам наблюдается наибольшая пестрота зарослей. Вдоль берега тянутся полосы *Phragmites australis* + *Scirpus lacustris*, часто встречаются пятна *Sagittaria sagittifolia*, *Potamogeton natans*, *P. lucens*, *Elodea canadensis*. Для озера характерно обилие фитоценозов рдестов, которые занимают 43 % площади всех зарослей.

Годовая продукция высшей растительности озера – 82 т в воздушно-сухой массе, 75 т в абсолютно сухой массе, 67 т в органическом веществе. Более 45 % органического вещества создают сообщества с господством тростника и 26 % – фитоценозы рдестов.

Оз. Заверховье. Площадь — 0.89 км². Водоем мелководен на 100%. Фитоценозы макрофитов занимают 70% акватории озера (0.63 км²). Доминант растительного покрова — *Ceratophyllum demersum*. Сообщества его составляют 93% от площади всех зарослей. Группировки роголистника распространены по всему водоему, но наибольшее их скопление наблюдается в центральной части озера. Вдоль берега чередуются сообщества воздушно-водной растительности: *Phragmites australis*, *Scirpus lacustris*, *Equisetum fluviatile*, реже *Carex acuta*. Пояс растений с плавающими листьями представлен фитоценозами *Nuphar lutea* и *Nuphar lutea* + *Nymphaea candida*, пояс погруженных растений — *Elodea canadensis*, *Ceratophyllum demersum*, *Ceratophyllum demersum* + *Potamogeton perfoliatus*, *Chara* sp.

Наибольшая пестрота и обильное зарастание характерны для западного берега, где в отдельных местах можно встретить растительные группировки с признаками заболачивания — *Typha latifolia* + *Cicuta virosa*, *Equisetum fluviatile*—*Stratiotes aloides*.

Годовая продукция растительности составляет 22 т в воздушно-сухой массе, 20 т в абсолютно сухой массе и 18 т в органическом веществе. Основу первичной продукции макрофитов (60%) создают фитоценозы *Ceratophyllum demersum*.

Оз. Островно. Площадь — 3.01 км², глубоководное, мелководно лишь на 12%; 6% (0.18 км²) занято высшей растительностью. Для растительного покрова характерны исключительно простые по строению и сложению фитоценозы, бедные по видовому разнообразию. Доминируют сообщества с господством тростника, занимающие 2/3 от площади зарослей всего водоема. Преобладают ассоциации *Phragmites australis purum*, *Phragmites australis* + *Scirpus lacustris*, изредка встречаются *Phragmites australis* + *Polygonum amphibium*. Из сообществ с господством камыша озерного представлены ассоциации *Scirpus lacustris purum*, *Scirpus lacustris* + *Phragmites australis*, реже — *Scirpus lacustris*—*Polygonum amphibium*, *Scirpus lacustris*—*Nymphaea candida*. Из погруженной растительности развиваются ассоциации *Potamogeton perfoliatus*, *Potamogeton praelongus*.

Годовая продукция гидрофильной растительности озера равна 48 т в воздушно-сухой массе, 44 т в абсолютно сухой и 39 т в органическом веществе. Более половины органического вещества (60%) продуцируют фитоцены с доминированием тростника.

Оз. Имоложье. Площадь — 7.6 км², водоем мелководен на 34%. Гидрофильная растительность занимает 20% акватории водоема (1.58 км²). По восточному берегу распространены ассоциации *Phragmites australis*, *Phragmites australis* + *Scirpus lacustris*, *Phragmites australis*, *Polygonum amphibium*, реже в заливах встречаются группировки *Phragmites australis* + *Equisetum fluviatile*, *Phragmites australis*—*Nymphaea candida* и *Scolochloa festuacea*. Открытая прибойная зона заселена рдестами: *Potamogeton perfoliatus*, *P. praelongus*.

В южной части озера, в плёсе Островки, по всей береговой линии полосой развиваются тростниковые заросли и небольшими пятнами *Glyceria maxima* и *Equisetum fluviatile*. Всю центральную часть плёса

занимают разреженные группировки *Potamogeton praelongus*, изредка встречаются скопления *Ranunculus circinatus*.

По западному берегу, низкому и заболоченному, наблюдается чередование угнетенных разреженных сообществ *Phragmites australis*, *Equisetum fluviatile*, *Phragmites australis* + *Equisetum fluviatile*. С нарастанием глубины появляются группировки *Polygonum amphibium* и *Potamogeton perfoliatus*. По берегам северо-западному и северному, более высокому, доминируют фитоценозы *Phragmites australis* и *Scirpus lacustris*.

Годовая продукция растительности озера равна 339 т в воздушно-сухой массе, 308 т в абсолютно сухой массе и 274 т в органическом веществе. Основной продуцент — доминант растительного покрова, тростник, за счет которого в водоем поступает 89 % всего органического вещества, создаваемого макрофитами.

Оз. Дивинец. Площадь — 0.41 км², водоем мелководен на 20 %. Сообщества высшей растительности занимают 7 % площади водоема (0.03 км²). Для восточного берега характерно наличие лишь одного пояса растительности — воздушно-водной, для западного — двух: воздушно-водной и погруженной. Более 66 % площади зарослей составляют ассоциации *Elodea canadensis*. Элодея пронизывает всю толщу воды. Интенсивное развитие элодеи и фитопланктона обуславливают перенасыщение воды озера кислородом.

Большие площади (33 %) занимают фитоценозы с господством *Glyceria maxima* и *Phragmites australis*, которые, чередуясь, встречаются повсеместно. На юго-западе в эти заросли внедряются пятна *Butomus umbellatus*, *Typha latifolia*, *Equisetum fluviatile*, *Nuphar lutea*.

Годовая продукция фитоценозов макрофитов озера составляет 6 т в воздушно-сухой массе, 5 т в абсолютно сухой массе и 4 т в органическом веществе. Основную часть продукции (67 %) создают манниковые и тростниковые фитоценозы, а наиболее распространенные по площади заросли элодеи — всего лишь 27 %.

Оз. Дупле. Площадь — 0.18 км², водоем мелководен на 100 %. Общая площадь зарослей составляет 94 % — 0.17 км². Преобладают группировки с доминированием *Nymphaea candida*. Наиболее распространены ассоциации *Nymphaea candida* + *Potamogeton natans*, *Nymphaea candida* + *Nuphar lutea*, *Nymphaea candida*—*Elodea canadensis*. Почти по всей середине озера встречаются ассоциации *Potamogeton praelongus*, *Potamogeton perfoliatus*, *Potamogeton lucens*. Вдоль побережья узкой полосой развивается пояс осочников, представленный главным образом ассоциациями *Carex rostrata* + *Typha latifolia*, *Carex rostrata* + *Equisetum fluviatile*. В западной части озера наблюдается сплавинообразование.

Годовая продукция сообществ высших растений озера равна 19 т в воздушно-сухой массе, 17 т в абсолютно сухой массе и 15 т в органическом веществе. Более половины органического вещества (59 %) продуцируют фитоценозы с господством кубышки и 34 % — фитоценозы рдестов.

Оз. Гача. Площадь — 0.03 км², глубины до 2 м составляют 15 %. Сообщества макрофитов занимают 5 % акватории водоема (0.001 км²). Типично дистрофное озеро. Для растительного покрова характерно

наличие пояса осок с болотными растениями. Он представлен ассоциациями *Carex rostrata*, *Carex rostrata* + *Calla palustris*, *Carex rostrata* + *Phragmites australis*. Пояс растений с плавающими листьями представлен разреженными сообществами *Nuphar lutea* + *Nymphaea candida*, *Nuphar lutea*, *Potamogeton natans*. Погруженная растительность отсутствует. По западному и юго-западному берегам встречаются осоковые и сфагновые сплавины.

Годовая продукция растительности озера составляет всего лишь 0.15 т в воздушно-сухой массе, 0.13 т в абсолютно сухой массе и 0.11 т в органическом веществе. Роль макрофитов в создании первичной продукции в водоеме ничтожна.

Оз. Черное. Площадь — 0.4 км², водоем мелководен на 25 %. Фитоценозы гидрофильных растений занимают 10 % (0.004 км²). В сложении растительности принимают участие те же самые ассоциации, что и на оз. Гача. По всему периметру водоема распространен пояс осок и болотных растений, но наблюдается сплавинообразование. Пояс растений с плавающими листьями представлен более широкими полосами и крупными пятнами.

Годовая продукция растительности оз. Черного, так же как и оз. Гача, низка и составляет 0.43 т в воздушно-сухой массе, 0.36 т в абсолютно сухой массе и 0.32 т в органическом веществе.

Оз. Белое. Площадь — 0.07 км². Водоем мелководен на 24 %. Фитоценозы гидрофильных растений занимают 9 % (0.06 км²). По гидрохимическим и гидрологическим показателям это озеро сходно с озерами Гача и Черное, по строению растительности — несколько сложнее последних. Основу также составляют осочники и группа растений с плавающими листьями, однако встречаются и сложные группировки с погруженной растительностью. По берегам почти всего озера распространены ассоциации *Carex rostrata*, *Carex rostrata* + *Phragmites australis*, *Carex rostrata* + *Calla palustris*. За поясом осочников чередуются сообщества *Potamogeton natans* + *Nymphaea candida*—*Elodea canadensis*, *Potamogeton natans*—*Elodea canadensis*, *Nymphaea candida* + *Nuphar lutea*—*Elodea canadensis*. Встречаются пятна *Equisetum fluviatile* + *Phragmites australis*, *Equisetum fluviatile*—*Potamogeton natans*—*Elodea canadensis*, *Potamogeton natans*—*Elodea canadensis*.

Годовая продукция фитоценозов макрофитов озера равна 0.8 т в воздушно-сухой массе, 0.7 т в абсолютно сухой массе и 0.6 т в органическом веществе. Роль прибрежно-водной и водной растительности в круговороте веществ в водоеме незначительна.

Оз. Мошники. Площадь — 1.8 км², водоем мелководен на 43 %. Сообщества прибрежно-водных и водных растений занимают 13 % (0.24 км²). В сложении растительного покрова доминирующая роль принадлежит ассоциациям *Nymphaea candida purum* и сообществам с участием *Phragmites australis*. Тростниковые группировки представлены главным образом ассоциациями *Phragmites australis purum*, которые опоясывают более или менее широкой полосой все озеро и остров северо-западной части. Глубже развиваются ассоциации *Phragmites australis* + *Scirpus lacustris*, *Phragmites australis* + *Equisetum fluviatile*, *Phragmites*

australis + *Scirpus lacustris*—*Nymphaea candida*, *Phragmites australis*—*Nuphar lutea*, *Phragmites australis*—*Nymphaea candida*—*Potamogeton perfoliatus*. За поясом воздушно-водных растений, а именно тростниковыми зарослями, обильно развиваются сообщества нимфейных — ассоциации *Nymphaea candida* и *Nuphar lutea*, особенно плотно и обширно сосредоточенные в юго-западном заливе. По всему периметру озера пятнами встречаются разреженные группировки из *Potamogeton perfoliatus*.

Годовая продукция растительности озера равна 36 т в воздушно-сухой массе, 33 т в абсолютно сухой массе и 29 т в органическом веществе. Более половины фитопродукции (53%) создают заросли кувшинки, 36% — фитоценозы с господством тростника.

Оз. Боровно. Площадь — 1.35 км², водоем мелководен на 22%. Гидрофильная растительность занимает 11% акватории водоема — (0.15 км²). По всему побережью хорошо развиты тростниковые заросли. Преобладают ассоциации *Phragmites australis purum*, широко распространены *Phragmites australis* + *Scirpus lacustris*, *Phragmites australis*—*Nymphaea candida*. В целом сообщества с участием тростника занимают более 80% всей площади растительности. Кроме того, пятнами встречаются группировки *Glyceria maxima*, *Equisetum fluviatile*, *Scirpus lacustris* + *Equisetum fluviatile*. Неширокой прерывистой полосой почти по всему периметру озера развиваются рдесты — *Potamogeton perfoliatus*, *P. lucens*.

Годовая продукция растительности озера составляет 48 т в воздушно-сухой массе, 44 т в абсолютно сухой массе, 39 т в органическом веществе; 95% продуцируют фитоценозы с участием *Phragmites australis*.

Оз. Мстино. Площадь — 13.7 км². Водоем мелководен на 23%. Зарослями занято 11% акватории — 1.5 км². Растительность представлена преимущественно воздушно-водными группировками и в небольшом количестве — сообществами погруженных растений и с плавающими листьями.

Доминирующая ассоциация на водоеме — *Phragmites australis purum*. Сообщества тростника обыкновенного тянутся на несколько сот метров вдоль восточного и северо-западного берегов полосами шириной от 2 до 25 м, а в заливах и более. Высота тростниковых зарослей — 1.8—2.2 м, на некоторых участках — до 3 м. Большие площади заняты фитоценозами *Equisetum fluviatile* и *Phragmites australis* + *Equisetum fluviatile*. В прибойной зоне представлены ассоциации рдестов: *Potamogeton perfoliatus*, *Potamogeton lucens*, *Potamogeton compressus*. Берега заливов обрамлены группировками *Equisetum fluviatile*—*Nymphaea candida*, *Equisetum fluviatile*—*Nuphar lutea*, *Scirpus lacustris*—*Nymphaea candida* и *Nymphaea candida*.

Годовая продукция растительности озера равна 600 т в воздушно-сухой массе, 546 т в абсолютно сухой массе, 485 т в органическом веществе. Наиболее продуктивны в водоеме тростниковые заросли, которые создают 58% органического вещества.

Оз. Пудоро. Площадь — 7.81 км². Водоем мелководен на 60%. Заросли составляют 40% акватории (3.1 км²). В растительном покрове преобладают фитоценозы рдестов — *Potamogeton praelongus*, *Potamogeton*

lucens, *Potamogeton perfoliatus*, которые занимают более 70 % всех зарослей. Ассоциации рдестов, как правило, монодоминантны, одноярусны, с небольшим видовым разнообразием. Пятна рдестов встречаются по всей акватории северо-западной и западной частей озера. Из других растительных группировок распространены ассоциации *Glyceria maxima* и *Scolochloa festucacea*.

Годовая продукция растительности озера составляет 425 т в воздушно-сухой массе, 387 т в абсолютно сухой массе, 344 т в органическом веществе; 22 % органического вещества продуцируют рдестовые, 24 % — тростниковые и 28 % — манниковые фитоценозы.

Оз. Ящино. Площадь — 6.77 км². Водоем мелководен на 78 %. Заросли высших растений занимают 17 % акватории (1.14 км²). Растительный покров представлен разреженными ассоциациями *Phragmites australis*, *Phragmites australis* + *Scolochloa festucacea*, *Scolochloa festucacea*, *Scolochloa festucacea* + *Typha angustifolia*, которые, окаймляя берега озера, чередуются попеременно. К поясу воздушно-водных растений кое-где примыкают фитоценозы *Nuphar lutea* + *Nymphaea candida* и *Nuphar lutea* + *Nuphar pumila* + *Nymphaea candida*. Но больше всего группировок с доминированием нимфейных встречается в центре озера, где они окружают пятна камыша озерного.

Годовая продукция макрофитов озера составляет 475 т в воздушно-сухой массе, 432 т в абсолютно сухой массе и 385 т в органическом веществе. Наибольшее количество органического вещества (77 %) продуцируют сообщества с участием *Phragmites australis* и *Scolochloa festucacea*.

Оз. Шишево. Площадь — 2.97 км². Водоем мелководен на 31 %. Гидрофильная растительность занимает 23 % акватории озера (0.68 км²). Растительность представлена преимущественно фитоценозами рдестов: *Potamogeton perfoliatus*, *Potamogeton lucens*, *Potamogeton natans*; их площади составляют 35 % всех зарослей. Группировки рдестов распространены вдоль всего восточного побережья и частично западного, а также в южном и северном заливах, примыкая к поясу воздушно-водных растений и с плавающими листьями. Кроме того, на этом водоеме часто встречаются сообщества с участием нимфейных: *Phragmites australis*—*Nuphar lutea*—*Potamogeton lucens*, *Scolochloa festucacea*—*Nuphar lutea*, *Scirpus lacustris*—*Nymphaea candida*, а в северной части озера — необычайно густые заросли *Nymphaea candida*. Широко распространены в озере ассоциации *Phragmites australis* и *Phragmites australis* + *Scolochloa festucacea*, которые занимают четвертую часть всех зарослей.

Годовая продукция растительности озера составляет 116 т в воздушно-сухой массе, 105 т в абсолютно сухой массе, 94 т в органическом веществе. Несмотря на то что самые обширные площади занимают рдесты, главенствующая роль в продуцировании органического вещества принадлежит сообществам с доминированием тростника и тростянки.

Оз. Молдино. Площадь — 9.0 км². Водоем мелководен на 27 %. Общая площадь зарослей составляет 6 % акватории озера (0.51 км²). Наибольшее сосредоточение зарослей наблюдается в северной части

озера и в юго-западном заливе, где ясно выражены пояса растительности. Вдоль берега чередуются моnodоминантные ассоциации *Phragmites australis*, *Scirpus lacustris*, *Equisetum fluviatile*, реже *Typha angustifolia*. Глубже развиваются группировки *Nymphaea candida* + *Nuphar lutea* и *Nymphaea candida*, широко распространенные на этом водоеме (57% от всех зарослей), далее — рдесты: в северной части — *Potamogeton lucens*, в юго-западном заливе — *Potamogeton perfoliatus*. Восточный берег почти лишен растительности, западный — окаймлен узкой прерывающейся полосой *Scolochloa festucae*, кое-где небольшими пятнами встречаются *Nymphaea candida* и *Ranunculus circinatus*.

Годовая продукция фитоценозов макрофитов озера равна 136 т в воздушно-сухой массе, 123 т в абсолютно сухой массе, 110 т в органическом веществе. Основная роль в продукционных процессах принадлежит тростниковым зарослям, которые создают 37% органического вещества, и зарослям нимфейных — 32%.

Оз. Кубыч. Площадь озера — 9.09 км², водоем мелководен на 24%. Гидрофильная растительность занимает 7% акватории (0.66 км²). Растительный покров слагают преимущественно ассоциации *Phragmites australis*, *Phragmites australis* + *Scirpus lacustris*, *Phragmites australis* + *Equisetum fluviatile*. Эти сообщества занимают около 70% всех зарослей. Менее распространены фитоценозы воздушно-водных в сочетании с группой растений с плавающими листьями *Equisetum fluviatile*—*Nuphar lutea*, *Equisetum fluviatile*—*Nymphaea candida*—*Potamogeton perfoliatus*, *Phragmites australis*—*Nuphar lutea*. Еще реже, лишь в застойных малопроточных участках развиваются группировки из *Stratiotes aloides* и *Potamogeton perfoliatus*.

Продукция высшей растительности озера составляет 210 т в воздушно-сухой массе, 191 т в абсолютно сухой массе, 170 т в органическом веществе. Ведущую роль (72%) в создании органического вещества играют сообщества с доминированием *Phragmites australis*.

Оз. Перхово. Площадь — около 6.18 км². Водоем мелководен на 30%. Зарастанию гидрофильной растительностью подвержены 9% акватории озера (0.58 км²). Наибольшее распространение имеют тростниковые фитоценозы *Phragmites australis purum*, *Phragmites australis* + *Equisetum fluviatile*, *Phragmites australis* + *Scirpus lacustris*, которые занимают более 50% всех площадей зарослей. Растительность сосредоточена главным образом в северо-западной части озера, где при впадении р. Волчины развиваются огромные массивы тростника. С нарастанием глубины по направлению к открытой части озера проявляются сообщества *Nuphar lutea*, *Nuphar lutea*+*Potamogeton natans*, *Potamogeton perfoliatus*—*Nuphar lutea*, *Potamogeton perfoliatus*, *Potamogeton lucens*.

По восточному берегу растительности почти нет (кроме заливов), по южному и западному берегам наблюдается чередование узких полос тростника и камыша.

Годовая продукция растительности озера равна 187 т в воздушно-сухой массе, 168 т в абсолютно сухой массе, 155 т в органическом веществе. Почти 60% создают сообщества с господством *Phragmites australis* и 25% — *Scirpus lacustris*.

Оз. Rogozno. Площадь — 2.98 км². Водоем мелководен на 41%. Общая площадь зарослей — 26% (0.78 км²). Широкая полоса растительности опоясывает весь водоем, массивы зарослей сосредоточены в заливах северо-западной и южной частей озера. В сложении растительного покрова принимают участие преимущественно фитоценозы, сложные по ярусному строению и видовому составу. Широко распространены на озере ассоциации *Scirpus lacustris* + *Phragmites australis*—*Nymphaea candida*, *Scirpus lacustris* + *Equisetum fluviatile*, *Scirpus lacustris*—*Nymphaea candida*, *Scirpus lacustris*—*Nymphaea candida* + *Nuphar lutea*, *Scirpus lacustris*—*Potamogeton lucens*. Сообщества с доминированием камыша занимают 30% зарослей.

Сообщества с господством тростника обыкновенного представлены ассоциациями *Phragmites australis* + *Scirpus lacustris*, *Phragmites australis* + *Scirpus lacustris*—*Nuphar lutea*, *Phragmites australis* + *Scolochloa festuacea*, *Phragmites australis* + *Scirpus lacustris*—*Nymphaea candida*—*Potamogeton lucens*, *Phragmites australis*—*Nymphaea candida*, *Phragmites australis* + *Equisetum fluviatile*—*Nymphaea candida*.

Особенно большое распространение на озере имеют рдестовые заросли, которые занимают около 40% всего растительного покрова. Это преимущественно монодоминантные ассоциации *Potamogeton lucens*, *Potamogeton perfoliatus*, *Potamogeton praelongus*, *Potamogeton natans*. Довольно много в заливах южной части озера группировок нимфейных: *Nuphar lutea*, *Nymphaea candida*, *N. candida* + *Potamogeton natans*—*P. lucens*, *Nymphaea candida* + *Potamogeton natans*—*Ceratophyllum demersum*, *Nuphar lutea*—*Scirpus lacustris*, *Nuphar lutea*—*Scolochloa festuacea*.

Годовая продукция высшей растительности озера составляет 226 т в воздушно-сухой массе, 205 т в абсолютно сухой массе, 183 т в органическом веществе. Наибольший вклад в создание первичной продукции вносят фитоценозы с доминированием *Scirpus lacustris* (47%) и рдестов (23%).

Оз. Чеполшево. Площадь — 1.02 км², водоем мелководен на 25%. Площадь растительности составляет 8% акватории озера (0.08 км²). Наибольшее зарастание свойственно западному побережью. По берегу узкой полосой чередуются ассоциации *Phragmites australis*, *Glyceria maxima*, *Equisetum fluviatile*, *Scirpus lacustris*. С увеличением глубины развиваются фитоценозы *Scirpus lacustris*—*Nymphaea candida*, составляющие 45% всех зарослей, *Scirpus lacustris* + *Equisetum fluviatile*—*Nymphaea candida*, *Phragmites australis*—*Nymphaea candida*, *Scirpus lacustris*—*Nymphaea candida*, *Potamogeton perfoliatus*—*Nymphaea candida*—*Potamogeton lucens*, *Elodea canadensis*, *Chara* sp. Восточный берег зарастает неширокой полосой, преобладают те же ассоциации, что и на западном. При впадении ручьев и канав наблюдается пятнистость.

Годовая продукция растительности озера равна 20 т в воздушно-сухой массе, 18 т в абсолютно сухой массе и 16 т в органическом веществе. Наибольшей продуктивностью отличаются сообщества *Scirpus lacustris*—*Nymphaea candida*, которые создают 55% органического вещества.

Оз. Бельенькое. Площадь — 0.4 км². Водоем мелководен на 25%. Общая площадь гидрофильной растительности 8% (0.03 км²). Все

Т а б л и ц а 2

Продукция высшей растительности озер Калининской области,
1977–1979 гг.

Озеро	Органическое вещество			
	на 1 м ² площади озера, г	на 1 м ² площади зарослей, л	на 1 м ² площади мелководий, г	на 1 л объема озера, мг
Бельское	55	166	166	57
Коломенское	14	127	63	4
Заверховье	19	28	28	18
Островно	13	219	105	16
Имоложье	36	173	106	10
Дивинец	11	149	55	3
Дупле	84	90	90	51
Гача	4	80	27	1
Черное	7	65	27	2
Белое	8	89	35	2
Мошники	16	120	38	6
Боровно	29	250	192	6
Мстино	35	317	152	7
Пудоро	44	110	73	26
Яшино	57	334	73	37
Шишево	31	138	101	13
Молдино	12	215	46	3
Кубыч	19	257	80	6
Перхово	25	266	84	6
Рогозно	61	238	149	29
Чеполшево	16	193	80	2
Беленькое	17	213	74	3
Братановское	32	254	92	11

озеро узкой полосой шириной 1–2 м окружают фитоценозы с участием осок: это ассоциации *Carex acuta*, *Carex rostrata*, *Carex acuta* + *Equisetum fluviatile*, *Carex acuta* + *Phragmites australis*–*Nymphaea alba*. Глубже также по всему периметру озера, и особенно в его западной части, широко распространены ассоциации *Scirpus lacustris* + *Phragmites australis* и занимающие 45 % зарослей группировки *Scirpus lacustris* + *Phragmites australis*–*Nymphaea alba*. В придонном поясе развиваются харовые водоросли (*Chara* sp.).

Годовая продукция фитоценозов высших растений равна 9 т в воздушно-сухой массе, 8 т в абсолютно сухой массе и 7 т в органическом веществе. Более 68 % продукции создают сообщества *Scirpus lacustris* + *Phragmites australis*.

Оз. Братановское. Площадь – 0,26 км². Водоем мелководен на 56 %. Заросли занимают 15 % акватории водоема (0,03 км²). На восточном берегу преобладают ассоциации *Phragmites australis*, на западном – *Phragmites australis* + *Equisetum fluviatile*, на северо-западном – *Phragmites australis* + *Equisetum fluviatile*–*Nuphar lutea*. Южный берег зарастает слабо.

Т а б л и ц а 3
Продукция высшей растительности озер и водохранилищ
Верхней Волги

	Органическое вещество, г/м ²		
	водоема	мелководий	зарослей
Озера Калининской области	4–84	28–192	28–334
Водохранилища:			
Иваньковское	165	347	708
Угличское	27	75	546
Горьковское	6	27	450
Костромское расширение Горьковского водохранилища	24	—	541

Т а б л и ц а 4
Продукция растительности озер
различного типа зарастания

Тип зарастания	Органическое вещество, г/м ²	
	зарослей	мелководий
Тростниковый	173–317	84–152
Рдестовый	110–138	63–101
Нимфейный	120	38
Осоково-нимфейный	65–89	27–35

В целом на водоеме преобладают однодоминантные заросли *Phragmites australis* — 42% всего растительного покрова.

Годовая продукция фитоценозов гидрофильных растений составляет 10 т в воздушно-сухой массе, 9 т в абсолютно сухой массе и 8 т в органическом веществе. Более 50% фитопродукции создают сообщества *Phragmites australis*, 15% — *Phragmites australis* + *Equisetum fluviatile*.

Годовая продукция растительности обследованных озер составляет от 4 до 84 г органического вещества на 1 м² площади акватории (табл. 2).

Наиболее продуктивны мелководные озера Дупле, Рогозно, Яшино, Бельское (55–84 г/м²). Большая часть остальных озер по уровню продуцируемого органического вещества на 1 м² площади водоема близка или несколько превышает тот же показатель для Угличского водохранилища и Костромского расширения Горьковского водохранилища, водоемов мезотрофного типа и значительно ниже для более эвтрофированного Иваньковского водохранилища (табл. 3).

Различные по типу зарастания озера отличаются по продуктивности литоральной зоны, а именно: прибрежная зона озер тростникового типа (Островно, Имоложье, Мстино, Кубыч, Перхово) продуктивнее озер рдестового (Коломенское, Пудоро, Шишево) и осоково-нимфейного (Гача, Черное, Белое) (табл. 4).

Таким образом, в мелководных интенсивно зарастающих озерах Дупле, Рогозно, Яшино, Бельское макрофиты играют весомую роль в продуцировании органического вещества водоемов.

В глубоководных озерах с меньшим процентом зарастания (Мстино, Кубыч, Перхово, Имоложье, Островно, Боровно, Братановское) роль высшей растительности в целом снижается и возрастает лишь в мелководной зоне и особенно в зоне зарослей (см. табл. 2).

В водоемах со слаборазвитой прибрежной и водной растительностью, таких как оз. Гача, Черное, Белое, макрофиты представляют незначительный источник органического вещества для всей акватории и объема озера.

Л и т е р а т у р а

1. Белавская А. П. Высшая водная растительность верхневолжских озер // Микрофлора, фитопланктон и высшая растительность внутренних водоемов, Л., 1967.
2. Богословский А. С. Материалы к изучению бежецких водоемов // Зап. Болошевской биол. станции МГУ. М., 1935. Вып. 7—8.
3. Довбня И. В. Продукция высшей растительности волжских водохранилищ // Пресноводные гидробионты и их биология. Л., 1983.
4. Лисицына Л. И. Флора водоемов Верхнего Поволжья // Флора и растительность водоемов бассейна Верхней Волги. Рыбинск, 1979.
5. Лисицына Л. И. О флоре озер Калининской области // Первая Всесоюз. конф. по высшим водным и прибрежно-водным растениям: Тез. докл. Борок, 1977.
6. Материалы по озерам верховьев и водоразделов рек Мсты, Волчины и Тверцы // Тр. лимнол. станции в Косине. М., 1938. Доп. вып. 1.
7. Миронова Н. Я. Условия формирования прибрежной водной растительности в некоторых озерах Калининской области // Типология озерного накопления органического вещества. М., 1976.
8. Миронова Н. Я. Условия зарастания некоторых озер Калининской области // Гидробиол. журн. 1972. Т. 8, № 5.
9. Петровы В. и В. Распределение растительности на Коломенском озере // Изв. сапропелевого комитета. Л., 1926. Вып. 3.
10. Покровская Т. Н. О фотосинтезе макрофитов в озерах // Типология озерного накопления органического вещества. М., 1976.
11. Успенский Е. Е. Распределение водных растений в озере Селигер // Тр. пресновод. биол. станции С.-Петербургского о-ва естествоиспытателей. СПб., 1912. Т. 3.
12. Экзерцев В. А., Лисицына Л. И., Довбня И. В. Флористический состав и продукция водной растительности Угличского водохранилища // Флора, фауна и микроорганизмы Волги. Рыбинск, 1974.

ВЫДЕЛЕНИЕ АМИНОКИСЛОТ МАКРОФИТАМИ

Потребность в органическом веществе для своего роста растение реализует через фотосинтез и потребление готовых органических веществ, если таковые имеются. Одновременно с процессом синтеза и поглощения необходимых веществ растения, в том числе и макрофиты, выделяют весьма значительную их часть в окружающую среду. Установлено, что источники и биохимическое происхождение растворенного органического вещества (РОВ) в экосистемах в большей степени фотосинтетические [12]. Скорость секреции РОВ погруженными и поверхностно плавающими растениями в среднем составляет 1–10 % от фотосинтетически фиксированного углерода.

Химический состав внешних метаболитов водных растений почти не изучен. По литературным данным [3, 10], основную часть выделяемого органического вещества составляют низкомолекулярные соединения, из них 70 % азотсодержащие.

Цель настоящей работы — определение количества свободных аминокислот, выделяемого в среду макрофитами при различных условиях культивирования.

Растения роголистника и элодеи отбирали в прудах Ярославской области, где ценозы погруженных макрофитов в основном составляли эти 2 вида. Одним из свойств этих растений является иногда отсутствие корневой системы. При этом каждый не слишком мелкий побег может образовать новое растение [1, 8].

Собранные растения тщательно рассортировывали, промывали в большом количестве воды. Все опытные веточки роголистника и элодеи имели верхушечные почки и были покрыты листьями примерно с одинаковой плотностью. Затем растения помещали в стеклянные стаканы с жидкой минеральной средой ($1/10$ Кнопа или $1/20$ Пирсона-Зейдель). Однородность материала позволяла определять сухую массу как при высушивании образцов, так и при пересчете сухой массы 1 листца на их количество в опытной партии растений. Опыты проводили при круглосуточном освещении лампами ЛБЦ-40 (освещенность 1200 лк) и температуре 25 °С. Органические вещества, выделяемые этими растениями, полностью поступали в минеральную среду.

Количественный и качественный составы выделенных аминокислот определяли методом бумажной хроматографии, который позволяет

обнаружить аминокислоты при наличии их в пробе до 10 мкг. Использовали 2 системы растворителей: I — пиридин — ацетон — пропанол — аммиак — трилон Б (60:10:18:9:3), II — бутанол — уксусная кислота — вода (4:1:1).

Первая система растворителя дает возможность отделить фракцию аминокислот от групп других соединений; вторая — позволяет определить качественный состав фракции аминокислот и количество каждой из них в отдельности [4, 9].

Для определения выделенных аминокислот отбирали 20 мл культуральной минеральной среды, в которой находились растения. Затем пробу выпаривали при температуре 70–80 °С, высушенный остаток растворяли в 0.3 мл дистиллированной воды и 0.1 мл этого раствора наносили на хроматограмму, которую помещали в хроматографическую камеру с растворителем I. Разгонку повторяли дважды (по 6 ч). После повторной разгонки по смеси свидетелей находили положение пятна аминокислот. В качестве проявителя использовали раствор нингидрина. Аминокислоты элюировали в течение 1 ч 70°- и 30°-ным этиловым спиртом, а затем дистиллированной водой. Элюат выпаривали при 70 °С, высушенный осадок растворяли в 0.3 мл дистиллированной воды и на хроматограмму наносили по 0.1 мл. Высушенную хроматограмму помещали в камеру с растворителем II. Хроматографирование проводили дважды по 6 ч.

Количество аминокислот рассчитывали на 1 г сухого вещества опытных растений, а также на 1 г прироста сухого вещества.

Отсутствие аминокислот в среде сразу же после помещения в нее растений свидетельствует о том, что определяемые аминокислоты не являются смывом с площади поранения. Прирост рассчитывали как разницу исходного и конечного количества сухого вещества опытных образцов и в процентах к исходному. Плотность посадки растений исчисляли количеством 1 мг сухого вещества растений в 1 л опытной среды.

Единое местообитание элодеи и роголистника при наличии у них общих черт биологии указывает на неконкурентность их отношений, которую можно рассматривать как со стороны физиологических потребностей этих растений к условиям внешней среды, так и со стороны взаимовлияния через выделяемые вещества. Опыты показали, что качественный состав аминокислот, выделенных опытными растениями, одинаков.

Аминокислота	Элодея	Роголистник
Валин	+	+
Аланин	+	+
Пролин	Следы	Следы
Гистидин	+	+
Глютамин	+	+
Цистеин	+	+

Содержание отдельных аминокислот изменялось в течение опыта (длительность 7 сут). Концентрация аланина и валина в первые 3 сут несколько увеличивалось; цистеина, гистидина и глутаминовой кислоты — уменьшалось; пролин обнаруживался постоянно в виде „следов”.

Накопление выделенных растениями аминокислот в среде происходит неравномерно: более всего их выделяется в первые сутки опыта, во вторые и третьи сутки — увеличивается незначительно, а затем наблюдается некоторое уменьшение.

Время опыта, сут	Содержание аминокислот, мг/г сухого вещества
1-е	7.03 ± 0.2
2-е	7.99 ± 0.5
3-и	10.93 ± 0.1
4-е	9.12 ± 0.6
7-е	9.01 ± 0.1

Длительные опыты показали, что, несмотря на некоторые колебания содержания аминокислот в среде, они медленно, но накапливаются. Уменьшение выделения аминокислот в процессе опыта может быть связано с действием статации на растения [6].

Присутствие в среде аминокислот, выделенных растениями, предполагает возможность их использования другими организмами, и прежде всего эпифитной микрофлорой. Показано [7], что растения служат лишь физической опорой для различных микроорганизмов, а потребление ими выделенных органических веществ очень незначительно. Поэтому в данной работе деятельность микрофлоры не учитывалась. Выделенные элодеи и роголистником аминокислоты поступают в среду и несколько изменяют ее состав и возможности роста. Ветцель [10–12] показал, что наличие в среде органического вещества способствует усвоению минеральных элементов и увеличению скорости роста растений. Многие органические вещества, в том числе и аминокислоты, относятся к группе комплексобразователей и этим самым улучшают усвоение минеральных элементов [5].

Кинетика экскреции органических веществ растениями варьирует в зависимости от факторов окружающей среды [13]. В естественных условиях одним из таких факторов является плотность зарослей. Для выявления влияния этого фактора на выделение свободных аминокислот были проведены опыты с роголистником и элодеей, которые показали (табл. 1), что количество аминокислот, накопленное в течение 7 сут, зависит от плотности опытных культур, и зависимость не носит прямо пропорционального характера. Это свидетельствует о том, что выделение аминокислот контролируется внутренними обменными механизмами. Оказалось, что скорость роста опытных растений роголистника выше, чем элодеи, а содержание аминокислот, накопленное в культуральных средах роголистника, ниже. Это можно объяснить 2 путями: первый — наибольшая скорость роста ведет к более полному

Т а б л и ц а 1

Выделение аминокислот роголистником и элодеей
при разной плотности посадки

Растение	Исходная плотность, мг/л	Прирост, %	Содержание аминокислот, мг/г	
			сухого вещества	прироста сухого вещества
Роголистник	486 ± 1.3	18.9	7.23 ± 0.4	38.30 ± 0.5
	561 ± 1.1	23.9	8.91 ± 0.4	45.87 ± 0.7
	857 ± 1.4	27.5	3.82 ± 0.1	17.89 ± 0.3
Элодея	691 ± 1.2	16.7	10.09 ± 0.2	70.43 ± 0.4
	798 ± 0.5	11.7	9.57 ± 0.1	92.22 ± 0.3

использованию синтезированных соединений; второй — вторичное использование выделенных аминокислот для удовлетворения потребностей роста.

Обязательное условие биосинтеза — поступление исходных продуктов извне. Для растений необходимы не только свет и CO_2 , но и элементы минерального питания, которые оказывают большое влияние как на синтез органического вещества, так и на его выделение. В опытах использовали среды Кнопа ($1/10$ от полной) и Пирсона-Зейделя ($1/20$ от полной). Эти среды близки по составу, а основное различие их состоит в содержании ионов Ca^{2+} . В среде $1/20$ Пирсона-Зейделя содержание Ca^{2+} было почти в 4 раза выше, чем в среде $1/10$ Кнопа. Влиянию Ca^{2+} были более подвержены растения элодеи, количество выделенных аминокислот на среде Кнопа равнялось 1.45 мг/г, а на среде Пирсона-Зейделя — 5.30 мг/г. Выделение аминокислот роголистником на тех же средах составило соответственно 3.82 мг/г и 3.49 мг/г, т. е. почти не изменилось. Разница в реакции на одно и то же воздействие, вероятно, связано с различиями в обмене веществ этих видов растений. Можно предположить, что уменьшение содержания ионов Ca^{2+} в среде ($1/10$ Кнопа) способствовало более активному оттоку ассимилятов и меньшему выделению их в среду.

Наличие в среде аминокислот увеличивает количество общего и белкового азота, белковый обмен в присутствии аминокислот идет с преобладанием синтетических процессов [2]. Выделенные макрофитами аминокислоты не только отражают процесс роста, но и способствуют белковому синтезу и росту в целом.

Скорость роста растений как в водоеме, так и лабораторных условиях меняется в течение вегетационного периода. Поскольку была обнаружена связь между ростом растений и выделением ими аминокислот, то было проведено сравнение содержания в разные месяцы вегетационного периода. Оказалось (табл. 2), что количество выделяемых аминокислот зависит от скорости роста и носит обратно пропорциональный характер в течение всего вегетационного периода. Исходя из этого, можно предположить, что выделение органических

Т а б л и ц а 2

Внутрисезонная изменчивость выделения аминокислот
погруженными растениями

Растение	Месяц	Прирост растений в сутки, %	Содержание аминокислот, мг/(г · сут)
Элодея	Июль	1.66	5.06 ± 0.4
	Август	2.66	2.84 ± 0.2
Роголистник	Апрель	1.10	3.82 ± 0.2
	Июнь	3.91	1.08 ± 0.1
	Август	1.90	1.50 ± 0.1

веществ, в том числе и аминокислот, является фактором, уравнивающим скорости синтеза аминокислот и использования их растениями в процессе роста.

Наличие связи между ростом растений и выделением органических веществ, в том числе и аминокислот, свидетельствует о физиологическом характере экскреции, подтверждаемым различным количеством выделяемых аминокислот в зависимости от внешних условий.

Определение количеств отдельных фракций внешних метаболитов и динамика их изменений позволяют дополнить сведения по продуктивности водной растительности, а также их роли в водоеме.

Таким образом, количество выделенных аминокислот зависит от видовых особенностей растений, а также от влияния внешних факторов: плотности посадки, состава среды, сезона года. Выделение аминокислот и рост растений находятся в обратно пропорциональной зависимости.

Л и т е р а т у р а

1. Доброхотова К. В., Ролдугин И. И., Доброхотова О. В. Роголистник // Водные растения. Алма-Ата, 1982.
2. Смирнова Н. Н. Влияние экзогенных аминокислот на физиолого-биохимические процессы у некоторых высших водных растений: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1978.
3. Хайлов К. М. Элементы экологического метаболизма в прибрежной зоне моря: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1969.
4. Школьник Р. Я., Доман Н. Г., Костылев В. Н. Хроматографическое разделение продуктов метаболизма на фракции // Биохимия. 1961. Т. 26, вып. 4.
5. Albert A. Quantitative studies of the avidity of naturally occurring substance for trace metals. I Amino acids having only two ionising groups // Biochem. J. 1950. Vol. 47, N 4.
6. Arnold A. Der Verlauf der Assimilation von Elodea canadensis unter Konstanten Aussenbedingungen // Planta. 1931. Vol. 13.
7. Carignan R., Kalff J. Phosphorus release by submerged macrophytes. Significance to epiphyton and phytoplankton // Limnol., Oceanogr. 1982. Vol. 27, N 3.
8. Mühlterg H. Das groß Buch der Wasserpflanzen G. D.R. Leipzig, 1980.

9. (Prochažka Z., Šebešta K., Tomašek V.) Прохазка З., Шебеста К., Томашек В. Бумажная хроматография // Лабораторное руководство по хроматографическим и смежным методам. М., 1982. Т. 1.
10. Wetzel R. G. Excretion of dissolved organic compounds by aquatic macrophytes // BioScience. 1966. Vol. 19, N 6.
11. Wetzel R. G. Dissolved Organic Compounds and their utilization in two marl lake // Hydrol. közlöny. 1967. Vol. 47, N 7.
12. Wetzel R. G. The role of carbon in hard-water marl lakes // Nutrients and Eutrophication special symposia. 1972. Vol. 1.
13. Wetzel R. G., Rich P. H., Miller M. C., Allen H. L. Metabolism of dissolved and particular detrital carbon in temperate hard-water lake // Proceeding of the SBP-UNESCO symposium of Detritus and its role in aquatic ecosystems. Pallanza, 1972.

ОПТИМАЛЬНЫЕ УСЛОВИЯ КУЛЬТИВИРОВАНИЯ
РЯСКИ МАЛОЙ (*LEMNA MINOR* L.)

Возможность культивирования рясковых в закрытых помещениях давно привлекла к себе внимание исследователей. Это позволило изучить влияние отдельных факторов на рост этих растений [7, 8, 11]. Нами проведена работа по определению оптимальных условий культивирования ряски малой (*Lemna minor* L.) в лабораторных условиях.

Использованные культуры ряски малой выделены из природных водоемов волжского бассейна. Отбирали растения, состоящие из 2 листочков. Оптимальный уровень того или иного фактора оценивали по приросту числа листочков на одном растении или в их совокупности и по изменению сухой массы опытных штаммов рясковых. Культуральную среду автоклавировали при 1.5 атм в течение 20 мин.

Биогены определяли по общепринятым методикам [1]. В качестве источника света использовали лампы ЛБЦ-40.

Состав среды — важный фактор успешного культивирования. Рясковые чаще выращивались на средах, рекомендованных для водных культур высших наземных растений. В частности, рекомендовались среды Гельригеля, Кнопа, Баславской [2, 4]. В наших опытах с ряской малой (табл. 1) на перечисленных средах часто развивались синезеленые водоросли. Значительно лучший рост наблюдали на среде Пирсона-Зейделя, рекомендованной Чопеком [9] для выращивания рясковых. Ее состав: KNO_3 — 0.4 г/л, KH_2PO_4 — 0.2 г/л, $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ — 0.3 г/л, $\text{CaCl}_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$ — 0.6 г/л, $\text{MnCl}_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$ — 0.3 г/л, H_3BO_3 — 0.5 мг/л, цитрат железа — 5 мг/л.

Определение биогенов в водоемах, где растет ряска, показало, что уровень их невысок (NO_3^- — 0.02–0.1 мг/л, NH_4^+ — 0.42–12.4 мг/л, NO_2^- — 0.0072–0.62 мг/л, P_2O_5 — 0.15–0.16 мг/л), а урожайность в отдельных водоемах составляла 0.5 кг/м² зеленой массы. В связи с этим определяли поглощение из среды биогенных элементов ряской малой и влияние концентрации солей на ее рост. Для опытов использовали среду полного состава и разведенную $\frac{1}{2}$, $\frac{1}{4}$ и $\frac{1}{8}$ от полной, а также водопроводную воду. Наилучший рост ряски наблюдали на среде $\frac{1}{2}$ и $\frac{1}{4}$ от полной (табл. 2), при этом соли азота и фосфора из культуральных сред ряской полностью не извлекались (табл. 3). Для получения оптимального прироста этой культуры высокая концентрация солей не обязательна.

На рост рясковых влияет не только уровень минерального питания, но и pH среды. Одни авторы [11, 13] считают, что росту ряски

Т а б л и ц а 1

Рост ряски малой на различных средах, количество листецов

Среда	Исходный засев	Сутки			
		1-е	3-и	5-е	7-е
Кнопка	90	132 ± 0.71	180 ± 0.84	256 ± 1.23	508 ± 3.04
Гельригеля	90	125 ± 0.73	177 ± 1.01	250 ± 1.11	440 ± 2.78
Пирсона-Зейделя	90	157 ± 0.78	248 ± 1.07	326 ± 2.07	598 ± 3.13

Т а б л и ц а 2

Рост ряски малой (листецы) на средах разной степени разбавленности

Среда		Сутки				
		1-е	3-и	4-е	5-е	9-е
Вода водопроводная	60	108 ± 0.73	114 ± 0.64	145 ± 0.85	157 ± 0.74	
$\frac{1}{8}$	60	117 ± 0.65	158 ± 0.61	241 ± 1.02	449 ± 1.04	
$\frac{1}{4}$	60	117 ± 0.71	163 ± 1.13	245 ± 1.43	488 ± 1.75	
$\frac{1}{2}$	60	121 ± 0.83	161 ± 1.21	280 ± 1.53	534 ± 3.43	
1.0	60	118 ± 0.67	180 ± 0.99	274 ± 1.14	522 ± 3.44	

Т а б л и ц а 3

Содержание солей азота и фосфора (мг/л) в средах различной разбавленности при культивировании ряски малой

Среда	Сутки				
	1-е	2-е	3-и	5-е	9-е
А з о т					
Вода водопроводная	0.2	0.1	0.05	0	0
$\frac{1}{8}$	6.55 ± 0.07	—	4.60 ± 0.04	1.30 ± 0.02	0
$\frac{1}{4}$	9.50 ± 0.30	—	9.00 ± 0.31	5.00 ± 0.25	0.10 ± 0.01
$\frac{1}{2}$	23.80 ± 0.67	—	21.80 ± 0.74	17.50 ± 0.82	5.90 ± 0.04
1.0	54.00 ± 0.71	—	40.70 ± 0.63	40.00 ± 0.69	34.00 ± 0.41
Ф о с ф о р					
Вода водопроводная	0.033	0.040	0.015	0	0.002
$\frac{1}{8}$	1.28 ± 0.03	—	1.55 ± 0.07	0.57 ± 0.02	0.22 ± 0.01
$\frac{1}{4}$	2.25 ± 0.04	—	2.70 ± 0.03	1.30 ± 0.05	0.51 ± 0.02
$\frac{1}{2}$	5.00 ± 0.06	—	5.60 ± 0.04	2.65 ± 0.02	1.12 ± 0.02
1.0	11.00 ± 0.81	—	11.80 ± 0.28	5.50 ± 0.17	6.00 ± 0.15

Т а б л и ц а 4

Рост ряски малой при различном освещении

Освещенность, тыс. лк	Исходный засев ряски	Прирост ряски за 14 сут
	мг сухого вещества	
6.5	7.3 ± 0.03	45.52 ± 0.13
6.7	7.4 ± 0.02	49.46 ± 0.13
7.3	7.2 ± 0.04	60.48 ± 0.11
8.5	7.4 ± 0.03	59.58 ± 0.07
9.3	7.4 ± 0.04	48.43 ± 0.06
9.4	7.2 ± 0.03	47.33 ± 0.09
9.7	7.3 ± 0.05	41.06 ± 0.06
9.8	7.4 ± 0.03	37.12 ± 0.06

Т а б л и ц а 5

Рост ряски малой при различной направленности светового потока

Направление светового потока	Засев, количество листочков		Масса сухого вещества, мг	
	исходный	конечный	исходная	конечная
Сверху	40	377 ± 2.3	4.1 ± 0.01	37.7 ± 0.03
Снизу	40	174 ± 1.4	4.1 ± 0.01	19.4 ± 0.02
Со всех сторон	40	281 ± 1.7	4.1 ± 0.01	32.4 ± 0.04

благоприятствует нейтральная или слабощелочная реакция среды, другие [2, 5] утверждают, что она лучше развивается на среде с рН 4.5–5.2. По нашим наблюдениям, в естественных водоемах ряска лучше всего растет при рН 6.9–7.2. Однако культивирование в лабораторных условиях при этих уровнях рН приводит к развитию синезеленых водорослей. Предварительная обработка листочков 70°-ным этиловым спиртом в течение 2–3 с с последующей промывкой стерильной водой и культивирование при рН 6.3–6.6 предупреждают развитие синезеленых водорослей, предпочитающих нейтральную или слабощелочную среду. Для получения аксеничных лабораторных культур разработана специальная методика [10], которая основана на обработке растений спиртом и сулемой с последующей промывкой водой. Однако после этого у растений изменяется форма листочков и снижается скорость их вегетативного размножения. Вероятно, при совместном развитии ряски и микроорганизмы обеспечивают друг другу наиболее благоприятные условия. Нарушение традиционных связей замедляет рост растений. Возможно также, что скорость роста снижается вследствие непосредственного влияния сулемы и этилового спирта на меристематические клетки точки роста этих растений.

Не менее важный фактор культивирования — свет. Рост различных растений зависит как от величины освещенности, так и от длительности

Т а б л и ц а 6
Зависимость роста ряски малой от температуры
(длительность опыта 12 сут)

Температура, °С	Количество листцов	
	исходное	конечное
18	40	323 ± 2.1
21	40	367 ± 2.7
24	40	480 ± 4.3
26	40	548 ± 3.7
28	40	494 ± 3.8

Т а б л и ц а 7
Прирост различных штаммов ряски малой

№ штамма	Место сбора	Исходный засев, мг	Прирост за 14 сут, мг	Скорость роста	
				абсолютная	удельная
4	Ярославская обл.	3.1 ± 0.17	24.6 ± 0.04	1.757	0.156
6	То же	3.9 ± 0.14	29.4 ± 0.03	1.538	0.154
12	„ „	3.1 ± 0.19	24.1 ± 0.03	1.721	0.155
20	„ „	4.5 ± 0.18	29.0 ± 0.05	2.071	0.143
26	Татарская АССР	3.6 ± 0.18	22.3 ± 0.03	1.592	0.141
28	То же	3.9 ± 0.11	23.4 ± 0.04	1.671	0.139
24	Куйбышевская обл.	3.1 ± 0.29	20.1 ± 0.04	1.435	0.144
18	Саратовская обл.	2.9 ± 0.22	12.8 ± 0.03	0.914	0.121
14	Волгоградская обл.	3.7 ± 0.21	19.2 ± 0.03	1.371	0.130
17	То же	3.8 ± 0.23	15.6 ± 0.03	1.114	0.116

светового периода. Ранее для ряски малой Эшби [6] было установлено, что при постоянном освещении рост значительно выше, чем при более коротком световом периоде. Результаты наших опытов подтвердили эту зависимость. Проверка различных уровней освещенности при культивировании ряски малой, собранной в волжском бассейне, показала, что для ее роста оптимальна освещенность 7—8 тыс. лк (табл. 4).

У более крупных по сравнению с рясковыми растений фотосинтезирующие части находятся под разными углами к источнику света. Рясковые в этом отношении представляют собой уникальный объект, так как их листцы все расположены под одним углом, который определяется положением источника света. Следует также указать, что у рясковых почти все хлорофиллоносные клетки расположены в листце и лишь незначительное количество в корешке. В естественных условиях освещается только листец. Чтобы учесть хлорофиллоносные клетки в корешке, было проведено определение роста ряски малой в течение 15 сут при различных условиях освещения (табл. 5). Опыты показали,

Т а б л и ц а 8

Влияние плотности засева на прирост ряски

Исходный засев, количество растений	Количество молодых растений	
	через 8 сут	через 18 сут
150	70 ± 0.62	610 ± 3.30
200	84 ± 0.74	785 ± 5.20
300	60 ± 0.51	1035 ± 7.10
500	225 ± 1.01	1245 ± 6.90

Т а б л и ц а 9

Прирост ряски (число листочков) на среде с фенолом при освещенности 2.5 тыс. лк и температуре 18 °С

Концентрация фенола, мг/л	Исходный засев	Сутки				Константа роста
		2-е	7-е	9-е	14-е	
0	30	59 ± 0.98	75 ± 1.04	93 ± 1.30	129 ± 1.31	0.104
5	30	58 ± 1.01	82 ± 1.22	99 ± 1.33	151 ± 1.47	0.115
10	30	55 ± 1.03	78 ± 1.02	95 ± 1.11	149 ± 1.43	0.114
20	30	58 ± 0.73	84 ± 1.11	104 ± 1.24	165 ± 1.24	0.122
40	30	58 ± 0.93	85 ± 1.05	98 ± 1.17	156 ± 1.42	0.118
80	30	59 ± 1.02	65 ± 1.01	72 ± 1.25	117 ± 1.15	0.091

что ряска малая лучше всего растет при освещении сверху, т. е. при направлении светового потока, близкого к естественному.

Уровень оптимальной освещенности определяется физиологическими свойствами растений, проявление которых в значительной степени зависит от температурного фактора. Установлено, что оптимальная температура при освещенности 7 тыс. лк составляет 25–26 °С (табл. 6).

Опыт лабораторного культивирования рясковых, собранных в различных районах Поволжья, показывает, что наибольшей урожайностью (при одинаковых условиях культивирования) характеризуются местные штаммы ряски, собранные в Ярославской области (табл. 7).

На скорость роста и развития ряски значительное влияние также оказывает плотность исходного засева: наибольший прирост наблюдался при исходном засеве 6600 листочков/м², или 150 растений по 2 листочка на площадь опытного сосуда, при длительности опыта 18 сут (табл. 8). Плотность исходного засева влияет не только на образование молодых растений, но и на число листочков и их размеров. При более плотном засеве уменьшается как число листочков на одно растение, так и их размер.

В связи с тем что рясковые лучше развиваются в водоемах, где содержание органического вещества повышено [3], определяли отношение ряски малой к таким органическим веществам, как этиловый спирт, фенол, ацетат натрия. Влияние на нее этих веществ многообразно, поскольку это источник питательных веществ, стимулятор

ростовых процессов при наличии необходимого уровня минеральных веществ, индуктор цветения [3, 6, 12]. Определение действия их на ростовые процессы при наличии оптимального уровня минеральных питательных веществ показало (табл. 9), что скорость роста увеличивается лишь при введении фенола, и то в том случае, если освещенность ниже насыщающей фотосинтез.

Таким образом, оптимальными условиями лабораторного культивирования ряски малой являются среда Пирсона—Зейделя ($1/2-1/4$ от полной), pH 6.3—6.6, освещенность сверху 7—8 тыс. лк, температура 25—26 °C, плотность засева 6600 листочков/м². Большую скорость роста при оптимальных условиях имеют местные штаммы: скорость удвоения числа листочков составляет 2—3 сут, сухого вещества — 5—6 сут. Введение в культуральную среду органического вещества может стимулировать рост ряски лишь при определенных условиях. Аксеничные культуры изменяют динамику роста и морфологию.

Л и т е р а т у р а

1. Драчев С. М., Разумов А. С., Скопинцев Б. А., Кабаков Н. Н. Приемы санитарного изучения водоемов. М., 1969.
2. Музафаров А. М., Таубаев Т. Т., Абдиев М. Ряска малая (*Lemna minor* L.) — ценный витаминный корм для домашней птицы // Узбек. биол. журн. 1968. № 3.
3. Музафаров А. М., Таубаев Т. Т., Абдиев М. Ряска малая (*Lemna minor* L.) как кормовое растение и методы ее массового культивирования в бассейнах под открытым небом // Культивирование водорослей и высших водных растений в Узбекистане. Ташкент, 1971.
4. Подыня Л. Подбор питательных растворов для выращивания водных растений в нестерильных условиях // Тр. Латвийской сельскохозяйственной академии. 1970. Т. 24.
5. Ashby E. The interaction of factors in the growth of *Lemna minor* // Ann. Bot. 1929. Vol. 43, N 170.
6. Ashby E. The interaction of factors in the growth of *Lemna minor* // Ann. Bot. 1929. Vol. 43, N 172.
7. Bottomly W. B. Some effects of organic growth promoting substance (auximones) on the growth of *Lemna minor* in mineral solutions // Proc. Roy. Soc. London. B. 1917. Vol. 89.
8. Clark N. A., Roller E. M. The stimulation of *Lemna minor* by organic matter under sterile and non-sterile conditions // Soil Sci. 1931. Vol. 31, N 6.
9. Czopec M. Cultivation of Polish Lemnaceae species in laboratory conditions // Acta biol. crac. Ser. bot. 1959. Vol. 11, N 1.
10. Czopec M. Metody hodowli Lemnaceae // Wiad. bot. 1963. Vol. 7, N 2.
11. Hick L. E. Ranges of pH tolerance to the Lemnaceae // Ohio J. Sci. 1932. Vol. 32, N 1.
12. Hillman W. S. Experimental control of flowering in *Lemna* // Amer. J. Bot. 1959. Vol. 46, N 6.
13. Sculthorpe C. D. The biology of Aquatic Vascular Plants. London, 1967.

**СТРУКТУРА И ДИНАМИКА ФИТОПЛАНКТОНА ВОДОЕМОВ
СЕВЕРО-ДВИНСКОЙ ВОДНОЙ СИСТЕМЫ**

К Сизьменскому разливу речной части Шекснинского водохранилища примыкает Северо-Двинская водная система, соединяющая Волго-Балтийский путь с р. Сухоней и имеющая общую протяженность 140 км. Она представляет собой ряд озер, соединенных реками и каналами. Участок от Шекснинского водохранилища до оз. Кубенского, составляющий около 70 км, в альгологическом отношении до сих пор подробно не изучался, за исключением оз. Сиверского [8, 10]. В литературе имеются также некоторые данные о составе золотистых водорослей этих водоемов [3].

Наши работы проводились на 6 озерах и р. Порозовице, впадающей в оз. Кубенское. Озера Сиверское, Покровское, Зауломское, Вазеринское, Кишемское расположены на волжском склоне водораздела бассейнов рек Волги и Сухоны, оз. Благовещенское и р. Порозовица — на северо-двинском (рис. 1). Озера по величине небольшие ($0.6-8 \text{ км}^2$), хорошо перемешиваются, имеют низкую прозрачность воды ($0.3-1.3 \text{ м}$), исключая оз. Сиверское ($1.6-2.5 \text{ м}$) и оз. Зауломское ($0.8-1.7 \text{ м}$), где летом устанавливается температурная стратификация. Во время летней стагнации здесь можно наблюдать гипolimниальный дефицит кислорода. Все водоемы в разной степени минерализованы и по солевому составу приближаются к Шекснинскому водохранилищу [4]. Наибольшая концентрация солей отмечена в оз. Сиверском (до 223 мг/л). Содержание общего фосфора в весенне-летний период колеблется в пределах $0.03-0.07 \text{ мг/л}$, общего азота — $0.5-1.6 \text{ мг/л}$. Для водоемов характерно высокое содержание аллохтонного органического вещества, количество которого убывает по направлению к Шекснинскому водохранилищу. В оз. Сиверском, замыкающем Северо-Двинскую систему, преобладает органическое вещество, продуцируемое в водоеме [4, 29]. По направлению к р. Шексне увеличиваются насыщенность воды кислородом и величина рН. Цветность воды возрастает в сторону оз. Благовещенского (от $25-35$ до $50-100$ град.). Озера различаются по степени зарастания высшей водной растительностью [15], имеют богатый зоопланктон, сходный по видовому составу [27]. Однако мнения о трофическом статусе водоемов расходятся. Так, С. И. Кузнецов и В. И. Романенко [13] на основании данных по окислительно-восстановительному потенциалу в донных отложениях отнесли озера Зауломское, Кишемское, Покровское к мезотрофному типу, оз. Сиверское — к эвтрофному. По состоянию зоопланктона



Рис. 1. Схема расположения водоемов.

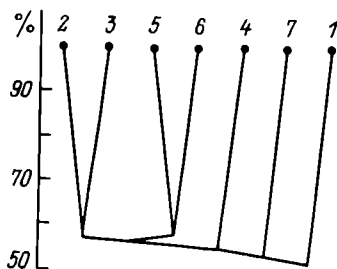
(данные И. К. Ривьер [27]) все озера мезотрофные с чертами эвтрофии, кроме Сиверского, которое относится к классу мезотрофных вод. Н. М. Минеева [20] по содержанию хлорофилла „а” в фитопланктоне классифицирует озера Сиверское и Вазеринское как мезотрофные, Зауломское и Кишемское — как мезотрофные с чертами эвтрофии и Благовещенское и Покровское — как эвтрофные. А. Н. Дзюбан с соавторами [5], исследуя в озерах интенсивность микробиологических процессов, пришли к выводу, что оз. Кишемское можно охарактеризовать как дистрофное, Сиверское, Вазеринское и Зауломское — как мезотрофные, Покровское — эвтрофное. Исходя из численности бактерий, Н. А. Лаптева [16] отнесла оз. Сиверское к мезотрофному типу, остальные — к мезотрофному с чертами эвтрофии.

Наши исследования проводились в мае, августе, октябре 1976 г., в марте, мае, июне, августе, сентябре и октябре 1977 г., в августе 1979 г. На оз. Сиверском — в августе 1978 и 1981 гг. При этом ограничились одной станцией на каждом водоеме, исключая р. Порозовицу, где фитопланктон собирали в устье реки и на стрежне в среднем течении, и оз. Сиверское, где исследования проводили в 2 точках. Пробы отбирали 4-литровым батометром системы Элгморка из поверхностного 2-метрового слоя воды, в пределах которого лежит основная часть эвфотной зоны водоемов, и тотально — от поверхности до дна. Количественный учет водорослей проводили по модифицированной методике, принятой в ИБВВ АН СССР [19]. Объем выборки подсчитываемых клеток для репрезентативной оценки количества организмов в пробе определяли, исходя из плотности фитопланктона и характера распределения водорослей в счетной камере. Для уточнения видового состава проводили диатомовый анализ. Тонкоструктурные мелкоклеточные панцири центрических диатомей из рода *Stephanodiscus* изучали под сканирующим микроскопом.¹ При эколого-географической характеристике фитопланктона придерживались наиболее разработанных и универсальных систем, принятых в экологии и биогеографии видов [25, 32, 34], при оценке ценоотического разнообразия использовали индекс Шеннона [33]:

¹ Автор выражает искреннюю благодарность С. И. Генкалу за помощь при идентификации диатомовых в СЭМ.

Рис. 2. Дендрограмма меры сходства альгофлор планктона.

1 — оз. Сиверское; 2 — оз. Покровское; 3 — оз. Зауломское; 4 — оз. Вазеринское; 5 — оз. Кишемское; 6 — оз. Благовещенское; 7 — р. Порозовица.



$\bar{H} = -\sum \left(\frac{n_i}{N} \right) \cdot \log_2 \left(\frac{n_i}{N} \right)$, где n_i — биомасса популяций i -ого вида, N —

суммарная биомасса всего сообщества. В качестве меры сходства между флорами применяли индекс Сёрсена [21]: $K = 2N_{A+B}/(N_A + N_B)$, где N_{A+B} — число общих таксонов в пробах A и B , N_A и N_B — число таксонов в пробах A и B , по которому построена дендрограмма методом В. Л. Андреева [2]. Предварительные результаты исследований опубликованы [11].

Альгофлора планктона. Структура альгофлоры исследованных водоемов, выраженная в количестве таксонов рангом ниже рода, представлена в табл. 1. Основу сводного списка водорослей составляли зеленые и диатомовые. Такое соотношение отделов свойственно альгофлоре планктона крупных озер Северо-Запада СССР [1, 22–24, 28, 31]. Местные экологические условия — небольшие глубины, хорошая прогреваемость, высокая цветность — способствовали значительному таксономическому разнообразию и эвгленовых водорослей, многие из которых характерны для гумифицированных водоемов. При этом число их таксонов нарастало по мере увеличения цветности воды в сторону оз. Благовещенского. В целом по совокупности видовых и внутривидовых таксонов фитопланктон изученных водоемов достаточно близок. Это подтвердилось и уровнем процентного сходства альгофлор (рис. 2).

Большинство обнаруженных таксонов широко распространены в континентальных водах (табл. 2). Практически все — типичные планктеры. Обитатели бентоса и обрастаний представлены в основном диатомовыми, попавшими в толщу воды в результате гидродинамических процессов. По отношению к солёности воды большинство выявленных таксонов — олигогалобы, но преобладали все же индифференты. Сведения об отношении отдельных видов водорослей к рН воды, исключая диатомовых, очень скудны. Наиболее многочисленную группу составляли индифференты и алкалифилы. Доля видов-индикаторов сапробности достигала 31–44% от всего состава водорослей. Большинство из них — β -мезосапробы, представленные диатомовыми и зелеными. Соотношение эколого-географических групп фитопланктона во всех водоемах приблизительно одинаково. Близость альгофлор водоемов, приуроченных к одному природному ландшафту, в таксономическом и эколого-географическом отношении свидетельствует о доминирующей роли в формировании флористического состава зональных факторов.

Т а б л и ц а 1
Таксономический состав фитопланктона водоемов

Водоем	Синезеле- ные	Зологи- стые	Диатомо- вые	Желтозе- ленные	Крипто- фито- вые	Динофи- товые	Эвглено- вые	Зеленые	Всего
Сиверское	38	17	91	3	6	11	11	124	301
Покровское	23	10	95	3	3	10	35	90	269
Зауломское	16	19	97	1	2	14	28	71	248
Вазеринское	14	11	78	1	—	7	29	55	196
Кишемское	28	9	115	1	2	8	42	109	314
Благовеценское	27	16	104	5	2	6	54	87	301
Р. Порозовица	23	16	93	1	2	3	14	87	239

Таблица 2

Эколого-географическая характеристика альгофлоры
исследованных водоемов

Эколого-географическая характеристика	Оз. Сиверское	Оз. Покровское	Оз. Зауломское	Оз. Вазеринское	Оз. Кишемское	Оз. Благовещенское	Р. Пороховица
Географическое распространение							
Космополитные	223	188	167	137	203	206	171
Северо-альпийские	6	9	7	8	8	10	9
Бореальные	44	45	44	33	55	47	38
Малоизученные	18	17	18	10	25	24	15
Местообитание							
Планктонные	204	162	139	112	172	155	153
Бентосные	43	33	33	16	42	31	23
Обрастатели	25	22	17	19	27	32	19
Литоральные	27	42	43	39	57	68	26
Эпибионтные	3	1	1	—	1	2	—
Галобность							
Мезогалобы	—	—	2	1	3	3	2
Олигогалобы	32	24	21	14	23	24	22
Галофобы	10	7	10	3	10	7	6
Индиференты	197	209	190	156	234	172	181
Галофилы	15	15	10	12	14	16	14
Отношение к pH							
Алкалифилы	63	63	57	61	70	63	52
Индиференты	70	83	80	58	90	96	64
Ацидофилы	5	5	6	3	5	4	7
Сапробность							
Ксеносапробы	6	3	5	10	7	6	8
Олигосапробы	22	18	22	18	18	28	17
Олиго-мезосапробы	3	1	1	—	—	—	—
Мезосапробы	3	—	2	—	1	1	2
Олиго-β-мезосапробы	12	9	10	9	7	13	6
β-мезосапробы	52	57	50	41	53	51	45
α-мезосапробы	13	8	9	8	11	6	12
α-мезо-полисапробы	1	—	1	—	—	—	1
Полисапробы	—	—	—	—	—	1	1

Для оценки взаимодействия рангов систематической структуры альгофлоры использовали коэффициенты K_1 (отношение количества видов к числу родов) и K_2 (отношение количества видов к числу внутривидовых таксонов):

Озеро	K_1	K_2
Сиверское	2.12	6.00
Покровское	2.37	4.27
Зауломское	2.33	4.35
Вазеринское	2.01	4.79
Кишемское	2.55	4.55
Благовещенское	2.44	4.73

Таблица 3

Биомасса водорослей различных отделов в озерах, %

Озеро	Сине-зеленые	Золотистые	Диатомовые	Желто-зеленые	Криптофитовые, динофитовые	Эвгленовые	Зеленые
Сиверское	9	0.5	47	0.02	36	0.1	4
Покровское	49	1.0	24	0.05	11	5.0	9
Зауломское	26	5.0	27	0.80	28	7.0	6
Вазеринское	3	2.0	76	0	6	7.0	5
Кишемское	9	1.5	59	0.01	7	14.0	10
Благовещенское	5	3.0	57	0.05	11	15.4	7

Коэффициент K_1 менялся в очень узких пределах, т. е. распределение видов по родам в альгофлоре озер равномерно. K_2 также мало варьировал, за исключением оз. Сиверского, где низка доля внутривидовых таксонов — базы дальнейших эволюционных преобразований популяций и поддержания их жизнеспособности.

Состав и динамика альгоценозов. Специфичность ценоотического состава фитопланктона изученных водоемов проявлялась на уровне крупных таксономических категорий. В отличие от фитопланктона близлежащих и топографически связанных с исследованными озерами Шекснинского водохранилища [8, 14] и оз. Кубенского [28], где преобладали диатомовые водоросли с локальными вспышками синезеленых, в малых озерах кроме диатомовых и синезеленых большой вклад в суммарную биомассу внесли также динофитовые и эвгленовые (табл. 3).

При этом можно выделить 2 группы водоемов. В первую вошли озера Благовещенское, Кишемское, Вазеринское, характеризующиеся высокой долей биомассы диатомовых и эвгленовых. Биомасса последних нарастала в сторону оз. Благовещенского. Вторую составили озера Зауломское, Покровское и Сиверское, для которых характерно преобладание диатомовых, синезеленых и динофитовых.

Для сезонной динамики суммарной численности альгоценозов планктона всех водоемов характерен один летний максимум, обусловленный развитием синезеленых водорослей (рис. 3). Состав лидирующих таксонов синезеленых очень пестрый и специфичный — *Lyngbya limnetica* Lemm., *Oscillatoria limnetica* Lemm., *O. agardhii* Gom., *Aphanothece clathrata*, f. *brevis* (Bachm.) Elenk., *Aphanizomenon flos-aquae*, f. *gracile* (Lemm.) Elenk., *A. issatchenkoi* (Ussaczew) Pr.-Lawr. Максимальная численность обусловленная развитием *Oscillatoria limnetica* и *Lyngbya limnetica*, наблюдалась в оз. Покровском ($138 \cdot 10^6$ кл./л) и оз. Кишемском ($68 \cdot 10^6$ кл./л).

Чередование пиков и депрессий суммарной биомассы фитопланктона в безледный период происходило в основном за счет диатомовых водорослей (рис. 4). Особенно это выражено у фитопланктона водоемов, расположенных ближе к Кубенскому озеру. В самом оз. Кубенском динамика биомассы водорослей (по данным 1972–1973 гг.) определялась диатомовыми из рода *Melosira* [28] — *M. italica* (Ehr.) Kütz., *M. ambigua*

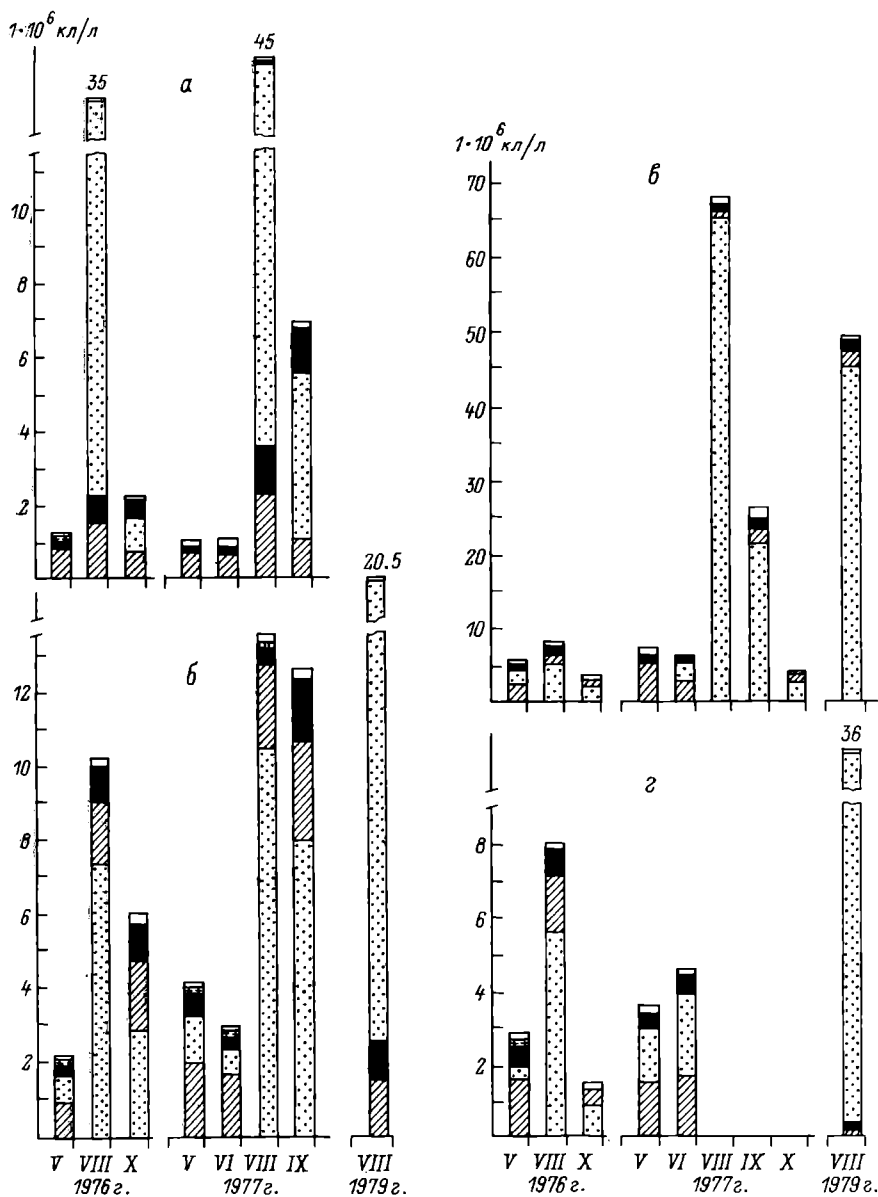


Рис. 3. Сезонная динамика численности фитопланктона.

а - р. Пороховица; б - оз. Благовещенское; в - оз. Кишемское; г - оз. Вазеринское; д - оз. Зауломское; е - оз. Покровское; ж - оз. Сиверское. 1 - синезеленые; 2 - диатомовые; 3 - зеленые; 4 - динофитовые; 5 - золотистые; 6 - эвгленовые; 7 - прочие.

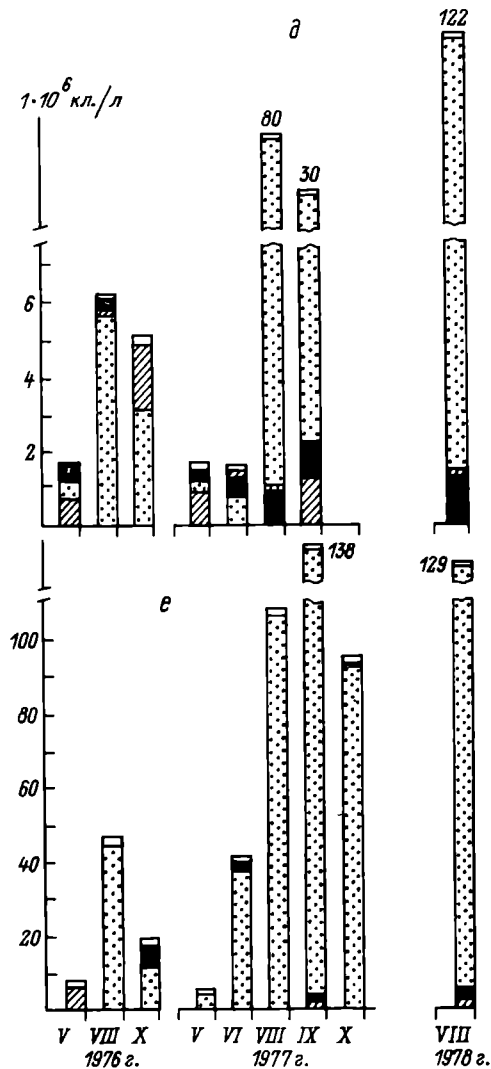


Рис. 3 (продолжение).

(Grun.) O. Müll., *M. granulata* (Ehr.) Ralfs, в меньшей степени синезелеными – *Anabaena scheremetievi* Elenk., *A. lemmermannii* P. Richt., *Gomphosphaeria lacustris* Chod. – и динофитовыми – *Ceratium hirundinella* (Levander) Schröder. В августе 1983 г. в озере наряду с видами рода *Anabaena* наблюдалась вспышка развития *Lyngbya limnetica* и *Aphanizomenon gloaquaе* (L.) Ralfs [6].

В период наших исследований в устье р. Порозовицы характер смены доминантов фитопланктона повторял ход сезонной сукцессии, выявленной в 70-е годы [28]. Основной облик фитопланктона создавали *Melosira*

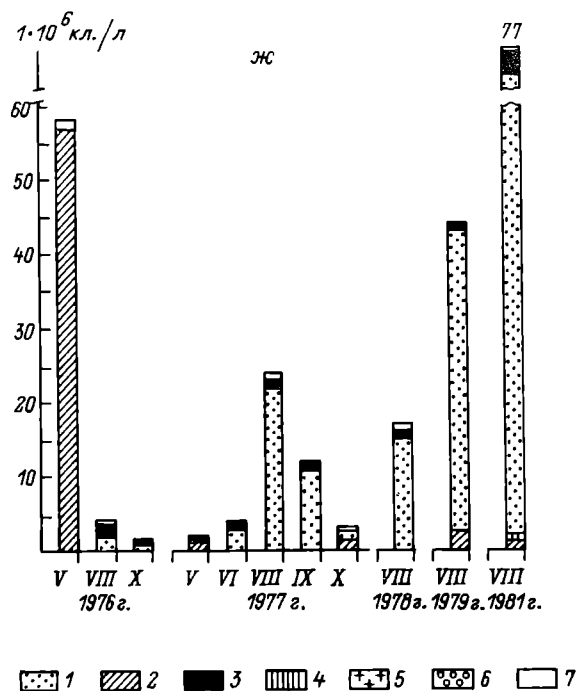


Рис. 3 (продолжение).

ambigua, *M. islandica* O. Müll., *M. granulata*, *M. italica* ssp. *subarctica* O. Müll. Летом им сопутствовали низкопанцирные центрические *Stephanodiscus rotula* (Kütz.) Hendeу и *Cyclotella comta* (Ehr.) Kütz., а в весенний период бесшовные пеннатные *Asterionella formosa* Hass. и *Diatoma elongatum* (Lyngb.) Ag. Интенсивная вегетация *Melosira ambigua* продолжалась на протяжении всего периода наблюдений. В самой реке увеличивалось участие *M. italica* ssp. *subarctica*, летом синезеленых — *Oscillatoria limnetica* — и эвгленовых — *Phacus longicauda* (Ehr.) Duj. Начиная с оз. Благовещенского в летнем фитопланктоне заметно возрастала доля и динофлагеллят (табл. 4), составляющих основу августовского планктона оз. Сиверского. Начиная с оз. Кишемского увеличилось участие синезеленых, которые в маленьком оз. Покровском интенсивно размножались почти весь безледный период, исключая весну. Однако состав доминантов синезеленых в озерах резко отличался от комплекса структурообразующих видов, выявленных как в оз. Кубенском, так и в русловой части Шекснинского водохранилища. Сюда вошли *Oscillatoria limnetica*, *Lyngbya limnetica* и *Aphanizomenon flos-aquae* f. *gracile*. Обычный широко распространенный летний эдификатор — *A. flos-aquae* в наибольшем количестве встречался лишь в озерах Благовещенском и Кишемском, где его биомасса достигала 0.1–0.3 г/м³. Диатомовые комплексы, присутствующие в планктоне озер в течение всего периода наблюдений, в структурном отношении мало варьировали. Основной фон доминирующих видов создавала

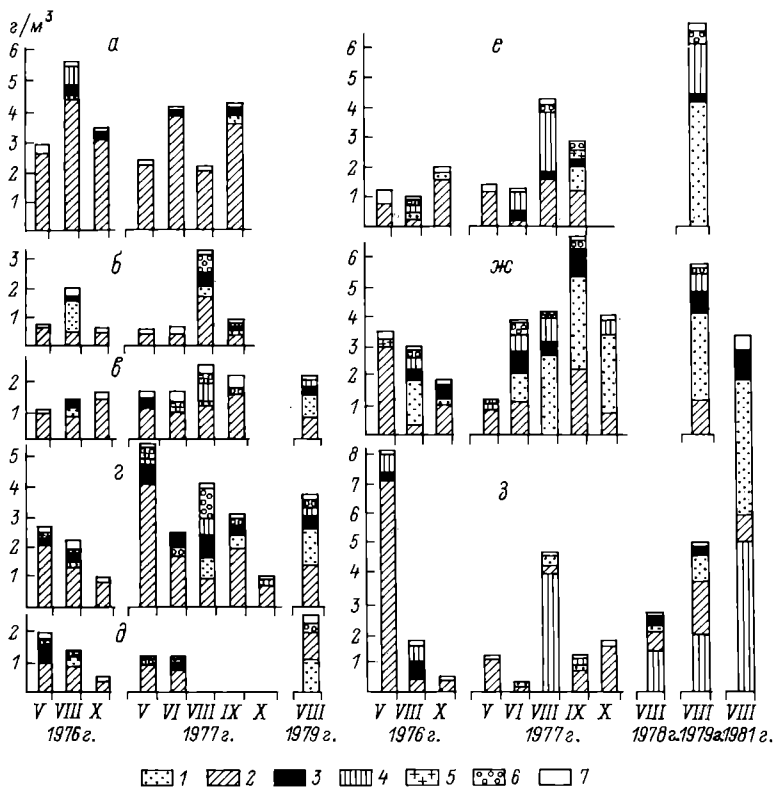


Рис. 4. Сезонная динамика биомассы фитопланктона.

a — устье р. Порозовицы; *б* — р. Порозовица; *в* — оз. Благовещенское; *г* — оз. Кисемское; *д* — оз. Вазеринское; *е* — оз. Зауломское; *ж* — оз. Покровское; *з* — оз. Сиверское. Остальные обозначения те же, что и на рис. 3.

Melosira ambigua, которой в отдельных случаях не уступали *M. italica* ssp. *subarctica*, *M. granulata*, *M. islandica* и *M. distans* var. *alpigena*. В этом отношении фитопланктон озер сходен с таковым больших мезотрофных озер вологодско-архангельской группы — Кубенское, Воже, Лача [23, 28]. Исключение составлял фитопланктон оз. Сиверского, где преобладали низкопанцирные центрические диатомеи из родов *Stephanodiscus*, *Cyclotella* и *Cyclostephanos*. По этому признаку он близок к планктону Белозерского плёса Шекснинского водохранилища [9, 26].

В подледный период численность фитопланктона в озерах не превышала $25 \cdot 10^3$ кл./л (табл. 5), а биомасса — 0.03 г/м^3 . Численно лидировали нитчатые синезеленые *Oscillatoria agardhii*, *O. tenuis*, *Oscillatoria* sp., динофлагелляты из рода *Glenodinium* и криптомонады из рода *Cryptomonas*.

В целом фитопланктон озер Северо-Двинской системы носил диатомово-синезелено-динофитовый характер со значительным участием

Т а б л и ц а 4

Смена доминирующих таксонов в ходе сезонной сукцессии фитопланктона озер

Дата	Оз. Сиверское	Оз. Покровское	Оз. Зауломское	Оз. Вазеринское	Оз. Кишемское	Оз. Благовещенское
1976 г. май	<i>Staphanodiscus minutulus</i> (Kütz.) Round, <i>S. rotula</i>	<i>Melosira ambigua</i> , <i>Stephanodiscus minutulus</i>	<i>Melosira ambigua</i> , <i>M. islandica</i>	<i>Melosira ambigua</i> , <i>Euglena</i> sp.	<i>Melosira ambigua</i>	<i>Melosira italica</i> , ssp. <i>subarctica</i> , <i>Asterionella formosa</i> , <i>Synedra ulna</i> (Nitzsch.) Ehr., <i>Cymatopleura solea</i>
июль	<i>Ceratium hirundinella</i> , <i>Sphaerocystis planctonica</i> (Kors.) Bourl., <i>Oocystis lacustris</i> Chod., <i>Glenodinium</i> sp.	<i>Melosira ambigua</i> , <i>Oscillatoria limnetica</i>	<i>M. ambigua</i> , <i>Ceratium hirundinella</i> , <i>Phacus longicauda</i>	<i>Melosira ambigua</i> , <i>Stephanodiscus rotula</i> , <i>Oscillatoria limnetica</i> , <i>Phacus longicauda</i>	<i>M. ambigua</i> , <i>Stephanodiscus rotula</i> , <i>Cymatopleura solea</i> , <i>Phacus longicauda</i>	<i>Melosira italica</i> ssp. <i>subarctica</i> , <i>M. distans</i> var. <i>alpigena</i> Grun., <i>Aphanizomenon flos-aquae</i>
октябрь	<i>Stephanodiscus rotula</i> , <i>Cyclostephanos dubius</i> (Fricke) Round	<i>Melosira ambigua</i> , <i>Diatoma elongatum</i> , <i>Gloeotila pelagica</i> (Nyg.) Skuja	<i>Melosira ambigua</i> , <i>M. islandica</i> , <i>M. italica</i> ssp. <i>subarctica</i> , <i>Asterionella formosa</i>	<i>Melosira italica</i> ssp. <i>subarctica</i> , <i>Asterionella formosa</i> , <i>Stephanodiscus rotula</i>	<i>Asterionella formosa</i>	<i>Melosira italica</i> ssp. <i>subarctica</i> , <i>Asterionella formosa</i> , <i>Synedra ulna</i> var. <i>daniica</i> Kütz.
1977 г. май	<i>Stephanodiscus minutulus</i> , <i>S. rotula</i> , <i>Diatoma elongatum</i>	<i>Melosira ambigua</i>	<i>Melosira ambigua</i> , <i>M. islandica</i> , <i>Stephanodiscus rotula</i> , <i>Cymatopleura solea</i> (Breb.) W. Sm.	<i>Melosira ambigua</i> , <i>Stephanodiscus minutulus</i>	<i>Melosira ambigua</i>	<i>Melosira ambigua</i> , <i>M. italica</i> ssp. <i>subarctica</i> , <i>Stephanodiscus rotula</i> , <i>Synedra ulna</i>

Таблица 4 (продолжение)

Дата	Оз. Сиверское	Оз. Покровское	Оз. Заудомское	Оз. Вазеринское	Оз. Кишемское	Оз. Благовещенское
1977 г. июнь	<i>Stephanodiscus rotula</i> , <i>Melosira islandica</i> , <i>Cyclostephanos dubius</i>	<i>Melosira ambigua</i> , <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> f. <i>gracile</i>	<i>Melosira ambigua</i> , <i>Peridinium bipes</i> Stein, <i>P. bipes</i> var. <i>tabulatum</i> (Ehr.) Lefevre	<i>Melosira ambigua</i> , <i>M. italica</i> ssp. <i>subarctica</i>	<i>Melosira ambigua</i> , <i>Phaeocystis curvicauda</i> Swir.	<i>Melosira ambigua</i> , <i>M. italica</i> ssp. <i>subarctica</i>
август	<i>Ceratium hirundinella</i> , <i>Peridinium</i> sp.	<i>A. flos-aquae</i> f. <i>gracile</i>	<i>Ceratium hirundinella</i> , <i>Anabaena schermenetii</i> , <i>Oscillatoria limnetica</i>	—	<i>Melosira ambigua</i> , <i>Pediastrum duplex</i> Meyen	<i>M. ambigua</i> , <i>M. granulata</i> , <i>Glenodinium quadridens</i> (Stein) Schiller
сентябрь	<i>Cyclotella comta</i> , <i>Stephanodiscus rotula</i> , <i>Peridinium</i> sp.	<i>Melosira ambigua</i> , <i>Oscillatoria limnetica</i>	<i>Melosira ambigua</i> , <i>Oscillatoria limnetica</i>	—	<i>Melosira ambigua</i> , <i>Oscillatoria limnetica</i>	<i>Melosira ambigua</i> , <i>M. italica</i> ssp. <i>subarctica</i> , <i>Stephanodiscus minutulus</i>
октябрь	<i>Stephanodiscus rotula</i> , <i>Asterionella formosa</i> , <i>Fragilaria crotonensis</i> Kitt.	<i>O. limnetica</i>	—	—	<i>Diatoma elongatum</i> , <i>Asterionella formosa</i>	—
1979 г. август	<i>Ceratium hirundinella</i> , <i>Fragilaria crotonensis</i> , <i>Lyngbya limnetica</i>	<i>O. limnetica</i> , <i>Melosira ambigua</i>	<i>O. limnetica</i> , <i>Ceratium hirundinella</i>	<i>Oscillatoria limnetica</i> , <i>Ceratium hirundinella</i>	<i>Melosira ambigua</i> , <i>Oscillatoria limnetica</i> , <i>Aphanizomenon flos-aquae</i>	<i>Melosira ambigua</i> , <i>M. italica</i> ssp. <i>subarctica</i> , <i>Oscillatoria limnetica</i> , <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Glenodinium quadridens</i>

Таблица 5

Численность ($1 \cdot 10^3$ кл./л) фитопланктона в некоторых озерах в марте 1977 г.

Озеро	Синезеле- ные	Золоти- стые	Диатомо- вые	Крипто- фитовые	Динофи- товые	Эвглено- вые	Зеленые	Общая
Кишеское	19.8	0.9	0.1	1.6	0.1	1.2	2.1	25.8
Заулумское	7.1	—	1.1	4.8	2.2	0.5	4.7	20.4
Сиверское	1.5	0.1	0.6	0.2	0.6	—	0.8	3.8

Таблица 6

Изменение индекса биотического разнообразия фитопланктона (\bar{H}) водоемов

Дата	Оз. Сивер- ское	Оз. Покров- ское	Оз. Заулум- ское	Оз. Вазерин- ское	Оз. Кишем- ское	Оз. Благовещенское	Оз. Порозовица
1976 г.							
май	1.29	3.59	3.98	3.99	4.06	4.38	3.69
июль	3.44	4.74	4.70	4.27	4.40	4.75	3.28
октябрь	2.34	4.17	3.34	3.95	3.49	3.50	3.56
средняя за сезон	2.35 ± 0.41	4.17 ± 0.34	4.01 ± 0.40	4.07 ± 0.10	3.98 ± 0.27	4.21 ± 0.38	3.51 ± 0.24
1977 г.							
май	2.98	4.40	4.00	3.57	2.92	4.23	3.75
июнь	3.81	4.90	4.04	4.18	3.55	4.92	2.81
август	2.32	3.20	4.10	—	4.98	4.98	4.12
сентябрь	3.59	3.16	4.16	—	3.63	4.53	4.56
октябрь	1.85	2.32	—	—	3.73	—	—
средняя за сезон	2.98 ± 0.39	3.60 ± 0.46	3.31 ± 0.45	3.88 ± 0.31	3.54 ± 0.41	4.12 ± 0.56	3.80 ± 0.33

Т а б л и ц а 7

Средняя за безледный период биомасса фитопланктона (г/м³) в озерах

Отдел	Оз. Сиверское	Оз. Покровское	Оз. Зауломское	Оз. Вазеринское	Оз. Кишемское	Оз. Благовещенское
1976 г.						
Диаомовые	2.72 ± 1.42	1.45 ± 0.75	0.85 ± 0.43	0.75 ± 0.19	1.45 ± 0.41	0.98 ± 0.16
Синезеленые	0.018 ± 0.006	0.57 ± 0.44	0.09 ± 0.03	0.07 ± 0.05	0.08 ± 0.02	0.11 ± 0.38
Динофитовые, криптофитовые	0.49 ± 0.22	0.18 ± 0.13	0.16 ± 0.07	0.05 ± 0.04	0.04 ± 0.05	0.05 ± 0.01
Эвгленовые	0.024 ± 0.008	0.15 ± 0.08	0.12 ± 0.05	0.17 ± 0.07	0.16 ± 0.08	0.06 ± 0.02
О б щ а я	3.48 ± 1.51	2.78 ± 0.50	1.37 ± 0.28	1.29 ± 0.45	1.96 ± 0.49	1.34 ± 0.17
1977 г.						
Диаомовые	0.78 ± 0.22	0.94 ± 0.35	0.67 ± 0.32	0.94 ± 0.10	1.92 ± 0.62	1.09 ± 0.13
Синезеленые	0.15 ± 0.05	1.94 ± 0.60	0.63 ± 0.38	0.04 ± 0.04	0.28 ± 0.15	0.09 ± 0.05
Динофитовые, криптофитовые	0.61 ± 0.54	0.45 ± 0.17	0.70 ± 0.47	0.07 ± 0.02	0.23 ± 0.10	0.21 ± 0.12
Эвгленовые	0.002 ± 0.002	0.18 ± 0.07	0.17 ± 0.07	0.09 ± 0.03	0.44 ± 0.17	0.70 ± 0.12
О б щ а я	1.67 ± 0.55	3.92 ± 0.87	2.46 ± 0.73	1.23 ± 0.03	3.25 ± 0.75	1.90 ± 0.24

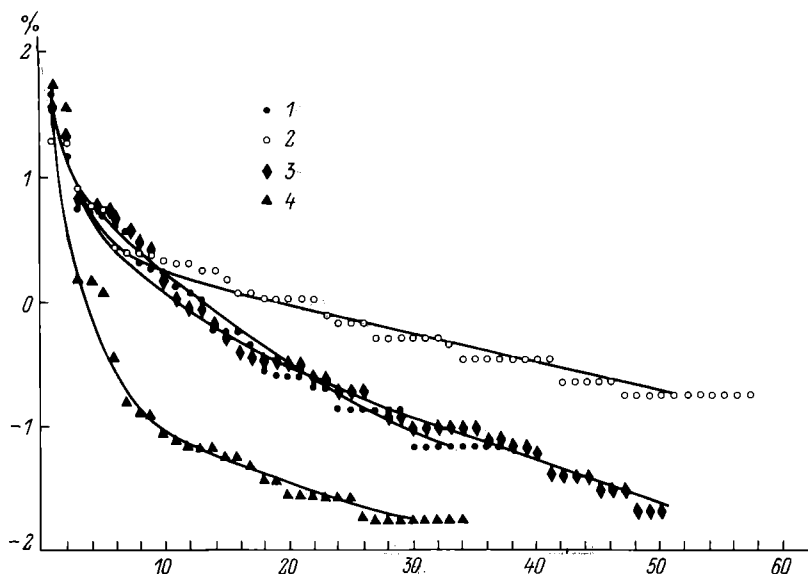


Рис. 5. Кривые относительного доминирования альгоценозов планктона.

1 – оз. Сиверское; 2 – оз. Зауломское; 3 – оз. Благовещенское; 4 – оз. Покровское. По оси ординат – относительная значимость численности отдельных таксонов, $\lg \frac{n_i}{N}$ (где n_i – численность i -ого таксона, N – суммарная численность всего сообщества); по оси абсцисс – последовательность таксонов в порядке убывания их численности.

эвгленовых водорослей. Диатомовый весенний максимум лучше всего выражен в динамике фитопланктона озер Сиверского и Кишемского. Летний максимум биомассы прослеживался во всех водоемах, летний минимум – только в оз. Сиверском (рис. 4).

Сезонное развитие водных биоценозов можно рассматривать не только как последовательность сменяющих друг друга видов, но и как изменение структурного разнообразия и характера доминирования сообществ. Самые высокие значения индекса ценотического разнообразия фитопланктона в озерах в основном были приурочены к летнему максимуму (табл. 6), а в оз. Покровском – к началу летней вегетации сине-зеленых, когда в фитопланктоне можно было встретить почти в равном количестве представителей 5 отделов водорослей. Только в оз. Сиверском наибольшая величина индекса совпадала с летним минимумом динамики биомассы фитопланктона. В целом значения энтропийного индекса достаточно велики. Только в оз. Сиверском порядок его величин приближался к таковому в Рыбинском водохранилище [12]. Это свидетельствует о высокой структурной насыщенности альгоценозов озер.

Для оценки выравниренности ценозов и характера доминирования среди экологов широко распространен метод кривых относительно

доминирования [33] или относительной значимости видов [35], или ранговое распределение [17, 18], т. е. распределение таксонов по мере убывания их численности. Динамике фитопланктона озер Северо-Двинской системы свойственны пологие гиперболические кривые, что указывает на высокую степень выравненности их планктонных сообществ (рис. 5). Поэтому роль доминирующих таксонов в них невелика в отличие от фитопланктона Рыбинского водохранилища, где преобладают альгоценозы, для которых характерны островерхие кривые [12].

По средневегетационным величинам биомассы фитопланктона озера, если придерживаться известных шкал их типизации [7, 30], можно отнести к мезотрофному типу, где она не превышает 5 г/м^3 (табл. 7).

Таким образом, альгофлора планктона малых озер Северо-Двинской системы очень похожа и сформирована под влиянием комплекса зональных условий. В ценотическом отношении фитопланктон каждого водоема достаточно специфичен. В целом он носит диатомово-синезелено-динофитовый характер со значительным участием эвгленовых водорослей. По составу доминирующих видов диатомовых оз. Сиверское приближается к Шекснинскому водохранилищу, остальные водоемы — к озерам вологодско-архангельской группы. Для структуры альгоценозов планктона исследованных озер характерны высокая видовая насыщенность и выравненность таксонов по их численным показателям.

По уровню развития фитопланктона озера относятся к мезотрофному типу.

Л и т е р а т у р а

1. Авинская Е. В. Особенности развития и функционирования фитопланктона больших мелководных озер Северо-Запада (на примере озера Ильмень): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1983.
2. Андреев В. Л. Классификационные построения в экологии и систематике. Л., 1980.
3. Балонов И. М. Золотистые водоросли Вологодской области // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1980. № 45.
4. Былинкина А. А., Трифонова Н. А., Кудрявцева Н. А., Калинина Л. А., Генкал Л. Ф. Гидрохимический режим Шекснинского водохранилища и водоемов Северо-Двинской системы // Экологические исследования водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской систем. Л., 1982.
5. Дзюбан А. Н., Коргина И. В., Крылова И. Н., Соколова Е. А. Сезонная динамика микробиологических процессов в озерах Северо-Двинской системы // Вод. проблемы. 1987. № 1.
6. Друвиетис И. Ю., Рудзрога А. И. Особенности фитопланктона озера Кубенского // Кружоворот вещества и энергии в водоемах. Иркутск, 1985. Вып. 3.
7. Китаев С. П. Экологические основы биопродуктивности озер разных природных зон. М., 1984.
8. Корнева Л. Г. Вертикальное распределение водорослей планктона в зависимости от условий температурной стратификации // VII конф. по спорным растениям Средней Азии и Казахстана: Тез. докл. Алма-Ата, 1984.
9. Корнева Л. Г. Фитопланктон Шекснинского водохранилища // Проблемы рыбохозяйственных исследований водоемов Северо-Запада европейской части СССР. Петрозаводск, 1984.
10. Корнева Л. Г. Фитопланктон Сиверского озера // Биология и экология водных организмов. Л., 1986.

11. Корнева Л. Г. Фитопланктон водоемов Северо-Двинской системы // Актуальные проблемы современной альгологии: Тез. докл. Черкассы, 1987.
12. Корнева Л. Г. Сравнительный анализ структуры и динамики фитопланктона Главного и Шекснинского плёсов Рыбинского водохранилища // Структура и функционирование пресноводных экосистем. Л., 1988.
13. Кузнецов С. И., Романенко В. И. Окислительно-восстановительный потенциал в поверхностных слоях иловых отложений озер различного типа // ДАН СССР. 1963. Т. 151, № 3.
14. Кузьмин Г. В. Фитопланктон Шекснинского водохранилища и сопредельной ему акватории Рыбинского: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1971.
15. Кузьмичев А. И. К флоре и растительности озер и болот Северо-Двинской водной системы // Биология и экология водных организмов. Л., 1986.
16. Лаптева Н. А. Микробиологическая характеристика озер Северо-Двинской водной системы // Фауна и биология пресноводных организмов. Л., 1987.
17. Левяч А. П. Структура биологических сообществ // Биол. науки. 1971. № 10.
18. Левяч А. П. Ранговые распределения численности фитопланктона Белого моря // Биол. науки. 1979. № 4.
19. Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., 1975.
20. Минеева Н. М. Первичная продукция фитопланктона озер Северо-Двинской водной системы // Биология и экология водных организмов. Л., 1986.
21. Миркин Б. М., Розенберг Г. С. Толковый словарь современной фитоценологии. М., 1983.
22. Петрова Н. А. Фитопланктон Онежского озера // Растительный мир Онежского озера. Л., 1971.
23. Петрова Н. А. Фитопланктон озер Воже и Лача // Гидробиология озер Воже и Лача (в связи с прогнозом качества воды, перебрасываемых на юг). Л., 1978.
24. Петрова Н. А. Уровень количественного развития и флористический состав // Антропогенное эвтрофирование Ладожского озера. Л., 1982.
25. Прошкина-Лавренко А. И. Диатомовые водоросли – показатели солености воды // Диатомовый сборник. Л., 1953. Вып. 1.
26. Пырина И. Л., Минеева Н. М., Корнева Л. Г., Летанская Г. И. Фитопланктон и его продукция // Антропогенное влияние на крупные озера Северо-Запада СССР. Ч. 1. Гидробиология и донные отложения озера Белого. Л., 1981.
27. Ривьер И. К. Современное состояние зоопланктона водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем // Экологические исследования водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем. Л., 1982.
28. Сенатская Н. Ю. Фитопланктон и первичная продукция оз. Кубенского // Озеро Кубенское. Ч. II. Гидрохимия, донные отложения, растительные сообщества. Л., 1977.
29. Скопинцев Б. А., Бакулина А. Г., Кузнецова Н. С. Органическое вещество в водах Рыбинского и Шекснинского (Череповецкого) водохранилищ, Белого и Сиверского озер в многоводные 1965 и 1966 гг. // Абиотические факторы биологического круговорота в водоемах. Л., 1971.
30. Трифонова И. С. Сезонная и основные сукцессии фитопланктона // Гидробиол. журн. 1986. Т. 22, № 3.
31. Астремский В. В. Закономерности формирования пространственно-временной структуры и продуктивности фитопланктона в пелагиали крупных мелководных озер Северо-Запада (на примере Псковско-Чудского водоема): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1986.
32. Hustedt F. Systematische und ökologische Untersuchungen über die Diatomeenflora von Jova, Bali und Sumatra // Arch. Hydrobiol. Suppl. 1939. Bd 16.
33. (Odum Yu.) Одум Ю. Экология. М., 1986. Т. 2.
34. Sladeczek V. System of Water Quality from the Biological Point of View // Arch. Hydrobiol. 1973.
35. (Whittaker R.) Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М., 1980.

СОДЕРЖАНИЕ ПИГМЕНТОВ ФИТОПЛАНКТОНА В ВОДНОЙ ТОЛЩЕ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Исследования пигментов фитопланктона, начатые в Рыбинском водохранилище в 1969 г. для контроля его трофического состояния, показали возрастание концентрации хлорофилла к концу 70-х годов [6, 7, 9, 10]. Однако в течение тех лет материал собирали в верхнем 2-метровом слое воды, как охватывающем основную часть эвфотной зоны водохранилища и наиболее подверженном ветровому перемешиванию. Было неясно, в какой мере отмеченное возрастание распространяется на водную массу в целом. Поэтому с 1980 г. стали изучать всю толщу воды — от поверхности до дна. Ниже приводятся результаты таких исследований, полученные в 1980–1982 гг.

Наблюдения проводили в безледный период дважды в месяц на прежних станциях Волжского (ст. 1, 2) и Главного (ст. 5, 6, 7, 9) плёсов водохранилища (рис. 1). Пробы отбирали тотально метровым батометром в слоях 0–2 м, 2 м — дно в 1980–1981 гг., 0–2 м, 2–6 м (средняя глубина водохранилища), 6 м — дно — в 1982 г. Фитопланктон осаждали на мембранном фильтре с диаметром пор 2–5 мкм, на который предварительно наносили слой порошкообразных стекла и мела. Пигменты определяли в 90 %-ном ацетоновом экстракте стандартным спектрофотометрическим методом [16, 17]. При расчете средних для водоема характеристик пигментов находили общую погрешность за счет нескольких последовательных осреднений [11].

Весь период наблюдений относился к многоводной фазе цикла колебаний общей увлажненности, начавшейся в 1976 г., и характеризовался повышенной водностью [14], но отдельные годы значительно различались по условиям гидрометеорологического режима [2–4].

1980 г. отличался от других лет холодной затяжной весной, поздним вскрытием водохранилища и медленным его прогревом после таяния льда, но резким повышением температуры воды в течение первого летнего месяца вследствие интенсивного поступления солнечной радиации (табл. 1). В остальное время лета и осени стояла прохладная ветреная погода, обусловившая пониженную температуру воды и раннее установление ледостава. Из-за ограниченного поверхностного притока весной уровень воды оставался необычно низким до середины лета и повысился лишь в августе благодаря обильному дождевому паводку, не достигая, однако, проектной отметки. Водообмен в начале вегетационного сезона шел слабо, но во второй половине усилился и в целом за этот период,



Рис. 1. Схема расположения станций.

а также за год был типичным для многоводных лет: средний коэффициент условного водообмена (K)¹ за май—октябрь и за год равнялся 0.91 и 1.96 соответственно.

В 1981 г. водохранилище вскрылось в ранние сроки, но из-за прохладной погоды весной прогревалось слабо. Лето было исключительно жарким, маловетренным, с преобладанием штилевых условий (табл. 1). Осенью было тепло и довольно дождливо, температура воды превышала норму, однако в результате резкого похолодания в конце сезона ледостав установился в обычные сроки. Весенними водами водохранилище наполнялось до проектной отметки, но летом уровень быстро падал и осенью был ниже обычного. По условиям водообмена год был многоводным, характеризовался высокими величинами коэффициента K как за период с мая по октябрь (0.89), так и за годовой цикл в целом (2.25).

В 1982 г. весна наступила рано и была теплой, водохранилище вскрылось раньше обычного, а температура воды в нем быстро возрастала, однако летом и осенью было прохладно и ветрено (табл. 1).

¹ K рассчитывали как отношение суммарного объема притока и стока воды к удвоенному объему водохранилища [14].

Т а б л и ц а 1
Гидрометеорологические условия в период наблюдений

Продолжительность безледного периода	Месяц	Приходящая суммарная солнечная радиация, МДж/(м ² · сут)	Температура поверхности воды, °С	Скорость ветра, м/с	Уровень воды, м БС	Поверхностный приток, км ³	Сток через гидроузел, км ³
1980 г. 7 V–8 XI	IV	–	–	–	99.5	5.36	0.90
	V	12.7	4.6	4.4	99.6	6.44	0.36
	VI	24.2	19.4	4.5	100.4	1.58	1.95
	VII	16.5	18.6	5.3	100.6	4.84	1.58
	VIII	14.4	17.8	6.0	101.1	3.61	3.16
	IX	8.4	12.8	5.4	101.1	3.13	4.01
	X	4.6	6.1	6.2	100.6	2.00	3.88
	IV	–	–	–	98.8	8.46	2.75
	V	23.5	7.6	3.8	101.1	8.67	1.19
	VI	22.4	17.1	4.6	101.7	2.08	3.15
1981 г. 28 IV–24 XI	VII	22.5	22.3	4.3	101.2	1.10	4.51
	VIII	16.8	19.6	5.2	100.2	0.84	4.38
	IX	7.4	12.3	5.3	99.4	1.17	2.86
	X	3.4	8.1	6.5	99.3	3.22	2.10
	IV	–	–	–	98.7	12.0	1.28
	V	16.5	8.0	4.8	101.2	5.52	0.88
	VI	17.7	12.3	5.2	101.6	2.26	2.23
	VII	21.5	19.9	4.9	101.6	2.17	2.83
	VIII	16.1	18.6	5.1	101.2	1.41	3.68
	IX	8.7	13.5	6.5	100.7	1.21	3.32
1982 г. 22 IV–15 XI	X	3.3	6.2	6.1	100.0	1.28	3.50

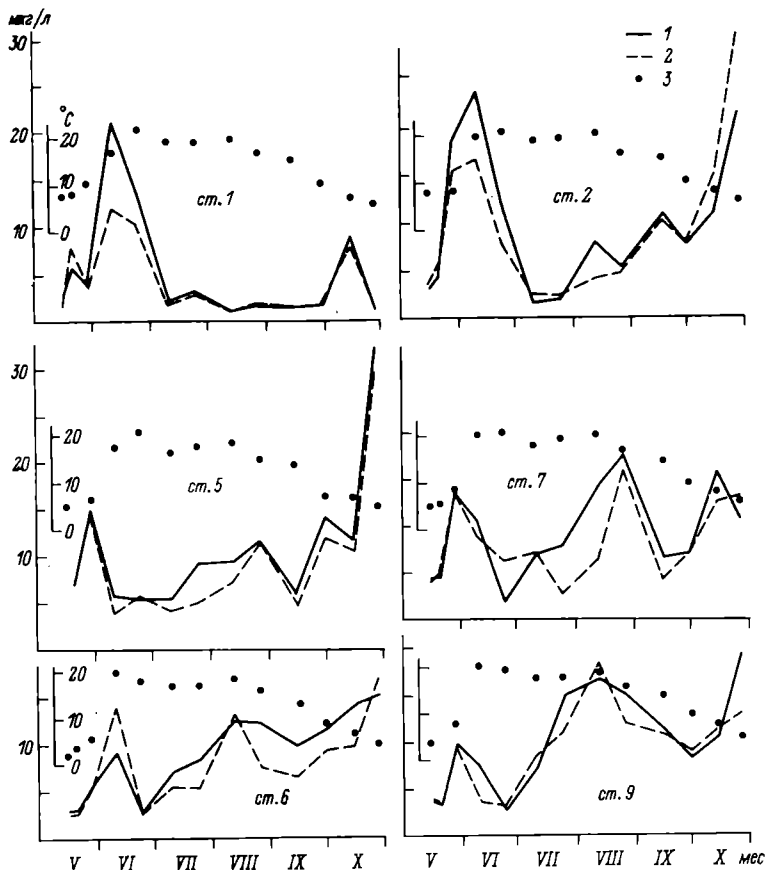


Рис. 2. Содержание хлорофилла в водохранилище в 1980 г.

1 — хлорофилл „а” в слое воды 0–2 м, мкг/л; 2 — то же в слое 2 м — дно; 3 — температура поверхности воды, °С.

Поверхностный приток превышал норму, уровень воды достиг проектного горизонта и поддерживался высоким в течение всего лета и осени. Среднегодовой водообмен был интенсивным, характерным для многоводных лет ($K = 2.01$), хотя в летний период из-за ограниченного сброса воды через гидроузел, как в маловодные годы, проходил медленно, (за май–октябрь $K = 0.67$).

Результаты измерения содержания основного пигмента фитопланктона хлорофилла „а” показывают, что во все 3 года наблюдения в его сезонной динамике резко выражен весенний пик. Но в зависимости от характера весны, особенно световых и температурных условий, влияющих на вовлечение биогенных элементов в процессы фотосинтеза и роста водорослей, максимум содержания пигмента приурочен к более ранним или поздним срокам, а достигнутый при этом его уровень различен.

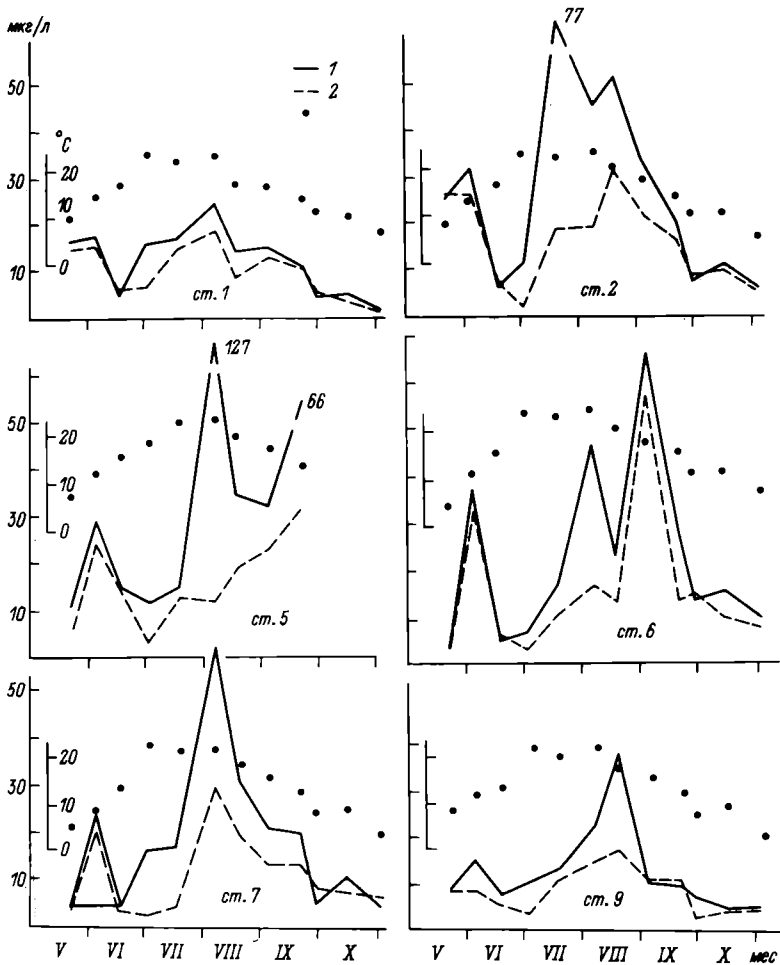


Рис. 3. Содержание хлорофилла в водохранилище в 1981 г.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

Прохладной весной 1980 г. весенний пик сформировался поздно, в конце мая—начале июня, при сравнительно невысоких концентрациях хлорофилла — 10–15 мкг/л в Главном плёсе и 20–25 мкг/л — в Волжском (рис. 2). Так же поздно отмечалось максимальное содержание хлорофилла холодной весной 1981 г., но из-за преобладания солнечной погоды оно было выше, чем в 1980 г., — 30–40 мкг/л (рис. 3). Ранней и теплой весной 1982 г. высокие концентрации пигмента (20–35 мкг/л) наблюдались уже в середине мая и оставались такими до второй половины июня (рис. 4). Максимум пигмента в Главном плёсе, в центре которого долго сохраняются холодные зимние воды [1], постоянно обнаруживался при более низкой температуре (7–13 °C), чем в Волжском (12–16°) (рис. 2–4), что отмечалось и прежде [10].

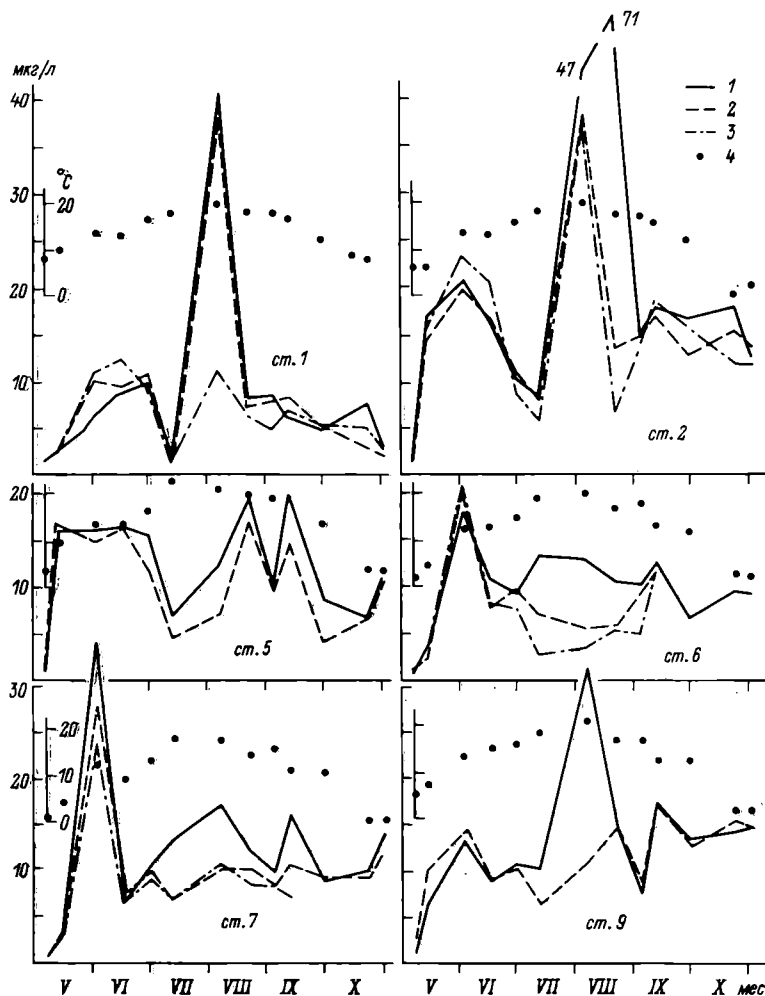


Рис. 4. Содержание хлорофилла в водохранилище в 1982 г.

1 — хлорофилл „а” в слое воды 0–2 м, мкг/л; 2 — то же в слое 2–6 м; 3 — то же в слое 6 м — дно; 4 — температура поверхности воды, °С.

Раннелетний минимум хлорофилла (2–5 мкг/л), характерный для периода смены весеннего сообщества водорослей на летнее, отчетливо прослеживается во все годы исследований во второй половине июня — начале июля (рис. 2–4).

Летний пик наиболее выражен при устойчивой погоде антициклонального характера. В 1981 г. при интенсивном поступлении солнечной радиации и прогреве воды до 23–25 °С концентрация хлорофилла в верхнем 2-метровом слое достигала 127 мкг/л (рис. 3). Такие высокие величины раньше не наблюдались. При ограниченном поступлении солнечной

Таблица 2

Частота встречаемости концентраций хлорофилла „а”
в Рыбинском водохранилище, % от общего числа данных

Концентрации, мкг/л	1980 г.		1981 г.		1982 г.	
	0–2 м	2 м–дно	0–2 м	2 м–дно	0–2 м	2 м–дно
Менее 5	28.6	35.5	13.2	17.6	12.8	23.4
5–10	32.5	31.6	17.6	28.0	32.0	35.3
10–20	33.7	30.3	33.8	38.3	47.5	36.2
20–30	3.9	1.3	14.3	10.3	1.3	3.4
30–50	1.3	1.3	13.3	2.9	5.1	1.7
Более 50	–	–	7.4	2.9	1.3	–

Таблица 3

Среднее за безледный период содержание хлорофилла „а”
в годы исследования, мкг/л

	Слой	Волжский плёс	Главный плёс
1980 г.	0–2 м	7.4±1.0	9.3±0.4
	2 м – дно	6.4±1.0	8.2±0.5
	0 – дно	6.7±0.4	8.6±0.4
1981 г.	0–2 м	14.4±2.3	18.2±1.8
	2 м – дно	9.4±1.1	11.7±1.1
	0 – дно	10.0±1.2	12.9±1.0
1982 г.	0–2 м	10.9±2.3	11.6±0.7
	2–6 м	8.9±1.5	9.5±0.6
	6 м – дно	7.0±1.0	6.8±0.6
	0 – дно	8.8±1.4	9.6±0.5

Таблица 4

Среднее за безледный период содержание хлорофилла „а”
для слоя 0–2 м, мкг/л

	Волжский плёс	Главный плёс	Литературный источник
1969 г.	7.4	4.1	[6]
1970 г.	5.6	3.4	[7]
1971 г.	7.9	6.7	[7]
1972 г.	15.6±1.5	10.0±1.0	[10]
1973 г.	16.0±1.7	8.6±0.6	[10]
1974 г.	9.4±1.4	7.6±0.6	[10]
1975 г.	12.4±1.6	6.2±0.4	[10]
1976 г.	14.5±2.5	8.3±0.7	[10]
1977 г.	10.1±2.0	6.6±0.3	[9]
1978 г.	7.7±1.0	7.9±0.7	[9]
1979 г.	11.1±1.4	10.9±0.8	[9]

радиации и усиленной ветровой деятельности в сочетании с повышенной водностью (июль — август 1980 г.) содержание хлорофилла летом возрастало незначительно.

Осенью увеличение концентраций хлорофилла отмечено только в 1980 г. (рис. 2), несмотря на то что световые и температурные условия не были особенно благоприятными для фитопланктона (табл. 1). Это можно объяснить обильным дождевым паводком во второй половине лета, обеспечивающим дополнительное поступление биогенных элементов с поверхностным притоком. Другой причиной могла быть слабая вегетация летнего фитопланктона, за счет которого значительно истощаются запасы питательных веществ в водоеме.

Наиболее часто встречаемые концентрации хлорофилла в годы исследований составили 10–20 мкг/л. В прохладном 1980 г. нередко отмечались величины до 10 мкг/л, а в теплом и солнечном 1981 г. в верхнем 2-метровом слое — выше 30 мкг/л (табл. 2).

Свойственный водохранилищу тип сезонной сукцессии фитопланктона с 2–3 подъемами биомассы (хлорофилла) характеризует его как водоем умеренно высокого трофического уровня [13]. Это подтверждается и средними за безледный период концентрациями хлорофилла, которые в 1980 и 1982 гг. были близки к верхнему пределу, типичными для мезотрофных водоемов, а в 1981 г. — для эвтрофных (табл. 3).

Выполненные в 1982 г. подробные наблюдения за распределением пигментов по глубине показали, что различия в содержании хлорофилла в отдельных слоях воды существенны в основном в периоды пиков вегетации фитопланктона. При этом весной повышенные концентрации хлорофилла часто наблюдались ниже 6-метрового горизонта, особенно на глубоких станциях Волжского плёса (14–16 м), а летом — в верхнем 2-метровом, реже 6-метровом слое (рис. 4).

В среднем за безледный период содержание хлорофилла в эвфотной зоне (0–2 м) несколько выше, чем в целом столбе воды (табл. 3). Это превышение практически одно и то же в обоих плёсах, несмотря на разную глубину их станций. Однако от года к году оно меняется и становится существенным при устойчивой солнечной и маловетреной погоде в течение вегетационного периода. В 1980 г. среднее содержание хлорофилла в слое 0–2 м по сравнению со всей толщей воды было выше на 8–10% для Главного и Волжского плёсов, в 1981 г. — на 29–31%, в 1982 г. — на 17–19%. Таким образом, в условиях продолжительной погоды антициклонального характера на общем фоне повышенного содержания хлорофилла происходит его концентрация в эвфотной зоне. Это способствует усиленному фотосинтезу и нарастанию биомассы фитопланктона в водоеме в такие годы, что подтверждается результатами непосредственных измерений 1981 г. ([8], а также см. наст. кн., с. 207–218).

Анализ данных, полученных для верхнего 2-метрового слоя (табл. 3), по которому имеются многолетние наблюдения (табл. 4), выявляет увеличение среднего уровня содержания хлорофилла по сравнению с предыдущими годами. Возрастание прослеживается, даже если ввести 30%-ную поправку на концентрирование фитопланктона в верхнем слое при солнечной штилевой погоде 1981 г. Особенно это заметно в Главном

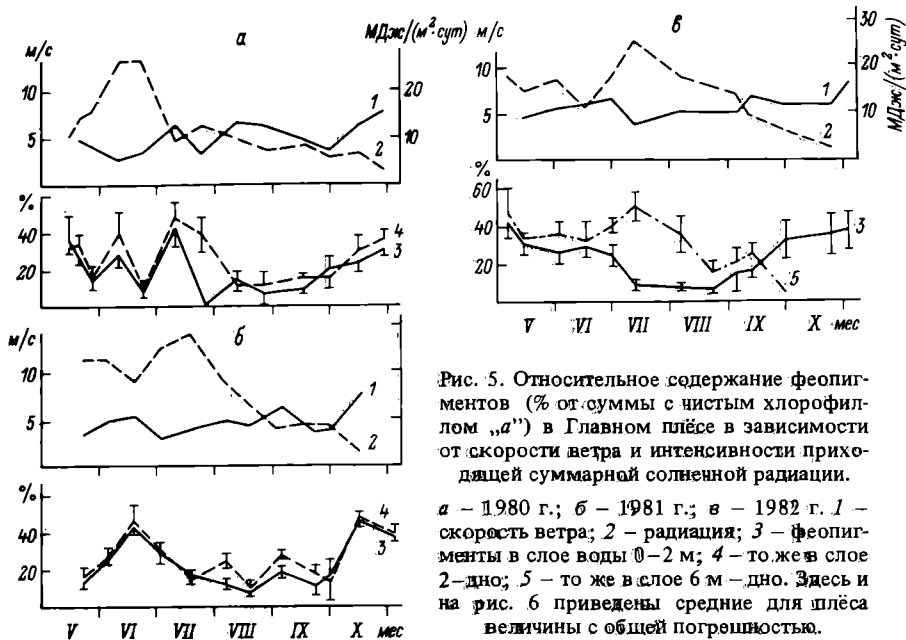


Рис. 5. Относительное содержание феопигментов (% от суммы с чистым хлорофиллом „а“) в Главном плёсе в зависимости от скорости ветра и интенсивности приходящей суммарной солнечной радиации.

а — 1980 г.; б — 1981 г.; в — 1982 г. 1 — скорость ветра; 2 — радиация; 3 — феопигменты в слое воды 0–2 м; 4 — то же в слое 2–дно; 5 — то же в слое 6 м–дно. Здесь и на рис. 6 приведены средние для плёса величины с общей погрешностью.

плёсе, который в течение всего периода 1980–1982 гг. отличается от Волжского более высоким содержанием пигмента. Наибольшее увеличение произошло в 1981 г. Этот год по выраженному антициклональному характеру погоды сходен с 1972 г., тоже характеризовавшимся резким возрастанием количества хлорофилла [10]. Однако в 1981 г. его средний уровень был вдвое выше и максимальным за весь период исследований с 1969 г. Таким образом, наметившаяся в 70-е годы тенденция возрастания трофии водохранилища, и особенно его центральной части, сохраняется.

Содержание продуктов превращения хлорофилла — феопигментов — в разные годы составляло от 1 до 8–13 мкг/л с наибольшими значениями при интенсивной вегетации фитопланктона, т. е. в периоды сезонных пиков хлорофилла (рис. 5), а также в 1981 г. в целом (табл. 5). В таких условиях наблюдается довольно тесная связь между концентрациями феопигментов и хлорофилла при коэффициентах корреляции в период весенних пиков 1980–1982 гг. — 0.55, 0.86, 0.76 соответственно, летнего 1981 г. — 0.68 и осеннего 1980 г. — 0.76.

Достаточно высокая корреляция между содержанием хлорофилла и феопигментов подчеркивает, что основным их источником служит фитопланктон. О том же свидетельствует небольшой по сравнению с абсолютным предел колебания относительного содержания феопигментов, составляющего обычно 20–30% от суммы с „чистым“ хлорофиллом „а“, независимо от степени развития водорослей. Исключения отмечаются в период раннелетнего минимума фитопланктона (содержание феопигментов повышается до 60–70%, особенно в нижних слоях воды), а также

Таблица 5

Среднее за безледный период содержание феопигментов

	Слой	Волжский плёс		Главный плёс	
		мкг/л	%	мкг/л	%
1980 г.	0–2 м	2.3±1.0	20±4	3.0±0.9	23±2
	2 м – дно	2.0±0.4	22±3	2.6±0.4	25±2
1981 г.	0–2 м	3.8±0.5	23±2	3.7±0.4	23±2
	2 м – дно	2.8±0.5	21±3	3.6±0.6	26±2
1982 г.	0–2 м	1.6±0.3	26±3	3.1±0.5	24±2
	2–6 м	1.7±0.2	23±4	2.7±0.3	29±2
	6 м – дно	1.9±0.4	27±3	2.6±0.4	33±3

Таблица 6

Среднее за безледный период отношение E_{480}/E_{664} , отн. ед.

	Слой	Волжский плёс	Главный плёс
1980 г.	0–2 м	1.29±0.10	1.20±0.04
	2 м – дно	1.23±0.07	1.18±0.04
1981 г.	0–2 м	0.93±0.03	1.03±0.03
	2 м – дно	1.00±0.03	1.09±0.03
1982 г.	0–2 м	1.01±0.02	1.14±0.04
	2–6 м	1.01±0.02	1.15±0.04
	6 м – дно	1.04±0.03	1.16±0.03

при массовой вегетации синезеленых (в эвфотной зоне оно ниже 10%). В этих условиях в особенности выражено действие факторов, регулирующих феофитинизацию хлорофилла (рис. 5). Ранним летом на фоне его небольших концентраций может быть ощутимым вклад частиц, принесенных весенним половодьем или поднятых из донных отложений. Возможна также феофитинизация хлорофилла в клетках водорослей в процессе их выедания зоопланктоном [15], который достигает к этому времени высокой численности [12]. Летом, при „цветении” воды синезелеными, приуроченном обычно к периоду ясной штилевой погоды, включается действие солнечной радиации, препятствующей накоплению феопроизводных хлорофилла в освещенном слое воды [10, 18]. Подтверждением служат данные 1982 г., которые показывают значительное различие содержания феопигментов в верхнем и придонном слоях воды в июле–августе (рис. 5). Возрастание процентного содержания феопигментов в придонном слое при небольших величинах в остальной толще воды летом отмечено в водохранилище и другими исследователями [5]. Среднее за безледный период содержание феопигментов в исследованные годы различалось мало (табл. 5) и близко к установленному прежде [9, 10].

О соотношении зеленых и желтых пигментов судили по отношению экстинкций в максимумах поглощения каротиноидов и хлорофилла, „а”

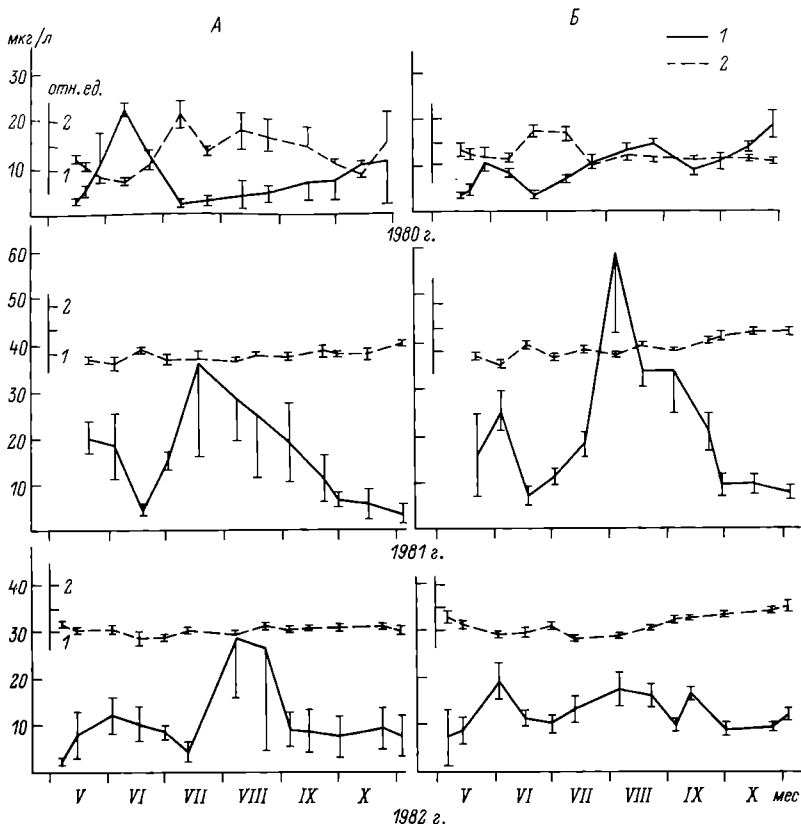


Рис. 6. Сезонный ход содержания хлорофилла и отношения E_{480}/E_{664} в Волжском (А) и Главном (Б) плёсах для слоя воды 0–2 м.

1 – хлорофилл „a“; 2 – E_{480}/E_{664} .

(E_{480}/E_{664}), которое применяется в подобных работах, основанных на спектрофотометрическом анализе общего экстракта планктона [10, 19, 20]. Величины этого отношения варьировали в пределах 0.7–2.2 при минимальных значениях во время весеннего и летнего пиков фитопланктона и наибольших – в период его раннелетнего минимума, а также осенью. В Главном плёсе общий уровень отношения, как правило, несколько выше, чем в Волжском (рис. 6). Вертикальные различия этого показателя не прослеживаются. Средние за безледный период 1980–1982 гг. величины отношения составили 0.9–1.3, из них наибольшие получены в 1980 г., минимальные – в 1981 г. (табл. 6). Если придерживаться мнения о том, что данный показатель отражает условия обеспеченности клеток фитопланктона азотом [20], то 1981 г. следует считать в этом отношении наиболее благоприятным. Последнее обстоятельство может быть связано с дополнительным поступлением азота за счет массового развития способных к азотфиксации видов синезеленых, особенно

выраженного в этом году. В целом же межгодовые различия средних величин отношения в обоих плёсах незначительны, как и отклонения этих величин от полученных ранее [10].

Таким образом, определения пигментов фитопланктона в Рыбинском водохранилище в 1980–1982 гг., охватывающие всю водную толщу от поверхности до дна, подтверждают увеличение в нем концентраций хлорофилла (данные предшествующих лет по верхнему 2-метровому слою воды). В верхнем слое существенное повышение содержания пигментов по сравнению со всей водной массой отмечено только при преобладании летом погоды антициклонального характера и обусловлено скоплением синезеленых водорослей, обильных в такие годы. Увеличение содержания хлорофилла в водохранилище происходит за счет нарастания количества фотосинтезирующего планктона. Об этом свидетельствует отсутствие направленных изменений доли феопроизводных хлорофилла в общем фонде зеленых пигментов, а также соотношения их содержания с таковыми каротиноидов.

Л и т е р а т у р а

1. Буторин Н. В., Курдина Т. Н., Бакастов С. С. Температура воды и грунтов Рыбинского водохранилища. Л., 1982.
2. Государственный водный кадастр. Горький, 1982. Т. 4, вып. 1–3.
3. Государственный водный кадастр. Горький, 1983. Т. 1, вып. 23.
4. Государственный водный кадастр. Горький, 1984. Т. 1, вып. 23.
5. Елизарова В. А. Предварительные данные о содержании некоторых продуктов распада хлорофилла в воде Рыбинского водохранилища // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1971. № 12.
6. Елизарова В. А. Состав и содержание растительных пигментов в водах Рыбинского водохранилища // Гидробиол. журн. 1973. Т. 9, № 2.
7. Елизарова В. А. Сезонная динамика и распределение пигментов фитопланктона в Рыбинском водохранилище // Биология и систематика низших организмов. Л., 1978.
8. Корнева Л. Г. Сравнительный анализ структуры и динамики фитопланктона Главного и Шекснинского плёсов Рыбинского водохранилища // Структура и функционирование пресноводных экосистем. Л., 1988.
9. Минеева Н. М., Пырина И. Л. Исследование пигментов фитопланктона Рыбинского водохранилища (1977–1979 гг.) // Биология и экология водных организмов. Л., 1986.
10. Пырина И. Л., Сигарева Л. Е. Содержание пигментов фитопланктона в Рыбинском водохранилище в различные по гидрометеорологическим условиям годы (1972–1976 гг.) // Биология и экология водных организмов. Л., 1976.
11. Пырина И. Л., Сметанин М. М. Об оценке средних для водоема значений количественных характеристик фитопланктона // Оценка погрешностей методов гидробиологических и ихтиологических исследований. Рыбинск, 1982.
12. Риввер И. К., Лебедева И. М., Овчинникова Н. К. Многолетняя динамика зоопланктона Рыбинского водохранилища // Экология водных организмов верховолжских водохранилищ. Л., 1982.
13. Трифонова И. С. Сезонная и основная сукцессия озерного фитопланктона // Гидробиол. журн. 1986. Т. 22, № 3.
14. Фомичев И. Ф., Литвинов А. С. Многолетние изменения составляющих водного баланса Рыбинского водохранилища и их влияние на водообмен и уровень // Вод. ресурсы. 1980. № 4.

15. Glooschenko W. A., Moore J. E., Vollenweider R. A. The seasonal cycle of pheopigments in Lake Ontario with particular emphasis on the role of zooplankton grazing // *Limnol., Oceanogr.* 1972. Vol. 17, N 4.
16. Lorenzen C. J., Jeffrey S. W. Determination of chlorophyll in seawater // *UNESCO technical papers in marine sciences* N 35. Paris, 1980.
17. Marker A. F. H., Nush E. A., Rai H., Riemann B. The measurement of photosynthetic pigments in freshwater and standartisation of methods: conclusions and recommendations // *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limbol.* 1980. H. 14.
18. Moreth C. M., Yentsch C. S. The role of chlorophyllase and light in the decomposition of chlorophyll from marine phytoplankton // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 1970. Vol. 4, N 3.
19. Talling J. F. The annual cycle of stratification and phytoplankton growth in Lake Victoria (East Africa) // *Intern. Rev. gesamt. Hydrobiol.* 1966. Vol. 51, N 4.
20. Watson R. A., Osborne P. L. An algal pigment ratio as an indicator of the nitrogen supply to phytoplankton in three Norpholk broads // *Freshwater Biol.* 1979. Vol. 9, N 6.

ИНТЕНСИВНОСТЬ РОСТА ФИТОПЛАНКТОНА В РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ В СВЯЗИ С НЕБОЛЬШИМИ ДОБАВКАМИ ФОСФОРА И АЗОТА

Возрастание промышленного производства, повсеместная интенсификация и химизация сельского хозяйства, концентрация населения, рост городов, расширение рекреационного использования водных ресурсов повышают приток в водоемы питательных веществ, включающихся в биохимические процессы. Цель настоящего исследования — выяснить влияние увеличения биогенной нагрузки на рост фитопланктона в Рыбинском водохранилище.

Реакцию природного фитопланктона на внесение биогенов выявляли методом биологических испытаний. Эксперименты проводили с мая по октябрь 1986 г. дважды в месяц в Волжском плёсе. Воду отбирали в глубоководной зоне с поверхности стандартной станции, фильтровали через планктонный газ № 39, чтобы удалить крупный зоопланктон, брали пробы на химический (табл. 1)¹ и биологический (табл. 2) анализы, вносили фосфатный фосфор, в форме $\text{KН}_2\text{PO}_4$ 50 мкг/л и нитратный азот в форме KNO_3 0.5 мг/л, пробы экспонировали 4 или 10 сут (табл. 1) в прибрежье с повышенной ветровой активностью на глубине 0.25 м в прозрачных плексигласовых цилиндрах емкостью 1.4 л.

Добавки выбраны близкими к средним уровням фосфатного фосфора и нитратного азота в Волжском плёсе [7] с учетом того, что в целом эти уровни достаточны для нормального развития планктонной альгофлоры [2, 21]. Добавки вносили по схеме полного факторного эксперимента ПФЭ-2² [4]. Матрица экспериментов имела следующий вид:

Факторы	NO_3	PO_4
Обозначения переменных	x_1	x_2
1	—	—
2	+	—
3	—	+
4	+	+

Примечание. „—“ — природное содержание элемента (нижний уровень), „+“ — природный уровень с добавкой элемента (верхний уровень).

Скорость роста выражали как число удвоений клеток в сутки [3]. Клетки считали до 360 шт. [5] в камере типа Учинская емкостью

¹ Искренне благодарны А. А. Былинкиной за руководство анализами.

Т а б л и ц а 1

Содержание P-PO₄, N-NO₃ и температура воды в прибрежье

Дата	P-PO ₄ , мкг/л	N-NO ₃ , мг/л	Температура, °C	
			начало опыта	конец опыта
15-19 V	17	1.00	13.8	11.4
29 V-2 VI	24	—	14.4	17.4
12-16 VI	≤1	0.38	22.2	17.6
10-14 VII	25	0.33	20.4	16.0
14-18 VIII	55	0.08	20.0	13.6
28 VIII-2 IX	70	0.06	12.4	11.4
11-15 IX	88	0.24	10.2	8.8
25-29 IX	78	0.26	5.4	2.2
20-30 X	36	0.37	2.4	2.2

Т а б л и ц а 2

Исходные показатели фитопланктона опытной воды

Дата	Численность				Хлорофилл „a“, мкг/л
	общая млн кл./л	% от общей			
		диатомо- вые	синезеле- ные	зеленые	
15 V	4.55	93	0	5	14.47
29 V	2.68	96	0	2	8.16
12 VI	21.26	20	66	13	25.45
10 VII	9.44	44	29	26	14.71
14 VIII	137.12	1	99	0	25.35
28 VIII	12.74	5	93	2	8.18
11 IX	1.86	28	60	11	3.38
25 IX	1.70	68	20	12	6.06
20 X	2.21	94	0	6	6.58

0.01 мл. Пигменты определяли стандартным спектрофотометрическим методом с расчетом концентраций по формулам Джефри и Хамфри [19]. Видовое разнообразие оценивали по показателю Маргалефа [23]. Факторный анализ выполнен с помощью ЭВМ „Мера-Камак”.¹ Номера вариантов в таблицах, куда сведены полученные данные, те же, что в матрице. В уравнениях регрессии (см. табл. 3-5) подчеркнуты статистически достоверные коэффициенты, которые выделены по критерию Стьюдента.

Результаты исследования показали, что на вносимые биогены фитопланктон и его группы реагировали неоднозначно (табл. 3).

Весной (май) планктонное сообщество почти целиком состояло из диатомовых и лишь несколько процентов приходилось на долю зеленых

¹ Выражаем свою признательность Э. В. Суховой за выполнение этой работы.

Т а б л и ц а 3

Скорость роста фитопланктона в опытах с добавками азота и фосфора, удвоенный/сут

Дата	Водоросли	Варианты				Уравнение регрессии, $y =$
		1	2	3	4	
15–19 V	Диатомовые	0.66	0.78	0.96	0.87	$0.82 + 0.01x_1 + 0.10x_2 - 0.05x_1x_2$
	Зеленые	0.58	0.54	1.18	1.06	$0.84 - 0.04x_1 + 0.28x_2 - 0.02x_1x_2$
	Фитоценоз	0.67	0.78	1.02	0.92	$0.85 + 0.04x_1 + 0.12x_2 - 0.05x_1x_2$
12–16 VI	Диатомовые	0.12	0.21	0.34	0.39	$0.26 + 0.04x_1 + 0.10x_2 - 0.01x_1x_2$
	Синезеленые	0.21	0.15	0.30	0.19	$0.36 - 0.04x_1 + 0.19x_2 - 0.01x_1x_2$
	Зеленые	0.34	0.60	0.73	0.58	$0.48 + 0.08x_1 + 0.29x_2 - 0.03x_1x_2$
10–14 VII	Фитоценоз	0.39	0.50	0.82	0.57	$0.38 + 0.001x_1 + 0.19x_2 - 0.01x_1x_2$
	Диатомовые	0.49	0.38	0.66	0.43	$0.49 - 0.09x_1 + 0.06x_2 - 0.03x_1x_2$
	Синезеленые	0.85	0.69	1.37	0.80	$0.93 - 0.18x_1 + 0.16x_2 - 0.10x_1x_2$
28 VIII–2 IX	Зеленые	0.80	0.89	1.03	0.90	$0.91 - 0.01x_1 + 0.06x_2 - 0.05x_1x_2$
	Фитоценоз	0.69	0.68	0.97	0.66	$0.75 - 0.08x_1 + 0.06x_2 - 0.08x_1x_2$
	Синезеленые	0.29	0.16	0.42	0.05	$0.23 - 0.13x_1 + 0.01x_2 - 0.06x_1x_2$
11–15 IX	Фитоценоз	0.37	0.28	0.45	0.15	$0.31 - 0.10x_1 - 0.01x_2 - 0.05x_1x_2$
	Диатомовые	0.75	0.78	0.58	0.56	$0.66 + 0.002x_1 - 0.10x_2 - 0.01x_1x_2$
	Синезеленые	0.45	0.52	0.29	0.01	$0.31 - 0.06x_1 - 0.17x_2 - 0.09x_1x_2$
25–29 IX	Фитоценоз	0.51	0.57	0.31	0.28	$0.42 + 0.01x_1 - 0.12x_2 - 0.02x_1x_2$
	Диатомовые	0.34	0.37	0.45	0.38	$0.38 - 0.01x_1 + 0.03x_2 - 0.02x_1x_2$
	Зеленые	-0.39	-0.08	0.33	0.15	$0.004 + 0.03x_1 + 0.24x_2 - 0.12x_1x_2$
20–30 X	Фитоценоз	0.24	0.28	0.31	0.27	$0.28 + 0.000x_1 + 0.02x_2 - 0.02x_1x_2$
	Диатомовые	0.15	0.19	0.16	0.20	$0.18 + 0.02x_1 + 0.004x_2 + 0.001x_1x_2$
	Зеленые	-0.15	-0.20	-0.14	-0.06	$0.17 + 0.02x_1 + 0.000x_2 - 0.000x_1x_2$
	Фитоценоз	0.15	0.18	0.15	0.18	

(табл. 2). Сначала доминировал один *Stephanodiscus hantzschii* Grun., потом вместе со *Skeletonema subsalsum* (A. Cl.) Bethge и *Melosira italica* (Ehr.) Kütz.

Добавка фосфора стимулировала рост всего состава фитопланктона и обеих групп, на что указывают положительные коэффициенты при x_2 . В литературе [21, 25, 26] приводятся разные концентрации (20–50 мкг/л) минерального фосфора, необходимые для наилучшего развития планктонных водорослей. Согласно этой градации, в мае достаточной была фоновая концентрация, составляющая в среднем 20 мкг/л. Между тем положительный отклик со стороны фитопланктона на добавку биогена свидетельствует о его недостатке, особенно для зеленых. Это согласуется с концепцией Роде [25] о их повышенной потребности в элементе по сравнению с диатомовыми. К. А. Гусева [2] фосфоролюбивую группу вообще не выделяет.

При внесении фосфора увеличивалось содержание хлорофилла (табл. 4). Причем в середине мая эффект был сильнее. Его ослабление в конце месяца связано с ухудшением физиологического состояния сообщества (табл. 2). Симптомом затухания физиологической активности является повышение пигментного индекса (E_{430}/E_{480}) (отношение экстинкций ацетонового экстракта пигментов при длинах волн 430 и 480 нм) и индикатора дефицита питания в среде [17] отношения c/a (хлорофилл „с”/хлорофилл „а”):

	E_{430}/E_{480}	c/a
19 мая	2.4	0.1
2 июня	2.7	0.2

Содержание нитратного азота в весенней воде намного превосходило потребности в нем диатомовых (0.01–0.4 мг/л) [2]. Возможно, именно из-за этого они значимо не реагировали на дополнительную дозу азота, которая не влияла и на зеленые водоросли, характеризующиеся повышенной к нему требовательностью — 2–5 мг/л [2].

В первую половину лета (до середины июля) доминирующий комплекс фитопланктона составляли *Phormidium* sp., *Anabaena lemmermannii* P. Richt., *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs, *Skeletonema subsalsum*, *Stephanodiscus incognitus* Kuzmin et Genkal. Массовое развитие синезеленых в июне, не характерное для водохранилища, обусловили высокая температура воды и длительная штилевая погода. Заметно увеличился вклад зеленых водорослей в общую численность (табл. 2).

К лету минеральный фосфор в водоеме практически исчерпывается, особенно в июне. Правда, клетки могут поделиться несколько раз даже при полном его отсутствии за счет внутриклеточного резерва [11, 13], который у *Diatoma elongatum* (Lyngb.) Ag., к примеру, превышает необходимое для роста содержание фосфора в 2.8 раза [20]. И все-таки концентрации ниже 4 мкг/л считаются признаком сильного фосфорного голодания планктона [13]. В нашем опыте обогащение фосфором интенсифицировало рост всех водорослей, особенно зеленых в июне и синезеленых в июле, а также повысило концентрацию хлорофилла (табл. 4).

Т а б л и ц а 4

Содержание хлорофилла „a” в опытах с добавками азота и фосфора, мкг/л

Дата	Вариант				Уравнение регрессии, $y =$
	1	2	3	4	
15–19 V	26.08	27.09	62.34	62.10	$44.4 + 0.19x_1 + 17.82x_2 - 0.31x_1x_2$
29 V–2 VI	16.24	22.58	40.27	28.64	$26.9 - 1.3x_1 + 7.5x_2 - 4.5x_1x_2$
12–16 VI	19.27	16.85	38.51	44.06	$29.7 + 0.8x_1 + 11.6x_2 + 1.99x_1x_2$
14–18 VIII*	9.54	13.36	6.65	11.10	$10.2 + 2.1x_1 - 1.3x_2 + 0.2x_1x_2$
28 VIII–2 IX	10.96	13.61	8.33	10.86	$10.9 + 1.3x_1 - 1.3x_2 - 0.03x_1x_2$
11–15 IX	9.52	7.23	7.13	6.58	$7.6 - 0.7x_1 - 0.8x_2 + 0.4x_1x_2$
25–29 IX	13.41	5.76	5.54	5.17	$7.5 - 2.0x_1 - 2.1x_2 + 1.8x_1x_2$
20–30 X	13.22	12.74	11.43	17.72	$13.8 + 1.4x_1 + 0.8x_2 + 1.7x_1x_2$

* По чистому хлорофиллу „a”.

Согласно Роде [25], одинаковую потребность в фосфоре имеют диатомовые и синезеленые.

Хотя фоновая концентрация нитратного азота к этому времени тоже упала в среднем до 0.36 мг/л, но она по-прежнему превышала потребность в нем диатомовых. В июне на введение азота их значимого ответа не последовало, а в июле эффект оказался отрицательным, судя по коэффициенту при x_1 . Весной такого не наблюдалось, несмотря на втрое большее содержание элемента в воде. Свою роль сыграло особое состояние покоя, в котором летом находится значительная масса диатомей.

Удобрение азотом также ингибировало рост синезеленых, которые пребывали в активной форме и теоретически острее диатомовых нуждались в элементе [2]. Но такая реакция синезеленых на добавку азота повторилась и позднее, в августе, при минимальном (в среднем 0.07 мг/л) содержании его в водоеме. Суть дела в том, что доминировал (85 % численности) *Aphanizomenon flos-aquae*. Отрицательное воздействие нитратов на азотфиксирующие водоросли известно по литературным данным [24]. Зеленые водоросли на подкормку азотом реагировали вспышкой роста, правда, менее интенсивной, чем при обогащении фосфором.

Во вторую половину биологического лета (до середины сентября) концентрация фосфора в районе работ повысилась в среднем до 70 мкг/л и снова стала выходить за пределы нужд синезеленых и диатомовых, определяющих в это время облик растительного планктона. Добавка элемента тормозила рост всего фитопланктона, и особенно синезеленых. Отрицательная реакция обнаружена и по хлорофиллу (табл. 4). Рост ингибировался также дополнительной дозой азота. Однако при этом в августе повысилось содержание пигмента (табл. 4). Его концентрация в клетках увеличилась до 0.0002 мкг. В подобных опытах содержание хлорофилла „a” является не столько индикатором роста водорослей, сколько насыщенности азотом клеток [15].

Осенью в планктоне традиционно царили диатомеи *Stephanodiscus binderanus* (Kütz.) Kriegl. и *Melosira islandica* O. Müll. Как установлено нами (см. наст. кн., с. 201), при температуре воды 2–5 °С в водохранилище растут, и то крайне медленно, только диатомовые, что подтверждают данные контрольного варианта настоящего исследования. Внесение как фосфора, так и азота не влияло на рост планктонного сообщества, но при температуре воды 5 °С обогащение фосфором благоприятствовало вегетации зеленых даже при высоком фоновом содержании элемента. Добавка биогенов в этот период снижала концентрацию хлорофилла (табл. 4), в том числе и внутриклеточную — с 0.0004 мкг (контроль) до 0.00013–0.00015 мкг (варианты).

По литературным данным [9, 14], наибольший эффект на интенсивность роста планктонных водорослей производит совместная добавка фосфора и азота, по нашим (табл. 3) — сильнее влиял один фосфор. Все коэффициенты при сочетании x_1, x_2 были недостоверными. Вполне вероятно, что биогены в сосудах расходуются еще до окончания опытов. В силу же специфики методики (отсутствие потенциального источника регенерированного азота — зоопланктона) возобновлялся только фосфор. Напомним, что в эпилимнионе регенерация фосфора осуществляется

с участием щелочной фосфатазы водорослей, УФ-лучей, освобождающих биоген из коллоидальных комплексов [12], и уникального фермента водных бактерий — экзо-5-нуклеотидазы, кстати, не ингибирующегося ортофосфатом в пределах его природных концентраций [8]. Следует упомянуть также и об обилии в совместных вариантах бактерий, которые, как известно, являются сильными конкурентами за потребление фосфора.

Сведения аутоэкологического характера, попутно полученные в настоящем исследовании, касаются массовых фитопланктонов и *Nitzschia acicularis* W. Sm. с численностью всего 71 тыс. кл./л (табл. 5). Этот организм привлек наше внимание принадлежностью к прогрессирующим формам планктона. За последние 15 лет он внедрился в пелагиаль оз. Байкал, где раньше отсутствовал, а сейчас дает вспышки до 4 млн. кл./л [6]. Для сопоставления укажем, что в Рыбинском водохранилище такую же плотность в кульминации сезонного цикла развития имеет *Stephanodiscus hantzschii*. При обогащении фитопланктона смесью азота, фосфора, ЭДТА и витаминов *Nitzschia acicularis* вытесняла *Melosira moniliformis* [16]. Она вошла в ведущую группировку фитопланктонов на загрязненном участке тундровой реки [1]. В наших опытах добавка фосфора стимулировала рост *Nitzschia acicularis*, причем в той же мере, что и рост одновременно вегетировавшего *Stephanodiscus hantzschii*, который относится к индикаторам трофности озер северной части умеренной зоны [22], и увеличение его содержания связывается с антропогенным эвтрофированием. Поэтому реакция *Nitzschia acicularis* свидетельствует о конкурентоспособности вида в отношении фосфора. Высказывается мнение [27], что это присуще всем фитопланктонам умеренных широт.

Обогащение воды как фосфором, так и азотом ингибировало рост *Aphanizomenon flos-aquae* даже при ничтожной (0.06 мг/л) фоновой концентрации азота и массовом развитии организма в конце августа. Снижение роста, биомассы, обилия гетероцист у *A. flos-aquae* при добавке азота наблюдалось и в планктоне ирландского оз. Лох-Ней [24], что объясняется возможным блокированием нитрогеназы.

В смешанных популяциях фитопланктона вегетацию разных видов могут лимитировать разные элементы [28]. Мы это наблюдали в октябре, но только как исключительный случай: рост *Melosira islandica* лимитировал фосфор, а *Stephanodiscus binderanus* — азот. Как правило, диатомеи откликались на добавку одного и того же элемента.

Введение дополнительного количества биогенов существенно не нарушало структуры фитопланктона. Видовое разнообразие, судя по показателю Маргалефа (табл. 6), несколько увеличилось только в июне и сентябре главным образом под влиянием азота. Возросла видовая насыщенность зеленых водорослей (табл. 7). Это вполне естественно, если принять во внимание их высокую конкурентоспособность по отношению к азоту [27]. В октябре добавка биогенов привела к снижению указанного показателя за счет диатомовых (табл. 6, 7). Руководящие комплексы остались прежними, лишь изредка пополнялись новым организмом. Например, в конце сентября благодаря добавочному фосфору статус доминанта приобрела *Fragilaria capucina* Desm.

Таблица 5

Скорость роста отдельных видов рыб в опытах с добавками азота и фосфора, удвоений/сут

Дата	Вид	Вариант				Уравнение регрессии, $y =$
		1	2	3	4	
15 V	<i>Stephanodiscus hantzschii</i>	0.62	0.73	1.01	0.88	$0.81 - 0.01x_1 + 0.14x_2 - 0.06x_1x_2$
	<i>Nitzschia acicularis</i>	1.34	1.21	1.54	1.48	$1.39 - 0.05x_1 + 0.12x_2 + 0.02x_1x_2$
10 VII	<i>Stephanodiscus hantzschii</i>	0.95	0.79	1.01	1.02	$0.94 - 0.04x_1 + 0.07x_2 + 0.04x_1x_2$
	<i>S. incognitus</i>	0.69	0.49	0.85	0.57	$0.65 - 0.12x_1 + 0.06x_2 - 0.02x_1x_2$
28 VIII	<i>Aphanizomenon flos-aquae</i>	0.13	0.03	0.01	-0.07	$0.02 - 0.05x_1 - 0.05x_2 + 0.003x_1x_2$
11 IX	<i>A. flos-aquae</i>	0.25	0.09	0.04	-0.24	$0.04 - 0.11x_1 - 0.13x_2 - 0.03x_1x_2$
	<i>Skeletonema subsalsum</i>	0.97	0.75	0.39	0.21	$0.58 - 0.10x_1 - 0.28x_2 + 0.01x_1x_2$
20 X	<i>S. binderanus</i>	0.12	0.17	0.11	0.14	$0.14 + 0.02x_1 - 0.01x_2 - 0.005x_1x_2$
	<i>Melosira islandica</i>	0.18	0.19	0.24	0.26	$0.22 + 0.01x_1 + 0.03x_2 + 0.003x_1x_2$

Таблица 6

Показатель видового разнообразия Маргалефа в опытах с добавками азота и фосфора

Варианты	Дата							
	19 V	2 VI	16 VI	14 VII	18 VIII	2 IX	15 IX	30 X
1	3.7	3.8	5.4	5.0	2.2	3.3	3.1	2.8
2	3.6	3.7	6.1	5.4	2.5	3.8	3.9	3.7
3	3.4	3.8	5.7	4.8	1.8	3.7	2.9	3.0
4	3.8	3.8	6.2	4.2	2.1	4.3	3.8	3.4
								1.8

Таблица 7

Видовая насыщенность основных групп водорослей в отдельных опытах с добавками азота и фосфора

Водоросли	16 VI				2 IX				15 IX				29 IX				30 X			
	1	2	4		1	2	4		1	2	4		1	2	4		1	2	4	
Диатомовые	12	13	12		7	9	10		10	12	11		11	13	12		12	9	10	
Синезеленые	8	8	7		5	4	5		3	4	3		2	2	2		2	0	1	
Зеленые	15	18	22		8	9	10		4	7	7		3	6	4		1	1	1	

Результаты проведенного исследования позволяют сделать следующее заключение. Добавка к воде Рыбинского водохранилища минерального фосфора (50 мкг/л) весной и ранним летом стимулирует рост фитопланктона, в разгар лета — ингибирует, поздней осенью — не изменяет. На протяжении всего вегетационного сезона на нее остро реагируют зеленые водоросли.

Эффект обогащения воды нитратным азотом (0.5 мг/л) проявляется в снижении темпа роста фитопланктона, если в его составе преобладает *Aphanizomenon flos-aquae*, и увеличении видового разнообразия зеленых водорослей после весенней и летней вспышек численности.

С возрастанием обеспеченности биогенными элементами в первую очередь усиливается вегетация массовых видов.

Л и т е р а т у р а

1. Гецен М. В. Проблема места и значения водорослей в сложении экосистем Крайнего Севера: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Л., 1987.
2. Гусева К. А. „Цветение” воды, его причины, прогноз и меры борьбы с ним // Тр. ВГБО. 1952. Т. 4.
3. Елизарова В. А. Некоторые данные о скорости размножения планктонных водорослей в прибрежье Рыбинского водохранилища // Гидробиологические характеристики водохранилищ волжского бассейна. Л., 1982.
4. Максимов В. Н., Федоров В. Д. Применение методов математического планирования эксперимента. М., 1969.
5. Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., 1975.
6. Поповская Г. И. Современное состояние и прогноз развития фитопланктона Байкала // V съезд ВГБО: Тез. докл. Тольятти, 1986. Ч. 1.
7. Разгулин С. М., Гапеева М. В., Литвинов А. С. Сезонная динамика и баланс биогенных элементов в Рыбинском водохранилище // Сб. науч. тр. Ярославского пед. ин-та. 1984. № 206.
8. Ammerman J. W., Azam F. Bacterial 5' nucleotidase in aquatic ecosystems: a novel mechanism of phosphorus regeneration // Science. 1985. Vol. 227, N 4692.
9. Carney H. J. Productivity, population growth and physiological responses to nutrient enrichments by phytoplankton of lake Titicaca, Peru — Bolivia // Verh. Intern. Vereinig. theor., angew. Limnol. 1984. Vol. 22, Pt 2.
10. Fogg G. E. Algal cultures and phytoplankton ecology. Madison, 1975.
11. Fogg G. E., Stewart W. D. P., Fay P., Walsby A. E. The blue-green algal. London; New York, 1973.
12. Francko D. A. Epilimnetic phosphorus cycling: influence of humic materials and iron on coexisting major mechanisms // Canad. J. Fish., Aquat. Sci. 1986. Vol. 43, N 2.
13. Gage M. A., Gorham E. Alkaline phosphatase activity and cellular phosphorus as an index of phosphorus status of phytoplankton in Minnesota lakes // Freshwater Biol. 1985. Vol. 15, N 2.
14. Ganf G. G. Influence of added nutrient on the seasonal of algal growth potential of Mt. Bold reservoir, South Australia // Austral. J. Mar., Freshwater Res. 1982. Vol. 33, N 3.
15. Golterman H. L. Algal bioassay and algal growth controlling factors in eutrophic shallow lakes // Hydrobiologia, 1983. Vol. 100.
16. Gonzales-Rodriguez E., Maestrini S., Valentin J., Rivera-Tenebaum D. Variation de la composition spécifique du phytoplancton de Cabo Frio cultivé en présence d'enrichissements différentiels // Oceanol. acta. 1985. Vol. 8, N 4.
17. Healey F. P., Hendzel L. L. Physiological indicators of nutrient deficiency in lake phytoplankton // Canad. J. Fish., Aquat. Sci. 1980. Vol. 37, N 3.

18. Jbanez M. S. R., Nakanishi M., Tezuka Y. The effect of nutrient enrichment on the natural phytoplankton community of lake Biwa maintained in glass bottles // Jap. J. Limnol. 1984. Vol. 45, N. 3.
19. Jeffrey S. W., Humphrey G. F. New spectrophotometric equations for determining chlorophylls a, b, c₁ and c₂ in higher plants, algae and natural phytoplankton // Biochem., Physiol. Pflanzen. 1975. Vol. 167.
20. Kilham S. S., Kott C. L., Tilman D. Phosphate and silicate for the lake Michigan diatom *Diatoma elongatum* // J. Great lakes res. 1977. Vol. 3, N 1–2.
21. Kuhl A. Phosphorus. Oxford, 1974.
22. Mechling J. A., Kilham S. S. Temperature effects of silicon limited growth of the lake Michigan diatom *Stephanodiscus minutus* (Bacillariophyceae) // J. Phycol. 1982. Vol. 18, N 2.
23. (Odum Yu.) Одум Ю. Основы экологии. М., 1975.
24. Riddolls A. Aspects of nitrogen fixation in Lough Neagh. II. Competition between *Aphanizomenon flos-aquae*, *Oscillatoria redekei* and *Oscillatoria agardhii* // Freshwater Biol. 1985. Vol. 15, N 3.
25. Rodhe W. Environmental requirements of fresh-water plankton algae // Symb. bot. upsal. 1948. Vol. 101.
26. Saraceni C. Il fabbisogno in fosforo e ferro nella coltura di the specie di diatomee planctoniche del lago Maggiore // Mem. Ist. ital. idrobiol. „Dott. M. Marchi”. 1966. Vol. 20.
27. Tilman D., Kiesling R., Sterner R., Kilham S., Johnson F. Green, bluegreen and diatom algae: taxonomic differences in competitive ability for phosphorus, silicon and nitrogen // Arch. Hydrobiol. 1986. Bd 106, N 4.
28. Viner A. B. Responses of a mixed phytoplankton population to nutrient enrichments of ammonia and phosphate and some associated ecological implications // Proc. Roy. Soc. London B. 1973. Vol. 183.

СКОРОСТЬ РОСТА ФИТОПЛАНКТОННОГО СООБЩЕСТВА И ОТДЕЛЬНЫХ ГРУПП ВОДОРΟΣЛЕЙ В РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

Сведения о скорости роста водорослей в планктоне Рыбинского водохранилища касаются главным образом массовых и наиболее часто встречаемых видов [2–5], давая представление об особенностях их биологии, сезонной динамике, вкладе в продукцию общей биомассы, прессе зоопланктона. Но для вопросов прогнозирования качества воды, построения математических моделей экосистемы, изучения связей между первичным и вторичным трофическими уровнями полезна информация об интенсивности роста всего фитопланктонного сообщества и определенных групп водорослей. Такая информация приводится в настоящем сообщении.

Скорость роста определяли еженедельно с 28 апреля по 4 ноября 1983 г. в экспериментах *in situ*, которые проводили в не зарастающем макрофитами побережье близ пос. Борок. Воду из поверхностного слоя, предварительно отфильтрованную от крупного зоопланктона через планктонный сачок с газом № 39, заливали в цилиндры (3 повторности) из прозрачного оргстекла емкостью 600 мл, с торцов закрытых мембранными фильтрами марки „Сынпор-2”. Цилиндры закрепляли в специальном приспособлении и экспонировали на глубине 25 см в течение 1 сут в апреле–сентябре, 2 — в октябре и 3 — в ноябре.

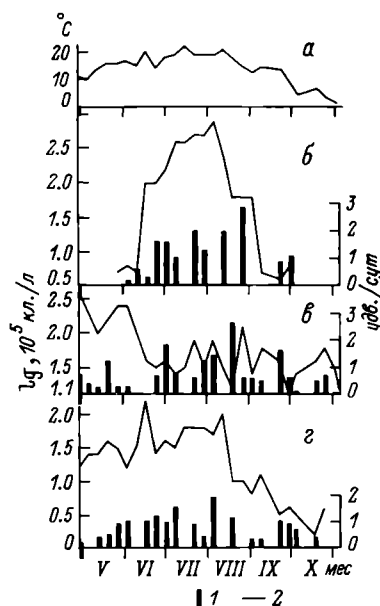
Скорость роста выражали как число удвоений клеток в сутки (удв./сут) и вычисляли по формуле

$$\frac{1}{\ln 2} \cdot \frac{\ln N_k - \ln N_0}{t},$$

где N_0 — численность клеток перед экспозицией, N_k — то же после экспозиции, t — время экспозиции, сут.

В подавляющем большинстве случаев N_k фитопланктона и группы диатомовых — средняя из 2 близких повторностей (различие в пределах 10–25 %), группы зеленых — средняя из 3 повторностей (различие не более 25 %), совокупности синезеленых — максимальная величина из 3 повторностей. Последнее обусловлено гибелью этих организмов в отдельных опытных сосудах при неблагоприятной метеорологической ситуации. Суточный P/B -коэффициент рассчитывали по приросту на единицу начальной биомассы. Клетки считали в камере типа Учинская емкостью 0.01 мл. Численность и биомассу определяли по принятой методике [7].

Сезонная динамика скорости роста (1) и численности (2) синезеленых (б), диатомовых (в) и зеленых (г) водорослей в зависимости от температуры воды, °C (а).



В начале и в конце каждого эксперимента отбирали 0.5 л воды для анализа видового состава, численности и биомассы прибрежного фитопланктона, измеряли температуру поверхностного слоя (см. рисунок, а). Прозрачность по диску Секки в период исследования составляла 0.5–1.1 м и только однажды, 9 июня, – 0.3 м.

Средняя за вегетационный сезон ($n=50$) биомасса равнялась $11.3 \pm \pm 2.1$ мг/л, численность – $38.3 \pm \pm 12.4$ млн кл./л, весной ($n=15$) – 16.3 ± 2.5 мг/л и 25.2 ± 3.5 млн кл./л, летом ($n=19$) – 11.9 ± 4.9 и $74.9 \pm \pm 31.2$, осенью ($n=16$) – $5.8 \pm \pm 0.8$ мг/л и 7.2 ± 2.4 млн кл./л соответственно. Основные группы водорослей – диатомовые и синезеленые. Первые господствовали весной и осенью, вторые – летом и только по численности (табл. 1). Вклад зеленых водорослей в общую численность и биомассу невелик, но они постоянно присутствовали в планктоне и поэтому также служили объектом нашего исследования.

Весной доминировали *Stephanodiscus hantzschii* Grun., *S. binderanus* (Kütz.) Kriegl., *Diatoma elongatum* (Lyngb.) Ag., *Melosira italica* (Ehr.) Kütz., *Asterionella formosa* Hass., летом – помимо *Stephanodiscus hantzschii* и *Melosira italica*, *Stephanodiscus incognitus* Kuzmin et Genkal, *Skeletonema subsalsum* (A. Cl.) Bethge, *Melosira granulata* (Ehr.) Ralfs, *Cyclotella meneghiniana* Kütz., *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs, осенью – *Stephanodiscus binderanus* и *Melosira islandica* O. Müll.

Скорость роста фитопланктонного сообщества (табл. 2) варьировала от 0.1 до 1.5 удв./сут, в среднем составляя 0.8 удв./сут. Отрицательные значения – артефакты, обусловленные погрешностями экспериментов.

Скорость роста менялась по сезонам: возрастала летом и затухала осенью. Охлаждение воды с 14 °C в сентябре до 6 °C в октябре и 2 °C в ноябре было сопряжено с последовательным торможением роста от 1.2 до 0.4 и 0.1 удв./сут. Летом сказывалось численное преобладание синезеленых, которые росли в 1.5 раза быстрее, чем диатомовые и зеленые (табл. 3).

Обращает на себя внимание довольно низкая величина исследуемого показателя весной (табл. 3). В это время года он может быть вдвое выше [3], так как в начале вегетационного сезона в прибрежном планктоне Волжского плёса почти безраздельно господствует *Stephanodiscus*

Таблица 1

Содержание отдельных групп водорослей в течение вегетационного сезона,
% от общей численности и общей биомассы фитопланктона

Сезон	Диаомовые		Синезеленые		Зеленые	
	численность	биомасса	численность	биомасса	численность	биомасса
Весна	80±3	95±1	6±2	0.5±0.4	12±2	3±0.6
Лето	15±4	44±6	71±5	34±7	13±3	16±3
Осень	75±6	95±2	16±6	2±1	6±1	1±0.4

Таблица 2

Скорость роста фитопланктонного сообщества, удв./сут

Дата	Скорость роста	Дата	Скорость роста	Дата	Скорость роста
28 IV	0.6	30 VI	1.1	1 IX	-0.4
5 V	0.5	7 VII	1.1	8 IX	0.9
12 V	0.3	14 VII	-0.6	22 IX	1.5
19 V	1.0	21 VII	1.4	29 IX	0.7
26 V	0.4	28 VII	1.1	4 X	0.1
2 VI	0.2	4 VIII	-0.8	18 X	0.4
9 VI	-0.4	11 VIII	1.1	25 X	0.5
16 VI	0.4	18 VIII	1.0	1 XI	0.1
23 VI	1.2	25 VIII	1.3	28 IV-1 XI	0.8

hantzschii. Скорость ее роста на стадии нарастания численности достигает 2.6 удв./сут [3]. В 1983 г. эксперименты начались при температуре воды 11.4 °С, когда содержание этих водорослей уменьшилось, а скорость роста ограничивалась десятыми долями удвоений в сутки (табл. 4).

Сопоставление интенсивности роста растительного планктона в Рыбинском водохранилище и в других водоемах возможно только по ее среднелетнему значению. Такие данные есть для олиготрофного канадского оз. Мемфремагог — 0.6 удв./сут [12] и для эвтрофного оз. Балатон — 2.9 удв./сут [13]. Мезотрофное Рыбинское водохранилище заняло промежуточное положение — 1.2 удв./сут (табл. 3).

Исследование на уровне групп водорослей показало, что самая быстрорастущая группа — синезеленые (см. рисунок). Диапазон колебания скорости ее роста от 3 удв./сут до отрицательных величин (см. рисунок, б). Последние получены поздней осенью, в октябре—ноябре, при температуре воды ниже 8 °С. В сентябре при 13 °С синезеленые еще росли, но вдвое медленнее, чем летом. Интересно, что при аналогичной численности (0.5 млн. кл./л) в первой половине июня группа давала всего 0.4 удв./сут, хотя вода была теплее (17 °С). В разгар лета, в июле—августе, при

Таблица 3

Скорость роста (K , удв./сут) и суточные P/B -коэффициенты фитопланктонного сообщества и отдельных групп водорослей

Группа водорослей	Весна		Лето		Осень		Вегетационный сезон	
	K	P/B	K	P/B	K	P/B	K	P/B
Диатомовые	0.52 ± 0.15	0.46 ± 0.17	1.19 ± 0.26	1.36 ± 0.52	0.58 ± 0.17	0.73 ± 0.28	0.8	0.85
Синезеленые	—	—	1.75 ± 0.23	1.11 ± 0.41	—	—	1.8	1.11
Зеленые	0.65 ± 0.13	0.97 ± 0.14	1.13 ± 0.18	1.82 ± 0.41	0.61 ± 0.12	0.87 ± 0.54	0.8	1.22
Весь состав фитопланктона	0.49 ± 0.10	0.42 ± 0.15	1.16 ± 0.05	1.00 ± 0.31	0.60 ± 0.19	0.69 ± 0.24	0.8	0.70

Примечание. Прочерк означает отсутствие группы.

Таблица 4

Численность и скорость роста весенней популяции
Stephanodiscus hantzschii в 1983 г.

Дата	Температура воды, °С	Численность, млн. кл./л	Скорость роста, удв./сут
28 IV	11.4	35.8	0.7
5 V	9.8	16.7	0.4
12 V	13.8	5.3	0.2
26 V	16.2	2.3	0.1

Таблица 5

Скорость роста некоторых водорослей в планктоне водохранилища
в разные годы, удв./сут

Вид	Число наблюдений	Время наблюдений	Скорость роста
<i>Stephanodiscus hantzschii</i>	4	V 1983	0.3
	3	V 1979	1.3
<i>S. incognitus</i>	2	VII 1983	1.6
	4	VII 1979	1.3
<i>S. binderanus</i>	5	IX, X 1983	0.8
	6	IX, X 1980	1.0
<i>Diatoma elongatum</i>	4	V 1983	1.0
	3	V 1979	1.2
<i>Skeletonema subsalsum</i>	6	VIII, IX 1983	1.6
	2	VIII, IX 1980	1.2
<i>Aphanizomenon flos-aquae</i>	2	VI, VII 1983	1.4
	1	VIII 1979	1.8

18–24 °С темп роста синезеленых был наиболее высок, чаще всего 1.5–2 удв./сут, и, что характерно, достаточно стабилен (коэффициент вариации 35).

Интенсивность роста группы диатомовых варьировала от 2.5 удв./сут до отрицательной величины (см. рисунок, в). Последняя зарегистрирована в конце весенней вспышки диатомовых в водохранилище, когда они в массе отмирают [1]. Повышенные значения исследуемого показателя приурочены к лету, но в отличие от синезеленых летом он сильно колебался (коэффициент вариации 62%). Диатомовые росли (хотя и довольно медленно) и при низких осенних температурах. В октябре при 4–7 °С они давали десятые доли удвоений в сутки, а в ноябре при 2 °С – сотые.

Амплитуда колебания и средняя за время вегетации скорость роста группы зеленых водорослей совпали с таковыми диатомовых (см. рисунок, г). Однако отрицательные значения приурочивались к осени,

когда вода остыла до 7 °С. Лето — период самого активного роста и этой группы.

Сходство скоростей роста зеленых и диатомовых водорослей (табл. 3) и существенная разница их содержания в планктоне (табл. 1) косвенным образом свидетельствуют о разной степени элиминации. Обладающие меньшими размерами зеленые водоросли, вероятно, больше потребляются зоопланктоном. Кроме того, мелкие клетки быстрее оседают.

Средние за время вегетации скорости: роста для групп (табл. 3) оказались ниже, чем для популяций. Подавляющее большинство диатомей в планктоне водохранилища растет со скоростью 1.0–1.5 удв./сут [3], а синезеленых — 2 удв./сут и больше [5]. Статистически достоверные данные настоящей работы, за исключением относящихся к *Stephanodiscus hantzschii*, мало отличались от полученных в предыдущие годы (табл. 5).

По итогам проведенного исследования среднесезонный суточный P/B -коэффициент фитопланктона находился между 0.4 и 1.0, максимум которого приходился на лето и среднее за вегетационный период 0.7 (табл. 3). Эти величины, а также присущие отдельным группам, укладываются в пределы показателя, характерного для естественных незагрязненных вод умеренных широт, прежде всего для озер и водоемов озерного типа, и варьирующего от 0.2 до 1.5 и редко превышающего 2 [8, 9].

По суточному P/B -коэффициенту на протяжении всего периода открытой воды, и особенно летом, выделялись зеленые водоросли, по средней же за время существования в планктоне скорости роста — синезеленые (табл. 3). Заметим, что под временем существования синезеленых подразумевали лето, хотя в небольшом количестве (менее 10 тыс. кл./л) они обнаруживались вплоть до ледостава (см. рисунок, б).

Из литературы [11] известны случаи резкого снижения P/B -коэффициента, рассчитанного по приросту фотосинтеза, во время „цветения” синезелеными. Одной из вероятных причин называют способность синезеленых увеличивать свою биомассу путем утилизации растворенного органического вещества. Это обстоятельство не должно влиять на коэффициент, рассчитываемый по приросту биомассы. Тем не менее у синезеленых он оказался ниже, чем у других групп.

По мнению некоторых исследователей [10], P/B -коэффициент связан отрицательной зависимостью с биомассой, если последняя определена по АТФ. Оценка же биомассы по объему клеток или по концентрации пигментов приводит к противоположному выводу. Наши данные, несмотря на то что биомасса вычислена объемным методом, свидетельствуют об отрицательной корреляции между указанными параметрами для всего состава фитопланктона, группы диатомовых и группы синезеленых. Теснота связи при этом, однако, слабая. Коэффициент парной корреляции равнялся соответственно -0.39 , -0.33 , -0.41 . В то же время P/B -коэффициент и биомасса зеленых водорослей коррелировали положительно с той же силой связи: $r = +0.40$. Последнее трудно объяснить только помехой отмерших клеток. Их доля среди зеленых водорослей в планктоне водохранилища невелика, в среднем 6% [6].

Таким образом, средняя за вегетационный сезон скорость роста в водохранилище фитопланктонного сообщества составляла 0.8 удв./сут. Диатомовые и зеленые в среднем росли с одинаковой интенсивностью, а синезеленые — вдвое быстрее (0.8 и 1.8 удв./сут соответственно). Наибольший темп роста всего состава планктонных водорослей и каждой из исследованных групп приурочен к лету, самый медленный — к осени. В осенний период зеленые и синезеленые прекращали рост при 7–8 °С, а диатомовые продолжали делиться даже при 2–4 °С. Значения суточного *P/B*-коэффициента и скорости роста оказались близкими для фитопланктонного сообщества и группы диатомовых. *P/B*-коэффициент синезеленых в 1.5 раза ниже, а зеленых — в 1.5 раза выше скорости роста этих групп.

Л и т е р а т у р а

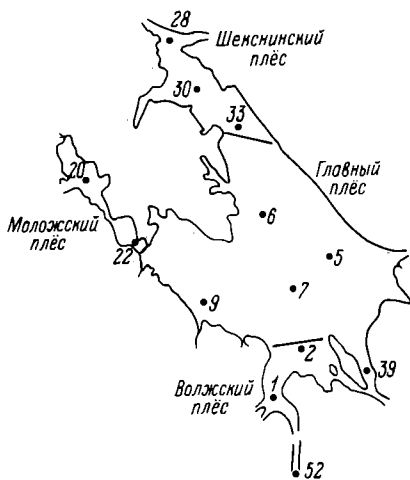
1. Елизарова В. А. О выживании летом весенних форм планктонных диатомей // Флора и растительность водоемов бассейна Верхней Волги. Рыбинск, 1979.
2. Елизарова В. А. Некоторые данные о скорости размножения фитопланктона в прибрежье Рыбинского водохранилища // Гидробиологические характеристики водохранилищ Волжского бассейна. Л., 1982.
3. Елизарова В. А. Скорость роста планктонных водорослей в прибрежье Рыбинского водохранилища // Биологическая продуктивность и качество воды Волги и ее водохранилищ. М., 1984.
4. Елизарова В. А. Продукция биомассы планктонных диатомовых водорослей в Рыбинском водохранилище // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1985. № 66.
5. Елизарова В. А. Интенсивность роста и продукция массовых планктонных синезеленых водорослей в Рыбинском водохранилище // Биология и экология водных организмов. Л., 1986.
6. Елизарова В. А. О содержании отмерших зеленых водорослей в планктоне Рыбинского водохранилища // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1986. № 70.
7. Кузьмин Г. В. Фитопланктон: Видовой состав и обилие // Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., 1975.
8. Михеева Т. М. Оценка продукционных возможностей единицы биомассы фитопланктона // Биологическая продуктивность эвтрофного озера. М., 1970.
9. Михеева Т. М. О показателях удельной активности фитопланктона и некоторых причинах, их определяющих // Гидробиол. журн. 1977. Т. 13, № 3.
10. Adiwilaga M. E., Amblard C., Devaux J. Théorie des successions écologiques et évolution structurale et métalolique d' un phytoplancton lacustre // Verh. Inter. Vereinig. theor. angew. Limnol. 1984. Vol. 22, pt. 2.
11. Bogaczewicz-Adamczak B. The structure and production of phytoplankton in lake Tinwald // Arch. Hydrobiol. Suppl. Algolog. studies. 1978. Bd 51, N 3.
12. Smith R. E. H., Kalf J. The effect of phosphorus limitation on algal growth rates: evidence from alkaline phosphatase // Canad. J. Fish., Aquat. Sci. 1981. Vol. 38, N 11.
13. Tóth L.-G. Numbers, biomass and production of algae smaller than 10 μ M in lake Balaton // Aquacult. Hung. 1982. Vol. 3.

ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ ФИТОПЛАНКТОНА
РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Основным продуцентом органического вещества в Рыбинском водохранилище является фитопланктон. Изучение его продукции было начато в 50-е годы, а с 1964 г. ведется регулярно. Полученные результаты опубликованы в серии работ, в том числе — обобщающих [15, 16]. Большинство определений фотосинтеза выполнено радиоуглеродным методом и направлено на оценку общего уровня первичной продукции водохранилища по данным для 6 стандартных станций Волжского и Главного плёсов.

Наши наблюдения, относящиеся к 1981–1982 гг., охватывают весь водоем. Волжский и Главный плёсы представляют интерес как объекты многолетних исследований; Шекснинский — как участок, испытывающий значительную антропогенную нагрузку, которая связана с интенсивным режимом судоходства и поступлением сточных вод г. Череповца; Моложский плёс, прилегающий к территории Дарвинского заповедника, может служить своего рода контролем, так как антропогенное воздействие на эту часть водохранилища наименьшее.

Сбор материалов проводился в период открытой воды с мая по октябрь ежемесячно на 13 станциях (рис. 1). Определение интенсивности фотосинтеза выполняли кислородной модификацией скляночного метода для пробы, отобранной интегрально из слоя 0–2 м, который охватывает большую часть эвфотной зоны. Деструкцию органического вещества в 1981 г. определяли для слоя 0–2 м, в 1982 г. — дополнительно для слоев 2–6 м и 6 м — дно. Склянки экспонировали 24 ч в палубном инкубаторе — баке с заборной проточной водой, располагая „светлые” на трех-четырёх глубинах: под поверхностью, 10–15, 20–25 и 50 см. Параллельно с помощью фотоинтегратора [11], установленного в баке на уровне склянок, проводили измерение энергии фотосинтетически активной радиации (ФАР). Интенсивность фотосинтеза рассчитывали по разнице содержания растворенного кислорода в „светлых” и „темных” склянках, принимая наибольшую из полученных величин за A_{\max} — максимальный фотосинтез, характерный для области светового насыщения, который использовали для вычисления первичной продукции под 1 м² (ΣA). Интегральную первичную продукцию рассчитывали на основании зависимости интенсивности фотосинтеза на заданных глубинах от энергии проникающей в воду суммарной солнечной радиации [12]. Облученность на глубинах, а также границу эвфотной зоны, оцениваемую



по проникновению в воду 1 % приходящей на поверхность суммарной солнечной радиации, получали по формуле Ф. Э. Арэ и Д. Н. Толстякова [1].

Интенсивность фотосинтеза фитопланктона в максимуме вертикального профиля на отдельных станциях изменялась от 0.1–0.6 до 4.6–8 мг O_2 /(л·сут). Анализ частоты встречаемости показывает, что в Волжском, Главном и Моложском плесах основная масса величин A_{max} ограничена 2 мг O_2 /(л·сут) (71–86 %), в Шекс-

нинском — 3 мг O_2 /(л·сут) (75 %). Интенсивность фотосинтеза в 1981 г. была выше, чем в 1982 г. Это связано с гидрометеорологическими особенностями лет наблюдения: более благоприятными условиями для развития и фотосинтезирующей деятельности фитопланктона в 1981 г. за счет высокой энергии солнечной радиации, значительного прогрева воды и преобладания штилевой погоды.

Максимальный фотосинтез отмечался в достаточно широком диапазоне ФАР. Весной ее величины составили в 1981 г. 0.19–0.54 МДж/(м²·ч), в 1982 г. — 0.12–0.29 МДж/(м²·ч). Такое различие связано с неодинаковым весенним поступлением солнечной энергии на поверхность водоема. В период с июня по сентябрь энергия ФАР в оба года была близкой — от 0.11–0.13 до 0.47–0.54 МДж/(м²·ч). В октябре ее величины составили в 1981 г. 0.04–0.18 МДж/(м²·ч), в 1982 г. — 0.02–0.10 МДж/(м²·ч). Весенняя и летняя облученность на глубине A_{max} соответствует насыщающей фотосинтез ФАР [13, 21]. Осенние ее значения, особенно в 1982 г., несколько ниже, по-видимому, их можно отнести к лимитирующим.

Эвфотная зона, как правило, ограничена глубинами 1.5–3.5 м в Шекснинском плесе и 2.5–4 м — в остальных участках. Компенсационная точка при интенсивно идущем фотосинтезе весной и летом приурочена к отметкам 2–3 м, осенью, когда фотосинтез лимитирован светом, расположена в верхнем метровом слое (рис. 2).

Основная масса органического вещества в Рыбинском водохранилище создается фитопланктоном в пределах 0–2 м. Процессы фотосинтеза могут распространяться до глубин 5–6, реже 7–8 м. Осенью мощность фотосинтезирующего слоя мала.

Интенсивность фотосинтеза фитопланктона Рыбинского водохранилища тесно связана с уровнем развития водорослей, оцениваемым по содержанию хлорофилла (рис. 3). Это отчасти объясняет сезонные изменения величин A_{max} , которые возрастают от весны к лету и значительно

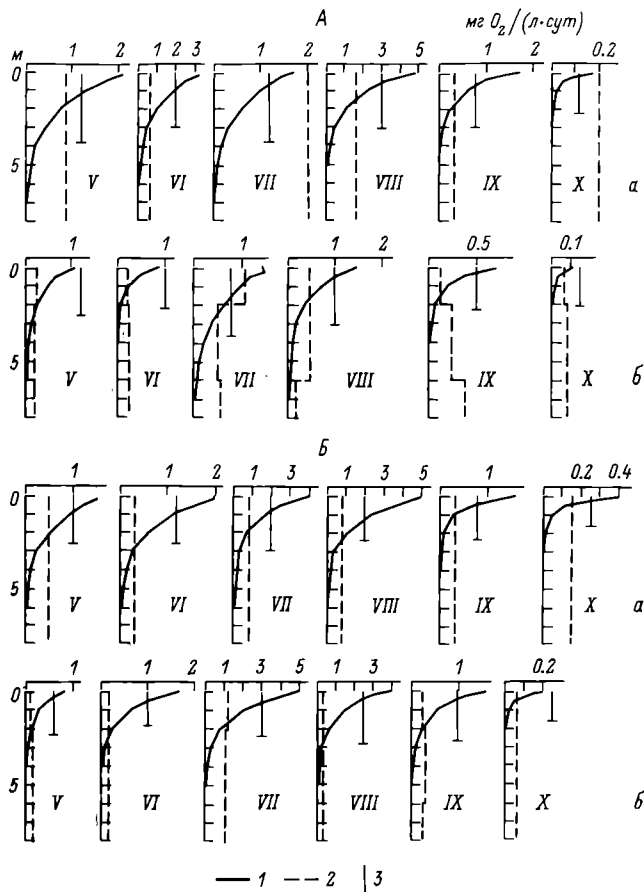


Рис. 2. Интенсивность фотосинтеза и разрушения ($\text{mg O}_2 / (\text{l} \cdot \text{сут})$) в Главном (А), Шекснинском (Б), Волжском (В) и Моложском (Г) плесах на глубинах.

а - 1981 г.; б - 1982 г. 1 - фотосинтез; 2 - разрушение; 3 - глубина эвфотной зоны.

снижаются осенью, а также их различия в плёсах (табл. 1). Шекснинский плёс выделяется наиболее высокими концентрацией пигмента [7] и интенсивностью фотосинтеза, Моложский - минимальными. Участки с повышенными интенсивностью фотосинтеза и концентрацией хлорофилла можно выделить в каждом плёсе: в Волжском - это район затопленного г. Молога (ст. 2), в Главном - приплотинный участок (ст. 39) и район с. Измайлова (ст. 5), в Шекснинском - участок ниже г. Череповца (ст. 28) [7].

В целом максимальный фотосинтез фитопланктона в Рыбинском водохранилище представлен величинами, характерными для слабоэвтрофных и эвтрофных вод [4].

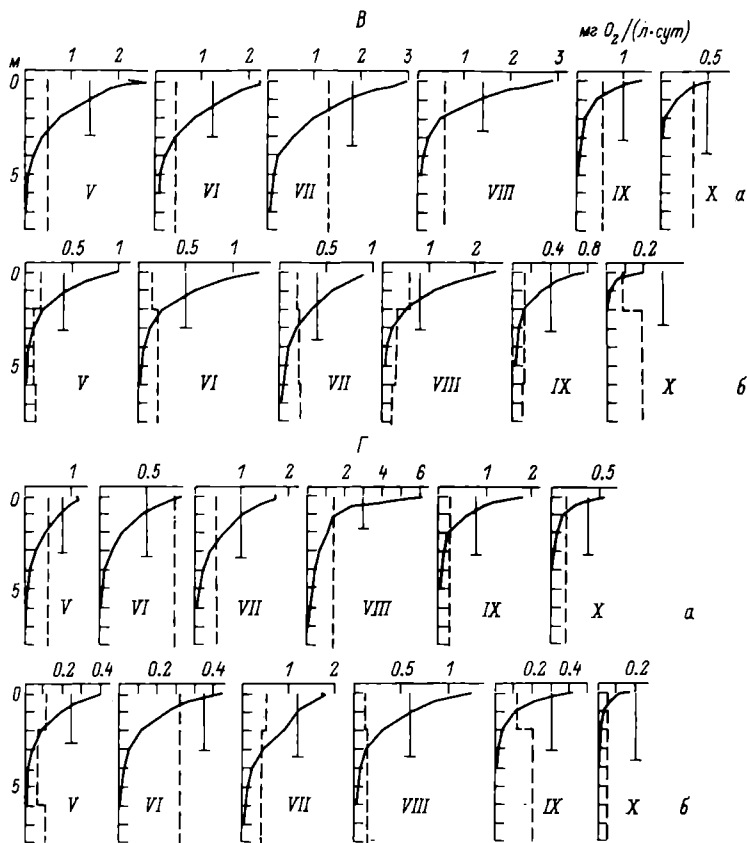


Рис. 2 (продолжение).

Интегральная первичная продукция под 1 м² составила в 1981 г. от 0.1–0.4 до 4–6 г O₂/(м²·сут), наиболее часто встречаемых – 2–4 г O₂/(м²·сут). В 1982 г. ее уровень несколько ниже: от 0.1 до 4 г O₂/(м²·сут) при модальных значениях около 1 г O₂/(м²·сут). Сезонные изменения и межгодовые различия первичной продукции полностью повторяют ход величин A_{\max} (табл. 2). Между этими 2 показателями отмечается тесная корреляционная связь, описываемая уравнением

$$\Sigma A = 0.04 + 1.02 A_{\max} \quad (n = 48, r = 0.92).$$

Величины коэффициента регрессии близки к средней прозрачности. Это соотношение считается характеристикой оптических свойств воды [18] и обсуждается для озер, во взвешенном веществе которых преобладает либо детритный, либо планктонный материал [3]. Рыбинское водохранилище, по-видимому, не относится к этому типу, так как преобладающая взвесь имеет терригенное происхождение и бедна

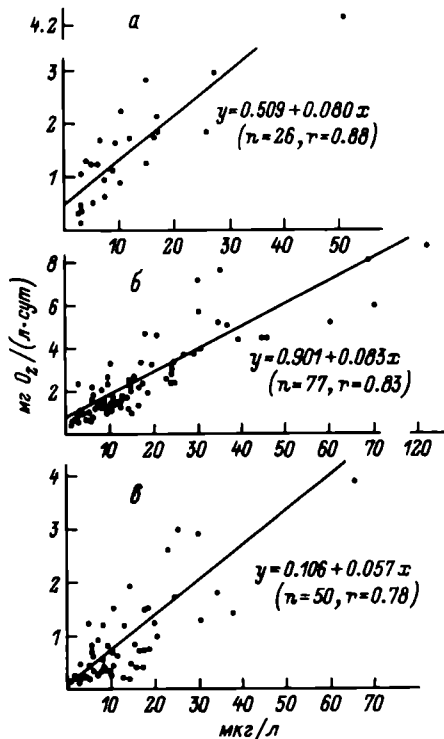


Рис. 3. Зависимость максимального фотосинтеза от содержания хлорофилла.

а — весна; б — лето; в — осень.

органическим веществом [16, 17]. Сходное количественное выражение для величин A_{max} и ΣA получено для Шекснинского водохранилища [7], в котором существуют аналогичные условия, формирующие подводный световой режим [17]. Прозрачность воды в обоих водохранилищах не связана с содержанием хлорофилла [7].

Средняя за безледный период первичная продукция фитопланктона составила $1.06\text{--}2.63 \text{ г } \text{O}_2 / (\text{м}^2 \cdot \text{сут})$ (табл. 3) или $220\text{--}554 \text{ г } \text{O}_2 / \text{м}^2$ за период открытой воды ($770\text{--}1939 \text{ ккал/м}^2$). В оба года повышенными величинами выделялся Шекснинский плёс, а самыми низкими — Моложский. Первичная продукция в Волжском и Главном плёсах — $287\text{--}418$ и $299\text{--}502 \text{ г } \text{O}_2 / \text{м}^2$ (или $86\text{--}125$ и $90\text{--}151 \text{ г С/м}^2$) — превышает среднюю многолетнюю — 84 г С/м^2 [14]. Величины, относящиеся к 1981 г., близки к приводимым для сходных по гидрометеорологическим условиям 1972 и 1973 гг. и хорошо совпадают с данными, полученными в 1981 г. с помощью радиоуглеродного метода [15]. Интегральная первичная продукция в водной толще, так же как и максимальный фотосинтез, характерна для слабозвтрофных и звтрофных вод [3].

Интенсивность фотосинтеза в единице объема воды обычно выше деструкции органического вещества, которая составила $0.01\text{--}2.8 \text{ мг } \text{O}_2 / (\text{л} \cdot \text{сут})$ для отдельных станций и $0.1\text{--}2.1 \text{ мг } \text{O}_2 / (\text{л} \cdot \text{сут})$ в среднем для плёсов (табл. 4). Скорость деструкции с глубиной практически

Т а б л и ц а 1

Интенсивность максимального фотосинтеза фитопланктона
в плёсах водохранилища, мг O_2 /(л·сут)

Срок наблюдения	Плётс			
	Волжский	Главный	Шекснинский	Моложский
1981 г.				
19–24 V	2.26±0.35	2.03±0.58	1.53±0.15	1.16±0.02
1–8 VI	2.23±1.0	3.20±0.51	2.02±0.42	0.86±0.24
29 VI–5 VII	2.98±0.84	1.71±0.33	3.93±0.96	1.72±0.25
3–8 VIII	2.95±0.74	5.16±1.03	4.98±1.07	6.25±1.74
1–7 IX	1.55±0.33	1.84±0.54	1.93±0.33	2.06±0.82
10–18 X	0.69±0.32	0.33±0.06	0.62±0.22	0.71±0.12
1982 г.				
11–18 V	1.11±0.39	1.13±0.49	0.88±0.01	0.42±0.11
11–20 VI	1.34±0.55	1.01±0.27	1.63±0.40	0.93±0.02
9–17 VII	0.91±0.30	1.48±0.31	4.52±1.63	1.78±0.14
18–26 VIII	2.50±1.74	1.57±0.20	3.60±0.81	1.32±0.20
9–16 IX	0.83±0.38	0.83±0.10	1.65±0.70	0.58±0.15
18–28 X	0.26±0.08	0.18±0.06	0.36±0.03	0.20±0.00

Т а б л и ц а 2

Первичная продукция фитопланктона в плёсах водохранилища,
г O_2 /(м²·сут)

Срок наблюдения	Плётс			
	Волжский	Главный	Шекснинский	Моложский
1981 г.				
19–24 V	3.17±0.17	3.55±0.32	1.89±0.12	1.44±0.04
1–8 VI	3.29±0.58	5.04±0.37	2.36±0.29	1.05±0.23
29 VI–5 VII	3.94±0.44	2.77±0.21	3.71±0.52	2.08±0.13
3–8 VIII	2.63±0.31	5.83±0.52	5.31±0.45	4.69±0.80
1–7 IX	1.11±0.09	1.60±0.25	1.28±0.06	1.33±0.20
10–18 X	0.43±0.07	0.09±0.01	0.20±0.03	0.35±0.02
1982 г.				
11–18 V	0.93±0.13	1.42±0.32	0.76±0.02	0.38±0.04
11–20 VI	1.33±0.24	0.71±0.06	1.35±0.11	0.52±0.08
9–17 VII	1.36±0.16	2.67±0.21	4.14±0.51	2.58±0.13
18–26 VIII	2.39±0.62	1.93±0.14	3.57±0.30	1.24±0.08
9–16 IX	0.64±0.11	0.55±0.04	1.37±0.27	0.26±0.03
18–28 X	0.07±0.01	0.04±0.01	0.07±0.01	0.09±0.01

Таблица 3

Средние за безледный период величины первичной продукции (ΣA) и деструкции органического вещества (ΣR) в плёсах водохранилища, г $O_2/(m^2 \cdot \text{сут})$

Плётс	Год	ΣA	ΣR	$\Sigma A/\Sigma R$
Волжский	1981	1.98 ± 0.13	2.46 ± 0.28	0.80
	1982	1.38 ± 0.12	0.77 ± 0.08	1.79
Главный	1981	2.38 ± 0.07	4.41 ± 0.34	0.54
	1982	1.44 ± 0.05	1.81 ± 0.14	0.80
Шекснинский	1981	2.63 ± 0.16	1.47 ± 0.10	1.79
	1982	1.65 ± 0.07	1.0 ± 0.08	1.65
Моложский	1981	1.43 ± 0.10	1.58 ± 0.30	0.90
	1982	1.06 ± 0.03	0.60 ± 0.08	1.77

не меняется, а отмечаемые по данным 1982 г. ее различия в исследованных слоях (рис. 2) недостоверны по критерию Стьюдента. Суммарная деструкция в расчете на всю водную толщу в 1981 г. изменялась от 0.47 до 12.8 г $O_2/(m^2 \cdot \text{сут})$, в 1982 г. — от 0.23 до 5.1 г $O_2/(m^2 \cdot \text{сут})$ (табл. 5).

Баланс органического вещества, оцениваемый по соотношению суммарной первичной продукции и деструкции $\Sigma A/\Sigma R$, меняется в течение сезона и неодинаков в различных участках водохранилища. В Главном плёсе в подавляющем большинстве случаев деструкционные процессы преобладают над продукционными и в среднем за сезон примерно наполовину удовлетворяются за счет фотосинтеза фитопланктона. Этот плёс характеризуется наибольшей средней глубиной по сравнению с речными — 6.2 м против 3.3—4.7 м. В Шекснинском плёсе в основном преобладают процессы новообразования органического вещества, в Волжском и Моложском — отношение $\Sigma A/\Sigma R$ меняется год от года: деструкция была выше первичной продукции в 1981 г. и ниже ее в 1982 г. (табл. 3).

Одни авторы [12] считают, что отрицательный баланс органического вещества ($\Sigma A/\Sigma R < 1$) типичен для большинства пресных водоемов и отражает соотношение аллохтонного и автохтонного органического вещества. Другие [5, 6] утверждают, что отрицательный баланс противоречит II закону термодинамики и вызван методическими погрешностями. По мнению третьих [2, 3], отношение $\Sigma A/\Sigma R$ характеризует трофический тип водоема, но зависит от его морфометрических особенностей. Полученные нами данные вполне согласуются с последней точкой зрения. Для участков со средней продуктивностью фитопланктона $\Sigma A/\Sigma R$ может быть ниже 1 (глубоководный Главный плёс) или меняться относительно 1 (Волжский и Моложский плёсы). В высокопродуктивном мелководном Шекснинском плёсе баланс органического вещества в воде устойчиво положительный. Выше было показано, что скорость деструкции одинакова во всей толще воды. В этой связи интересно проследить, как меняется соотношение величин фотосинтеза и деструкции с глубиной.

Таблица 4

Деструкция органического вещества в плёсах водохранилища,
 мг O_2 /(л·сут)

Срок наблюдения	Плёт			
	Волжский	Главный	Шекснинский	Моложский
1981 г.				
19–24 V	0.47±0.13	0.94±0.62	0.50±0.22	0.52±0.14
1–8 VI	0.44±0.05	0.56±0.14	0.35±0.05	0.81±0.27
29 VI–5 VII	1.46±0.36	2.09±0.26	0.77±0.06	0.48±0.08
3–8 VIII	0.57±0.14	1.47±0.30	0.82±0.09	1.42±0.80
1–7 IX	0.56±0.16	0.41±0.24	0.34±0.13	0.26±0.06
10–18 X	0.32±0.24	0.21±0.14	0.15±0.03	0.16±0.11
1982 г.				
11–18 V	0.18±0.05	0.24±0.11	0.07±0.05	0.08±0.06
11–20 VI	0.23±0.09	0.26±0.08	0.20±0.09	0.34±0.14
9–17 VII	0.18±0.06	1.12±0.18	1.14±0.16	0.51±0.03
18–26 VIII	0.59±0.30	0.43±0.10	0.22±0.08	0.18±0.01
9–16 IX	0.07±0.01	0.17±0.08	0.19±0.01	0.10±0.01
18–28 X	0.11±0.05	0.10±0.07	0.01±0.0	–

Таблица 5

Деструкция органического вещества в водной толще водохранилища,
 г O_2 /(м²·сут)

Срок наблюдения	Плёт			
	Волжский	Главный	Шекснинский	Моложский
1981 г.				
19–24 V	2.19±0.43	5.12±2.22	1.78±0.58	1.74±0.32
1–8 VI	2.18±0.27	3.55±0.69	1.24±0.16	2.74±0.65
28 VI–5 VII	6.35±1.38	12.78±1.14	2.76±0.16	1.59±0.21
3–8 VIII	2.54±0.46	8.22±1.20	2.17±0.23	4.62±1.85
1–7 IX	2.48±0.53	1.62±0.58	1.40±0.38	0.82±0.14
10–18 X	1.58±0.73	0.96±0.36	0.65±0.10	0.47±0.26
1982 г.				
11–18 V	0.54±0.12	1.22±0.25	0.47±0.10	0.24±0.08
11–20 VI	0.90±0.24	2.54±0.66	0.56±0.16	1.57±0.57
9–17 VII	0.96±0.16	5.06±0.61	4.05±0.53	1.51±0.11
18–26 VIII	1.73±0.30	2.40±0.34	0.89±0.10	0.43±0.09
9–16 IX	0.51±0.14	0.85±0.22	0.80±0.19	0.54±0.10
18–28 X	0.68±0.34	0.67±0.16	0.23±0.02	0.01±0.0

Таблица 6

Интенсивность дыхания (1) и эффективной продукции фитопланктона (2) в плёсах Рыбинского водохранилища,
г $O_2/(м^2 \cdot сут)$

Срок наблюдения	Плёс							
	Волжский		Главный		Шекснинский		Моложский	
	1	2	1	2	1	2	1	2
1981 г.								
19-24 V	0.86	2.31	1.22	2.33	0.52	1.32	0.37	1.07
1-8 VI	0.79	2.50	1.72	3.32	0.74	1.62	0.23	0.82
29 VI-5 VII	0.58	3.36	0.51	2.26	1.36	2.35	0.38	1.70
3-8 VIII	0.91	1.72	1.65	4.18	1.10	4.21	1.26	3.43
1-7 IX	0.69	0.42	0.90	0.70	0.65	0.63	0.39	0.94
10-18 X	0.32	0.11	0.14	-0.05	0.18	0.02	0.16	0.19
1982 г.								
11-18 V	0.11	0.82	0.58	0.84	0.31	0.45	0.10	0.28
11-20 VI	0.26	1.07	0.64	0.07	0.41	0.94	0.30	0.22
9-17 VII	0.45	0.91	0.50	2.26	1.60	2.54	0.53	2.05
18-26 VIII	0.67	1.72	0.82	1.11	1.10	2.47	0.40	0.84
9-16 IX	0.28	0.36	0.39	0.16	0.31	1.06	0.18	0.08
18-28 X	0.10	-0.03	0.11	-0.07	0.13	-0.06	0.06	0.03

В слое максимального фотосинтеза (0–2 м) отношение A/R изменялось в широком диапазоне (0.1–7.8), в слое 2–6 м – в более узком (0.1–0.7), глубже 6 м – ощутимы лишь процессы деструкции. Величина A/R для всего столба воды тесно связана с соотношением фотосинтеза и деструкции в верхнем 2-метровом слое. Эта зависимость описывается уравнением

$$\Sigma A / \Sigma R = 0.01 + 0.49 (A/R)_{0-2 \text{ м}} \quad (n = 47, r = 0.96),$$

из которого следует, что $\Sigma A / \Sigma R = 1$, когда $(A/R)_{0-2 \text{ м}} = 2$. Глубина компенсационной точки при этом составляет 1.6–1.8 м в речных плёсах и около 2 м в Главном (рис. 2). При положительном балансе органического вещества компенсационная точка расположена ниже этих отметок, при отрицательном – выше.

Для осуществления балансовых расчетов важно сопоставить характеристики различных этапов продукционного процесса. По отношению к фитопланктону речь идет о его эффективной продукции – валовому фотосинтезу за вычетом трат на собственный обмен, или дыхательных потерь [2, 4]. Они могут составлять значительную долю от общего расхода первичной продукции в водоеме [20], но их непосредственное определение затруднено необходимостью полного разделения фито-, зоо- и бактериопланктона. Одним из подходов к решению данной задачи является расчетная оценка темнового дыхания фитопланктона, при которой оно принимается равным некоторой доле от максимального фотосинтеза. На основании анализа литературных данных [8–10] мы приняли эту долю равной 10% от A_{\max} . Вычисленное таким путем потребление кислорода фитопланктоном Рыбинского водохранилища изменялось от 0.01 до 0.88 мг $O_2/(л \cdot \text{сут})$, при этом 70% величин не превышали 0.2 мг $O_2/(л \cdot \text{сут})$. Потребление кислорода в расчете на всю водную толщу составило от 0.1 до 1.7 г $O_2/(м^2 \cdot \text{сут})$ (табл. 6) или в среднем за годы наблюдения 28–34% от суммарной деструкции органического вещества в Волжском, Главном и Моложском плёсах и 42–55% – в Шекснинском. Эффективная продукция фитопланктона при этом изменялась от отрицательных значений до 4.2 г $O_2/(м^2 \cdot \text{сут})$, составляя в большинстве случаев 60–80% от валовой первичной продукции (табл. 6), что совпадает с величинами, полученными для других пресных водоемов [10, 19].

Количественное соотношение дыхания фитопланктона и валовой первичной продукции в Рыбинском водохранилище описывается уравнением

$$\Sigma R_{\phi} = 0.17 + 0.25 \Sigma A \quad (n = 48, r = 0.89).$$

Следует отметить, что близкое соотношение получается при расчетах по формуле, приведенной в работе [19]:

$$\Sigma R_{\phi} = \frac{\Sigma A (1 - K_2)}{K_2} \quad \text{при } K_2 = 0.8, \quad \Sigma R_{\phi} = 0.25 \Sigma A.$$

Таким образом, интенсивность фотосинтеза фитопланктона в единице объема воды и под единицей поверхности характеризует Рыбинское водохранилище как слабозвтрофный водоем. Это соответствует оценке его современного трофического состояния по уровню содержания хлорофилла [7]. Повышенной первичной продукцией и ее преобладанием над процессами деструкции выделяется подверженный наибольшему антропогенному воздействию Шекснинский плёс. Значительная часть образованного в процессе фотосинтеза органического вещества тратится на дыхание фитопланктона.

Л и т е р а т у р а

1. Арз Ф. Э., Толстяков Д. Н. О проникновении солнечной радиации в воду // Метеорология и гидрология. 1969. № 6.
2. Бульон В. В. Первичная продукция планктона внутренних водоемов. Л., 1983.
3. Бульон В. В. Закономерности первичной продукции в лимнических экосистемах: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Л., 1985.
4. Винберг Г. Г. Первичная продукция водоемов. Минск, 1960.
5. Гольд В. М., Гольд З. Г., Попельницкая И. М. О причинах нарушения второго закона термодинамики в водных экосистемах // Крутоворот вещества и энергии в водоемах: Тез. докл. Иркутск, 1985. Вып. 7.
6. Константинов А. С. О критериях оценки состояния пресноводных экосистем в условиях комплексного использования водоемов // Гидробиол. журн. 1983. Т. 19, № 1.
7. Минеева Н. М. Закономерности формирования первичной продукции фитопланктона водоемов разного типа: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1987.
8. Обозначения, единицы измерения и эквиваленты, встречаемые при изучении продуктивности пресных вод. Л., 1972.
9. Попельницкая И. М., Гольд В. М., Гольд З. Г., Мучкина Е. Я. Сравнительная оценка двух способов расчета дыхания фитопланктона // Комплексные исследования экосистем бассейна р. Енисей. Красноярск, 1985.
10. Приймаченко А. Д. Фитопланктон и первичная продукция Днестра и днестровских водохранилищ. Киев, 1981.
11. Пырина И. Л. Подводный фотоинтегратор // Гидробиол. журн. 1965. Т. 1, № 2.
12. Пырина И. Л. Определение первичной продукции фитопланктона по максимальному фотосинтезу, суммарной солнечной радиации и прозрачности воды // Гидробиол. журн. 1979. Т. 15, № 6.
13. Пырина И. Л., Рутковская В. А. Зависимость интенсивности фотосинтеза волжского фитопланктона от проникающей в воду суммарной солнечной радиации // Биологические продукционные процессы в бассейне Волги. Л., 1976.
14. Романенко В. И. Первичная продукция органического вещества в процессе фотосинтеза в каскаде волжских водохранилищ // Биологическая продуктивность и качество воды Волги и ее водохранилищ. М., 1984.
15. Романенко В. И. Микробиологические процессы деструкции органического вещества во внутренних водоемах. Л., 1985.
16. Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л., 1972.
17. Скопинцев Б. А., Бакулина А. Г., Кузнецова Н. С. Органическое вещество в водах Рыбинского и Шекснинского водохранилищ, Белого и Сиверского озер в многоводные 1965 и 1966 гг. // Абиотические факторы биологического круговорота в водоемах. Л., 1971.

18. Трифонова И. С. Состав и продуктивность фитопланктона разнотипных озер Карельского перешейка. Л., 1979.
19. Экологическая система нарочанских озер, Минск, 1985.
20. Tilzer M. M. Estimation of phytoplankton loss rates from daily photosynthetic rates and observed biomass changes in Lake Constance // J. Plankton Res. 1984. Vol. 6, N 2.
21. Westlake D. F., Adams M. S., Bindloss M. E. etc. Primary production // The Functioning of Freshwater Ecosystems. Cambridge, 1980. N 22.

**МОРФОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА
НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА
STEPHANODISCUS EHR.**

Форма и структура панциря имеют основное значение в систематике диатомовых водорослей [7].

В последние годы на основе световой и трансмиссионной электронной микроскопии был описан ряд новых мелкоклеточных видов этого рода [3–5]. Литературные данные по их изучению в СЭМ отсутствуют и настоящая работа восполняет этот пробел.

Материалом послужили количественные и качественные пробы фитопланктона, собранные авторами на Рыбинском водохранилище в 1982 г. Коллегами были также предоставлены пробы из других водоемов: Чебоксарского (А. Г. Охупкин) и Куйбышевского (Г. В. Кузьмин) водохранилищ, озер Байкал (Г. И. Поповская) и Плещеево (И. М. Балонов), за что приносим им свою благодарность. В отдельных случаях кроме СЭМ использовался ТЭМ. Материал обработан методами вариационной статистики и факторного анализа.

Stephanodiscus triporus Genkal et Kuzmin был описан на основе изучения в ТЭМ [4]. Изучение популяций этого вида из разных водоемов показало, что встречается он в нескольких формах (крупноклеточная, мелкоклеточная нежно- и грубоструктурная), различающихся не только по общему абрису створки, но и по количественным признакам (табл. 1).

Хотя лимиты признаков у крупно- и мелкоклеточной форм перекрываются, средние арифметические отличаются весьма существенно, что послужило основанием для предположения об их таксономической самостоятельности. Если использовать „правило 75%”, предложенное Майром [19] для выделения подвидов, то по ряду признаков вычисленные коэффициенты (табл. 2) превышают таковой, принятый для внутривидового различия (1.28). Однако принять определенное решение о таксономической самостоятельности выделенных форм трудно, так как не по всем признакам показатели превышают 1.28. Чтобы окончательно решить этот вопрос, результаты измерений элементов створки были представлены в координатах первых 2 главных компонент (рис. 1 а–в). Использование данного метода удобно для классификационных построений, поскольку при этом все параметры учитываются одновременно, а его графическая интерпретация весьма наглядна и проста. Отметим, что во всех 3 случаях на первую компоненту приходилась большая часть общей дисперсии (62–85%) и все использованные признаки вносили в нее приблизительно равный вклад. Первый признак характеризует

Таблица 1

Статистические характеристики популяций *S. triporus*

Элемент	Лимит	$M \pm m$	σ	CV	n
---------	-------	-----------	----------	------	-----

Чебоксарское водохранилище, июнь 1978 г.

крупноклеточная форма

Диаметр створки, мкм	5.8–11.4	8.3 ± 0.1	1.1	13	34
Число штрихов в 10 мкм*	14–20	16.7 ± 0.2	1.4	8	34
Число штрихов в 10 мкм**	11–15	13.3 ± 0.1	0.9	7	34
Число ареол в 1 мкм штриха**	2.8–4.1	3.6 ± 0.0	0.3	9	34
Число ареол на конце штриха	2–3	2.1 ± 0.0	0.3	16	34

мелкоклеточная нежноструктурная форма

Диаметр створки, мкм	4.5–7.1	5.3 ± 0.1	0.6	11	37
Число штрихов в 10 мкм*	15–25	20.6 ± 0.5	3.1	15	37
Число штрихов в 10 мкм**	8–19	16.7 ± 0.4	2.5	15	37
Число ареол в 1 мкм штриха**	2.6–5.0	4.2 ± 0.1	0.6	15	37
Число ареол на конце штриха	2–3	2.0 ± 0.0	0.1	8	37
Число краевых подпертых выростов	6–9	7.5 ± 0.1	0.8	11	22

Чебоксарское водохранилище, июнь 1979 г.

крупноклеточная форма

Диаметр створки, мкм	6.6–12.1	9.0 ± 0.2	1.4	15	35
Число штрихов в 10 мкм*	14–18	15.4 ± 0.2	1.3	8	35
Число штрихов в 10 мкм**	12–18	12.6 ± 0.0	1.0	7	35
Число ареол в 1 мкм штриха**	3.4–5.5	3.3 ± 0.0	0.3	11	35
Число ареол на конце штриха	2	2.0 ± 0.0	0.0	0	35

мелкоклеточная нежноструктурная форма

Диаметр створки, мкм	5.1–8.7	5.6 ± 0.1	0.6	12	30
Число штрихов в 10 мкм*	14–25	20.1 ± 0.6	3.3	16	30
Число штрихов в 10 мкм**	12–18	16.1 ± 0.3	1.6	10	30
Число ареол в 1 мкм штриха**	3.4–5.5	4.5 ± 0.0	0.5	11	30
Число ареол на конце штриха	2	2.0 ± 0.0	0.0	0	30
Число краевых подпертых выростов	5.–12	6.8 ± 0.2	1.2	17	28

Рыбинское водохранилище, сентябрь 1982 г.

крупноклеточная форма

Диаметр створки, мкм	9.2–10.6	10.0 ± 0.0	0.3	3	28
Число штрихов в 10 мкм*	14–16	14.2 ± 0.1	0.7	4	28
Число штрихов в 10 мкм**	11–13	12.1 ± 0.0	0.5	4	28
Число ареол в 1 мкм штриха**	3.0–4.1	3.6 ± 0.0	0.2	7	28
Число ареол на конце штриха	2–3	2.7 ± 0.0	0.4	14	28

Таблица 1 (продолжение)

Элемент	Лимит	$M \pm m$	σ	CV	n
мелкоклеточная грубоструктурная форма					
Диаметр створки, мкм	3.9–6.3	4.9 ± 0.0	0.5	11	31
Число штрихов в 10 мкм*	15–25	19.1 ± 0.4	2.2	11	31
Число штрихов в 10 мкм**	12–18	15.0 ± 0.2	1.4	9	31
Число ареол в 1 мкм штриха**	3.0–5.6	3.9 ± 0.1	0.6	15	31
Число ареол на конце штриха	2	2.0 ± 0.0	0.0	0	31

Примечание. Здесь и в табл. 3, 4, 6: M – среднее арифметическое, m – ошибка среднеарифметической, σ – среднее квадратичное отклонение, CV – коэффициент вариации, n – объем выборки.

* При подсчете использовались общепринятые методы [9].

** При подсчете использовались методы, предложенные нами ранее [1. 2].

Таблица 2

Коэффициент различия между крупно- и мелкоклеточными формами для изученных популяций *Stephanodiscus triporus*

Элемент	Чебоксарское водохранилище		Рыбинское водохранилище
	1978 г.	1979 г.	1982 г.
Диаметр створки, мкм	1.76	1.70	6.37
Число штрихов в 10 мкм	1.00	1.34	1.52
Число ареол в 1 мкм штриха	0.66	1.50	0.37
Число ареол на конце штриха	0.25	0.0	1.75

диаметр створки, второй-пятый – относятся к ареолярному штриху, поэтому условно компоненту можно назвать „размерно-штриховой”. Что касается второй компоненты, то она учитывала от 9 до 23 % общей изменчивости. Основная доля в ней приходится на число штрихов и ареол в 1 мкм, поэтому ее условно можно назвать „штриховой”. Во всех изученных популяциях можно выделить по 2 класса точек, принадлежащих к крупно- и мелкоклеточной формам. Более четко они отграничены на рис. 1, б, в. Что касается первой популяции, то здесь отчетливо обозначился третий класс точек (рис. 1, а). В эту небольшую обособленную группу (5 экз.) вошли особи, у которых на створках большинство штрихов заканчиваются не 2, а 3 рядами ареол. Последний признак вносит основной вклад во вторую компоненту (рис. 1, а). Отметим, что большая часть третьей популяции состоит именно из таких представителей (табл. 1). Поскольку нас интересует вопрос о таксономической самостоятельности крупно- и мелкоклеточной форм, обособленной группы внутри первой Чебоксарской популяции (1978 г.) мы здесь касаться не будем. Интересен тот факт, что *S. triporus* мелкоклеточный встречается

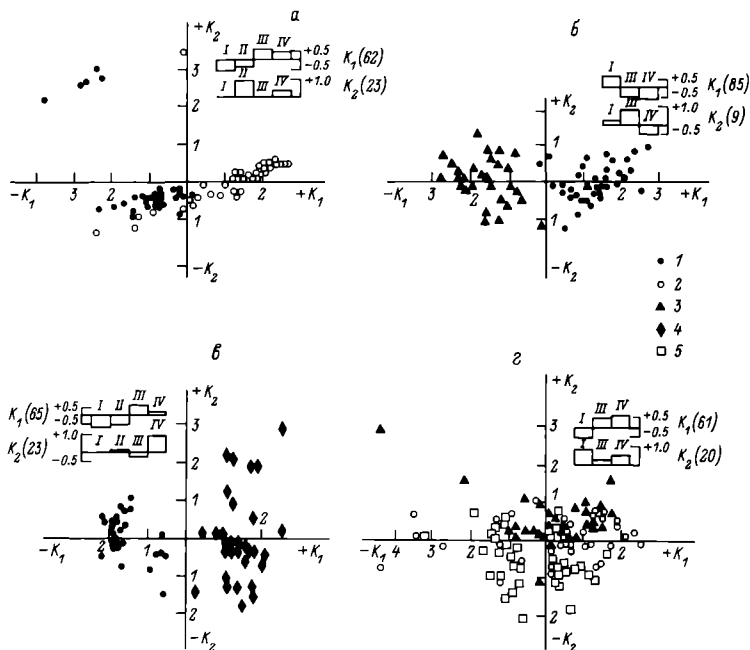


Рис. 1. Распределение изученных выборок *Stephanodiscus triporus* в координатах первых 2 главных компонент.

а – популяция из Чебоксарского водохранилища, 1978 г.; б – то же, 1979 г.; в – популяция из Рыбинского водохранилища, 1982 г. (канал у пос. Борок); г – популяция мелкоклеточных форм из Чебоксарского и Рыбинского водохранилищ. 1 – крупноклеточная форма; 2–3 – мелкоклеточные нежноструктурные формы; 4–5 – мелкоклеточные грубоструктурные формы. В верхнем левом или правом углах – вклад признаков в компоненты: I – диаметр створки; II – число ареол на конце штриха; III – число штрихов в 10 мкм; IV – число ареол в 10 мкм штриха. В скобках – доля общей изменчивости объекта, приходящаяся на данную компоненту, %.

также в 2 формах (нежно- и грубоструктурной) (табл. 1) и, как будет показано ниже, между ними существует ряд переходных форм. В популяциях *S. triporus* вместе чаще попадаются крупно- и мелкоклеточная нежноструктурная формы, реже – все 3, иногда доминирует какая-то одна (рис. 2, б; 3, в). Наблюдения за некоторыми абиотическими факторами среды и развитием популяции *S. triporus* в Рыбинском водохранилище позволяют сделать следующие предварительные выводы: во-первых, крупно- и мелкоклеточная нежноструктурная формы вегетируют в весенний и осенний периоды, достигая максимального развития весной при температуре воды 10–15 °C, во-вторых, мелкоклеточная грубоструктурная форма наиболее обильна в летние месяцы при температуре воды более 20 °C и при максимальной прозрачности (рис. 2, а, б; 3, а, в). Анализ табл. 1 показывает, что нежно- и грубоструктурная формы мало отличаются по количественным признакам, что наглядно подтвердил

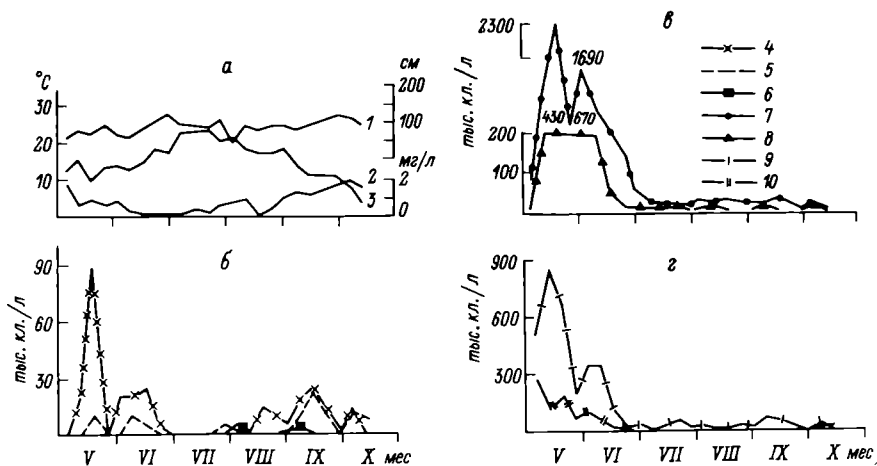


Рис. 2. Сезонные изменения абиотических факторов (а) и численности видов рода *Stephanodiscus* (б–в) в Рыбинском водохранилище (канал у пос. Борок, 1982 г.).

1 – прозрачность по диску Секки, см; 2 – содержание кремния; мг/л; 3 – температура воды, °C; 4 – *Stephanodiscus triporus* (крупноклеточная форма); 5 – *S. triporus* (мелкоклеточная нежноструктурная форма); 6 – *S. triporus* (мелкоклеточная грубоструктурная форма); 7 – *S. hantzschii* (форма *tenuis*); 8 – *S. hantzschii* (форма *hantzschii*); 9 – *S. minutula* (грубоструктурная форма); 10 – *S. minutula* (нежноструктурная форма).

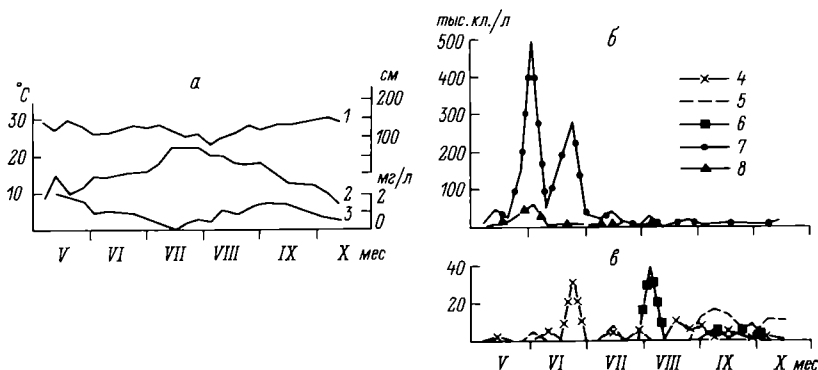


Рис. 3. Сезонные изменения абиотических факторов (а) и численности видов рода *Stephanodiscus* (б, в) в Рыбинском водохранилище (ст. Коприно, 1982 г.).

Обозначения те же, что на рис. 2.

и метод главных компонент (рис. 1, г). Вышеизложенное позволяет нам считать доказанным существование у *S. triporus* 2 таксономически самостоятельных форм. Приводим диагнозы типовой (крупноклеточной) формы и новой разновидности.

Stephanodiscus triporus Genkal et Kuzmin

Клетки одиночные. Створки грубо- или нежноструктурные, плоские или слегка концентрически-волнистые, 3.7–12.1 мкм в диам. Структура

створок из радиальных ребер, 14–30 в 10 мкм, между которыми находятся ареолы, 26–61 в 10 мкм. В центре створки ареолы расположены беспорядочно, часто встречается одна более крупная ареола. Ряды ареол одинарные, к краю переходящие в двойные, редко в тройные. В центре створки один, очень редко 2 подпертых выроста, окруженных 3, иногда 2 или 4 порами. На загибе створки щелевидный и кольцо подпертых выростов. Ребра заканчиваются шипами.

var. *triporus* – [4] : 1310, рис. 2, 1–5.

Створки 5.8–12.1 мкм в диам. (рис. 4, а–г). Ребер в 10 мкм 14–20, ареол 27–55. В центре створки один (рис. 4, б), иногда 2 подпертых выроста, окруженных 3, очень редко 4 порами. Ареолы обычно закрыты с внутренней стороны перфорированной мембраной (рис. 4, а–в), но иногда встречаются створки с ареолами, закрытыми как бы с наружной стороны (рис. 4, г).

М е с т о н а х о ж д е н и е: озера Пертозера, Севан, Байкал, реки Волга, Ока, Обь, Ангара.

var. *volgensis* Genkal var. nov.

Cellulae 3.7–8.7 μm in diam. (fig. 4, d–f). Valvae structure e costis radialibus 14–30 pro 10 μm areolis seriatis, 26–61 pro 10 μm . Fulcportula una poris tribus, raro quattuor cincta centro valvae observatur. Areola maior saepe adest. Rimoportula et fulcportula 5–12 anulatim dispositae ad limbum sitae observantur.

Т у п у с. URSS, Rossia, aquatio Rybinskoje, VIII 1982, S. I. Genkal; in Instituto Biologiae Aquarum Internarum Acad. Sci. URSS (regio Yaroslavlen-sis, pag. Borok) conservatur.

Клетки 3.7–8.7 мкм в диам. (рис. 4, д–л). Структура створок из радиальных ребер, 14–30 в 10 мкм, между которыми находятся ареолы, 26–61 в 10 мкм. В центре створки один подпертый вырост, окруженный 3, реже 4 порами. Часто имеется одна более крупная ареола. На загибе створки щелевидный и кольцо из 5–12 подпертых выростов.

Т и п. СССР : РСФСР, Рыбинское водохранилище, VIII 1982, С. И. Генкал; хранится в Институте биологии внутренних вод АН СССР (Ярославская обл., пос. Борок).

Разновидность встречается в 2 формах: грубоструктурной (рис. 4, е, ж, и) и нежноструктурной (рис. 4, д, з, к, л) с переходами. Несмотря на то что крайние варианты отличаются по общему абрису, в отношении размеров и числа структурных элементов на створке различия отсутствуют (рис. 1, г; табл. 1).

М е с т о н а х о ж д е н и е: реки Волга, Ока, Обь, Енисей.

У типовой формы диаметр створки варьирует в большей степени ($CV = 13–15$), чем у разновидности ($C = 11–12$), за исключением var. *triporus* из Рыбинского водохранилища (табл. 1). Число штрихов и ареол в 10 мкм у типовой формы в первых 2 популяциях менее изменчиво, чем у var. *volgensis*. Число ареол на конце штриха в одних случаях остается постоянным, в других варьирует от 2 до 3 ($CV = 8–16$). Выделяется популяция var. *triporus* из Рыбинского водохранилища. Все изученные признаки, за исключением числа ареол на конце штриха, меняются здесь незначительно ($CV = 3–7$). Чем вызвано это явление, пока сказать трудно.

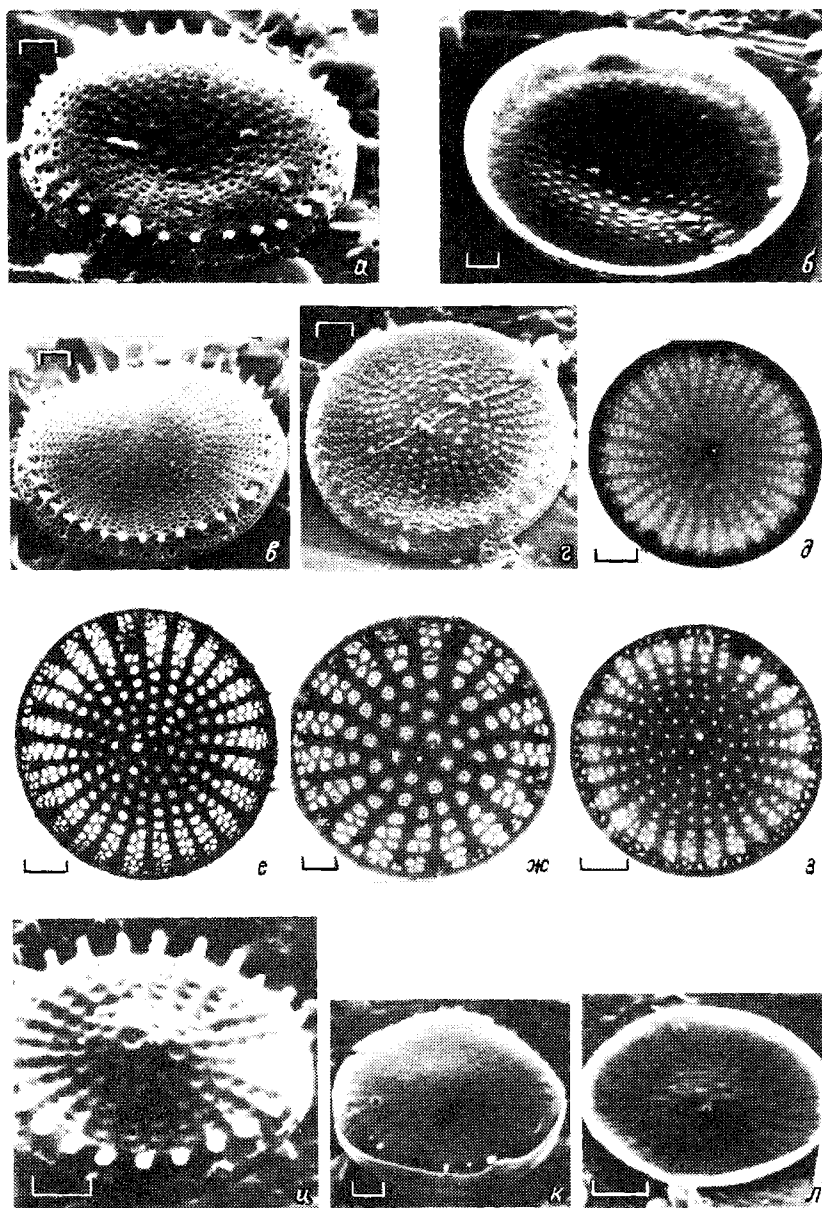


Рис. 4. Электронные микрофотографии створок *Stephanodiscus triporus* var. *triporus* (а-г) и *S. triporus* var. *volgensis* (д-л).

а, в, г, и, к – наружная поверхность створок; б – внутренняя поверхность створок с центральным подпертым и щелевидным (справа) выростами; д-з – общий вид створок; л – внутренняя поверхность створки с центральным подпертым и щелевидным (на заднем плане) выростами. а-г, и-л – СЭМ; д-з – ТЭМ. Масштаб – 1 мкм.

Необходимы дальнейшие исследования по морфологии, биологии и распространению этого вида.

При идентификации представителей рода *Stephanodiscus* особые трудности вызывает *S. hantzschii* Grun. Хороший рисунок и четкий лаконичный диагноз первоописания вида исключали таксономическую путаницу [12] : 115, tab. VII, fig. 131. Позднее Хустедт [18], а затем и Клеве-Эйлер [13] расширили диагноз таксона, введя в него признак колониальности и изменив диапазон изменчивости диаметра створки с 9–17 до 4.2–29 мкм, а число штрихов в 10 мкм — с 6–10 до 6–12. Это привело к тому, что исследователи при изучении материала с помощью световой микроскопии большинство мелкоклеточных и некоторые колониальные формы относили к *S. hantzschii*, т. е. вид оказался сборным [4, 5]. Эта проблема осложняется еще и тем, что исследователи до сих пор под этим таксоном понимают разные формы, о чем красноречиво свидетельствуют опубликованные электронные микрофотографии *S. hantzschii* [5, 14, 15, 27]. Точный ответ на вопрос, что же представляет из себя этот вид, может дать только изучение типового материала.

Изучение морфологии популяций *S. hantzschii* с помощью СЭМ показало, что панцирь может быть разностворчатый. По сильноокремненной створке особь можно идентифицировать как *S. hantzschii* (рис. 5, б, ж), по слабоокремненной — как *S. tenuis* Hust. (рис. 5, а, з). В популяции одновременно встречались разные варианты панциря: обе створки имели абрис — *S. hantzschii* (рис. 5, д, е); первая — *S. hantzschii* (рис. 5, ж), а вторая — *S. tenuis* (рис. 5, з); обе — *S. tenuis* (рис. 5, в, г). Появление клеток с панцирем, имеющим сильно и слабоокремненные створки в популяциях *S. tenuis* и *S. binderanus* var. *oestrupii* (A. Cl.) A. Cl., было отмечено и другими исследователями [27], которые считают, что эти атипичные створки панциря позволяют колониям легко распадаться на более мелкие физиологические единицы, поскольку типичные створки имеют сильно ветвящиеся шипы, прочно соединяющие клетки в нити. Сильноокремненные створки встречаются в популяции редко (менее 10%) и вполне возможно, что их образование в этих таксонах связано с некоторыми факторами окружающей среды [28]. Известно, что морфология створки у диатомей может меняться в зависимости от содержания в воде кремния [11, 20, 21]. При его недостатке створки клеток *Cyclotella pseudostelligera* Hust. становятся похожими на *C. woltereckii* Hust. [10]. Наши наблюдения за популяцией *Stephanodiscus hantzschii* в течение вегетационного сезона показали, что связать появление разностворчатых клеток с недостатком кремния или с некоторыми другими абиотическими факторами невозможно (рис. 2, а, в; 3, а, б). Гипотезу о разделительной функции атипичных створок мы поддержать не можем, так как в нашем случае при изучении сырого материала в СЭМ *S. hantzschii* встречался в виде одиночных клеток и очень редко в коротких цепочках по 2–3 клетки. Соотношение обеих форм в популяции в течение интенсивной весенней вспышки развития варьировало в значительном интервале — от 1 : 1 до 1 : 15 (рис. 2, в; 3, б). Объяснить механизм появления подобных клеток и соотношение выявленных форм в популяции *S. hantzschii* на основе существующих представлений пока не представляется возможным,

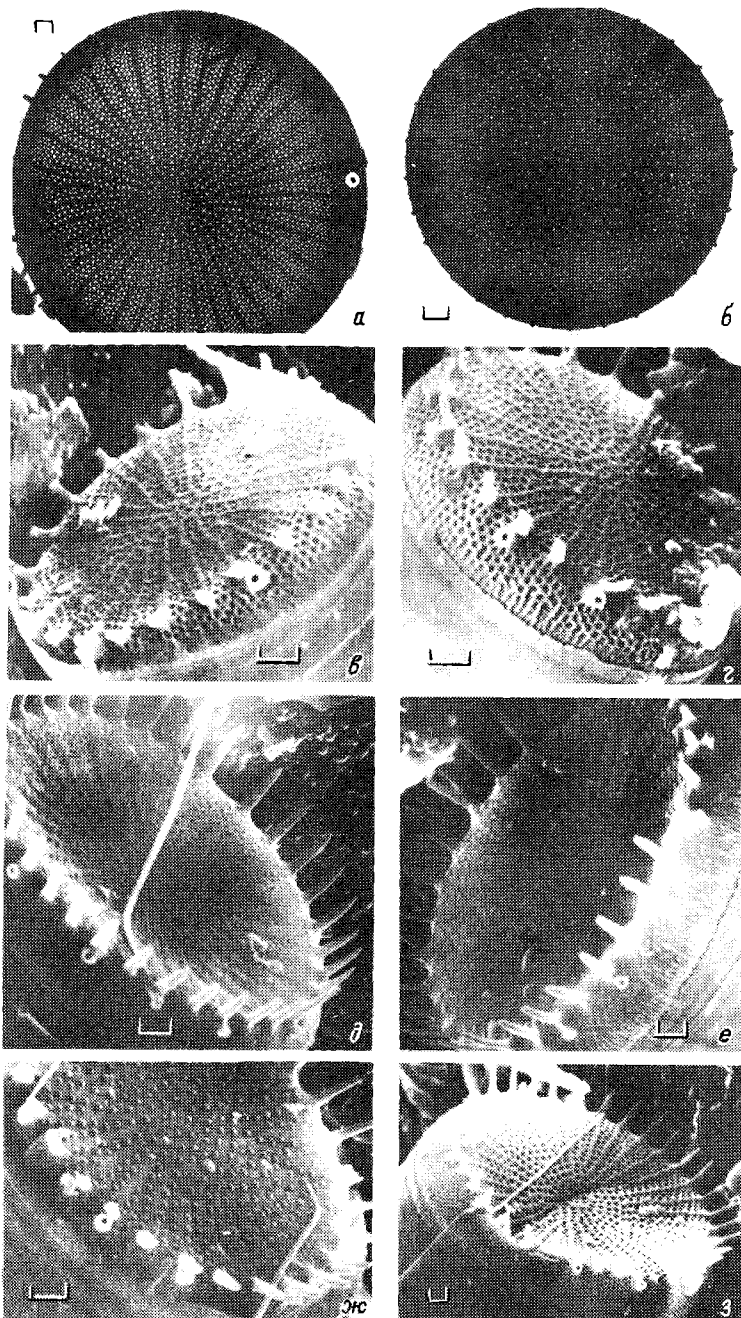


Рис. 5. Электронные микрофотографии створок *Stephanodiscus hantzschii*.
 а, б — общий вид створок; в-г — разные створки одного панциря, а, б — ТЭМ;
 в-г — СЭМ. Масштаб — 1 мкм.

Таблица 3

Статистические характеристики популяции *Stephanodiscus hantzschii*
из Рыбинского водохранилища (май 1982 г.)

Элемент	Лимит	$M \pm m$	σ	CV	n
Форма <i>hantzschii</i>					
Диаметр створки, мкм	7.2–12.7	9.8±0.3	1.5	15	17
Число штрихов в 10 мкм*	8–14	11.0±0.3	1.4	12	17
Число штрихов в 10 мкм**	7.3–9.4	8.2±0.2	0.8	10	17
Число ареол на конце штриха	2–3	2.4±0.1	0.5	20	17
Число ареол в 1 мкм штриха**	2.3–3.4	2.8±0.0	0.3	13	17
Форма <i>tenuis</i>					
Диаметр створки, мкм	7.5–25.4	11.2±0.5	3.2	28	30
Число штрихов в 10 мкм*	7–14	10.2±0.2	1.5	15	30
Число штрихов в 10 мкм**	5.5–10.6	7.9±0.2	1.2	15	30
Число ареол на конце штриха	3–5	3.4±0.1	0.5	16	30
Число ареол в 1 мкм штриха**	2.3–4.2	3.5±0.0	0.3	9	30
Число ареол в розетке	4–8	8.1±0.6	3.1	39	27
Число краевых подпертых выростов	7–14	10.3±0.4	2.3	22	29

Таблица 4

Статистические характеристики популяции *Stephanodiscus hantzschii*
из Чебоксарского водохранилища (июнь, 1979 г.)

Элемент	Лимит	$M \pm m$	σ	CV	n
Форма <i>hantzschii</i>					
Диаметр створки, мкм	5.8–16.9	11.8±0.3	2.0	17	37
Число штрихов в 10 мкм*	7–15	10.2±0.2	1.8	17	37
Число штрихов в 10 мкм**	5.8–9.5	7.4±0.1	1.1	16	37
Число ареол на конце штриха	2–4	2.8±0.1	0.6	22	37
Число ареол в 1 мкм штриха**	2.0–3.3	2.5±0.0	0.3	11	36
Форма <i>tenuis</i>					
Диаметр створки, мкм	7.4–22.4	13.6±0.6	3.6	26	36
Число штрихов в 10 мкм*	6–12	8.6±0.2	1.6	19	36
Число штрихов в 10 мкм**	4.6–8.6	6.6±0.2	1.2	18	36
Число ареол на конце штриха	3–6	4.0±0.1	0.7	18	36
Число ареол в 1 мкм штриха**	2.2–4.1	3.2±0.0	0.4	14	30
Число ареол в розетке	6–20	10.4±0.6	2.9	27	23
Число краевых подпертых выростов	8–13	10.1±0.2	1.1	11	21

Таблица 5

Коэффициент различия между формами *hantzschii* и *tenuis*
для изученных популяций

Элемент	Водохранилище	
	Рыбинское	Чебоксарское
Диаметр створки, мкм	0.29	0.32
Число штрихов в 10 мкм	0.15	0.34
Число ареол на конце штриха	1.00	0.92
Число ареол в 1 мкм штриха	1.16	1.00

но учитывать этот феномен при проведении флористических, гидробиологических и других исследований просто необходимо.

При сопоставлении форм из одной и той же популяции по основным структурным элементам створки выявлены отличия как по диапазону изменчивости, так и по средним арифметическим значениям элементов (табл. 3, 4). Наибольшие различия представлены числом ареол на конце штриха и их количеством в 1 мкм. Розетка ареол имеется только у формы *S. tenuis*. Однако все вычисленные коэффициенты различия для форм (табл. 5) оказались меньше величины, принятой для подвидового уровня — 1.28 [19].

Метод главных компонент также не позволил четко выделить 2 обособленных класса, хотя таковые и намечаются в популяции из Рыбинского водохранилища (рис. 6, а).

У обеих форм к наименее изменчивым признакам относится число ареол в 1 мкм штриха ($CV = 9-14$), в наибольшей степени варьирует число ареол на конце штриха ($CV = 16-22$). Число краевых подпертых выростов удалось подсчитать только на формах *tenuis*, поскольку у *hantzschii* они маскировались сильноокремненной створкой ($CV = 11-22$). В целом в популяциях форма *hantzschii* оказалась более мелкой, чем *tenuis*, коэффициенты вариации для признаков у *S. hantzschii* близки (табл. 3, 4).

Приводим расширенный диагноз вида.

Stephanodiscus hantzschii Grun. — [12] : 115, tab. VII, fig. 131. Syn. : *S. tenuis* Hust. — [17] : 411. fig. 506. *S. tenuis* subsp. *radiolaria* Skabitsch. [8] : 318, рис. 6, 7. *S. tenuis* var. *tener* Genkal et Kuzmin [4] : 1309, рис. 1.

Клетки одиночные, иногда собраны в короткие колонии. Створки грубо- или нежноструктурные, плоские, 7.6–26 мкм в диам. (рис. 5). Структура створок из радиальных ребер, 5–12 в 10 мкм, между которыми расположены ареолы, 22–40 и 10 мкм. Ряды ареол одинарные, к краю переходящие в многорядные (2–7). Закрыты с внутренней стороны перфорированной мембраной (рис. 7, а). С внешней стороны на сильноокремненных створках ареолы закрыты как бы куполом с отверстием на вершине (рис. 5, е, ж). Розетка ареол в центре створки присутствует (рис. 5, а, в, з) или отсутствует (рис. 5, б, д–ж). На загибе створки

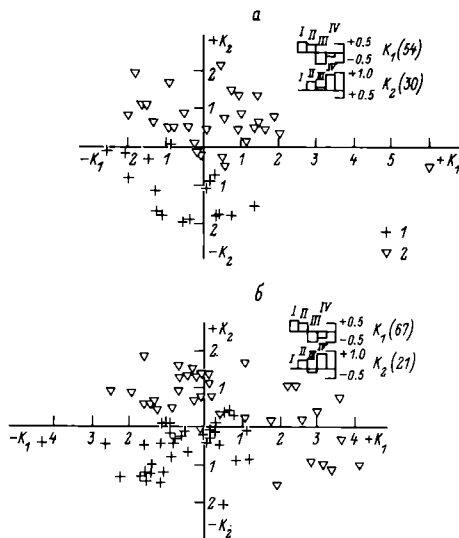


Рис. 6. Распределение изученных выборок *Stephanodiscus hantzschii* в координатах первых 2 главных компонент.

а — популяция из Рыбинского водохранилища; б — то же из Чебоксарского. 1 — форма *hantzschii*; 2 — то же *tenuis*. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

щелевидный и кольцо подпертых выростов (рис. 7, а). Ребра заканчиваются мощными, длинными шипами.

S. perforatus Genkal et Kuzmin был описан нами на основе трансмиссионной электронной микроскопии [4]. Позднее Раунд [23] по результатам изучения типового материала *Cyclotella minutula* Kiitz. описал новую комбинацию — *Stephanodiscus minutula* (Kiitz.) Round. *S. perforatus* оказался конспецифичным с этим таксоном. Выше было показано, что для некоторых таксонов рода характерны разностворчатые панцири. Как показало изучение популяций *S. minutula*, последний также относится к этой группе видов. По общему абрису грубоструктурную (рис. 7, в, е) и нежноструктурную (рис. 7, г, д) створки одной и той же клетки вполне можно отнести к разным таксонам. В популяции из Рыбинского водохранилища встречались панцири 2 видов: первый имел оба типа створок (рис. 7, д, е), второй — только грубоструктурные (рис. 7, ж, з). Соотношение грубых- и нежноструктурных форм в популяции в течение весенней вспышки развития колебалось от 2 : 1 до 8 : 1 (рис. 2, з). Сравнение некоторых популяций *S. minutula* показало, что, во-первых, обе формы в популяции по изученному комплексу признаков различались между собой незначительно (рис. 8), во-вторых, сами признаки варьировали в небольшой степени ($C = 7-14$) и, в-третьих, сами популяции по диапазону изменчивости изученных элементов и их средних арифметических почти совпадали (табл. 6).

Приводим расширенный диагноз вида.

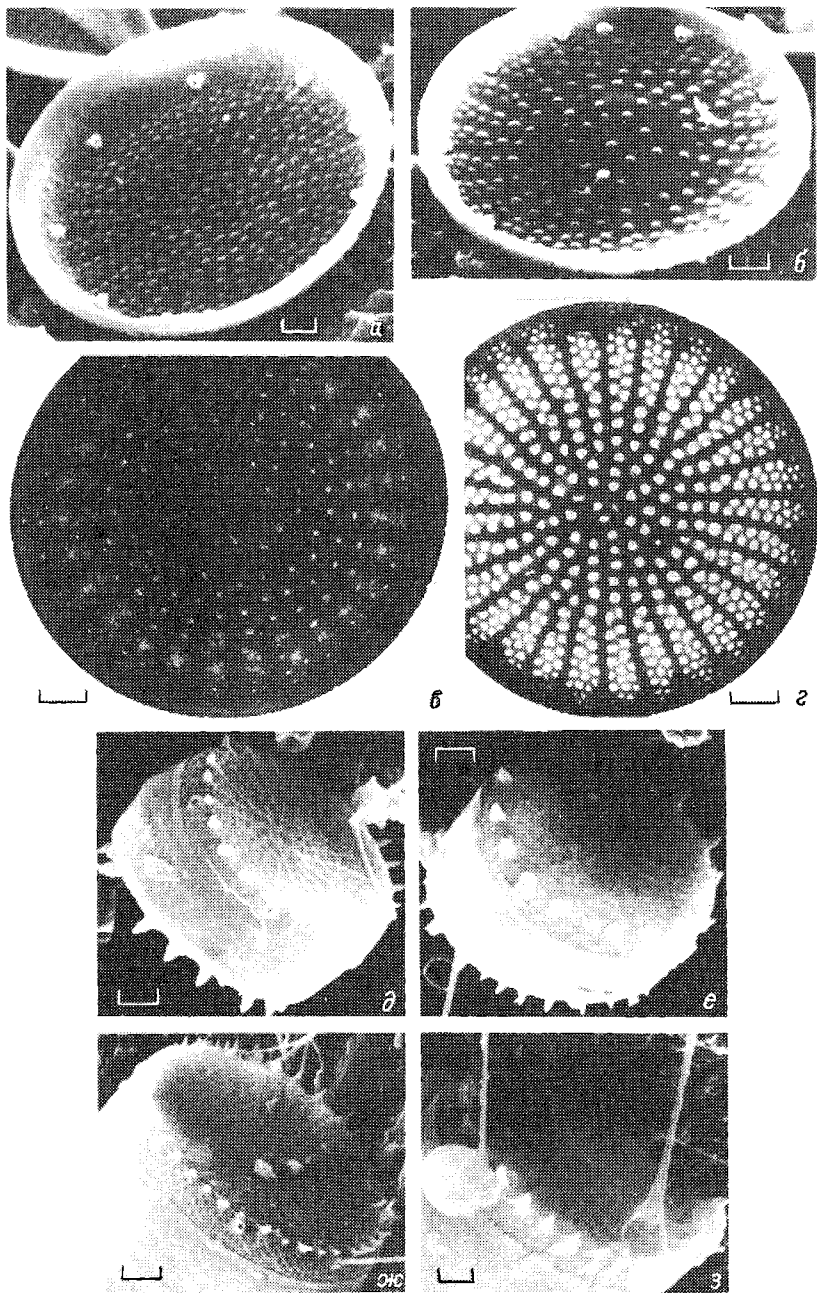


Рис. 7. Электронные микрофотографии створок *Stephanodiscus hantzschii* (а) *S. minutula* (б-з).

а, б — внутренняя поверхность; в, з — общий вид; д-з — разные створки одного панциря. а, б, д-з — СЭМ. в, з — ТЭМ. Масштаб — 1 мкм.

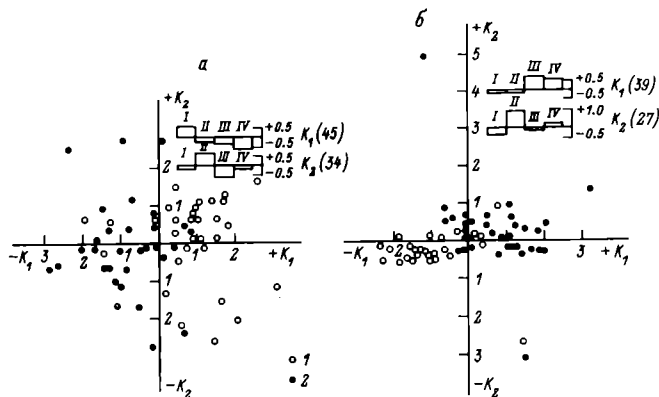


Рис. 8. Распределение изученных выборок *Stephanodiscus minutula* в координатах первых 2 главных компонент.

а — популяция из Рыбинского водохранилища, *б* — то же из оз. Байкал. 1 — грубо-структурная форма; 2 — нежноструктурная. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

***Stephanodiscus minutula* (Kiitz.) Round [23] : 462, fig. 19:24. Syn.: *S. perforatus* Genkal et Kuzmin [4] : 1310, рис. 3. *S. rugosus* Siem. et Chud. [26] : 460, fig. 1—13.**

Клетки одиночные (рис. 7, *д-э*). Створки грубо- или нежноструктурные плоские, слегка выпуклые или вогнутые, 2.5–10 мкм в диам. (рис. 7, *б, д-э*). Ребер 10–30, ареол 25–60 в 10 мкм. Ряды ареол одинарные, к краю переходящие в двойные или тройные. В центре створки ареолы расположены беспорядочно (рис. 7, *в, г*). На створке один подпертый вырост, окруженный 2 порами (рис. 7, *б, з*). На загибе створки шелевидный (рис. 7, *б*) и кольцо подпертых выростов. Ребра заканчиваются мощными остроконечными шипами.

***S. makarovae* Genkal.** Изучение популяций этого вида в СЭМ показало значительную вариабельность формы створок. У одного и того же панциря обе створки могут быть плоскими (рис. 9, *а, б*), одна плоской, а вторая выпуклой (рис. 9, *е, ж*) или плоской и вогнутой (рис. 9, *з, д*). Диапазоны изменчивости диаметра створки и некоторых структурных элементов также оказались значительно шире, чем приводятся в первоописании. Приводим расширенный диагноз вида.

***Stephanodiscus makarovae* Genkal [3] : 13, табл. I, 3–6; табл. II.**

Клетки одиночные. Панцирь низкоцилиндрический. Створки плоские, концентрически выпуклые или вогнутые, 3–10 мкм в диам. (рис. 9, *а-ж*). Ребер 16–30, ареол 33–60 в 10 мкм. Ряды ареол одинарные, к краю переходящие в двойные, редко в тройные. В центре створки ареолы расположены беспорядочно. На створке один подпертый вырост, окруженный 2 порами. На загибе створки шелевидный и кольцо подпертых выростов (рис. 9, *в*). Ребра заканчиваются короткими остроконечными шипами.

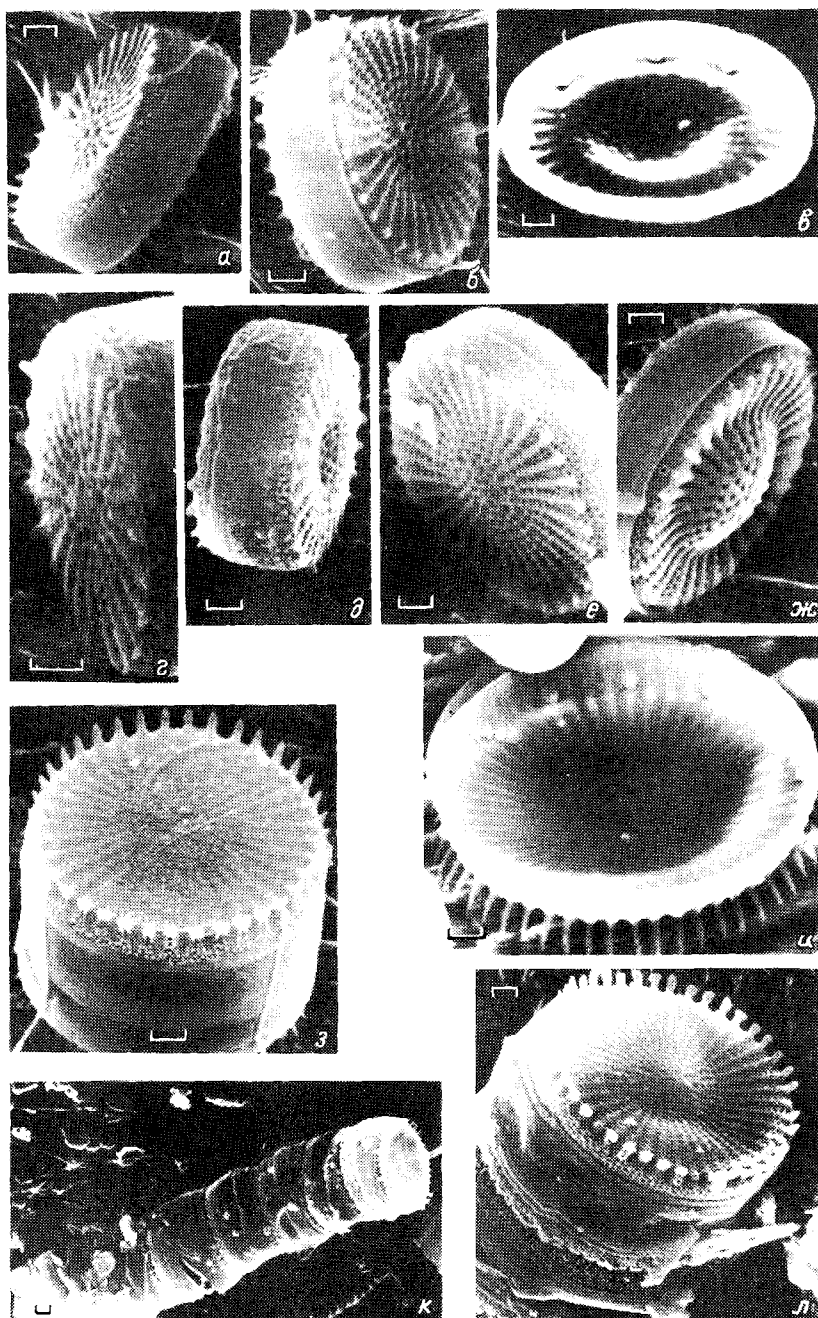


Рис. 9. Электронные микрофотографии створок *Stephanodiscus makarovaе* (а-ж), *S. invisitatus* (з, и) и *S. incognitus* (к, л).

а, б, г-ж - разные створки одного панциря; в, и - внутренняя поверхность створок; з - общий вид панциря; к - цепочка клеток; л - створка с шипами. а-л - СЭМ. Масштаб - 1 мкм.

Таблица 6

Статистические характеристики изученных популяций
Stephanodiscus minutula Round

Элемент	Лимит	$M \pm m$	σ	CV	n
Рыбинское водохранилище					
грубоструктурная форма					
Диаметр створки, мкм	5.4–9.8	8.2 ± 0.1	0.9	12	31
Число штрихов в 10 мкм*	12–16	13.5 ± 0.2	1.1	8	31
Число штрихов в 10 мкм**	8.4–11.8	10.3 ± 0.1	0.8	7	31
Число ареол в 1 мкм штриха**	2.4–3.5	2.9 ± 0.0	0.3	10	31
Число ареол на конце штриха	2–3	2.8 ± 0.0	0.4	14	31
нежноструктурная форма					
Диаметр створки, мкм	5.9–9.4	7.7 ± 0.1	0.8	11	31
Число штрихов в 10 мкм*	12–16	14.0 ± 0.2	1.4	10	31
Число штрихов в 10 мкм**	9.3–13.0	11.0 ± 0.1	1.0	9	31
Число ареол в 1 мкм штриха**	3.0–4.3	3.6 ± 0.0	0.3	8	31
Число краевых подпертых выростов	5–10	7.0 ± 0.2	1.4	19	29
Оз. Байкал					
грубоструктурная форма					
Диаметр створки, мкм	5.8–8.8	7.9 ± 0.1	0.8	10	27
Число штрихов в 10 мкм*	12–16	13.0 ± 0.2	1.2	9	27
Число штрихов в 10 мкм**	8.1–11.5	9.8 ± 0.1	0.8	8	27
Число ареол в 1 мкм штриха**	2.3–3.5	2.9 ± 0.0	0.2	9	27
Число ареол на конце штриха	2–3	2.9 ± 0.0	0.2	9	27
нежноструктурная форма					
Диаметр створки, мкм	5.2–9.5	7.7 ± 0.1	0.9	12	34
Число штрихов в 10 мкм*	12–18	13.9 ± 0.2	1.3	9	34
Число штрихов в 10 мкм**	8.5–12.4	10.8 ± 0.1	1.1	10	34
Число ареол в 1 мкм штриха**	3.2–4.5	3.7 ± 0.0	0.3	8	34
Число ареол на конце штриха	3–4	3.0 ± 0.0	0.2	8	34
Число краевых подпертых выростов	4–11	7.6 ± 0.3	1.9	25	32

S. invisitatus Hohn et Hellerman и *S. incognitus* Kuzmin et Genkal были подробно изучены с помощью ТЭМ [5, 6]. Идентификация этих видов при использовании трансмиссионной электронной микроскопии вызывает определенные трудности. Общий абрис створок и диапазоны изменчивости диаметра клеток и основных структурных элементов у них совпадают. Единственным отличием *S. invisitatus* от *S. incognitus* является конфигурация шипов — остроконечные у первого и лепестковидные у последнего, с помощью которых клетки прочно сцепляются

в длинные цепочки (рис. 9, к, л), в то время как *S. invisitatus* вегетирует в виде отдельных клеток. *S. invisitatus* также встречается в 2 формах: грубоструктурной (рис. 9, з) и нежноструктурной (рис. 9, и).

Таким образом, наличие в популяции разнотворчатых панцирей не является особенностью одного какого-то вида, а характерно для целого ряда представителей рода *Stephanodiscus*. Причины, вызывающие образование подобных клеток пока не ясны и необходимы дальнейшие исследования этого удивительного феномена.

Л и т е р а т у р а

1. Генкал С. И. К методике подсчета некоторых таксономически значимых структурных элементов створки у диатомовых водорослей сем. *Thalassiosiraceae* Lebour emend Hasle (Bacillariophyta) // Ботан. журн. 1977. Т. 62, № 6.
2. Генкал С. И. К методике подсчета ареол на створках представителей класса *Centrophyceae* (Bacillariophyta) // Ботан. журн. 1978. Т. 63, № 3.
3. Генкал С. И. Новый вид из рода *Stephanodiscus* Ehr. (Bacillariophyta) // Новости систематики низших растений. Л., 1978.
4. Генкал С. И., Кузьмин Е. В. Новые таксоны рода *Stephanodiscus* Ehr. (Bacillariophyta) // Ботан. журн. 1978. Т. 63, № 9.
5. Генкал С. И., Кузьмин Г. В. Новые данные о структуре панцирей видов *Stephanodiscus* Ehr. (Bacillariophyta) // Ботан. журн. 1978. Т. 63, № 12.
6. Кузьмин Г. В., Генкал С. И. Новая для СССР планктонная диатомея *Stephanodiscus invisitatus* Hohn et Hellerman // Гидробиол. журн. 1977. Т. 13, № 2.
7. Прошкина-Лавренко А. И. Принципы систематики диатомовых водорослей // Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные). Л., 1974. Т. 1.
8. Скабичевский А. П. Планктонные диатомовые водоросли пресных вод СССР. М., 1960.
9. Anonymous. *Proposals for a standardization of diatom terminology and diagnoses* // Nova Hedwigia, 1975. Bd 53.
10. Belcher J. H., Swale E. M., Heron J. Ecological and morphological observation on a population of *Cyclotella pseudostelligera* Hustedt // J. Ecol. 1966. Vol. 54, N 2.
11. Booth B., Harrison P. J. Effect of silicate limitation on valve morphology in *Thalassiosira* and *Coscinodiscus* (Bacillariophyta) // J. Phycol. 1979. N 15.
12. Cleve-Euler A. Die Diatomeen von Schweden und Finnland. Stockholm, 1951.
13. Cleve P. T., Grunow A. Beitrage zur Kenntniss der Arctischen Diatomeen // Sv. Vet. Akad. Hand. 1880. Vol. 17, N 2.
14. Drum R. W. Electron microscope observations of diatoms // Österr. bot. Ztschr. 1969. Vol. 116, N 1–5.
15. Hakansson H. Die structur und taxonomie einiger *Stephanodiscus*-Arten aus entropphen Seen Süssschweden // Bot. notis. 1976. Vol. 129, N 1.
16. Hakansson H., Locker S. *Stephanodiscus* Ehrenberg. 1846, a revision of the species described by Ehrenberg // Nova Hedwigia. 1981. Bd 35.
17. Huber-Pestalozzi G. Das Phytoplankton des Süsswassers // Die Binnengewässer. 1942. Bd 16, T. 2, H. 2.
18. Hustedt F. Die Kieselalgen. 1. // Rabenhorsts Kryptogamen – Flora Deutschland Österreich und der Schweiz. VII. Leipzig, 1927.
19. (Mayr E.) Майр Э. Принципы зоологической систематики. М., 1971.
20. Paasche E. Silicon and the ecology of marine plankton diatoms. I. *Thalassiosira pseudonana* (*Cyclotella nana*) grown in a chemostat with silicate as limiting nutrient // Mar. Biol. 1973. Bd 19, N 2.
21. Paasche E. Silicon and the ecology of marine plankton diatoms. II. Silicate – uptake kinetics in five diatoms species // Mar. Biol. 1973. Bd 19, N 3.
22. Round F. E. *Stephanodiscus binderanus* (Kütz.) Krieger or *Melosira binderana* Kütz. (Bacillariophyta, Centrales) // Phycologia. 1972. N 11.

23. Round F. E. The diatom genus *Stephanodiscus* : an electron-microscopic view of the classical species // Arch. Protistenk. 1981. N 124.
24. Round F. E. *Cyclostephanos* -a new genus within the Sceletonemaceae // Arch. Protistenk. 1982. N 125.
25. Round F. E. Some forms of *Stephanodiscus* species // Arch. Protistenk. 1982. N 125.
26. Sieminska J., Chudybowa D. *Stephanodiscus rugosus*. Siem. et Chud. sp. n. (Bacillariophyta) found in waters of the Mazurian Lake District in Poland // Eragm. florist. et geobot. 1979. Vol. 25, N 3.
27. Sreenivasa M. R., Duthie H. C. Notes on Some centric diatoms from Lake Ontario // Nova Hedwigia. 1975. Bd 26, N 1.
28. Stoermer E. F., Kingston J. C., Sicko-Good L. The morphology and taxonomic relationships of *Stephanodiscus binderanus* var. *oestrupii* (A. Cl.) A. Cl. // Nova Hedwigia. 1979. Bd 64.
29. Theriot E., Stoermer E. F. Some aspects of morphological variation in *Stephanodiscus niagarae* (Bacillariophyta) // J. Phycol. 1981. N 17.

МОРФОЛОГИЯ ПАНЦИРЯ ЦЕНТРИЧЕСКИХ ДИАТОМЕЙ: АСПЕКТЫ СЕЗОННОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ

Изучение сезонной изменчивости диатомей, одной из важнейшей группы фитопланктона, представляет большой интерес для альгологов, гидробиологов, палеоботаников. В одних случаях это важно для систематики водорослей при выяснении направленности и границ изменчивости, в других — для оценки биомассы, в-третьих — для целей палеоэкологии, биостратиграфии. Н. В. Кондратьева и Н. П. Масюк [4], анализируя современное состояние изученности морфологии водорослей, подчеркнули, что исследование динамики качества популяции водорослей, в том числе по морфологическим признакам, имеет не меньшее значение, чем широко распространенное в практике гидробиологических работ изучение динамики их численности. Намечая очередные задачи по изучению морфологии водорослей, они указали на необходимость стимулирования популяционной морфологии водорослей, одним из направлений исследований которой как раз является изучение динамики и характера изменчивости многочисленных признаков в сериях популяций разных организмов.

Результаты исследований, посвященных изучению сезонной изменчивости диатомей, главным образом частотному распределению диаметра створок, приведены в ряде работ [3, 6–8, 11]. В основе их лежит тот общеизвестный факт, что у диатомей в процессе деления в большинстве случаев наблюдается редукция размеров панциря.

Целью нашего исследования было изучение сезонной изменчивости комплекса основных морфологических признаков у 8 центрических диатомей с параллельным определением их численности и некоторых абиотических факторов среды. Нас интересовали следующие вопросы.

1. Характер вариабельности и наличие общих закономерностей сезонной изменчивости признаков.

2. Связь между популяционными волнами и делением диатомей. Как известно, у каждого вида наблюдаются популяционные волны с максимальной численностью особей и соответственно резким изменением генотипического состава популяции. Исходя из законов распределения диатомей при делении [7, 9, 10], в этот момент должно наблюдаться максимальное разнообразие фенотипов и, как следствие, наибольший размах величин признаков, смещение средних диаметров в меньшую сторону и соответствующие смещения средних величин остальных коррелированных признаков, увеличение коэффициентов вариации признаков.

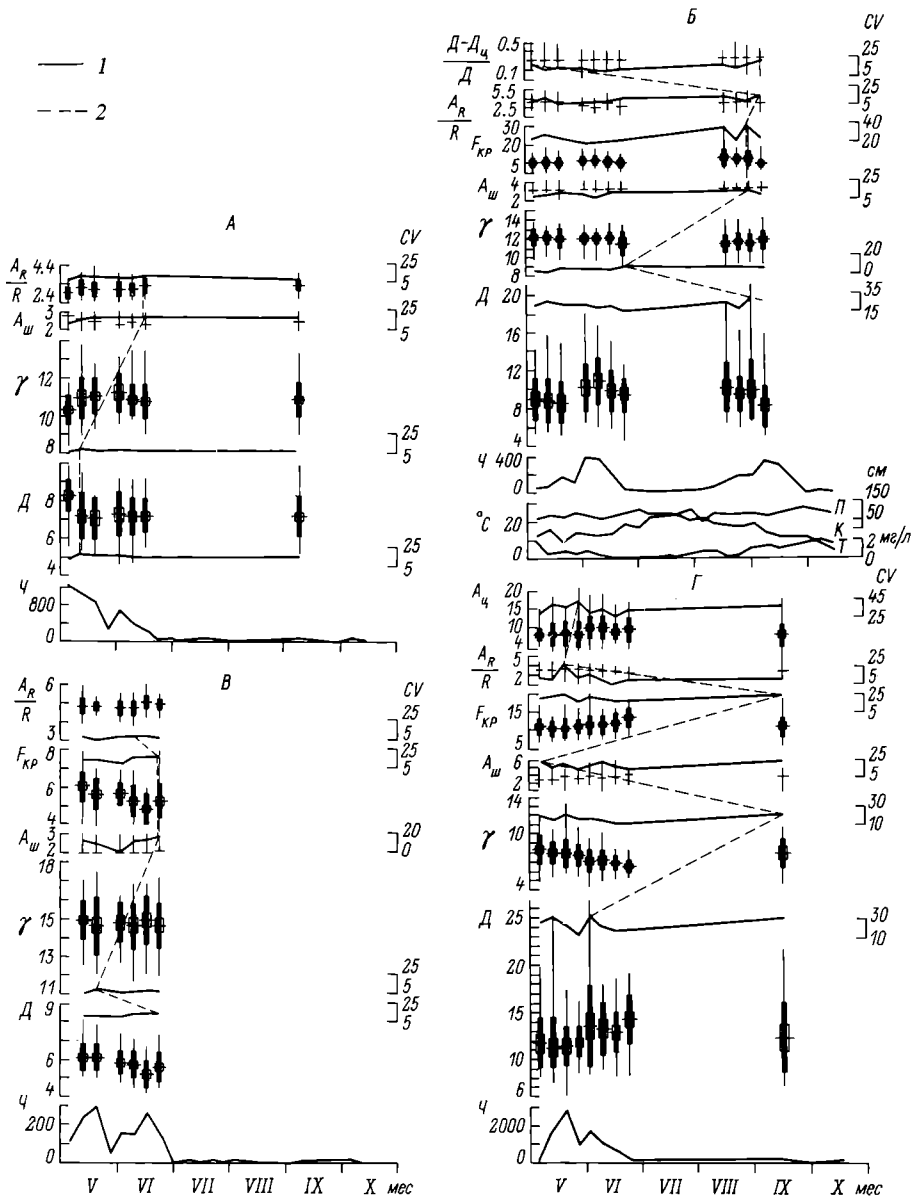


Рис. 1. Сезонные изменения морфологических признаков представителей центрических диатомей, их численности в зависимости от некоторых абиотических факторов среды.

А – *Stephanodiscus minutula*; Б – *Cyclotella dubius*; В – *Stephanodiscus makarovae*; Г – *S. hantzschii*. Т – температура воды в градусах, °C; CV – коэффициент вариации, %; К – содержание кремния в воде, мг/л; II – прозрачность воды, см. 1 – характер изменчивости признака по коэффициенту вариации; 2 – максималь-

3. Количественная оценка различий между выборками из популяций, взятых в течение вегетационного сезона по морфологическим признакам.

Материалом послужили еженедельные количественные и качественные пробы фитопланктона, собранные в течение вегетационного сезона на Рыбинском водохранилище в 1982 г. Изучение проб проводили в трансмиссионном и сканирующем электронных микроскопах. Количественный учет признаков осуществляли непосредственно по негативам. При анализе изменчивости использовали статистические характеристики, коэффициент различия Майра [8], расстояние Махаланобиса [1]. Объем выборки для каждой популяции в основном составлял 30 экз. Учет численности проводили по предложенной нами методике непосредственно под электронным микроскопом [2]. На рис. 1–3 представлены данные, полученные при обработке материалов из канала им. Жуковского, за исключением *Thalassiosira pseudonana*, данные для которой взяты из р. Сутка (приток Рыбинского водохранилища).

Stephanodiscus minutula (Kütz.) Round (рис. 1, А). С уменьшением численности уменьшается средний диаметр створки ($D_{\text{ср}}$) и соответственно увеличиваются средние величины числа штрихов в 10 мкм (γ) и числа ареол в 1 мкм штриха (A_R/R), а число ареол на конце штриха ($A_{\text{ш}}$) уменьшается. Коэффициент вариации (CV) у всех признаков в течение сезона меняется незначительно при асинхронном изменении максимальных величин CV .

Cyclostephanos dubius (Fricke) Round (рис. 1, Б). Максимальное значение $D_{\text{ср}}$ наблюдается в течение весеннего пика численности, минимальное — осеннего. Наибольшие диапазоны диаметра створки и коэффициента вариации зафиксированы в начале сентября. Судя по характеру изменения $D_{\text{ср}}$ и пределов D , вероятно, весной и осенью имело место аукоспорообразование, хотя под электронным микроскопом мы это не наблюдали. С уменьшением $D_{\text{ср}}$ такой коррелированный признак, как средняя величина γ , возрастает (в конце сезона), а средняя величина числа краевых выростов ($F_{\text{кр}}$) — уменьшается. Средние величины $A_{\text{ш}}$ и краевой зоны $(D - D_{\text{ц}})/D$ остаются практически постоянными и варьируют в небольших пределах, т. е. CV не превышает 10–15 %. Наиболее изменчивы по CV были D створки и число краевых подпертых выростов на створке ($F_{\text{кр}}$). Максимальные величины CV признаков в течение сезона изменяются асинхронно.

Stephanodiscus makarovae Genkal (рис. 1, В). Весной наблюдаются 2 пика численности, однако $D_{\text{ср}}$ в одном случае было максимальным, в другом — минимальным. С уменьшением $D_{\text{ср}}$ средние величины $F_{\text{кр}}$ уменьшаются, A_R/R — увеличиваются, $A_{\text{ш}}$ — остается практически постоянным. Наиболее изменчивы по CV $A_{\text{ш}}$ и $F_{\text{кр}}$. Максимальные значения CV в течение сезона меняются асинхронно.

ные значения коэффициентов вариации признаков в течение вегетационного сезона. Для каждого признака указаны пределы, среднее арифметическое с его удвоенной ошибкой (незакрашенный прямоугольник) и средним квадратическим отклонением (закрашенный прямоугольник). Остальные обозначения в тексте.

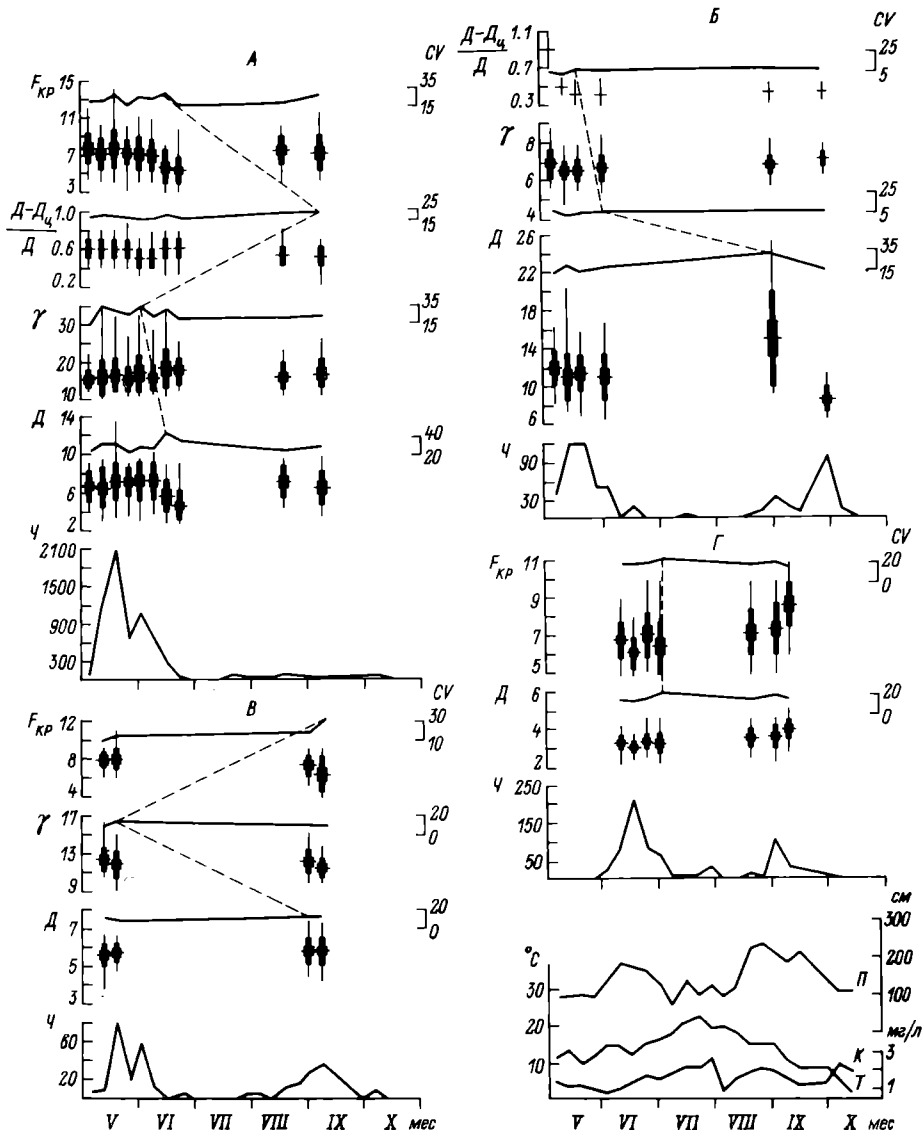


Рис. 2. Сезонные изменения морфологических признаков представителей центрических диатомей, их численности и некоторых абиотических факторов среды.

А – *Cyclotella stelligera*; Б – *C. meneghiniana*; В – *C. atomus*; Г – *Thalassiosira pseudonana*. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

S. hantzschii Grun. (рис. 1, Г). Самый малый $D_{ср}$ наблюдается в момент максимальной численности, самый большой – в момент минимальной. Весной, вероятно, имело место аукоспорообразование. С увеличением $D_{ср}$ $\gamma_{ср}$ уменьшается, $F_{кр}$ – увеличивается, $A_{ш}$ и A_R/R – изменяются незначительно. Число ареол в розетке в центре створки ($A_{ц}$)

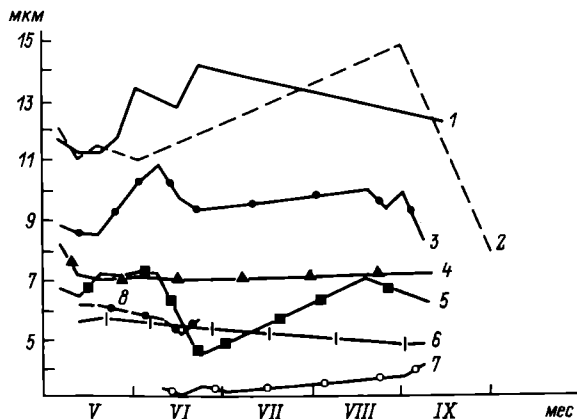


Рис. 3. Сезонная изменчивость диаметра клеток центрических диатомей.

1 – *Stephanodiscus hantzschii*; 2 – *Cyclotella meneghiniana*; 3 – *Cyclostephanos dubius*; 4 – *Stephanodiscus minutula*; 5 – *Cyclotella stelligera*; 6 – *C. atomus*; 7 – *Thalassiosira pseudonana*; 8 – *Stephanodiscus makarovae*. По оси ординат – среднее арифметическое диаметра створки.

с увеличением $D_{\text{ср}}$ имеет тенденцию к возрастанию. Наиболее по CV изменяются D и $A_{\text{ц}}$. Максимальные величины CV признаков в течение сезона изменяются асинхронно.

Cyclotella stelligera Cl. et Grun. (рис. 2, А). С уменьшением численности $D_{\text{ср}}$ уменьшается. В момент максимальной численности $D_{\text{ср}}$ максимально с наибольшим размахом D . С уменьшением $D_{\text{ср}}$ средние величины $F_{\text{кр}}$ уменьшаются, а γ – увеличивается. Наиболее изменчив по CV D и γ . Максимальные величины CV признаков в течение сезона меняются асинхронно.

C. meneghiniana Kütz. (рис. 2, Б). В течение вегетационного сезона наблюдаются 2 минимальных значения $D_{\text{ср}}$, совпадающих с моментами максимальной численности. Причем в весенний период размах D был наибольшим, в осенний – наименьшим. Судя по характеру изменения $D_{\text{ср}}$, осенью имело место аукоспорообразование. Максимальные величины CV признаков в течение сезона изменяются асинхронно.

C. atomus Hust. (рис. 2, в). Средние величины признаков в течение сезона меняются незначительно. В момент максимальной весенней численности размах D был минимален. Наименьший $D_{\text{ср}}$ и максимальный размах D были при минимальной численности. Максимальные величины CV признаков меняются асинхронно.

Thalassiosira pseudonana Hasle et Heimdal (рис. 2, Г). В момент наибольшей весенней численности $D_{\text{ср}}$ и размах D были минимальными, чего нельзя сказать об осеннем пике численности. С увеличением $D_{\text{ср}}$ $F_{\text{кр}}$ увеличивается. Здесь максимальные значения CV для D и $F_{\text{кр}}$ изменяются синхронно, однако это совпадает с моментом минимальной численности.

Ожидаемой связи между изменением признаков и моментом максимальной численности изученных представителей центрических диатомей не наблюдалось.

Отношение максимальных за сезон значений признаков к минимальным варьирует в значительных пределах (1.5–7.0) как для разных признаков у одного вида, так и между таксонами (табл. 1). Просматривается тенденция возрастания величины отношений для более крупных форм. В то же время отношение максимальных за сезон значений средних величин признаков к минимальным изменяется незначительно (1.0–1.4) независимо от размерной фракции, за исключением *Cyclotella meneghiniana* (1.0–2.2).

Явной связи между характером изменений признаков и температурой, прозрачностью и содержанием кремния в воде не прослеживается (рис. 1, 2).

Разные исследователи выделяют несколько гипотез в трактовке причин сезонной изменчивости диаметра створки.

С увеличением температуры воды уменьшается ее вязкость, поэтому для повышения плавучести водоросли уменьшают свои размеры [5]. В нашем случае во время весенней вспышки диатомей в течение мая – июня температура воды повысилась с 11 до 18 °С. Однако в течение этого периода у одних видов D_{cp} увеличился, у других – уменьшился, т.е. какой-то общей закономерности нет (рис. 3).

Минимальные размеры должны быть в конце весенней вспышки, так как при уменьшении диаметра панциря увеличивается отношение S/V и соответственно способность клеток поглощать питательные вещества в период, когда конкуренция за биогены наибольшая [6]. В нашем случае пики численности у изученных диатомей приходились на период с середины мая до середины июня. Из 8 изученных нами водорослей лишь у *C. stelligera* мы наблюдали минимальный средний диаметр створки в конце весенней вспышки развития. У остальных же диатомей D_{cp} в этот момент был либо наибольший (*Stephanodiscus hantzschii*), либо в течение весеннего развития наблюдались и наименьшие D_{cp} , т.е. и здесь мы не наблюдаем общей закономерности, присущей всем изученным нами водорослям (рис. 3).

Для систематики очень важно знать, какова степень различий между выборками по диагностическим признакам, в том числе и в плане сезонной изменчивости, тем более что новые таксоны нередко описываются по экземплярам, изученным из пробы, взятой в какой-то момент вегетационного сезона. Для выявления этих различий по каждому отдельному признаку мы использовали коэффициент различия Майра и критерий Стьюдента (табл. 2). В большинстве случаев разница между выборочными средними признаков была достоверна, что подтверждают соответствующие изменения основных структурных элементов створки в течение вегетационного сезона. Коэффициент различия Майра во всех случаях не достигал значения 1.28, принятого для выделения подвидов, лишь в некоторых случаях он был близок к этой величине и составлял 1.25 (для *Cyclotella meneghiniana* – по $D - D_u/D$ и для *Thalassiosira pseudonana* – по D и $F_{кр}$). Наибольший интерес представляют различия, вычисленные

Т а б л и ц а 1

Порядок отношений лимитов признаков и их средних величин по максимальным и минимальным значениям за сезон

Признак	<i>Thalassiosira pseudonans</i>	<i>Cyclotestheron dubius</i>	<i>Stephanodiscus makarovae</i>	<i>Stephanodiscus minutula</i>	<i>Stephanodiscus hantzschii</i>	<i>Cyclotella stelligera</i>	<i>Cyclotella atomus</i>	<i>Cyclotella meneghiniana</i>
Диаметр створки, мкм	$\frac{2.4}{1.3}$	$\frac{4.7}{1.3}$	$\frac{1.9}{1.1}$	$\frac{2.0}{1.1}$	$\frac{4.4}{1.2}$	$\frac{5.2}{1.3}$	$\frac{2.0}{1.0}$	$\frac{4.0}{1.7}$
Число штрихов в 10 мкм	—	$\frac{1.6}{1.0}$	$\frac{1.5}{1.0}$	$\frac{1.6}{1.0}$	$\frac{3.2}{1.2}$	$\frac{3.4}{1.1}$	$\frac{1.6}{1.0}$	$\frac{1.9}{1.0}$
Число ареол на конце штриха	—	$\frac{2.0}{1.0}$	$\frac{1.5}{1.0}$	$\frac{1.5}{1.2}$	$\frac{3.0}{1.1}$	—	—	—
Число ареол в 1 мкм радиуса створки	—	$\frac{2.1}{1.1}$	$\frac{1.6}{1.0}$	$\frac{1.8}{1.1}$	$\frac{2.2}{1.1}$	—	—	—
Число краевых подпертых выростов	$\frac{2.2}{1.4}$	$\frac{6.0}{1.4}$	$\frac{2.0}{1.2}$	—	$\frac{3.3}{1.3}$	$\frac{4.6}{1.3}$	$\frac{2.7}{1.2}$	—
Отношение краевой зоны к диаметру створок	—	$\frac{5.0}{1.0}$	—	—	—	$\frac{4.5}{1.2}$	—	$\frac{3.6}{2.2}$
Число ареол в розетке на створке	—	—	—	—	$\frac{7.0}{1.2}$	—	—	—

Пр и м е ч а н и е. Над чертой — отношение лимитов, под чертой — отношение средних величин признаков.

Таблица 2

Различия между выборками из популяций, взятых в течение вегетационного сезона

Различия	D	γ	$A_{ш}$	$\frac{AR}{R}$	$F_{кр}$	$\frac{D-D_{ш}}{D}$	$A_{ш}$
<i>Stephanodiscus hantzschii</i>							
Между выборками с максимальным и минимальным значениями $D_{ср}$ за сезон	$\frac{0.51}{4.68}$	$\frac{0.73}{6.27}$	$\frac{0.81}{6.38}$	$\frac{0.50}{3.18}$	$\frac{0.70}{5.83}$	—	$\frac{0.19}{1.87^*}$
Между выборками с недельным интервалом с наибольшей разницей по $D_{ср}$	$\frac{0.28}{2.38}$	$\frac{0.26}{2.12}$	$\frac{0.46}{4.44}$	$\frac{0.22}{1.66^*}$	$\frac{0.09}{0.80^*}$	—	$\frac{0.29}{2.43}$
То же с наименьшей разницей по $D_{ср}$	$\frac{0.01}{0.15^*}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0.27}{2.12}$	$\frac{0.16}{0.78^*}$	$\frac{0.04}{0.35^*}$	—	$\frac{0.06}{0.62^*}$
Между выборками при максимальной и минимальной чистенности	$\frac{0.08}{0.62^*}$	$\frac{0.12}{1.41^*}$	$\frac{0.23}{2.12}$	$\frac{0.16}{1.63^*}$	$\frac{0.06}{0.53^*}$	—	$\frac{0.13}{1.09^*}$
Между выборками с наибольшей разницей по $D_{ср}$ из осенней и весенней популяций	$\frac{0.31}{2.48}$	$\frac{0.60}{4.41}$	$\frac{0.46}{4.25}$	$\frac{0.33}{2.32}$	$\frac{0.50}{3.90}$	—	$\frac{0.26}{2.26}$
То же с наименьшей разницей по $D_{ср}$	$\frac{0.07}{0.54^*}$	$\frac{0.07}{0.55^*}$	$\frac{0.08}{0.74^*}$	$\frac{0.28}{1.88^*}$	$\frac{0.02}{0.17^*}$	—	$\frac{0.04}{0.38^*}$
<i>Stephanodiscus minutula</i>							
Между выборками с максимальным и минимальными значениями $D_{ср}$ за сезон	$\frac{0.60}{5.35}$	$\frac{0.41}{4.96}$	$\frac{0.33}{2.65}$	$\frac{0.28}{1.88^*}$	—	—	—
Между выборками с недельным интервалом с наибольшей разницей по $D_{ср}$	$\frac{0.52}{4.91}$	$\frac{0.31}{2.67}$	$\frac{0.25}{1.76^*}$	$\frac{0.42}{2.65}$	—	—	—
То же с наименьшей разницей по $D_{ср}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0.05}{0.70^*}$	$\frac{0.11}{0.94^*}$	$\frac{0.08}{2.0}$	—	—	—

Между выборками при максимальной и минимальной численности	$\frac{0.61}{7.80}$	$\frac{0.23}{2.83}$	$\frac{0.62}{4.42}$	$\frac{0.57}{3.53}$	—	—
Между выборками с наибольшей разницей по $D_{\text{ср}}$ из осенней и весенней популяций	$\frac{0.55}{7.80}$	$\frac{0.29}{3.54}$	$\frac{0.33}{2.65}$	$\frac{0.66}{4.00}$	—	—
То же с наименьшей разницей по $D_{\text{ср}}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0.10}{0.88^*}$	$\frac{0.33}{2.35}$	—	—
<i>Stephanodiscus makarovae</i>						
Между выборками с максимальным и минимальным значениями $D_{\text{ср}}$ за сезон	$\frac{0.69}{6.38}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0.25}{1.76^*}$	$\frac{0.75}{8.51}$	—
Между выборками с недельным интервалом с наибольшей разницей по $D_{\text{ср}}$	$\frac{0.35}{3.54}$	$\frac{0.12}{1.34^*}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0.37}{2.65}$	$\frac{0.25}{2.83}$	—
То же с наименьшей разницей по $D_{\text{ср}}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0.12}{1.34^*}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0.25}{2.83}$	—
Между выборками при максимальной и минимальной численности	$\frac{0.28}{2.83}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0.16}{1.11^*}$	$\frac{0.25}{2.83}$	—
<i>Cyclotella meneghiniana</i>						
Между выборками с максимальным и минимальным значениями $D_{\text{ср}}$ за сезон	$\frac{1.03}{7.04}$	$\frac{0.33}{3.00}$	—	—	—	$\frac{0}{0}$
Между выборками с недельным интервалом с наибольшей разницей по $D_{\text{ср}}$	$\frac{0.22}{2.00}$	$\frac{0.28}{2.83}$	—	—	—	$\frac{0.70}{32.78}$
То же, с наименьшей разницей по $D_{\text{ср}}$	$\frac{0.08}{0.80^*}$	$\frac{0}{0}$	—	—	—	$\frac{1.00}{8.19}$
Между выборками при максимальной и минимальной численности	$\frac{0.22}{2.00}$	$\frac{0.28}{2.83}$	—	—	—	$\frac{0.70}{32.78}$

Таблица 2 (продолжение)

Различия	D	γ	$A_{ш}$	$\frac{AR}{R}$	$F_{кр}$	$\frac{D-D_{ц}}{D}$	$A_{ц}$
Между выборками с наибольшей разницей по $D_{ср}$ из осенней и весенней популяций	$\frac{0.50}{3.85}$	$\frac{0.10}{0.70^*}$	—	—	—	$\frac{1.25}{9.43}$	—
То же с наименьшей разницей по $D_{ср}$	$\frac{0.72}{6.04}$	$\frac{0.27}{3.00}$	—	—	—	$\frac{0}{0}$	—
<i>Cyclotella atomus</i>							
Между выборками с максимальным и минимальным значениями $D_{ср}$ за сезон	$\frac{0.15}{1.41^*}$	$\frac{0.40}{4.01}$	—	—	$\frac{0.59}{7.17}$	—	—
Между выборками с недельным интервалом с наибольшей разницей по $D_{ср}$	$\frac{0.09}{0.70^*}$	$\frac{0.18}{1.76}$	—	—	$\frac{0.05}{0.44^*}$	—	—
То же с наименьшей разницей по $D_{ср}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0.31}{3.12}$	—	—	$\frac{0.32}{2.77}$	—	—
Между выборками при максимальной и минимальной численности	$\frac{0.09}{0.70^*}$	$\frac{0.18}{1.76^*}$	—	—	$\frac{0.05}{0.44^*}$	—	—
Между выборками с наибольшей разницей по $D_{ср}$ из осенней и весенней популяции	$\frac{0.15}{1.41^*}$	$\frac{0.40}{4.01}$	—	—	$\frac{0.59}{7.17}$	—	—
То же с наименьшей разницей по $D_{ср}$	$\frac{0.08}{0.70^*}$	$\frac{0.11}{1.06^*}$	—	—	$\frac{0.30}{2.47}$	—	—
<i>Cyclotella stelligera</i>							
Между выборками с максимальным и минимальным значениями $D_{ср}$ за сезон	$\frac{0.55}{8.03}$	$\frac{0.66}{0.51^*}$	—	—	$\frac{0.53}{4.72}$	$\frac{0.50}{4.46}$	—
Между выборками с недельным интервалом с наибольшей разницей по $D_{ср}$	$\frac{0.16}{1.40^*}$	$\frac{0.23}{1.85^*}$	—	—	$\frac{0.38}{3.06}$	$\frac{0.50}{4.46}$	—

То же с наименьшей разницей по $D_{\text{ср}}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0.14}{1.11^*}$	—	—	$\frac{0.02}{0.23^*}$	$\frac{0}{0}$
Между выборками при максимальной и минимальной численности	$\frac{0.70}{7.20}$	$\frac{0.13}{1.10^*}$	—	—	$\frac{0.57}{5.55}$	$\frac{0}{0}$
Между выборками с наибольшей разницей по $D_{\text{ср}}$ из осенней и весенней популяции	$\frac{0.23}{2.12}$	$\frac{0.01}{0.08^*}$	—	—	$\frac{0.02}{0.21^*}$	$\frac{0}{0}$
То же с наименьшей разницей по $D_{\text{ср}}$	$\frac{0.02}{0.21^*}$	$\frac{0.10}{0.90^*}$	—	—	$\frac{0.02}{0.21^*}$	$\frac{0.50}{3.56}$
<i>Cyclostephanos dubius</i>						
Между выборками с максимальным и минимальным значениями $D_{\text{ср}}$ за сезон	$\frac{0.58}{5.40}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0.20}{1.28^*}$	$\frac{0.37}{2.56}$	$\frac{0.63}{5.12}$	$\frac{0}{0}$
Между выборками с недельным интервалом с наибольшей разницей по $D_{\text{ср}}$	$\frac{0.32}{2.91}$	$\frac{0.21}{2.83}$	$\frac{0.14}{1.00^*}$	$\frac{0.12}{0.81^*}$	$\frac{0.35}{2.68}$	$\frac{0}{0}$
То же с наименьшей разницей по $D_{\text{ср}}$	$\frac{0.04}{0.35^*}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0.11}{0.78^*}$	$\frac{0.01}{0.14^*}$	$\frac{0}{0}$
Между выборками при максимальной и минимальной численности	$\frac{0.16}{1.40^*}$	$\frac{0.19}{1.78^*}$	$\frac{0.14}{1.00^*}$	$\frac{0.28}{1.85^*}$	$\frac{0.37}{3.18}$	$\frac{0}{0}$
Между выборками с наибольшей разницей по $D_{\text{ср}}$ из осенней и весенней популяции	$\frac{0.58}{5.40}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0.20}{1.28}$	$\frac{0.37}{2.56}$	$\frac{0.63}{5.12}$	$\frac{0}{0}$
То же с наименьшей разницей по $D_{\text{ср}}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0.27}{3.54}$	$\frac{0.14}{0.94}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0.10}{0.74}$	$\frac{0}{0}$

Таблица 2 (продолжение)

Различие	D	γ	$A_{ш}$	$\frac{A_R}{R}$	$F_{кр}$	$\frac{D-D_{ц}}{D}$	$A_{ц}$
<i>Thalassiosira pseudonana</i>							
Между выборками с максимальным и минимальным значениями $D_{ср}$ за сезон	$\frac{1.25}{8.10}$	-	-	-	$\frac{1.23}{11.60}$	-	-
Между выборками с недельным интервалом с наибольшей разницей по $D_{ср}$	$\frac{0.36}{2.81}$	-	-	-	$\frac{0.50}{4.59}$	-	-
То же с наименьшей разницей по $D_{ср}$	$\frac{0.09}{0.74}$	-	-	-	$\frac{0.07}{0.70}$	-	-
Между выборками при максимальной и минимальной численности	$\frac{0.09}{0.74}$	-	-	-	$\frac{0.07}{0.70}$	-	-
Между выборками с наибольшей разницей по $D_{ср}$ из осенней и весенней популяции	$\frac{1.25}{8.10}$	-	-	-	$\frac{1.23}{11.60}$	-	-
То же с наименьшей разницей по $D_{ср}$	$\frac{0.22}{1.66}$	-	-	-	$\frac{0.04}{0.35}$	-	-

Примечание. Над чертой – значение коэффициента различия Майра [8], под чертой – критерий Стьюдента.

* Различия недостоверны при уровне значимости 0.05.

Т а б л и ц а 3

Расстояние Махаланобиса между выборками из популяций, изученных в течение вегетационного сезона, при разном наборе морфологических признаков

Расстояние	<i>Cyclostephanos dubius</i>				
	<i>Thalassiosira pseudonana</i>	$D, F_{кр}$	$D, \gamma, F_{кр}$	$D, \gamma, A_{ш}, \frac{A_R}{R}$	$D, \gamma, A_{ш}, \frac{A_R}{R}, \frac{D-D_{ц}}{F_{кр}}, \frac{A_R}{D}$
Между выборками с максимальным и минимальным значениями $D_{ср}$ за сезон Между выборками с недельным интервалом с наибольшей разницей по $D_{ср}$ То же с наименьшей разницей по $D_{ср}$ Между выборками при максимальной и минимальной численности Между выборками с наибольшей разницей по $D_{ср}$ из осенней и весенней популяций То же с наименьшей разницей по $D_{ср}$	$D, F_{кр}$	$D, F_{кр}$	$D, \gamma, F_{кр}$	$D, \gamma, A_{ш}, \frac{A_R}{R}$	$D, \gamma, A_{ш}, \frac{A_R}{R}, \frac{D-D_{ц}}{F_{кр}}, \frac{A_R}{D}$
	5.63	1.63	1.70	3.49	3.46
	0.96	1.43	1.49	2.67	4.53
	<u>0.03</u>	<u>0.07</u>	<u>0.07</u>	<u>0.03</u>	0.54
	<u>0.03</u>	1.85	2.14	1.96	4.06
	5.63	1.65	1.70	3.49	3.46
	<u>0.21</u>	<u>0.29</u>	0.73	<u>0.36</u>	5.31

Таблица 3 (продолжение)

Расстояние	<i>Stephanodiscus makrovae</i>					<i>Stephanodiscus minutula</i>		
	$D, F_{кр}$	$D, \gamma, F_{кр}$	$D, \gamma, A_{ш}, \frac{AR}{R}$	$D, \gamma, F_{кр}, \frac{AR}{A_{ш}, R}$		$D, F_{кр}$	$D, \gamma, F_{кр}$	$D, \gamma, A_{ш}, \frac{AR}{R}$
Между выборками с максимальным и минимальным значениями $D_{ср}$ за сезон	2.08	2.09	1.62	2.23		1.49	—	4.09
Между выборками с недельным интервалом с наибольшей разницей по $D_{ср}$	<u>0.39</u>	<u>0.43</u>	<u>0.65</u>	0.67		1.01	—	1.06
То же с наименьшей разницей по $D_{ср}$	<u>0.23</u>	<u>0.24</u>	<u>0.28</u>	<u>0.59</u>		—	<u>0.02</u>	<u>0.26</u>
Между выборками при максимальной и минимальной численности	<u>0.27</u>	<u>0.64</u>	1.60	1.64		1.51	—	5.88
Между выборками с наибольшей разницей по $D_{ср}$ из осенней и весенней популяций	—	—	—	—		1.35	—	4.55
То же с наименьшей разницей по $D_{ср}$	—	—	—	—		—	<u>0.01</u>	<u>0.24</u>

Таблица 3 (продолжение)

Расстояние	Stephanodiscus hantzschii			Cyclotella stelligera		Cyclotella atomus		Cyclotella meneghiniana
	$D, \gamma, F_{кр}$	$\frac{D, \gamma, A_{ш}}{AR}, \frac{A_{ш}}{R}$	$\frac{D, \gamma, A_{ш}}{F_{кр}, A_{ш}}, \frac{AR}{R}$	$D, \gamma, F_{кр}$	$\frac{D, \gamma, F_{кр}}{D-D_{ц}}, \frac{D}{D}$	$D, F_{кр}$	$D, \gamma, F_{кр}$	$\frac{D, \gamma, F_{кр}}{D-D_{ц}}, \frac{D}{D}$
Между выборками с максимальным и минимальным значениями $D_{ср}$ за сезон Между выборками с недельным интервалом с наибольшей разницей по $D_{ср}$ То же с наименьшей разницей по $D_{ср}$ Между выборками при максимальной и минимальной численности Между выборками с наибольшей разницей по $D_{ср}$ из осенней и весенней популяций	8.52	2.74	11.78	4.19	13.49	9.85	11.53	58.05
	2.08	2.52	4.27	0.73	1.68	0.12	0.36	194.19
	0.02	1.44	1.63	0.66	1.36	0.42	0.81	3.66
	0.54	1.44	1.67	2.49	3.53	0.12	0.36	194.19
	6.66	1.25	7.42	0.79	1.89	9.85	11.53	7.55
То же с наименьшей разницей по $D_{ср}$	0.31	0.96	1.24	0.17	3.20	1.05	1.18	29.57

Примечание. Подчеркнуты цифры, недостоверные для уровня значимости 0.0.5.

при одновременном использовании всех признаков. В качестве приближенного интегрированного показателя различия популяций мы использовали расстояние Махаланобиса (табл. 3). Анализ полученных данных показывает следующее.

Отношение максимальной за сезон величины расстояния к минимальной у изученных таксонов может варьировать от единицы до сотен, что говорит о том, что расстояние Махаланобиса улавливает самые незначительные изменения в морфологии створки и подтверждает значительную сезонную изменчивость у изученных диатомей (*Cyclostephanos dubius* — 9.83 для 6 признаков, *Stephanodiscus hantzschii* — 4.26 для 3 признаков). При этом проявляется тенденция к уменьшению отношения при увеличении набора признаков. С увеличением набора признаков наблюдается тенденция возрастания расстояния Махаланобиса.

Расстояние Махаланобиса между соседними выборками, т. е. взятыми с недельным интервалом по наибольшей разнице D_{cp} может быть больше или таким же, как между выборками с минимальным и максимальным значением D_{cp} за сезон (*Cyclotella meneghiniana*, *Stephanodiscus hantzschii*). Выборки, взятые из весенней и осенней популяций, по расстоянию Махаланобиса могут различаться либо как выборка с максимальным и минимальным значениями D_{cp} за сезон (*Cyclostephanos dubius*, *Stephanodiscus minutula*, *Cyclotella atomus*), либо незначительно. Расстояние Махаланобиса между выборками, изученными при максимальной и минимальной численности, варьирует у разных видов от минимального за сезон значения (*Thalassiosira pseudonana*, *Cyclotella atomus*, *Stephanodiscus hantzschii*) до максимального (*Cyclostephanos dubius*, *Stephanodiscus minutula*, *Cyclotella meneghiniana*). Все это еще раз подтверждает рассмотренные выше данные об отсутствии общей закономерности в сезонной изменчивости морфологических признаков у центрических диатомей и показывает, что для выявления полного диапазона морфологической изменчивости какого-либо таксона или описания нового необходимо иметь данные за весь сезон.

Величины расстояния Махаланобиса при одинаковом наборе признаков у форм одной размерной группы (до 10 и >10 мкм) (сравни *Stephanodiscus makarovaе* и *Cyclotella atomus*; *Cyclostephanos dubius* и *Stephanodiscus hantzschii*) не совпадают, а межвидовые различия значительно меньше сезонных.

Из полученных результатов можно сделать следующие выводы.

Сезонная изменчивость основных морфологических признаков панциря у изученных нами представителей сем. *Thalassiosiraceae* имеет свои видовые особенности и не подчиняется какой-то общей закономерности.

Четко выраженная связь между популяционными волнами и ожидаемыми изменениями признаков отсутствует.

Сезонные различия между выборками из популяций значительны и превышают межвидовые.

Таким образом, центрические диатомеи проявляют значительную сезонную изменчивость, что необходимо учитывать при проведении систематических, гидробиологических, биостратиграфических и других исследований.

Л и т е р а т у р а

1. Андреев В. Л. Классификационные построения в экологии и систематике. М., 1980.
2. Генкал С. И. Метод количественного учета диатомовых водорослей в сканирующем и трансмиссионном электронных микроскопах // Гидробиол. журн. 1986. Т. 22, № 1.
3. Кожова О. М., Шастина И. А., Каплина Г. С. Размерные характеристики *Melosira islandica* subsp. *helvetica* O. Mull. из озера Байкал // Гидробиол. журн. 1982. Т. 18, № 1.
4. Кондратьева Н. В., Масюк Н. П. Актуальные проблемы морфологии водорослей // Проблемы эволюционной морфологии и биохимии в систематике и филогении растений. Киев, 1981.
5. Курсанов Л. И., Комарницкий Н. А. Курс низших растений. М., 1945.
6. Bellinger E. G. Seasonal size changes in certain diatoms and their possible significance // Brit. Phycol. J. 1977. Vol. 12, N 3.
7. Hutchinson G. E. A Treatise on Limnology. Introduction to Lake Biology and the Limnoplankton. New York, 1967. Vol. 2.
8. (Mayr E.) Майр Э.: Принципы зоологической систематики. М., 1971.
9. Müller O. Die Zellhaut und des Gesetz der Zelltheilungsfolge von *Melosira arenaria* Moore // Jb. miss. Bot. 1884. Vol. 14.
10. Pfitzer E. Über Bau Zelltheilung der Diatomacean // Sber niederrhein Ges Nat. u. Heil. 1869. Vol. 26.
11. Round F. E. Auxospore structure initial valves and the development of populations of *Stephanodiscus* in Farmoor Reservoir // Ann. Bot. 1982. Vol. 49.

МИКРОБИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ ПРОДУКЦИИ И ДЕСТРУКЦИИ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА В РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

В 1981–1982 гг., как и ранее [1], на Рыбинском водохранилище продолжались наблюдения за продукцией и деструкцией органического вещества, общей численностью бактерий и продукцией их биомассы. С мая по ноябрь 2 раза в месяц на 6 стандартных станциях отбирали пробы воды для анализа.

Абиотические параметры. Уровень воды в водохранилище в эти годы в период наибольшего наполнения его в июне не достигал нормального подпорожного горизонта (НПГ). В июле 1981 г. и в августе 1982 г. началось его постепенное снижение (рис. 1).

Максимальная площадь водного зеркала в июле 1982 г. была на 50 км² меньше, чем в 1981 г. Но сработка уровня воды летом происходила медленнее, чем в предыдущем году, поэтому средняя площадь водохранилища с мая по ноябрь была на 262 км² больше, чем в 1981 г. в этот же период (табл. 1).

Максимальный объем воды в 1982 г. наблюдался в июле, осенью он снизился примерно в 1.5 раза. Водный баланс был положительный, превышение притока над расходом составляло в 1981 г. 0.649 км³, 1982 г. — 5.33 км³ (табл. 2). В 1981 г. водохранилище вскрылось ото льда в начале мая, в 1982 г. — в конце апреля. Температура воды в центральной части водоема всегда была ниже на 2–3 °С по сравнению с Волжским и Моложским плёсами. В летний период наиболее высокий прогрев воды отмечался в июле и составил 21.2–23.1 °С. До середины августа температура ее в водохранилище колебалась около 20 °С (рис. 2).

Прозрачность воды по диску Секки была невелика и в среднем за навигационный период равнялась 124 см в 1981 г. и 120 см — в 1982 г. Максимальные величины прозрачности отмечены в 1981 г. у ст. Наволок в мае и у ст. Средний Двор в июле, а в 1982 г. — у ст. Измайлово. Уменьшение величин прозрачности наблюдали в октябре, что свидетельствует о штормовой погоде в этот период, когда в результате ветрового перемешивания из донных отложений в воду поднимаются осевшие органико-минеральные частицы.

Средние величины электропроводности в 1981 г. были ниже (175.9 мкСм), чем в 1982 г. (191 мкСм) с максимумом в июле 1982 г. (200 мкСм) и июне 1981 г. (185 мкСм).

Карбонаты являются основным компонентом минеральных соединений воды водохранилища [6] и главнейшим источником углерода

Рис. 1. Изменение уровня воды в Рыбинском водохранилище в 1981 (1) и 1982 (2) гг.

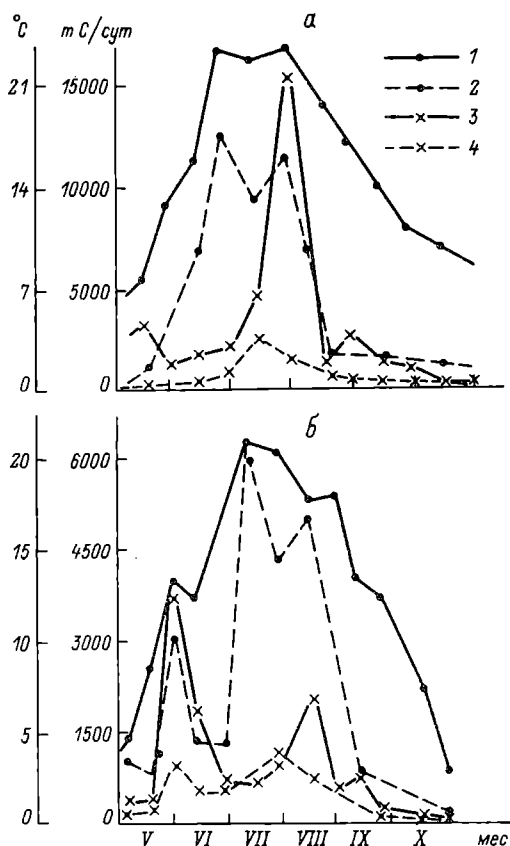
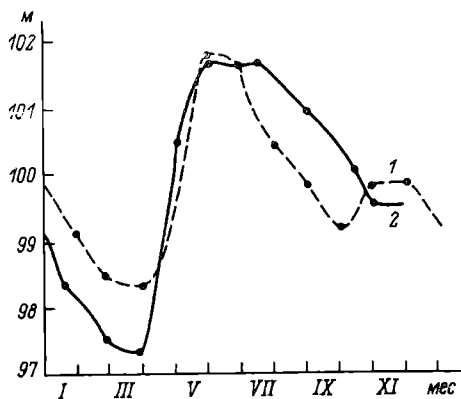


Рис. 2. Изменения температуры воды и интенсивности микробиологических процессов в воде Рыбинского водохранилища в 1981 (а) и 1982 (б) гг.

1 — температура воды; 2 — деструкция органического вещества; 3 — продукция фитопланктона; 4 — продукция бактериальной биомассы.

Таблица 1

Суммарные величины продукции и деструкции

Параметр				
	1 V	19 V	1VI	16 VI
Площадь, км ²	3636	4285	4535	4485
Интенсивность фотосинтеза:				
г С/(м ² ·сут)	—	0.75	0.29	0.39
т С/сут	—	3213	1315	1749
Объем, км ³	17.61	23.14	25.29	24.86
Деструкция органического вещества:				
г С/(м ² ·сут)	—	0.24	0.83	1.50
т С/сут	—	1041	3742	6737
Гетеротрофная ассимиляция CO ₂ , т С/сут	—	22	78	26
Продукция бактериальной биомассы:				
т С/сут	—	370	1289	423
г С/(м ² ·сут)	—	0.086	0.284	0.094

Параметр					
	5 V	18 V	2 VI	14 VI	29 VI
Площадь, км ²	3888	4240	4455	4415	4444
Интенсивность фотосинтеза:					
г С/(м ² ·сут)	0.096	0.103	0.823	0.416	0.165
т С/сут	373	437	3666	1837	733
Объем, км ³	19.74	22.75	24.60	24.26	24.47
Деструкция органического вещества, т С/сут	962	842	3001	1358	1345
Гетеротрофная ассимиляция CO ₂ , т С/сут	9.30	17.1	60.0	28.40	28.6
Продукция бактериальной биомассы, т С/сут	152	284	989	471	477

для автотрофных организмов. Нами они определяются как сумма всех форм (карбонат, бикарбонат и свободная углекислота), которые могут быть использованы автотрофными организмами в процессе фотосинтеза и хемосинтеза. Эти данные используются также и для расчетов гетеротрофной ассимиляции CO₂. За вегетационный период содержание карбонатов в воде равнялось 19.2–19.6 мг С/л с колебаниями по станциям

1981 г.

29 VI	15 VIII	3 VIII	18 VIII	31 VIII	15 IX	29 IX	19 X
4400	4255	3996	3816	3568	3420	3325	3312
0.45	1.04	3.77	0.33	0.73	0.40	0.35	0.041
1980	4425	15065	1259	2605	1368	1164	136
24.13	22.88	20.66	19.13	17.06	15.95	15.24	15.14
2.79	2.15	2.81	0.47	0.42	0.44	0.32	0.32
12258	9129	11218	1798	1501	1515	1051	1044
56	155	89	44	27	26	11	7.3
941	2562	1466	727	443	415	183	121
0.214	0.602	0.367	0.191	0.124	0.121	0.055	0.037

Таблица 1 (продолжение)

1982 г.

16 VII	1 VIII	18 VIII	2 IX	14 IX	27 IX	18 X	2 XI	Среднее
4490	4365	4265	4090	3991	3838	3690	3555	4133
0.162	0.235	0.473	0.128	0.173	0.049	0.019	0.007	0.219
727	1026	2017	524	690	188	70	25	901
24.90	23.83	22.91	21.46	20.62	19.29	18.03	16.96	21.80
5958	4265	5017	2489	825	694	342	254	2104
40.30	67.20	45.4	22.5	15.90	7.30	5.40	5.30	27.10
659	1110	745	375	264	122	91	85	448

в отдельные периоды 1981 г. от 18 до 29 мг С/л, 1982 г. — от 14.8 до 26.8 мг С/л.

Микробиологические процессы. Определение интенсивности фотосинтеза в водоеме производилось по методу В. И. Романенко [3]. Экспериментальная проверка метода путем сравнения с предыдущими результатами [7] выявила идентичные данные. Применение этого метода

Таблица 2

Водный баланс Рыбинского водохранилища за 1981 г.

Составляющие баланса	Январь	Февраль	Март	Апрель	Май
Приток через Угличский гидроузел	<u>859</u> 917	<u>765</u> 863	<u>1065</u> 1000	<u>3153</u> 3491	<u>1683</u> 1278
Приток через Шекснинский гидроузел	<u>516</u> 565	<u>309</u> 489	<u>334</u> 544	<u>351</u> 1005	<u>1482</u> 952
Боковая приточность вместе с р. Мологой	<u>620</u> 579	<u>465</u> 412	<u>512</u> 455	<u>4665</u> 6811	<u>5192</u> 3002
Осадки на площадь водного зеркала	<u>160</u> 127	<u>106</u> 28	<u>101</u> 65	<u>130</u> 157	<u>150</u> 205
Приток за счет водообмена с грунтами	<u>37</u> 46	<u>31</u> 38	<u>19</u> 16	—	—
Сумма прихода	<u>2192</u> 2234	<u>1676</u> 1830	<u>2031</u> 2080	<u>8298</u> 11918	<u>8507</u> 5434
Сток через Рыбинский гидроузел	<u>4204</u> 4581	<u>3031</u> 3522	<u>2914</u> 2440	<u>2754</u> 1281	<u>1164</u> 807
Аккумуляция	<u>-2120</u> -2490	<u>-1700</u> -1830	<u>-970</u> -560	<u>5120</u> 9950	<u>7840</u> 4930

упростило проведение работы в экспедиционных условиях. Определение интенсивности фотосинтеза в люминостате позволяет выровнять поступления световой энергии к организмам и более точно определить степень развития фитопланктона в различных пунктах.

Как по отдельным станциям в одно и то же время, так и в разные периоды летнего сезона величины интенсивности фотосинтеза фитопланктона заметно колебались (рис. 2, табл. 3). В 1981 г. максимальная величина наблюдалась в середине мая на ст. Молога. Второе повышение было в начале августа на ст. Измайлово, в открытой части водохранилища. В 1982 г. первая вспышка развития фитопланктона произошла в начале июня с максимумом фотосинтеза в районе ст. Средний Двор. Вслед за этим с конца июня до середины июля интенсивность фотосинтеза по всему водохранилищу снизилась от 0.392 до 0.046 мкг С/(л·сут), что совпало с резким похолоданием. Второй пик фотосинтеза фитопланктона наблюдался в середине августа (максимум на ст. Молога). Слабая продукция органического вещества фитопланктона отмечена в октябре. Интенсивность фотосинтеза была пересчитана по средним данным по формуле В. И. Романенко [4] (табл. 1).

Деструкцию органического вещества определяли по убыли кислорода в склянках [5]. За вегетационный период обоих лет деструкционные процессы во времени не совпадают с продукционными. Интенсивнее всего они протекали в период наибольшего прогрева воды и цветения фитопланктона: в 1981 г. — в конце июня и первой половине августа,

(над чертой) и 1982 г. (под чертой), млн. м³

Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Ноябрь	Декабрь	Сумма за год
<u>501</u>	<u>263</u>	<u>244</u>	<u>216</u>	<u>1437</u>	<u>1721</u>	<u>961</u>	<u>12868</u>
816	1013	666	326	405	898	982	12655
<u>331</u>	<u>194</u>	<u>54</u>	<u>189</u>	<u>200</u>	<u>697</u>	<u>271</u>	<u>4928</u>
72	113	92	117	83	116	335	4483
<u>1007</u>	<u>526</u>	<u>322</u>	<u>472</u>	<u>1233</u>	<u>1730</u>	<u>1013</u>	<u>17757</u>
975	824	383	491	595	1263	1050	16840
<u>222</u>	<u>151</u>	<u>244</u>	<u>308</u>	<u>301</u>	<u>224</u>	<u>214</u>	<u>2311</u>
298	271	238	254	148	164	261	2316
<u>16</u>	<u>45</u>	<u>54</u>	<u>32</u>	<u>2</u>	<u>18</u>	<u>37</u>	<u>291</u>
3	13	32	32	36	10	16	238
<u>2077</u>	<u>1179</u>	<u>918</u>	<u>1217</u>	<u>3173</u>	<u>4390</u>	<u>2496</u>	<u>38155</u>
2264	2234	1411	1220	1267	2451	2644	36987
<u>2844</u>	<u>3816</u>	<u>3907</u>	<u>2660</u>	<u>2005</u>	<u>3854</u>	<u>4353</u>	<u>37506</u>
2003	2359	3156	3013	3322	2752	2412	31648
<u>-1160</u>	<u>-3430</u>	<u>-3610</u>	<u>-1860</u>	<u>1180</u>	<u>310</u>	<u>-2160</u>	-
-130	-600	-2320	-2230	-2360	-640	0	

в 1982 г. — с середины июля до начала сентября (рис. 2). Максимальные величины за сезон 1981 г. отмечены в районе ст. Средний Двор, в 1982 г. — в районе затопленного г. Молога, где также наблюдались интенсивные процессы продукции органического вещества (табл. 4). Слабое разрушение органического вещества происходило в сентябре и октябре при температуре 10 °С. Поглощение кислорода в водной массе Рыбинского водохранилища частично может осуществляться и за счет окисления аммиака в процессе нитрификации, а также за счет окисления газов, выделяющихся из донных отложений, например водорода. Но эти процессы являются второстепенными и не столь велики. В водной массе потребление кислорода связано в основном с процессами деструкции органического вещества, тем более что в водохранилище в летний период наблюдается гомотермия и перемешивание воды идет до самого дна.

Общая численность бактерий в 1981 г. была в 2.5 раза выше, чем в 1982 г. (табл. 5): в августе 1981 г. наблюдался подъем до 4 млн кл./мл. Количество бактерий держалось на уровне 2.5–3 млн кл./л до конца ноября. Наибольшим в 1982 г. оно было в конце половодья, тогда как в предыдущий год в это время наблюдалось их снижение. В октябре — ноябре 1982 г. вновь произошло увеличение бактерий (рис. 2).

Гетеротрофную ассимиляцию углекислоты определяли с помощью меченого карбоната по ранее описанному методу [6]. Величина ассимиляции углекислоты в 1981 г. равнялась 2.29 мкг С/(л·сут), что значительно больше, чем в 1982 г., когда средняя величина соответствовала

Таблица 3

Интенсивность фотосинтеза при естественном

Станция					
	19 V	1 VI	16 VI	29 VI	15 VII
Коприно	0.332	0.082	0.147	0.205	0.320
Молога	0.535	0.112	0.110	0.168	1.106
Измайлово	0.220	0.146	0.289	0.132	0.217
Средний Двор	0.092	0.188	0.124	0.142	0.196
Наволоч	0.055	0.132	0.066	0.070	0.355
Брейтово	0.179	0.050	0.108	0.147	0.089
Среднее	0.235	0.118	0.140	0.144	0.380

Станция						
	5 V	18 VI	2 VI	14 VI	29 VI	16 VII
Коприно	0.030	0.028	0.166	0.193	0.081	0.116
Молога	0.028	0.066	0.362	0.139	0.097	0.058
Измайлово	0.023	0.041	0.448	0.339	0.086	0.030
Средний Двор	0.010	0.056	0.723	0.090	0.070	0.011
Наволоч	0.008	0.049	0.249	0.061	0.068	0.042
Брейтово	0.045	0.034	0.406	0.164	0.063	0.021
Среднее	0.024	0.046	0.392	0.164	0.077	0.046

Таблица 4

Деструкция органического вещества

Станция					
	19 V	1 VI	16 VI	29 VI	15 VII
Коприно	0.044	0.111	0.148	0.492	0.371
Молога	0.067	0.154	0.020	0.551	0.781
Измайлово	0.062	0.160	0.384	0.472	0.234
Средний Двор	0.031	0.184	0.177	0.619	0.371
Наволоч	0.023	0.152	0.167	0.246	0.488
Брейтово	0.043	0.129	0.728	0.669	0.146
Среднее	0.045	0.148	0.271	0.508	0.399

освещении, мг С/(л·сут)

1981 г.							Среднее
	3 VIII	18 VIII	31 VIII	15 IX	29 IX	15 X	
	0.310	0.163	0.170	0.109	0.068	0.005	0.173
	0.853	0.113	0.412	0.112	0.086	0.024	0.330
	2.546	0.269	0.275	0.394	0.435	0.064	0.453
	1.196	0.144	0.665	0.151	0.137	0.027	0.278
	1.437	0.058	0.166	0.095	0.030	0.007	0.225
	0.375	0.083	0.132	0.057	0.115	0.001	0.121
	1.619	0.138	0.303	0.153	0.145	0.021	—

Т а б л и ц а 3 (продолжение)

1982 г.								Среднее
	1 VIII	18 VIII	2 IX	14 IX	27 IX	18 X	2 XI	
	0.115	0.091	0.036	0.027	0.026	0.005	0.003	0.071
	0.186	0.369	0.081	0.118	0.024	0.008	0.003	0.118
	0.049	0.070	0.036	0.060	0.018	0.005	0.004	0.093
	0.133	0.148	0.050	0.065	0.018	0.005	0.002	0.106
	0.097	0.169	0.034	0.107	0.038	0.010	0.005	0.072
	0.057	0.120	0.045	0.100	0.047	0.011	0.006	0.086
	0.106	0.161	0.047	0.080	0.029	0.007	0.004	—

в воде, мг С/(л·сут)

1981							Среднее
	3 VIII	18 VIII	31 VIII	15 IX	29 IX	15 X	
	0.605	0.018	0.076	0.009	0.066	0.046	0.181
	0.615	0.132	0.095	0.095	0.047	0.070	0.239
	0.342	0.085	0.113	0.180	0.069	0.069	0.197
	0.966	0.085	0.151	0.123	0.127	0.091	0.265
	0.547	0.095	0.066	0.104	0.057	0.057	0.182
	0.185	0.151	0.028	0.057	0.047	0.056	0.203
	0.543	0.094	0.088	0.095	0.069	0.069	—

Станция						
	5 V	18 V	2 VI	14 VI	29 VI	16 VII
Коприно	0.018	0.028	0.164	0.022	0.046	0.341
Молога	0.023	0.059	0.063	0.094	0.099	0.300
Измайлово	0.025	0.025	0.108	0.047	0.060	0.121
Средний Двор	0.035	0.012	0.113	0.053	0.034	0.206
Наволоч	0.023	0.036	0.239	0.077	0.046	0.212
Брейтово	0.011	0.060	0.044	0.045	0.045	0.254
Среднее	0.049	0.037	0.122	0.056	0.055	0.239

Т а б л и ц а 5
Общее количество бактерий

Станция					
	19 V	1 VI	16 VI	29 VI	15 VII
Коприно	1.86	0.87	2.07	2.30	5.49
Молога	1.85	1.03	2.83	4.80	4.31
Измайлово	1.86	1.27	2.88	5.41	4.10
Средний Двор	2.01	2.57	1.67	2.89	3.81
Наволоч	3.30	1.60	3.90	2.05	3.01
Брейтово	1.92	1.83	3.01	5.70	3.27
Среднее	2.13	1.53	2.72	3.86	3.57

Станция					
	5 V	2 VI	17 VI	16 VII	1 VIII
Коприно	1.56	2.17	0.93	2.04	1.28
Молога	1.41	1.91	1.15	2.11	1.50
Измайлово	1.32	1.40	0.99	0.99	1.29
Средний Двор	1.58	1.50	1.31	1.31	1.29
Наволоч	1.94	2.09	0.97	0.97	1.22
Брейтово	1.38	4.63	1.34	1.34	1.32
Среднее	1.53	2.23	1.27	1.77	1.32

Таблица 4 (продолжение)

1982 г.								Среднее
	1 VIII	18 VIII	2 IX	14 IX	27 IX	18 X	2 XI	
	0.108	0.284	0.058	0.023	0.042	0.016	0.022	0.090
	0.219	0.274	0.088	0.071	0.054	0.019	0.014	0.106
	0.041	0.274	0.166	0.071	0.041	0.040	0.016	0.080
	0.219	0.122	0.122	0.006	0.037	0.012	0.010	0.075
	0.297	0.159	0.159	0.060	0.017	0.009	0.011	0.103
	0.192	0.200	0.100	0.006	0.025	0.016	0.016	0.078
	0.179	0.219	0.116	0.040	0.036	0.019	0.015	—

в воде, млн кл./мл

1981 г.							Среднее
	3 VIII	18 VIII	31 VIII	15 IX	29 IX	15 X	
	4.30	4.52	3.63	2.68	1.97	3.10	2.98
	4.39	3.48	5.44	2.71	2.72	3.69	3.41
	3.30	4.22	3.70	2.88	2.53	3.05	3.20
	4.44	2.67	4.27	2.70	3.22	2.70	2.99
	4.53	4.49	2.54	2.29	2.98	2.90	3.05
	3.17	4.95	2.96	3.03	1.75	2.62	3.11
	4.02	4.05	3.76	2.71	2.53	3.05	—

Таблица 5 (продолжение)

1982 г.							Среднее
	18 VIII	2 IX	14 IX	27 IX	18 X	2 XI	
	0.99	1.33	0.58	1.14	1.41	1.07	1.52
	1.23	0.86	1.06	1.51	2.07	2.02	1.53
	1.08	1.00	0.85	1.38	1.34	1.35	1.31
	1.00	1.04	0.97	1.15	1.32	1.87	1.32
	0.90	0.80	0.93	1.60	1.62	2.61	1.47
	1.00	1.51	1.03	0.96	1.69	1.51	1.59
	1.03	1.09	0.90	1.29	1.58	1.74	—

Продукция бактериальной биомассы

Станция					
	19 V	1 VI	16 VI	29 VI	15 VII
Коприно	15	38	13	44	92
Молога	23	53	14	38	255
Измайлово	21	55	19	39	63
Средний Двор	11	63	18	45	106
Наволоч	8	52	16	27	81
Брейтово	15	44	23	39	74
Среднее	16	51	17	39	112

Станция						
	5 V	18 V	2 VI	14 VI	29 VI	16 VII
Коприно	6.30	9.46	—	7.64	15.9	47.3
Молога	7.97	20.4	38.0	32.70	33.90	16.9
Измайлово	8.47	12.3	32.4	16.1	20.60	36.2
Средний Двор	11.9	8.47	34.4	18.3	11.80	21.6
Наволоч	7.97	4.15	55.1	26.3	15.90	27.1
Брейтово	3.65	20.30	42.3	15.6	18.80	12.3
Среднее	7.71	12.50	40.4	19.4	19.50	26.9

1.17 мкг С/(л·сут). Как обычно, наибольшая ее величина наблюдалась в районе затопленного г. Молога — 1.48 мкг С/(л·сут), где наиболее активно протекали другие биологические процессы. Продукция бактериальной биомассы была рассчитана из темновой ассимиляции углекислоты, которая была экспериментально установлена и соответствовала 6 % от продукции биомассы бактерий [2, 8].

В течение вегетационного периода продукция биомассы бактерий в разные периоды сезона и по отдельным станциям колебалась от 5 до 255 мкг С/(л·сут) в 1981 г. и от 3.6 до 56.6 мкг С/(л·сут) в 1982 г. Минимальные величины бактериальной продукции наблюдались поздней осенью, максимальные — в середине июля. В среднем за вегетационный период продукция бактериальной биомассы была равна в 1981 г.

37.8 мкг С/(л·сут), что очень близко к средней многолетней величине для этого водоема — 36.7 мкг С/(л·сут), в 1982 г. — 19.2 мкг С/(л·сут) (табл. 6). Приведенные выше данные позволили сделать расчеты интенсивности микробиологических процессов на весь водоем (см. табл. 1). Характерная особенность 1981 г. состояла в том, что сильный прогрев воды произошел в конце июня, а развитие фитопланктона и наибольшая его продукция отмечены во второй половине лета. Наиболее интенсивные величины деструкции органического вещества наблюдались уже

1981 г.							Среднее
3 VIII	18 VIII	31 VIII	15 IX	29 IX	15 X		
32	49	22	20	11	5		31
44	43	30	32	12	8		50
82	35	33	32	12	8		36
126	17	28	25	12	11		42
74	35	23	33	14	9		34
72	49	19	17	12	6		34
71	38	26	26	12	8		—

Таблица 6 (продолжение)

1982 г.								Среднее
1 VIII	18 VII	2 IX	14 IX	27 IX	18 X	2 XI		
56.6	27.9	19.9	8.00	10.60	5.81	7.64		18.6
32.2	54.0	26.4	36.70	8.30	6.47	4.65		24.5
42.5	27.4	11.3	4.48	4.98	5.81	5.81		17.6
37.5	34.5	18.4	4.65	3.82	3.98	3.32		16.4
44.7	26.9	15.4	20.80	5.31	3.15	3.65		19.7
66.1	26.7	13.4	2.00	4.81	4.98	5.15		18.2
46.6	32.5	17.5	12.80	6.30	5.03	5.04		—

в июне при температуре воды 20–30 °С. Это, несомненно, связано с разрушением аллохтонных органических веществ. В конце июня деструкция достигала 12 258 т С/сут, а максимальная величина продукции органического вещества в результате фотосинтеза фитопланктона наблюдалась в начале августа (15 065 т С/сут).

Расчеты микробиологических параметров в 1982 г. (см. табл. 1) показали, что в мае при температуре воды 15.7 °С деструкция преобладала над продукцией, что, очевидно, связано с привнесом аллохтонного органического вещества. В период наполнения водохранилища (первая половина июня) первичная продукция преобладала над деструкцией. Величины продукции бактериальной биомассы и фотосинтеза фитопланктона были близки и достигали максимума в начале августа (табл. 7).

Для 1982 г. характерны относительно малые величины и продукции, и деструкции органического вещества, при этом интенсивность деструкции почти вдвое превышала продукцию. В этом году наиболее интенсивно протекали деструкционные процессы на мелководьях, которые были осушены в 1981 г. Вторая особенность этого года состояла в том, что после потепления и начавшегося процесса развития фитопланктона в середине июня наступило резкое похолодание и произошло столь же резкое снижение интенсивности фотосинтетической ассимиляции CO₂.

Таблица 7

Продукция бактериальной биомассы, интенсивность фотосинтеза фитопланктона и деструкция органического вещества в воде за вегетационный период 1981–1982 гг.

Параметр	1981 г.*		1982 г.**	
	на весь водоем, тыс. т С	под 1 м ² , г С	на весь водоем, тыс. т С	под 1 м ² , г С
Интенсивность фотосинтеза фитопланктона по ¹⁴ С	59.9	153	231.840	55.5
Валовая продукция фитопланктона	77.9	198	185.472	44.4
Деструкция органического вещества в воде	817	208	386.568	92.5
Гетеротрофная ассимиляция CO ₂	8.640	2.2	86.814	20.8
Продукция бактериальной биомассы	145	37	5.517	1.32
Средняя площадь водохранилища с мая по ноябрь	3919 км ²		4181 км ²	
Средний объем водохранилища	20.09 км ³		22.24 км ³	

* Данные получены за 184 сут вегетационного периода.

** То же за 182 сут.

Таблица 8

Эффективность использования солнечной энергии в процессе фотосинтеза фитопланктона в 1981 г. (над чертой) и 1982 г. (под чертой)

Параметр	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Среднее
Суммарная произникающая в воду солнечная энергия, кДж/(м ² ·мес)	<u>464000</u> 462700	<u>599400</u> 476700	<u>611100</u> 596800	<u>358200</u> 448200	<u>195300</u> 235900	<u>90900</u> 90900	<u>2318900</u> 2311200
Валовая продукция, фитопланктона, кДж/(м ² ·мес)	<u>994</u> 384	<u>694</u> 702	<u>2447</u> 318	<u>2834</u> 541	<u>658</u> 192	<u>137</u> 39	<u>7764</u> 2176
Эффективность использования водорослями солнечной энергии, %	<u>0.21</u> 0.083	<u>0.12</u> 0.147	<u>0.40</u> 0.053	<u>0.79</u> 0.120	<u>0.34</u> 0.081	<u>0.22</u> 0.043	<u>0.33</u> 0.103

В целом температура воды с мая по ноябрь была равна 12.4°C , что ниже средней многолетней ($14,06^{\circ}\text{C}$) на 1.32°C , а по сравнению с наиболее теплыми годами, например с 1981 г., она была меньше на 3.16°C .

Использование солнечной энергии фитопланктоном. Данные по солнечной радиации позволили рассчитать количество солнечной энергии, используемой фитопланктоном в процессе фотосинтеза. Результаты продукции органического вещества фитопланктона на каждый месяц умножены на коэффициент 1.25 [3] для перевода их в валовую величину.

Количество использованной фитопланктоном солнечной энергии в 1981 г. колебалось с июля по октябрь в пределах $0.12\text{--}0.79\%$ [7]. В среднем за вегетационный период фитопланктоном было использовано 0.34% энергии излучения в конструктивном обмене (табл. 8). В 1982 г. в течение вегетации эти величины изменялись от 0.147% в июле до 0.043% в октябре, что в 1.5 раза меньше обычных средних величин для Рыбинского водохранилища, и в 3 раза по сравнению с предыдущим годом.

Таким образом, продукционно-деструкционные процессы наиболее интенсивно протекали в 1981 г. Общее количество бактерий в 1981 г. было в 2 раза выше, чем в 1982 г. Это различие обусловлено, вероятно, 2 факторами: температурой и эффективностью использования солнечной энергии водорослями.

Л и т е р а т у р а

1. Кузнецов С. И., Романенко В. И., Карпова Н. С., Романенко В. А. Микробиологические процессы и гидрологическая характеристика Рыбинского водохранилища в 1977 г. и 1978 году // Гидрологические характеристики водохранилищ Волжского бассейна. Л., 1982.
2. Романенко В. И. Гетеротрофная ассимиляция CO_2 бактериальной флорой воды // Микробиология. 1964. Т. 33, вып. 4.
3. Романенко В. И. Величина суточного и кратковременного фотосинтеза фитопланктона при определении с помощью ^{14}C // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1970. № 5.
4. Романенко В. И. Связь между интенсивностью фотосинтеза при равномерном распределении водорослей в толще воды и прозрачностью по диску Секки // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1973. № 19.
5. Кузнецов С. И., Романенко В. И. Экология микроорганизмов пресных водоемов: Лабораторное руководство. Л., 1974.
6. Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л., 1972.
7. Сорокин Ю. И. Определение продуктивности фотосинтеза фитопланктона в водной толще с помощью ^{14}C // Физиология растений. 1959. Т. 6, вып. 1.
8. Сорокин Ю. И. Гетеротрофная ассимиляция углекислоты микроорганизмами // Журн. общ. биологии. 1961. Т. 22, № 4.

СОДЕРЖАНИЕ

Лисицына Л. И. Флора волжских водохранилищ	3
Кузьмичев А. И., Экзерцев В. А., Лисицына Л. И., Довбня И. В., Трусов Б. А., Краснова А. Н., Артеменко В. И., Лапиров А. Г., Ляшенко Г. Ф. Флора и растительность озер Ярославской области	50
Краснова А. Н., Кузьмичев А. И. Флора озер Северо-Двинской водной системы	95
Лисицына Л. И. Видовой состав растительности мелководий Рыбинского водохранилища	110
Экзерцев В. А., Лисицына Л. И., Довбня И. В. Сукцессии гидрофильной растительности в литорали Ивановского водохранилища	120
Довбня И. В. Продукция водной и прибрежно-водной растительности озер Калининской области	133
Лукина Г. А. Выделение аминокислот макрофитами	147
Лукина Г. А., Микрякова Т. Ф. Оптимальные условия культивирования ряски малой (<i>Lemna minor</i> L.)	153
Корнева Л. Г. Структура и динамика фитопланктона водоемов Северо-Двинской водной системы	159
Пырина И. Л., Минеева Н. М. Содержание пигментов фитопланктона в водной толще Рыбинского водохранилища	176
Елизарова В. А., Королева М. Б. Интенсивность роста фитопланктона в Рыбинском водохранилище в связи с небольшими добавками фосфора и азота	189
Елизарова В. А. Скорость роста фитопланктонного сообщества и отдельных групп водорослей в Рыбинском водохранилище	200
Минеева Н. М. Первичная продукция фитопланктона Рыбинского водохранилища	207
Генкал С. И., Корнева Л. Г. Морфология и систематика некоторых видов рода <i>Stephanodiscus</i> Ehrh.	219
Генкал С. И. Морфология панциря центрических диатомей: аспекты сезонной изменчивости	237
Кузнецов С. И., Романенко В. И., Карпова Н. С., Романенко В. А. Микробиологические процессы продукции и деструкции органического вещества в Рыбинском водохранилище	254

УДК 581.9 (285.2)

Лисицына Л. И. Флора волжских водохранилищ // Флора и продуктивность пелагических и литоральных фитоценозов водоемов бассейна Волги. Л.: Наука, 1990. С. 3–49.

Приводятся результаты многолетних исследований флоры мелководий водохранилищ волжского каскада. Аннотированный список включает более 340 видов растений. Библиогр. 58 назв.

УДК 581.9 (285.2 : 47)

Кузьмичев А. И., Экзерцев В. А., Лисицына Л. И., Довбня И. В., Трусов Б. А., Краснова А. Н., Артеменко В. И., Лапиров А. Г., Ляшенко Г. Ф. Флора и растительность озер Ярославской области // Флора и продуктивность пелагических и литоральных фитоценозов водоемов бассейна Волги. Л.: Наука, 1990. С. 50–94.

Дается геоботаническая характеристика озер. Список флоры включает 149 видов из 82 родов 42 семейств. Библиогр. 33 назв. Табл. 1.

УДК 581.9 (285.2 : 47) + 581.526.3 (285.2 : 47)

Краснова А. Н., Кузьмичев А. И. Флора озер Северо-Двинской водной системы // Флора и продуктивность пелагических и литоральных фитоценозов водоемов бассейна Волги. Л.: Наука, 1990. С. 95–109.

Флора озер Северо-Двинской системы включает 107 видов водных и прибрежно-водных растений, относящихся к 60 родам из 36 семейств. Преобладают континентальные виды. Библиогр. 30 назв. Табл. 3.

УДК 581.9 (285.2)

Лисицына Л. И. Видовой состав растительности мелководий Рыбинского водохранилища // Флора и продуктивность пелагических и литоральных фитоценозов водоемов бассейна Волги. Л.: Наука, 1990. С. 110–119.

Изучена флора мелководий водохранилища. Список флоры включает 194 вида из 100 родов 46 семейств. Приводятся новые и редкие растения для региона. Библиогр. 10 назв. Ил. 1. Табл. 1.

УДК 581.526.3 (286.2)

Экзерцев В. А., Лисицына Л. И., Довбня И. В. Сукцессии гидрофильной растительности в литорали Ивановского водохранилища // Флора и продуктивность пелагических и литоральных фитоценозов водоемов бассейна Волги. Л.: Наука, 1990. С. 120–132.

Приводятся результаты многолетнего изучения флоры и растительности первого искусственного водоема и их изменение за период наблюдений. Библиогр. 15 назв. Ил. 1. Табл. 4.

Довбня И. В. Продукция водной и прибрежно-водной растительности озер Калининской области // Флора и продуктивность пелагических и литоральных фитоценозов водоемов бассейна Волги. Л.: Наука, 1990. С. 133–146.

Изучалась водная и прибрежно-водная растительность 23 озер Калининской области. Определены площади зарослей и годовая продукция макрофитов. Библиогр. 12 назв. Ил. 1. Табл. 4.

УДК 581.526.3 : 577.112.3 + 581.1 (28)

Лукина Г. А. Выделение аминокислот макрофитами // Флора и продуктивность пелагических и литоральных фитоценозов водоемов бассейна Волги. Л.: Наука, 1990. С. 147–152.

Рассматривается вопрос о прижизненном выделении аминокислот погруженными водными растениями. Показано, что выделение их находится в обратно пропорциональной зависимости от роста растений. Библиогр. 13 назв. Табл. 2.

УДК 582.547.2 : 574.626

Лукина Г. А., Микрякова Т. Ф. Оптимальные условия культивирования ряски малой (*Lemna minor* L.) // Флора и продуктивность пелагических и литоральных фитоценозов водоемов бассейна Волги. Л.: Наука, 1990. С. 153–158.

Изложен метод культивирования ряски малой (*Lemna minor* L.). Определены оптимальные параметры, состав среды, pH, освещенность, направленность светового потока, плотность засева, температура. Библиогр. 13 назв. Табл. 9.

УДК 574.583 (28) : 581

Корнева Л. Г. Структура и динамика фитопланктона водоемов Северо-Двинской водной системы // Флора и продуктивность пелагических и литоральных фитоценозов водоемов бассейна Волги. Л.: Наука, 1990. С. 159–175.

Проведен флористический и альгоценотический анализ планктона 6 небольших топографически связанных озер. Изучена сезонная динамика фитопланктона и охарактеризован трофический статус водоемов. Библиогр. 35 назв. Ил. 5. Табл. 7.

УДК 574.583 (28) : 581

Пырина И. Л., Минеева Н. М. Содержание пигментов фитопланктона в водной толще Рыбинского водохранилища // Флора и продуктивность пелагических и литоральных фитоценозов водоемов бассейна Волги. Л.: Наука, 1990. С. 176–188.

Приводятся продолжающие многолетний ряд данные о сезонной динамике и распределении хлорофилла в водной толще водохранилища в 1980–1982 гг. Библиогр. 20 назв., Ил. 6. Табл. 6.

УДК 574.583 (285.2) : 581

Елизарова В. А., Королева М. Б. Интенсивность роста фитопланктона в Рыбинском водохранилище в связи с небольшими добавками фосфора и азота // Флора и продуктивность пелагических и литоральных фитоценозов водоемов бассейна Волги. Л.: Наука, 1990. С. 189–199.

Методом биологических испытаний по схеме факторного эксперимента установлено на неоднозначная реакция фитопланктона на добавки фосфора и азота. Библиогр. 28 назв. Табл. 7.

УДК 574.583 (28) : 581

Елизарова В. А. Скорость роста фитопланктонного сообщества и отдельных групп водорослей в Рыбинском водохранилище // Флора и продуктивность пелагических и литоральных фитоценозов водоемов бассейна Волги. Л.: Наука, 1990. С. 200–206.

Еженедельными экспериментами *in situ* установлена средневегетационная скорость роста фитопланктонного сообщества, диатомовых и зеленых – 0.8 удв./сут, сине-зеленых – 1.8 удв./сут. Библиогр. 13 назв. Ил. 1. Табл. 5.

УДК 574.55 + 574.583 (28) : 581

Минеева Н. М. Первичная продукция фитопланктона Рыбинского водохранилища // Флора и продуктивность пелагических и литоральных фитоценозов водоемов бассейна Волги. Л.: Наука, 1990. С. 207–218.

По данным 1981–1982 гг. рассмотрены сезонные и межгодовые различия первичной продукции, ее траты на собственный обмен водорослей и баланс органического вещества в водной толще. Библиогр. 21 назв. Ил. 4. Табл. 6.

УДК 582.26 : 581.4

Генкал С. И., Корнева Л. Г. Морфология и систематика некоторых видов рода *Stephanodiscus* Ehr. // Флора и продуктивность пелагических и литоральных фитоценозов водоемов бассейна Волги. Л.: Наука, 1990. С. 219–236.

Приводятся результаты электронно-микроскопического изучения морфологии некоторых представителей рода *Stephanodiscus* Ehr. Дано описание новой для науки разновидности – *S. triporus* var. *volgensis*. Библиогр. 29 назв. Ил. 9. Табл. 6.

УДК 582.26 : 581.4

Генкал С. И. Морфология панциря центрических диатомей: аспекты сезонной изменчивости // Флора и продуктивность пелагических и литоральных фитоценозов водоемов бассейна Волги. Л.: Наука, 1990. С. 237–253.

Показано, что сезонная изменчивость основных структурных элементов панциря видоспецифична и не связана с температурой, прозрачностью и содержанием кремния в воде. Библиогр. 11 назв. Ил. 3. Табл. 3.

УДК 541.144.7 : 576.8

Кузнецов С. И., Романенко В. И., Карпова Н. С., Романенко В. А. Микробиологические процессы продукции и деструкции органического вещества в Рыбинском водохранилище // Флора и продуктивность пелагических и литоральных фитоценозов водоемов бассейна Волги. Л.: Наука, 1990. С. 254–267.

С мая по ноябрь 1981 г. продукция фитопланктона под 1 м² составила 153 г С, в 1982 г. – 55 г С. Деструкция органического вещества равнялась соответственно 208 г С и 92.5 г С. Продукция бактериальной биомассы 37 г С и 1.32 г С соответственно. Библиогр. 8 назв. Ил. 2. Табл. 8.

Научное издание

**Флора и продуктивность пелагических
и литоральных фитоценозов
водоемов бассейна Волги**

*Утверждено к печати
Институтом биологии внутренних вод
Академии наук СССР*

Редактор издательства *Л. И. Сметанкина*
Художник *Е. В. Кудина*
Технический редактор *В. В. Шиханова*
Корректоры *М. К. Одинокова* и *О. М. Бобылева*

ИБ № 44373

Набор выполнен в издательстве на наборно-печатающем автомате. Подписано к печати 12.11.90. Формат 60 × 90^{1/16}. Бумага офсетная № 1. Печать офсетная. Усл. печ. л. 17.00. Усл. кр.-от. 17.25. Уч.-изд. л. 19.45. Тираж 600. Тип. зак. № 375. Цена 4 р.

Ордена Трудового Красного Знамени
издательство „Наука”. Ленинградское отделение.
199034, Ленинград, В-34, Менделеевская лин., 1.

Ордена Трудового Красного Знамени
Первая типография издательства „Наука”.
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12.