

Орф

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ
ВОЛЖСКИХ
ВОДОХРАНИЛИЩ

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р
И Н С Т И Т У Т Б И О Л О Г И И В Н У Т Р Е Н Н И Х В О Д

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ВОЛЖСКИХ ВОДОХРАНИЛИЩ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
МОСКВА ЛЕНИНГРАД
1 9 6 6

ТРУДЫ ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ ВНУТРЕННИХ ВОД, ВЫП. 11 (14)

Главный редактор
доктор биологических наук *Б. С. Кузил*

Редактор издания
доктор биологических наук *Б. К. Штегман*

ФИТОПЛАНКТОН ВОЛГИ ОТ ЯРОСЛАВЛЯ ДО ВОЛГОГРАДА В ПЕРВЫЕ ГОДЫ ПОСЛЕ СООРУЖЕНИЯ ГОРЬКОВСКОЙ И КУЙБЫШЕВСКОЙ ПЛОТИН

В связи с сооружением Горьковской и Куйбышевской плотин сток исследуемого участка реки на значительном протяжении оказался зарегулированным. Подпор воды, созданный Горьковской плотиной, распространился выше Ярославля, а подпор Куйбышевской — вплоть до Чебоксар. Река сохранила прежний режим скоростей и не вышла из берегов лишь на участках выше Чебоксар и ниже Ставрополя.

Образовавшиеся на реке Горьковское и Куйбышевское водохранилища по своей конфигурации и режиму расчленяются на две части: речную, где водохранилище сохраняет в общем облик реки и характеризуется значительными скоростями течения, и озерную, где оно расширилось за счет заполнения поймы и надпойменных террас и характеризуется слабой проточностью, значительными глубинами и термическим расслоением водной толщи. Речные участки водохранилищ могут рассматриваться как река с несколько замедленным течением и повышенным уровнем. Озерные же участки в целом представляют собой новые водоемы, образовавшиеся на реке, с весьма различными от речных условиями существования для водных организмов. Таким образом, Волга на участке от Ярославля до Волгограда после сооружения Горьковской и Куйбышевской плотин в зависимости от гидрологических условий может быть разделена на пять участков: 1) Ярославль—устье р. Елнати, 2) устье Елнати—Городец, 3) Городец—Камское Устье, 4) Камское Устье—Тольятти, 5) Тольятти—Волгоград. Из них второй и четвертый характеризуются озерным режимом, три остальных — речным.

В настоящей статье приводится характеристика фитопланктона этих участков волжского каскада за первые два года после сооружения Горьковской и Куйбышевской плотин. Материалом для нее послужили сборы пяти экспедиций по реке и водохранилищам (в мае—июне, июле—августе, октябре 1956 г. и в мае—июне, июле—августе 1957 г.), а также ежемесячных обследований Горьковского и Куйбышевского водохранилищ в вегетационный период 1956 г. До проектной отметки оба водохранилища были наполнены в 1957 г. Схема расположения основных станций и разрезов, на которых проводились исследования, приводится на рис. 1.

На речных участках сбор материала по вертикали проводился с трех горизонтов: в поверхностном полуметровом слое, на середине общей глубины и у дна. В озерных участках водохранилищ — в поверхностном слое, у дна и через 3—5 м (в зависимости от общей глубины) по всей водной толще. Орудия лова и методика обработки материала указываются в статье, посвященной изучению фитопланктона данного участка Волги в период до зарегулирования стока (Приймаченко, 1959).

В сборе материала и его обработке принимали участие Л. В. Мороховец, В. В. Экзерцева, Г. М. Денисова, С. П. Гончарова и Е. С. Куракина, которым выражаю глу-

бокую благодарность. Я особенно признателен А. А. Зенину, любезно предоставившему мне материалы по гидрохимии и физическим свойствам воды исследуемого участка волжского каскада, которые широко используются в данной работе.

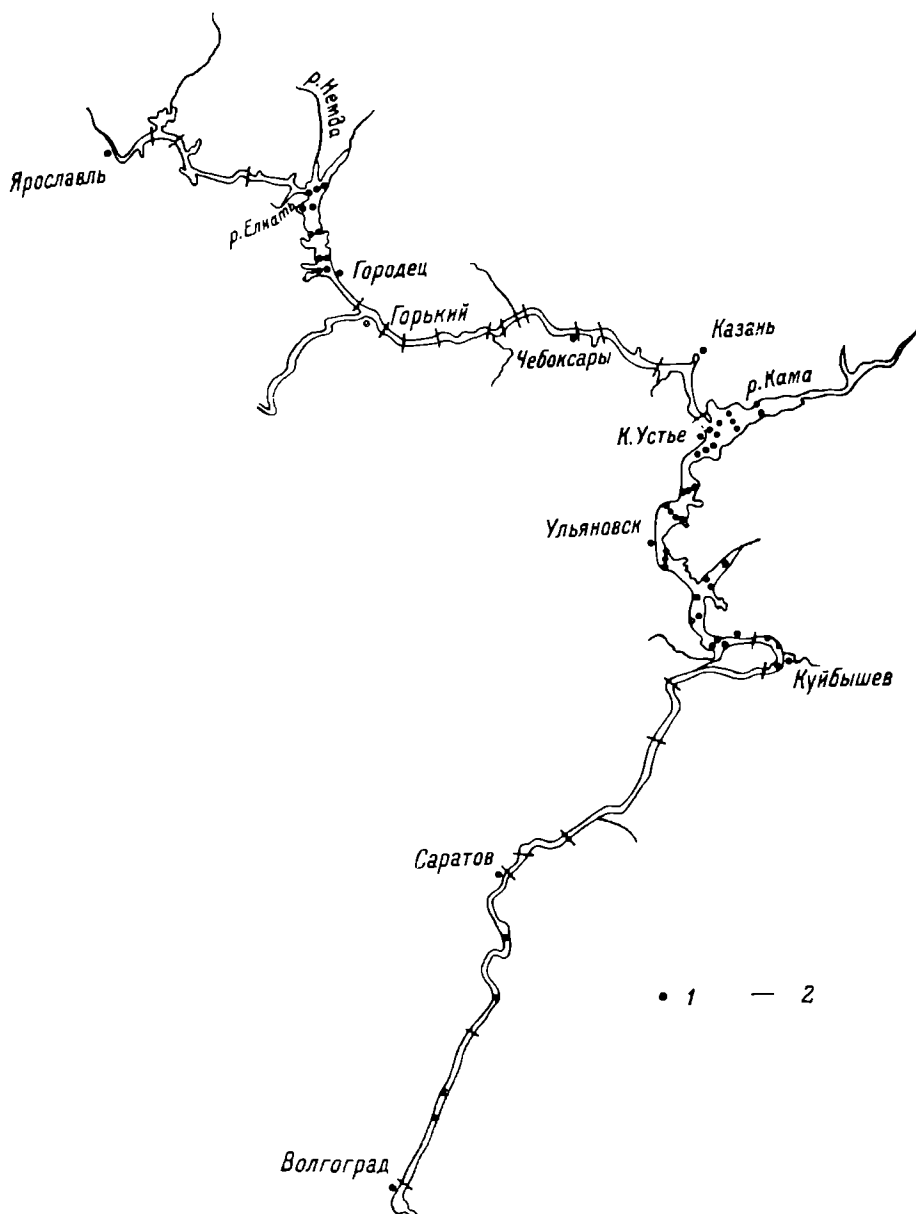


Рис. 1. Схематическая карта волжского каскада водохранилищ на участке Ярославль—Волгоград в 1957 г. с обозначениями станций и разрезов, на которых проводились наблюдения.

1 — станции на стрежне реки и в водохранилищах; 2 — разрезы по поперечному сечению реки.

ВОЛГА ОТ ЯРОСЛАВЛЯ ДО УСТЬЯ ЕЛНАТИ

Протяженность 260 км. Скорости течения в межень колеблются в пределах от 0.23 до 0.55 м/сек. и только в нижнем районе этого участка вследствие подпора Горьковской плотинной снижаются до 0.15 м/сек.

Биогенные элементы, цветность, температура воды и средняя биомасса фитопланктона в отдельных участках волжского каскада в 1955—1957 гг.

	Ярославль—Устье Елнати	Устье Елнати— Городец	Городец—Камское Устье	Камское Устье— Тольятти	Тольятти—Волго- град
Сентябрь 1955 г.	Азот (мг/л) Фосфор (мг/л) Железо (мг/л) Цветность (град.) Температура (°C) Биомасса (мг/м³)	0.171—0.181 0.003—0.004 0.12 61—66 17.4—17.9 1313	0.171 0.004 0.12 66—69 17.9—17.5 2376	0.106—0.181 0.003—0.025 0.09—0.49 40—64 15.3—16.4 2771	0.066—0.086 0.004—0.037 0.05—0.13 40—45 16.1—16.7 4432
Май—июль 1956 г.	Азот (мг/л) Фосфор (мг/л) Железо (мг/л) Цветность (град.) Температура (°C) Биомасса (мг/м³)	2.135—2.361 0.031—0.037 0.37—0.54 69—72 5.8—11.6 98	0.150—0.330 0.027—0.052 0.26—0.47 93—116 11.5—12.9 671	0.320—1.137 0.049—0.070 0.26—0.46 76—80 14.6—15.9 938	0.248—0.533 0.032—0.070 0.22—0.46 62—74 16.1—20.1 850
Август 1956 г.	Азот (мг/л) Фосфор (мг/л) Железо (мг/л) Цветность (град.) Температура (°C) Биомасса (мг/м³)	0.205—0.337 0.055—0.072 0.22—0.29 54—56 15.5—16.1 642	0.194—0.396 0.040—0.074 0.24—0.72 62—82 16.5—17.3 1037	0.105—0.442 0.036—0.045 0.16—0.46 48—50 16.9—17.5 8394	0.11—0.28 0.017—0.068 0.00—0.06 40—42 18—20 14801
Май—июнь 1957 г.	Азот (мг/л) Фосфор (мг/л) Железо (мг/л) Цветность (град.) Температура (°C) Биомасса (мг/м³)	0.394—0.397 0.005—0.009 0.20—0.22 37—41 12.6—12.8 3200	0.101—0.336 0.007—0.012 0.167—0.222 31—37 15—15.8 2637	0.316—0.343 0.010—0.025 0.140—0.260 32—37 14.4—16.4 3454	0.251—0.489 0.024—0.047 0.120—0.170 18—28 15.3—16.7 1895
Август 1957 г.	Азот (мг/л) Фосфор (мг/л) Железо (мг/л) Цветность (град.) Температура (°C) Биомасса (мг/м³)	0.232—0.279 0.008—0.014 0.14—0.19 26—32 18—20.2 2300	0.076—0.132 0.003—0.010 0.08—0.24 30—35 19—20.5 4958	0.075—0.170 0.003—0.019 0.09—0.19 21—26 17.7—19.1 8732	0.09—0.65 0.004—0.079 0.03—0.07 17—23 20—22.5 6437

Прозрачность воды в межень достигает 100—120 см. Термический и гидрохимический режимы формируются под большим влиянием Рыбинского водохранилища. Весной вследствие сброса из последнего холодных вод (Буторин, 1959) в верхнем районе данного участка реки вода оказывается значительно холоднее, чем в нижнем. Так, в мае 1956 г. в районе Ярославля температура воды была 5.8°, тогда как у Кинешмы она достигала 11°. Химический состав воды мало отличается от такового приплотинного участка Рыбинского водохранилища и на всем протяжении от Ярославля до устья Елнати остается почти без изменения. Биогенные элементы содержатся в большом количестве. Цветность воды высокая, особенно это имело место в первый год наполнения водохранилищ (табл. 1).

За период исследования здесь обнаружено 214 видов и разновидностей водорослей. Наиболее разнообразно представлены протококковые и диатомовые, которые как весной, так и летом составляют основную часть общего числа видов. Летом значительным числом видов представлены также синезеленые. Как показывает табл. 2, количество видов диатомовых в мае и августе примерно одинаковое, а синезеленых, протококковых, эвгленовых, пиррофитовых, вольвоксовых и сципеллококков к августу заметно увеличивается.

Таблица 2

Видовое обилие, численность и биомасса фитопланктона Волги на участке от Ярославля до устья р. Елнати в 1956—1957 гг.

	Количество видов				Численность (тыс. клеток в 1 л)				Биомасса (мг/м³)			
	1956		1957		1956		1957		1956		1957	
	V	VIII	V	VIII	V	VIII	V	VIII	V	VIII	V	VIII
<i>Cyanophyta</i>	1	9	—	20	—	7141	—	3319	—	168	—	185
<i>Chrysophyta</i>	1	—	2	8	3	—	6	2	4	—	9	4
<i>Bacillariophyta</i>	22	24	37	35	63	196	3565	961	92	244	3112	1372
<i>Xanthophyta</i>	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Pyrrophyta</i>	1	2	—	7	1	2	—	12	2	119	—	61
<i>Euglenophyta</i>	—	—	1	11	—	—	5	20	—	—	4	62
<i>Volvocineae</i>	1	1	2	11	1	2	5	59	1	4	15	42
<i>Protococcineae</i>	12	44	27	73	21	1425	215	1400	3	52	24	234
<i>Ulothrichales</i>	—	5	5	4	—	169	87	255	—	40	31	128
<i>Conjugatae</i>	—	3	1	11	—	29	3	96	—	14	5	243
Всего	38	88	75	182	89	8964	3886	6124	102	641	3200	2331

Примечание. В этой и табл. 5, 6, 9 и 11 численность и биомасса приводятся лишь для основных групп.

Видовое разнообразие фитопланктона в 1956 было значительно меньшим, чем в 1957 г. Особенной бедностью видового состава отличался фитопланктон в мае 1956 г., когда было зарегистрировано всего 38 видов. При этом многие из них встречались лишь в единичных экземплярах и только 6 видов было представлено более или менее значительным количеством (табл. 3). Эти последние составляли основную массу фитопланктона данного участка Волги, которая в среднем достигала 102 мг/м³. 93% общей биомассы составляли диатомовые, среди которых доминировали *Melosira islandica* и *M. italica*. Среднее количество клеток в 1 л воды было всего 89 тыс.

Летом 1956 г. фитопланктон был несколько богаче и разнообразнее. В августе было обнаружено 88 видов, средняя биомасса фитопланктона достигала 641 мг/м^3 , а численность — 8964 тыс. клеток в 1 л. Преобладающими в планктоне были диатомовые, но значительного развития к этому времени достигли также зеленые и синезеленые водоросли (табл. 2). Основную массу диатомовых составляли *Melosira italica*, *Stephanodiscus astraea*, *Fragilaria crotonensis*. Синезеленые были представлены в основном *Microcystis aeruginosa*, *Woronichinia Naegeliania*, *Coelosphaerium dubium*, *Gomphosphaeria lacustris*, *Gloeocapsa limnetica*. Сравнительно часто встречались колонии *Microcystis pulvereae* и *Aphanothece clathrata*. Из протококковых довольно интенсивно развивались *Dictyosphaerium pulchellum*, *D. Ehrenbergianum*, *Coelastrum microporum*, *Tetrastrum glabrum*, *Pediastrum duplex*, *Scenedesmus quadricauda*, *S. acuminatus*. Улотриксковые были представлены *Ulothrix tenerrima* и *Binuclearia tatrana*. Следует также отметить, что в этот период в данном участке в толще воды обнаруживалась в значительном количестве пепланктонная *Mougeotia elegantula*.

В 1957 г. фитопланктон участка Волги от Ярославля до устья Елнати был значительно богаче и разнообразнее. В мае было зарегистрировано 75 видов и разновидностей водорослей, из которых заметного развития достигало около 20 видов (табл. 3). Средняя биомасса фитопланктона достигала 3200 мг/м^3 , а численность — 3886 тыс. клеток в 1 л. Диатомовые составляли 96 % всей биомассы, причем преобладали *Melosira italica*, *M. islandica*, *M. granulata*, *M. Binderana*, *M. italica* var. *tenuissima* и *Asterionella formosa*. В августе 1957 г. было зарегистрировано 182 вида водорослей. Средняя биомасса фитопланктона достигала 2331 мг/м^3 , а численность превышала 60 000 тыс. клеток в 1 л. Преобладающими были диатомовые, но биомасса и их удельный вес в планктоне по сравнению с маем заметно снизились. Так, если в мае 1957 г. биомасса этих водорослей достигала 3112 мг/м^3 и составляла в среднем 98 % общей биомассы фитопланктона, то в августе она достигала всего 1372 мг/м^3 и составляла 59 % общей биомассы. Как и в 1956 г., к летнему периоду значительного развития достигали синезеленые и зеленые водоросли. Преобладающими в планктоне в августе 1957 г. были в основном те же формы, что и в августе 1956 г. (табл. 3).

Распределение биомассы фитопланктона на участке Волги от Ярославля до устья Елнати на протяжении вегетационного периода резко меняется. Так, в мае 1956 г. отмечено ее увеличение вниз по реке, в мае 1957 г. она распределялась на данном участке почти равномерно, а в летний период обоих лет в средней части этого района она оказывалась значительно выше, чем в верхней и нижней (табл. 4). Распределение биомассы фитопланктона на этом участке реки в большой мере определяется влиянием вышележащего Рыбинского водохранилища и подпором воды, создавшимся Горьковской плотиной. До зарегулирования стока Горьковской плотиной распределение фитопланктона на этом участке реки было иным. Судя по данным В. И. Есыровой (1945), проводившей исследования на этом участке реки в 1935—1937 гг., и нашим, полученным в сентябре 1955 г. (Приймаченко, 1959), до зарегулирования стока в летний период вниз по реке наблюдалось увеличение общей биомассы фитопланктона. Как показывает табл. 4, биомасса фитопланктона в районе Юрьевца в июле—августе 1936, июле 1937 и в сентябре 1955 г. была в несколько раз выше, чем в районе Костромы. Резкое снижение ее в районе Юрьевца после сооружения Горьковской плотины является результатом создавшегося здесь подпора воды. Этот район со скоростями течения в летний период в $0.1\text{--}0.15 \text{ м/сек.}$ является переходной зоной от речных к озерным условиям, и снижение здесь биомассы фитопланктона связано со сменой речного комплекса организмов на озерный (Приймаченко, 1961а).

Средние данные численности (тыс. клеток в 1 л) водорослей, преобладающих

	Ярославль—устье р. Елнати				Устье р. Елнати— Городец				Городец—Намское		
	1956		1957		1956		1957		1956		
	V	VIII	V	VIII	V	VIII	V	VIII	V	VIII	X
<i>Cyanophyta</i>											
<i>Microcystis aeruginosa</i> (Kütz.) Elenk.	—	221	—	870	—	2327	—	3981	—	2103	212
<i>Microcystis pulvere</i> a (Wood.) Elenk.	—	4073	—	2571	—	—	—	1774	—	830	—
<i>Aphanothece clathrata</i> W. et. G. S. West	—	3189	—	677	—	—	—	—	—	320	212
<i>Gloeocapsa limnetica</i> (Lemm.) Hollerb.	—	378	—	100	—	—	—	41	—	—	—
<i>Coelosphaerium dubium</i> Grun.	—	180	—	220	—	1870	—	2285	—	1333	—
» <i>Kuetzingianum</i> Næg.	—	—	—	—	—	328	—	73	—	100	—
<i>Gomposphaeria lacustris</i> Chod.	—	1180	—	175	—	215	—	480	—	270	176
<i>Woronichinia Naegelian</i> a (Ung.) Elenk.	—	424	—	520	—	190	—	1314	—	830	128
<i>Anabaena contorta</i> Bachm.	—	—	—	—	—	17	—	88	—	—	—
» <i>spiroides</i> Kleb.	—	—	—	29	—	141	—	1040	—	814	—
» <i>Scheremetievi</i> Elenk.	—	2	—	2	—	129	—	114	—	85	—
» <i>flos-aquae</i> (Lyngb.) Breb.	—	49	—	—	—	110	—	312	—	190	3
<i>Oscillatoria planctonica</i> Wolosc.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> L. Kalfs.	—	28	—	14	—	491	18	2162	—	2057	80
<i>Phormidium mucicola</i> Hub.-Pest. et. Naum.	—	941	—	—	21	—	35	205	—	17	17
<i>Bacillariophyta</i>											
<i>Melosira varians</i> Ag.	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	2
» <i>Binderana</i> Kütz.	—	—	345	19	—	70	382	2333	—	5	238
» <i>islandica</i> O. Müll.	30	—	290	—	215	—	1010	—	—	—	—
» <i>distans</i> (Ehr.) Kütz. et var. <i>alpigena</i> Grun.	—	—	—	—	5	3	8	206	21	86	116
» <i>granulata</i> (Ehr.) Ralfs.	—	—	27	34	—	7	9	97	9	306	—
» <i>italica</i> (Ehr.) Kütz.	15	167	909	897	125	308	1062	4436	444	4256	1837
» » var. <i>tenuissima</i> (Grun.) O. Müll.	—	23	109	17	22	17	21	681	34	379	51
<i>Cyclotella Meneghiniana</i> Kütz.	—	—	—	—	24	9	83	51	175	417	403
» <i>comta</i> (Ehr.) Kütz.	7	9	53	16	2	18	24	12	—	—	—
<i>Stephanodiscus astraea</i> (Ehr.) Grun. + <i>S. Hantzschii</i> Grun.	—	37	80	251	25	7	121	87	86	199	109
<i>Fragilaria crotonensis</i> Kitt.	—	13	4	—	—	3	7	52	—	35	7
» <i>capucina</i> Desm.	1	5	32	12	—	30	49	8	—	25	18
<i>Synedra berolinensis</i> Lemm.	—	—	—	—	—	—	36	—	15	21	—
» <i>acus</i> Kütz.	—	—	—	—	8	—	33	6	12	4	—
<i>Asterionella formosa</i> Hass.	9	4	605	30	45	233	297	609	42	296	248
<i>Euglenophyta</i>											
<i>Trachelomonas volvocina</i> Ehr.	—	—	6	7	12	2	30	40	38	7	17
<i>Volvocineae</i>											
<i>Chlamidomonas</i> sp. sp.	—	—	3	66	11	—	23	22	14	9	16
<i>Pandorina morum</i> Bory.	—	—	—	45	—	40	7	283	3	40	—
» <i>Charkoviensis</i> Korsch.	—	—	—	—	6	—	19	—	5	32	3

в планктоне волжского каскада в 1956—1957 гг.

Устье		Камское Устье—Тольятти					Тольятти—Волгоград				
1957		1956			1957		1956			1957	
V	VIII	V	VIII	X	V	VIII	VI	VIII	X	VI	VIII
—	3108	—	17029	77	—	9533	—	4327	—	—	3362
—	2189	—	364	—	—	—	—	—	—	—	453
—	4000	—	24	—	—	—	—	—	—	—	—
—	70	—	406	—	—	—	—	—	—	—	67
—	1947	—	2572	—	—	1890	—	1251	—	—	533
—	494	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	104	—	502	18	—	—	—	—	—	—	189
—	1404	—	293	10	—	92	—	1400	—	—	178
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6
—	1221	293	202	—	—	434	—	—	—	—	140
—	113	42	114	—	—	15	13	—	—	168	3
—	196	—	92	—	—	4	—	—	—	—	6
—	109	—	—	—	—	—	—	—	—	—	79
14	1948	140	100294	506	9	53345	45	2048	301	86	2657
55	131	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
18	—	9	—	4	19	—	20	12	9	81	2
45	302	—	—	45	2	—	2	6	58	37	6
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
30	931	26	10	79	21	7	118	80	84	68	25
54	410	6	17	2	23	10	5	183	—	286	706
2400	4920	428	156	629	1023	44	1071	1124	1574	1206	377
90	1400	14	16	26	41	5	24	123	44	273	61
93	579	62	21	29	23	2	69	170	37	106	89
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
106	114	37	19	17	56	2	152	190	40	100	107
—	131	6	18	23	—	4	—	28	9	2	—
—	40	—	—	—	—	—	13	—	—	21	—
46	65	7	2	—	2	—	8	30	—	29	—
51	10	14	—	4	7	—	12	—	—	4	8
380	381	—	—	31	—	—	32	535	150	183	260
26	30	22	—	9	3	—	25	—	—	—	—
20	14	—	—	—	—	—	2	12	—	8	—
9	38	3	—	—	—	—	19	19	—	68	31
35	—	—	51	—	—	57	—	—	—	—	—

	Ярославль—устье р. Елнати				Устье р. Елнати— Городец				Городец—Камское		
	1956		1957		1956		1957		1956		
	V	VIII	V	VIII	V	VIII	V	VIII	V	VIII	X
<i>Protococcineae</i>											
<i>Pediastrum tetras</i> (Ehr.) Ralfs .	—	36	—	—	—	—	—	—	—	—	—
» » var. <i>tetraodon</i> (Corda) Ralfs	—	—	—	—	2	3	8	12	5	72	—
» <i>Boryanum</i> (Turp.) Menegh.	—	—	—	66	—	12	—	8	—	6	36
» <i>duplex</i> Meyen	—	23	—	62	—	36	30	123	7	222	53
» » var. <i>cornutum</i> Racib.	—	—	—	—	—	—	—	37	—	60	58
» <i>biradiatum</i> Meyen . .	—	—	—	—	—	—	10	67	—	—	—
<i>Oocystis submarina</i> Lagerh. . .	—	—	—	—	—	—	—	—	5	8	5
» <i>Borgei</i> Snow	—	—	—	20	—	10	—	8	—	22	8
» <i>solitaria</i> Wittr.	—	17	—	—	12	8	3	13	2	6	26
<i>Ankistrodesmus angustus</i> Bern.	—	14	11	—	—	3	40	9	38	16	54
<i>Kirchneriella obesa</i> (West.) Schmidle	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	12
<i>Coenocystis planctonica</i> Korch.	—	18	13	12	—	—	—	—	—	16	7
<i>Dictyosphaerium pulchellum</i> (Schmidle) Wood.	—	3835	26	1140	37	1136	84	2711	89	5145	650
<i>Dictyosphaerium Ehrenbergianum</i> Näg.	—	58	—	13	2	2	13	16	12	—	2
<i>Coelastrum sphaericum</i> Näg. . .	—	8	13	166	1	36	13	99	—	463	60
» <i>microporum</i> Näg.	—	34	—	12	—	3	12	73	—	178	134
<i>Crucigenia fenestrata</i> (Kirch.) W. et W.	—	16	—	—	—	—	—	—	—	161	191
<i>Crucigenia quadrata</i> Morr. . . .	—	—	—	—	—	27	—	11	—	160	58
» <i>rectangularis</i> (A. Br.) Gay	—	16	—	45	—	—	—	—	—	200	90
<i>Crucigenia tetrapedia</i> (Kirch.) W. et W.	—	—	—	41	—	—	12	32	—	6	255
<i>Crucigenia irregularis</i> Wille . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	17	34
<i>Tetrastrum staurogeniaeforme</i> (Schroed.) Lemm.	—	—	5	64	—	6	9	10	2	108	10
<i>Tetrastrum glabrum</i> (Roll) Ahls- ter. et Tiff	—	39	29	16	3	30	10	28	96	62	152
<i>Actinastrum Hantzschii</i> Zagerh. + var. <i>gracile</i> Roll.	—	—	—	—	—	—	6	75	27	122	8
<i>Scenedesmus acuminatus</i> (Zagerh.) Chod.	7	22	—	38	2	—	—	48	20	72	44
<i>Scenedesmus acuminatus</i> var. <i>biseriatus</i> Reinh.	—	26	—	—	—	—	—	—	—	22	14
<i>Scenedesmus denticulatus</i> Zagerh. » <i>bijugatus</i> (Turp.)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	13	5
Kütz.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	116	8
<i>Scenedesmus quadricauda</i> (Turp.) Bréb. + var. var. *	7	86	44	77	30	19	65	67	92	203	110
<i>Micractinium bornhemiense</i> (Cour.) Korsch.	—	16	—	—	—	—	—	—	—	64	—
<i>Micractinium pusillum</i> Fr.	—	—	—	61	—	—	7	43	—	60	10
» <i>quadrisetum</i> (Lemm.) G. M. Smith	—	—	—	—	—	32	—	38	—	36	—

* var. var. — *Scenedesmus quadricauda* var. *abundans* Kirchn., *Scenedesmus quadricauda* var. *striatus* Deduss.

Т а б л и ц а 3 (продолжение)

Устье		Камское Устье—Тольятти					Тольятти—Волгоград				
1957		1956			1957		1956			1957	
V	VIII	V	VIII	X	V	VIII	VI	VIII	X	VI	VIII
—	—	—	—	—	—	—	6	30	—	7	—
—	114	9	—	2	—	—	—	—	—	—	—
5	53	—	—	—	—	—	3	—	—	—	9
82	520	—	41	—	4	48	12	85	6	59	45
25	120	—	51	22	—	—	—	—	—	—	—
12	50	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
4	42	—	21	—	—	1	—	—	—	—	—
2	23	5	—	6	1	—	—	—	—	—	—
10	49	—	—	—	—	—	—	—	—	18	16
32	36	23	—	11	12	1	38	5	31	22	—
—	30	—	—	—	—	—	6	1	—	—	—
8	30	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
131	8000	12	231	61	5	109	74	181	62	135	416
3	234	—	—	—	—	—	—	14	8	2	—
82	700	16	19	—	12	35	29	130	—	61	29
14	234	7	69	6	2	50	29	87	31	8	27
—	184	—	36	2	2	3	13	16	—	—	16
6	200	—	31	9	—	9	—	43	—	—	4
9	153	2	17	4	3	5	3	64	—	33	4
2	22	—	—	15	—	1	—	—	—	—	—
—	10	—	—	—	—	—	—	18	—	—	13
10	220	—	—	—	—	—	8	—	—	1	—
61	366	81	39	23	41	3	435	115	30	95	30
30	148	13	—	—	—	—	16	21	—	13	62
33	80	13	28	10	14	4	48	88	—	24	44
—	161	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	78	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	54	—	5	2	2	2	6	—	—	—	8
124	434	42	16	25	29	3	70	87	23	68	59
—	102	—	—	—	—	—	—	—	—	38	—
13	39	—	—	—	—	—	—	—	—	—	28
16	42	—	—	—	—	—	—	28	—	—	16

ricauda var. *africanus* Fritsch, *Scenedesmus quadricauda* var. *armatus* (Chod.) Deduss.,

	Ярославль—устье р. Елнати				Устье р. Елнати— Городец				Городец—Камское		
	1956		1957		1956		1957		1956		
	V	VIII	V	VIII	V	VIII	V	VIII	V	VIII	X
<i>Ulothrichales</i>											
<i>Microspora stagnorum</i> (Kütz.) Zagerh.	—	—	11	175	—	26	—	—	—	—	—
<i>Ulothrix tenerrima</i> Kütz.	—	64	8	—	4	558	12	1028	33	799	822
» <i>aequalis</i> Kütz.	—	—	28	—	9	62	24	608	17	1822	458
<i>Binuclearia tatrana</i> Wittr.	—	106	19	122	—	16	22	146	—	—	50
<i>Conjugatae</i>											
<i>Mougeotia elegantula</i> Wittr.	—	41	3	130	—	—	—	260	—	—	—

Таблица 4

Биомасса фитопланктона (мг/м³) в районе Волги от Ярославля до Юрьевца до и после сооружения Горьковской плотины

	VII—VIII 1936	VIII 1937	IX 1953	V 1956	VIII 1956	V 1957	VIII 1957
5 км выше Ярославля	10500	—	850	28	249	3155	835
10 км выше Костромы	8720	2820	1867	30	1551	3519	1224
5 км ниже Костромы	—	—	—	—	2100	—	1837
У Плеса	14070	4570	—	—	—	—	3837
5 км выше Кинешмы	—	—	—	40	3120	3616	4256
5 км ниже Кинешмы	—	—	—	180	—	—	—
3 км выше устья Елнати	—	—	—	252	140	3100	403
У Юрьевца	17580	9680	5697	—	—	—	—

Примечание. Данные за июль—август 1936 и июль 1937 г. заимствованы из работы В. И. Есыревой (1945).

Сравнительно низкая биомасса фитопланктона в верхнем районе данного участка реки, отмеченная в мае 1956 и в августе 1956 и 1957 гг., объясняется тем, что в эти сроки из Рыбинского водохранилища сбрасываются бедные планктоном воды.

ОЗЕРНАЯ ЧАСТЬ ГОРЬКОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА (НИЖЕ УСТЬЯ ЕЛНАТИ)

Длина 100 км, средняя ширина около 10 км, максимальная 14 км. Наибольшая глубина 25 м. Значительные пространства затопленной территории были заняты болотами (Белавская и Павлова, 1961). На протяжении вегетационного периода преобладает озерный режим. Большая проточность в водохранилище наблюдается только весной, летом течение практически отсутствует. Прозрачность воды летом 120—145 см. При отсутствии ветрового перемешивания отчетливо прослеживается термическое расслоение водной толщи. Характер затопленной местности определил высокую цветность воды водохранилища в первый год его существования. В 1956 г. в мае цветность была 93—116, в августе — 62—82°. Ко второму году цветность воды в водохранилище резко снизилась: в 1957 г. в мае она достигала 31—37, в августе — 30—35°. Биогенные

Устье			Камское Устье—Тольятти					Тольятти—Волгоград				
1957			1956			1957		1956			1957	
V	VIII		V	VIII	X	V	VIII	VI	VIII	X	VI	VIII
—	—		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
20	790		36	29	1128	325	137	233	1281	2700	4914	2149
42	424		11	9	444	—	—	—	—	912	—	—
23	79		—	—	—	—	—	—	—	15	—	16
—	400		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

элементы на протяжении всего вегетационного периода 1956 и 1957 гг. содержались в большом количестве, причем в 1956 г. их было значительно больше, чем в 1957 г. (табл. 1).

Подробная характеристика фитопланктона Горьковского водохранилища дана в нашей предыдущей статье (Приймаченко, 1961б), поэтому здесь мы ограничимся указанием лишь цифровых данных, относящихся к периодам одновременного обследования волжского каскада, и общими замечаниями.

В озерной части Горьковского водохранилища пайден 131 вид водорослей. Как и в районе от Ярославля до устья Елнати, фитопланктон 1956 г. в отношении видового состава и биомассы был значительно беднее такового 1957 г. В мае 1956 г. было обнаружено всего 37 видов водорослей, биомасса фитопланктона в среднем была 701 мг/м³, а численность — 766 тыс. клеток в 1 л (табл. 5). Основную массу фитопланктона (79%) составляли диатомовые, среди которых преобладали *Melosira islandica* и *M. italica* (табл. 3). В августе 1956 г. было найдено 72 вида водорослей, биомасса достигала 1009 мг/м³, а численность — 6351 тыс. клеток в 1 л. Кроме диатомовых, преобладающих в планктоне водохранилища в течение всего вегетационного периода, в августе 1956 г. значительного развития достигали синезеленые и зеленые водоросли (табл. 5). Руководящими видами планктона были из диатомовых — *Melosira italica*, *M. Binderana*, *Asterionella formosa*; из синезеленых — *Microcystis aeruginosa*, *Coelosphaerium Kützingianum*, *Gomphosphaeria lacustris*, *Aphanizomenon flos-aquae*, *Woronichinia Naegelianae*. В довольно большом количестве встречались также *Anabaena spiroides*, *A. Scheremetievi*, *A. flos-aquae*. Из протококковых в водохранилище наиболее интенсивно развивались *Dictyosphaerium pulchellum*, некоторые виды *Pediastrum*, *Micractinium* и др. (табл. 3). Вольвоксовые были представлены в основном *Chlamidomonas* sp. sp. и *Pandorina morum*, а улотриковые — *Microspora stagnorum*, *Ulothrix tenerrima*, *U. aequalis*, *Binuclearia tatjana*.

В 1957 г. фитопланктон Горьковского водохранилища был значительно богаче и разнообразнее. В мае было зарегистрировано 147 видов водорослей. Кроме диатомовых, большого разнообразия достигали протококковые (табл. 5). Средняя биомасса фитопланктона была равна 3262 мг/м³, а численность — 8945 тыс. клеток в 1 л. Основная масса фитопланктона (87%) была представлена диатомовыми, преобладающими среди которых были *Melosira Binderana*, *M. italica*, *M. islandica*, *Asterionella formosa*, *Stephanodiscus astraea*, *Cyclotella Meneghiniana*. Заметным развитием от-

Видовое обилие, численность и биомасса фитопланктона Горьковского водохранилища на участке от устья Елнати до Городца в 1956—1957 гг.

	Количество видов				Численность (тыс. клеток в 1 л)				Биомасса (мг/м³)			
	1956		1957		1956		1957		1956		1957	
	V	VIII	V	VIII	V	VIII	V	VIII	V	VIII	V	VIII
<i>Cyanophyta</i>	—	8	2	18	—	4609	128	9700	—	329	613	749
<i>Chrysophyta</i>	2	—	6	4	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Bacillariophyta</i>	24	11	52	30	625	408	7141	5816	530	393	2272	3149
<i>Xanthophyta</i>	—	—	1	2	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Pyrrophyta</i>	2	1	4	3	3	4	10	2	42	72	200	40
<i>Euglenophyta</i>	2	4	8	17	20	9	32	102	41	24	38	81
<i>Volvocineae</i>	2	1	5	5	21	67	40	15	71	25	80	28
<i>Protococcineae</i>	5	45	62	75	97	1252	1594	2375	17	28	45	253
<i>Ulothrichales</i>	—	5	4	5	—	602	—	1731	—	138	14	481
<i>Conjugatae</i>	—	1	3	8	—	—	—	—	—	—	—	—
Всего	37	76	147	167	766	6351	8945	19741	701	1009	3262	4581

личались также некоторые представители протококковых, улотриковых, вольвоксовых и эвгленовых (табл. 3). В августе установлено 167 видов водорослей, биомасса фитопланктона достигала 4581 мг/м³, а численность была 19 741 тыс. клеток в 1 л. 64% общей биомассы составляли диатомовые, 15% синезеленые и 17% зеленые. Преобладающими в планктоне выступали в основном те же виды водорослей, что и в августе 1956 г. Эти же водоросли составляли основной фон фитопланктона Волги от Юрьевца до Городца еще до зарегулирования стока (Павлинова, 1930; Есырева, 1935, 1945; Приймаченко, 1959). Изменения произошли главным образом в соотношении биомассы основных групп фитопланктона и в интенсивности развития отдельных его компонентов. После зарегулирования стока резко повысилась в планктоне роль синезеленых. Почти все представители этой группы в водохранилище развиваются более интенсивно, чем в реке. Исключение представляют *Microcystis pulvereae*, *Merismopedia*, *Gloeocapsa*, роль которых в планктоне водохранилища значительно меньше, чем в реке. Уменьшилась также в планктоне роль *Anabaena*, особенно на второй год существования водохранилища. Из диатомовых лучше, чем в реке, развиваются *Melosira Binderana*, *Asterionella formosa*.

Интенсивность развития фитопланктона в отдельных районах водохранилища неодинакова. Наибольшей бедностью общей биомассы характеризуется немденско-унжигский плес, значительная часть дна которого до затопления была занята болотами.

Характер распределения фитопланктона по продольной оси водохранилища в значительной мере определяется степенью его проточности и в течение вегетационного периода резко меняется. Весной, в период большей проточности водохранилища, общая биомасса фитопланктона по направлению к плотине снижается; летом, когда проточность водохранилища незначительна, общая биомасса фитопланктона в этом направлении увеличивается (Приймаченко, 1960). В тихую погоду устанавливается вертикальная стратификация фитопланктона. Основная масса синезеленых концентрируется в поверхностном трехметровом слое воды. Диатомовые и зеленые распространяются по всей водной толще с максимальным количеством в слое от 2 до 5 м.

На формирование гидрохимического и гидрологического режимов этого участка реки большое влияние оказывают вышележащее Горьковское водохранилище, притоки Волги и Куйбышевская плотина. Влияние Горьковского водохранилища отчетливо прослеживается вплоть до устья Оки. Здесь химический состав, прозрачность и цветность воды почти идентичны таковым приплотинного участка водохранилища. Ниже Оки вследствие поступления в Волгу большой массы воды из притоков в химическом составе воды происходят резкие изменения. Прозрачность и цветность воды заметно снижается. Так, в августе 1957 г. ниже Оки прозрачность не превышала 60—70 см, а цветность была 21°. Значительное увеличение прозрачности воды в это время наблюдалось лишь в районе ниже Чебоксар, где сказывается подпор Куйбышевской плотины (в августе 1957 г. между Чебоксарами и Камским Устьем прозрачность достигала 100—150 см). Неравномерно также и распределение скоростей течения на данном участке реки. Между Горьковской плотинной и Чебоксарами в межень скорости течения колеблются в пределах 0.5—1 м/сек., а между Чебоксарами и Камским Устьем — в пределах 0.1—0.5 м/сек.

Биогенные элементы в воде данного участка реки в течение всего вегетационного периода содержатся в большом количестве (табл. 1). Цветность воды сравнительно небольшая. Значительные показатели ее отмечались лишь весной 1956 г., что было связано со сбросом из Горьковского водохранилища большой массы гумифицированных вод. Как показывает табл. 1, в мае 1956 г. на данном участке Волги цветность воды была даже выше, чем в районе от Ярославля до устья р. Елпати, чего не наблюдалось ни до, ни после образования Горьковского водохранилища.

Фитопланктон на этом участке реки богат и очень разнообразен. За период исследования в толще воды обнаружено 279 видов и разновидностей водорослей, из которых многие развиваются в большом количестве (табл. 3). Как уже установлено (Приймаченко, 1959), большое видовое разнообразие фитопланктона на этом участке Волги объясняется влиянием притоков, которые вносят в Волгу богатый фитопланктон, весьма отличающийся по видовому составу от волжского. Наибольшим количеством видов представлены протококковые. Довольно разнообразны также диатомовые, синезеленые и эвгленовые. Количество видов водорослей в планктоне от мая к августу заметно увеличивается по всем основным группам, включая и диатомовые (табл. 6).

Как и в районах Волги, уже рассмотренных выше, в мае 1956 г. здесь наблюдалось наименее интенсивное развитие фитопланктона. Средняя биомасса его была всего 939 мг/м³, а численность — 730 тыс. клеток в 1 л. 90% всей биомассы составляли диатомовые, представленные в основном *Melosira italica*, *Cyclotella Meneghiniana*, *Stephanodiscus astraea* (табл. 6). Заметного развития достигали также некоторые протококковые, как *Scenedesmus quadricauda*, *Tetrastrum glabrum*, *Dictyosphaerium pulchellum*, *Ankistrodesmus angustus*, *Actinastrum Hantzschii* (табл. 3). К летнему периоду число массовых видов увеличилось. Кроме диатомовых и протококковых, представленных более разнообразно, чем весной, значительного развития достигли некоторые синезеленые и улотриковые (табл. 3). Общая численность и биомасса фитопланктона резко возросла. В августе 1956 г. средняя биомасса была 8 314 мг/м³, а численность 33 553 тыс. клеток в 1 л. Увеличение биомассы фитопланктона произошло главным образом за счет диатомовых, протококковых, синезеленых, улотриковых (табл. 6). Биомасса диатомовых по сравнению с маем увеличилась более чем в 9 раз. Удельный же вес этих водорослей в планктоне по сравнению с маем резко снизился. Диатомовые в этот период составляли 71% общей

Видовое обилие, численность и биомасса фитопланктона Волги на участке от Горьковской плотины до Камского Устья в 1956—1957 гг.

	Количество видов						Численность (тыс. клеток в 1 л)						Биомасса (мг/м³)			
	1956			1957			1956						1956			
	V	VIII	X	V	VIII	X	V	VIII	X	V	VIII	X	V	VIII	X	V
<i>Cyanophyta</i>	—	10	8	4	27	—	—	13976	560	35	14358	—	—	854	51	1
<i>Chrysophyta</i>	—	1	—	4	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Bacillariophyta</i>	15	22	25	24	35	536	9124	913	2498	7814	839	6076	2204	4164	6247	—
<i>Xanthophyta</i>	—	—	—	2	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Pyrrophyta</i>	1	1	1	1	4	0.1	4	—	—	5	4	1	—	—	—	72
<i>Euglenophyta</i>	2	5	4	10	12	14	8	17	9	23	34	19	35	25	82	—
<i>Volvocineae</i>	3	3	2	5	7	11	65	10	28	63	24	26	41	24	16	—
<i>Protococcineae</i>	22	48	46	51	99	169	8872	1113	226	12577	41	445	128	123	852	—
<i>Ulothrichales</i>	2	3	3	4	6	—	1504	542	44	931	—	842	206	14	273	—
<i>Conjugatae</i>	—	1	2	1	8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Всего	45	94	91	106	202	730	33553	3155	2845	35770	939	8314	2635	1433	8598	—

биомассы, синезеленые — 10%, улотриковые — 10% и протококковые — 5%. Преобладающими видами планктона в августе 1956 г. из диатомовых оказались *Melosira italica*, *Stephanodiscus astraea*, *Cyclotella Meneghiniana*, *Melosira granulata*, *Asterionella formosa*; из синезеленых — *Aphanizomenon flos-aquae*, *Coelosphaerium dubium*, *Microcystis aeruginosa*, *Woronichinia Naegelianae*, *Anabaena spiroides*, *A. flos-aquae*; из протококковых — *Dityosphaerium pulchellum* и различные виды *Scenedesmus*, *Pediastrum*, *Tetrastrum*, *Crucigenia*, *Coelastrum*. Улотриковые были представлены в основном *Ulothrix tenerrima* и *U. aequalis*.

Довольно разнообразен фитопланктон этого участка Волги и осенью. В октябре 1956 г. здесь был найден 91 вид водорослей, из которых более 20 развивалось в большом количестве (табл. 3). Биомасса и численность фитопланктона по сравнению с августом резко снизились (табл. 6). Как и в другие сезоны, в планктоне преобладали диатомовые (74% общей биомассы). Значительного развития достигали также протококковые и улотриковые. Преобладающими среди диатомовых были *Melosira italica*, *M. Binderana*, *Asterionella formosa*, *Stephanodiscus astraea*, *Cyclotella Meneghiniana*. Протококковые и улотриковые были представлены в основном теми же видами, что и в августе.

В 1957 г. фитопланктон Волги на участке от Городца до Камского Устья в отношении видового состава был почти тем же, что и в 1956 г. Однако интенсивность его развития весной была значительно выше. Так, средняя биомасса в мае 1957 г. достигала 1433 мг/м³, а численность — 2845 тыс. клеток в 1 л. В августе биомасса и численность фитопланктона характеризовались примерно такими же величинами, как в 1956 г. (табл. 6).

Фитопланктон Волги от Горьковской плотины до Камского Устья очень неоднороден. По его составу и характеру распределения этот участок реки делится на три района: от Горьковской плотины до устья Оки, от устья Оки до Чебоксар и от Чебоксар до Камского Устья. В первом районе формирование фитопланктона находится под большим влиянием Горьковского водохранилища. В зависимости от величины сброса из водохранилища фитопланктон как по составу, так и по биомассе на большее или меньшее расстояние от плотины остается более или менее сходным с таковым водохранилища. Ниже по течению в связи с резким увеличением его скоростей и влиянием на реку ее притоков, происходят изменения в составе фитопланктона. Так, по данным за август 1957 г., на расстоянии 15 км ниже плотины основную массу планктона составляли диатомовые и синезеленые. Из диатомовых преобладали *Melosira italica*, *M. Binderana*, *Stephanodiscus astraea*, а из синезеленых — *Aphanizomenon flos-aquae*, *Microcystis aeruginosa*, *Coelosphaerium dubium*, т. е. формы, которые составляли основную массу планктона приплотинного участка Горьковского водохранилища. Этими же видами водорослей была представлена значительная масса планктона реки еще на 45 км ниже плотины, но здесь уже отмечалось резкое уменьшение численности *Melosira Binderana*, *Asterionella formosa*, *Aphanizomenon flos-aquae*, *Microcystis aeruginosa*, *Coelosphaerium dubium* и увеличение численности *Microcystis pulvereae* и *Anabaena*. Биомасса фитопланктона от плотины до устья Оки весной постепенно увеличивается. Летом же, как правило, на некотором расстоянии от плотины она постепенно снижается, так как вегетация многих форм, обильно представленных в этот период в водохранилище, здесь в результате резкого увеличения скоростей течения уменьшается. В дальнейшем ниже по течению по мере восстановления речного комплекса организмов отмечается постепенное увеличение биомассы фитопланктона. Так, в августе 1957 г. в 5 км ниже плотины биомасса фитопланктона была 10.5 г/м³, в 15 км — 4.8, а в 20 км — 8.8 г/м³. Такой же характер рас-

устьем Свияги и Камским Устьем, где скорости течения не превышали 0.2 м/сек., наблюдалось резкое падение общей биомассы. Таким образом, в этом районе реки в связи с создавшимся подпором воды в составе и распределении планктона произошли изменения, аналогичные наблюдавшимся в верхней части Горьковского водохранилища (между Кинешмой и Юрьевцем).

ОЗЕРНАЯ ЧАСТЬ КУЙБЫШЕВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА (НИЖЕ КАМСКОГО УСТЬЯ)

Длина около 300 км, средняя ширина порядка 10 км, максимальная — 40 км. Глубины достигают 41 м. Затопленная территория была представлена очень плодородными черноземными почвами (Белавская, 1957). В течение всего вегетационного периода преобладает озерный режим. Значительная проточность наблюдается лишь в период паводка. Летом на основной части акватории течение практически отсутствует. Оно бывает заметным лишь на русле и в узких местах водохранилища. Прозрачность воды весной 70—110, летом — 140—220 см. На протяжении всего вегетационного периода в воде содержится значительное количество биогенных элементов. Цветность воды небольшая. Наиболее высокие ее показатели (62—74°) отмечались в первую весну после заполнения водохранилища (табл. 1).

За период исследования в озерной части Куйбышевского водохранилища было зарегистрировано 209 видов и разновидностей водорослей, основная часть которых относится к протококковым, диатомовым, эвгленовым и синезеленым (табл. 9). Протококковые и диатомовые наиболее разнообразно представлены весной, синезеленые и эвгленовые — летом. Видовое обилие фитопланктона по всей акватории водохранилища весной и осенью примерно одинаковое. Летом в верхних районах планктон значительно разнообразнее, чем в нижних. Так, в августе 1957 г. в одной пробе воды, взятой в районе Камского Устья, насчитывалось 20—30 видов, в районе Ундор 10—15 видов, а в приплотинном участке всего 5—7.

В озерной части Куйбышевского водохранилища лишь немногие виды водорослей развиваются в большом количестве. Это в основном диатомовые и синезеленые (табл. 3). В некоторых местах также довольно многочисленными бывают улотриксковые. Значительного развития представителей других групп водорослей здесь не наблюдалось.

В мае 1956 г. фитопланктон водохранилища был беден. Средняя биомасса его достигала 1049 мг/м³, а численность 2049 тыс. клеток в 1 л. На большей части акватории свыше 80% биомассы фитопланктона составляли диатомовые, среди которых отмечалось резкое преобладание *Melosira italica*. Лишь на небольшом участке близ Черемшанского залива, как и в самом заливе, отмечалось довольно интенсивное развитие синезеленых, представленных *Anabaena spiroides*, и золотистых, представленных *Mallomonas* и *Dinobryon*. К августу 1956 г. общая биомасса фитопланктона сильно возросла. В среднем по водохранилищу она определялась 14 782 мг/м³, численность водорослей при этом была 124 559 тыс. клеток в 1 л. Значительную часть биомассы фитопланктона составляли синезеленые, резкое преобладание которых отмечалось от плотины до Ундор. Выше Ундор в водохранилище, кроме синезеленых, в большом количестве развивались диатомовые и протококковые. По всему водохранилищу преобладающими из синезеленых были *Aphanizomenon flos-aquae* и *Microcystis aeruginosa* (табл. 3). Кроме того, в Волго-Камском плесе значительного развития достигали также *Gomphosphaeria lacustris*, *Woronichinia Naegelianae* и *Coelosphaerium dubium*. Из диатомовых преобладала *Melosira italica*. В октябре 1956 г. биомасса фитопланктона достигала всего 1290.4 мг/м³; а численность — 3518 тыс. клеток в 1 л. Основу фитопланктона

составляли диатомовые (59%) и улотриковые (30%). Наиболее интенсивного развития достигали из диатомовых *Melosira distans*, *M. italica*, *M. italica* var. *tenuissima*, *Asterionella formosa*, *Cyclotella Meneghiniana*, *Fragilaria crotonensis*, из улотриковых — *Ulothrix aequalis* и *U. tenerrima*.

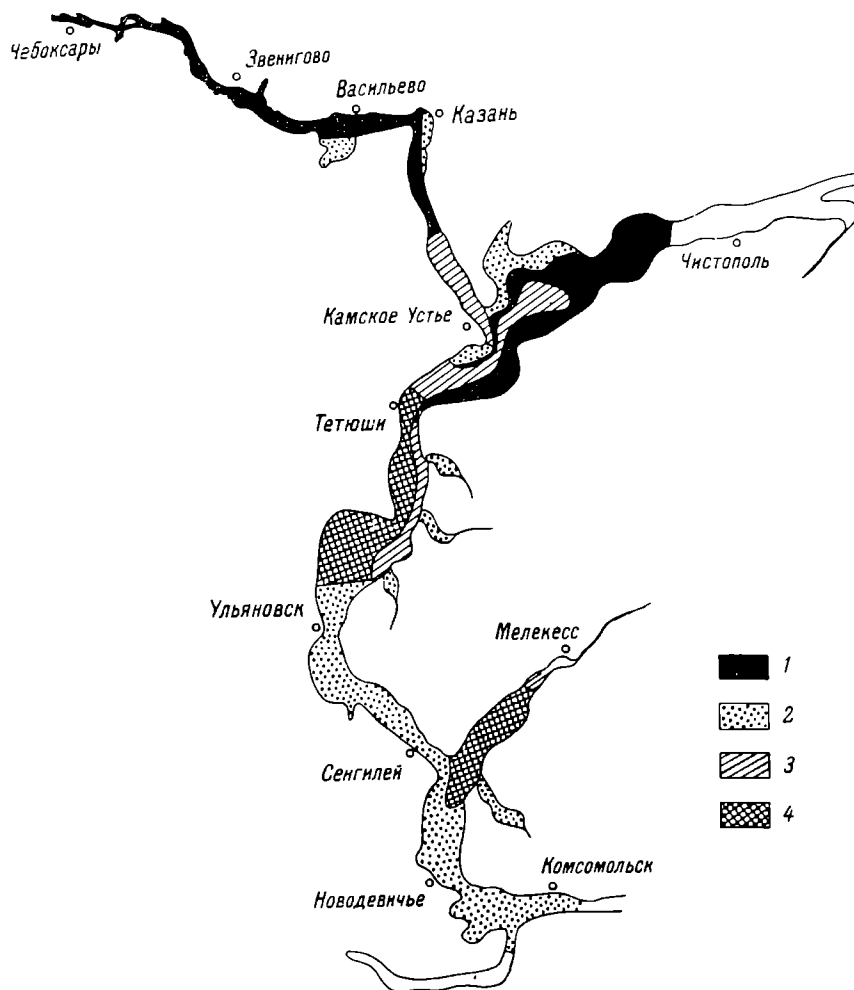


Рис. 2. Распределение фитопланктона в Куйбышевском водохранилище в августе 1957 г.

1 — преобладание по всей толще воды диатомовых; 2 — преобладание по всей толще воды синезеленых с незначительным развитием других групп водорослей; 3 — преобладание в поверхностном слое воды синезеленых, а в глубинных слоях диатомовых; 4 — преобладание по всей толще воды синезеленых при значительном развитии в глубинных слоях диатомовых.

Весной 1957 г. фитопланктон озерной части Куйбышевского водохранилища был значительно богаче, чем весной 1956 г. В мае 1957 г. биомасса его составляла 1892 мг/м³, а число клеток в 1 л — 4469 тыс. В пикней части водохранилища вплоть до Черемшанского залива в планктоне преобладали улотриковые. Выше Черемшанского залива по всей акватории наблюдалось резкое преобладание диатомовых. Последние были представлены в основном *Melosira italica*, *M. italica* var. *tenuissima*, *Stephanodiscus astraea*, *S. Hantzschii*, *Cyclotella Meneghiniana*. Довольно частыми были в планктоне также *Melosira distans* и *M. granulata*. К ав-

густу, как и в 1956 г., биомасса фитопланктона сильно возросла за счет синезеленых (она определялась в среднем 6371 мг/м^3 , при численности 68 462 тыс. клеток в 1 л). Резкое преобладание синезеленых водорослей в планктоне наблюдалось по всей акватории, за исключением восточной части Волго-Камского плеса, где преобладали диатомовые (рис. 2). Таким образом, площадь с преобладанием синезеленых в водохранилище ко второму году его существования значительно увеличилась. Интенсивность же развития этих водорослей снизилась. Так, на Березовском разрезе, где в эти годы синезеленые развивались наиболее интенсивно, в 1956 г. средняя биомасса их превышала 17 г/м^3 при численности 200 млн клеток в 1 л, а в августе 1957 г. на этом же разрезе она составляла 13.7 г/м^3 при средней численности 158 млн клеток в 1 л. Основная масса синезеленых в августе 1957 г. была представлена теми же видами, что и в августе предыдущего года. Что же касается *Gomphosphaeria lacustris* и *Coelosphaerium dubium*, то роль их в планктоне по сравнению с 1956 г. резко снизилась, а *Woronichinia* не была встречена вовсе.

Следует отметить, что до зарегулирования стока на участке Волги от Камского Устья до Ставрополя на протяжении всего вегетационного периода в планктоне преобладали диатомовые. Синезеленые в заметном количестве развивались лишь летом, причем они были представлены иным комплексом видов. Так, по данным И. А. Киселева (1948), в районе Волги между Казанью и Куйбышевом в августе 1939 г. среди синезеленых встречались в основном *Aphanizomenon flos-aquae*, *Anabaena flos-aquae*, *A. spiroides*, *A. Scheremetievi*, *Microcystis pulvereae*, *Gloeocapsa limnetica*. Таким образом, изменения в фитопланктоне реки, вызванные зарегулированием ее стока, шли не только по линии увеличения удельного веса синезеленых, но и по линии изменения видового состава последних. Бросается в глаза резкое уменьшение в планктоне роли *Microcystis pulvereae*, *Gloeocapsa* и *Anabaena*. Последний род в значительных количествах встречается лишь в мелководных участках прибрежной зоны. В основной же части акватории, как уже отмечалось, синезеленые представлены главным образом *Aphanizomenon flos-aquae* и *Microcystis aeruginosa*. Что касается биомассы фитопланктона, то в поверхностном 3—5-метровом слое воды водохранилища, особенно в период массового развития синезеленых, она примерно в 7—8 раз выше, чем была в реке до зарегулирования, а при расчете ее на всю водную толщу она оказывается большей в реке. Численность водорослей, как и предполагал И. А. Киселев (1948), после зарегулирования стока реки увеличилась примерно в 6 раз.

О распределении фитопланктона в водохранилище имеются опубликованные данные (Мороховец, 1959; Приймаченко, 1960; Стройкина, 1960), поэтому здесь мы ограничимся лишь некоторыми замечаниями. Весной и осенью, когда в водохранилище доминируют диатомовые, заметно снижение биомассы по направлению к плотине. Летом, когда в водохранилище преобладают синезеленые, наблюдается обратное явление. Диатомовые более интенсивно развиваются в русловых участках водохранилища, где сохраняется значительная проточность. Синезеленые гораздо интенсивнее развиваются в пойменных участках, характеризующихся малой проточностью, значительной прогреваемостью и большим содержанием в воде азота. Распределение синезеленых по акватории водохранилища в значительной мере зависит также от характера ветровых течений. Поскольку в Куйбышевском водохранилище ветровые течения имеют преимущественно восточное направление, значительная часть синезеленых, развивающихся у правого берега, перемещается в мелководные левобережные участки (Стройкина, 1962). Вследствие этого в левобережных мелководных участках в период интенсивного развития синезеленых биомасса фитопланктона бывает значительно выше, чем в правобережных.

Для Куйбышевского водохранилища характерна неоднородность в составе планктона, обусловленная впадением в него Камы. Весной бросаются в глаза различия в величине общей биомассы фитопланктона (рис. 3). На левой стороне водохранилища, где распространяются камские поды,

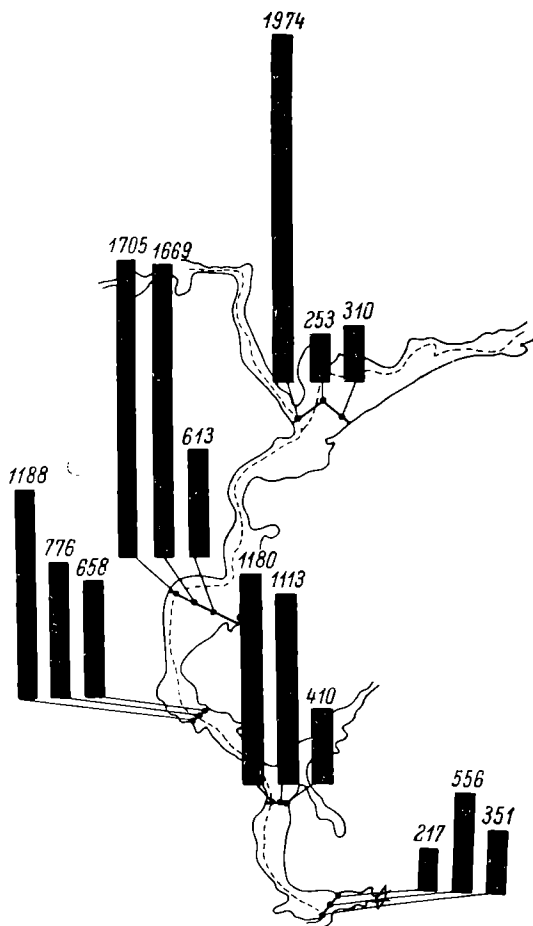


Рис. 3. Распределение фитопланктона (биомасса в мг/м^3 изображается зачерненным столбиком) в Куйбышевском водохранилище в мае 1956 г.

планктона. Так, в августе 1957 г. по всему плесу от Камского Устья до Тетюшей, в правой пойме Ундорского плеса и в Черемшанском заливе, где в заметном количестве развивались диатомовые, фитопланктон в большем или меньшем количестве присутствовал по всей водной толще. Ниже Ундор, где фитопланктон был представлен преимущественно синезелеными, основная его масса концентрировалась в поверхностном 3—5-метровом слое воды. Глубинные слои свыше 10—15 м практически были лишены растительного планктона (табл. 10).

ВОЛГА ОТ ТОЛЬЯТТИ ДО ВОЛГОГРАДА

Протяженность 870 км. Скорости течения в межень порядка 1 м/сек. Прозрачность воды колеблется в весьма значительных пределах. Наиболее высоких показателей она достигает в районе выше Сызрани, находящемся под большим влиянием стока из Куйбышевского водохранилища. Так,

она значительно меньше, чем на правой. Летом на левой стороне водохранилища в планктоне содержится значительно больший процент диатомовых (рис. 2). Такого рода неоднородность в составе фитопланктона в Волго-Камском плесе наблюдается постоянно. По мере продвижения водных масс к плотине волжская и камская воды смешиваются, и различия в составе фитопланктона становятся менее значительными. При этом, чем выше проточность водохранилища, тем на большем расстоянии от устьев прослеживается неоднородность фитопланктона по ширине водохранилища. Так, в мае 1956 и 1957 гг. она четко определялась до Черемшанского залива, в октябре 1956 г. — до г. Сенгилей, а в августе 1957 г. — лишь до Ундор.

При отсутствии ветровых перемешиваний летом в водохранилище наблюдается ясно выраженная прямая стратификация фитопланктона. Характер распределения его биомассы по глубинам в разных районах водохранилища неодинаков и в значительной мере определяется составом

весной в этом районе она достигает 70—80, а летом 100—150 см. Ниже Сызрани прозрачность воды в соответствующие сроки достигает 55—70 и 75—80 см, т. е. характеризуется примерно такими же величинами, как и до сооружения Куйбышевской плотины. Почти все биогенные элементы содержатся в таком же количестве, как в Куйбышевском водохранилище. Исключение представляет железо, концентрация которого в летний период здесь оказывается несколько выше, чем в водохранилище (табл. 1).

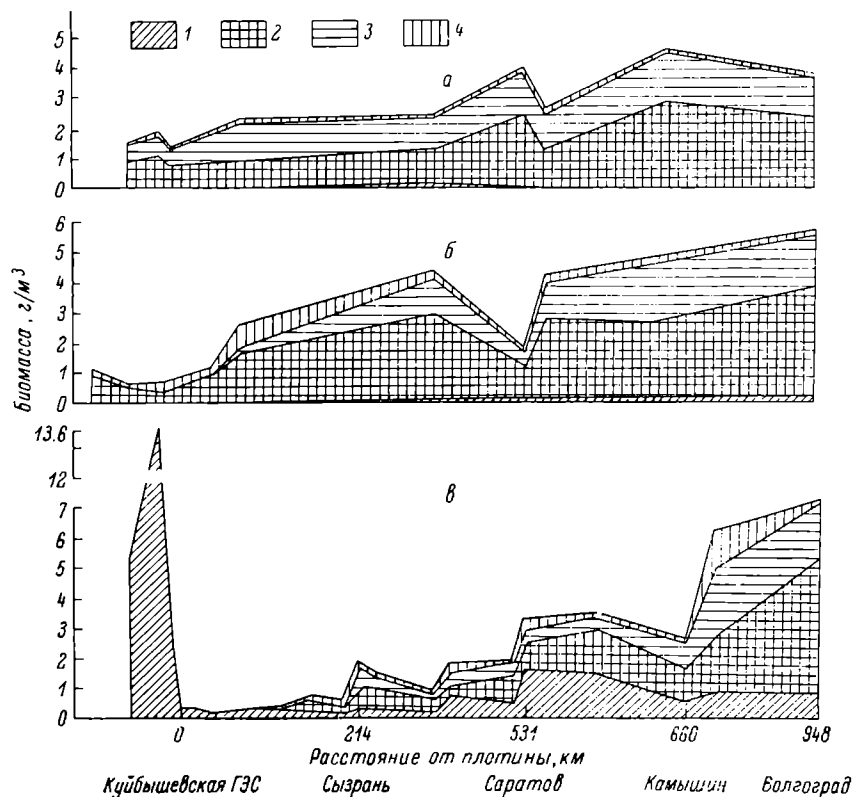


Рис. 4. Распределение фитопланктона на участке Волги от Куйбышевской ГЭС до Волгограда.

а — октябрь 1956 г.; б — май 1957 г.; в — август 1957 г. 1 — синезеленые; 2 — диатомовые; 3 — зеленые; 4 — прочие водоросли.

Цветность воды небольшая. Сравнительно высокие показатели ее отмечались лишь в июне 1956 г., когда она достигала 61° . В других случаях цветность не превышала 40° и была гораздо ниже, чем в других участках каскада (табл. 1).

Начало сезонных обследований этого участка Волги как в 1956, так и в 1957 г. приходилось на июнь, когда вода была уже довольно хорошо прогрета (табл. 11) и фитопланктон развился в достаточной степени. В июне 1956 г. на участке Волги от Куйбышевской плотины до Волгограда было найдено 94 вида водорослей, средняя биомасса фитопланктона достигала 1159.2 мг/м^3 , а численность — 2685 тыс. клеток в 1 л. В июне 1957 г. на этом участке было зарегистрировано 124 вида и разновидности водорослей, биомасса достигала 3962 мг/м^3 , а численность 9676 тыс. клеток в 1 л. Основную массу планктона в эти сроки составляли диатомовые (табл. 11), резкое преобладание которых наблюдалось по всему участку. Руководящими видами планктона были *Melosira italica*, *Cyclotella*

Вертикальное распределение фитопланктона (биомасса мг/м³)

Глубина (в м)	Разрез по Волго-Камскому плесу								
	правая сторона			середина плеса			левая сторона		
	общая биомасса	синезе- леные	диатомо- вые	общая биомасса	синезе- леные	диатомо- вые	общая биомасса	синезе- леные	диато- мовые
0—1	2352	922	1174	4040	2405	603	781	321	431
3	1856	927	801	789	456	287	1951	835	1057
5	—	—	—	1414	678	721	—	—	—
6	1890	886	996	—	—	—	569	75	427
9	911	374	552	—	—	—	—	—	—
10	—	—	—	770	230	302	1883	25	1145
13	432	11	405	—	—	—	—	—	—
15	—	—	—	256	46	201	—	—	—
20	—	—	—	143	Нет.	139	—	—	—
23	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Разрез в 125 км от плотины

0—1	3357	3356	Нет.	8133	8122	Нет.	4877	4775	Нет.
3	1640	1615	Нет.	11044	11044	Нет.	523	523	Нет.
5	2178	2164	Нет.	—	—	—	—	—	—
6	—	—	—	301	291	Нет.	26	26	Нет.
9	—	—	—	10	10	Нет.	15	Нет.	Нет.
10	333	326	Нет.	—	—	—	Нет.	Нет.	Нет.
12	—	—	—	Нет.	Нет.	Нет.	—	—	—
15	Нет.	Нет.	Нет.	Нет.	Нет.	Нет.	—	—	—
17	—	—	—	Нет.	Нет.	Нет.	—	—	—
20	Нет.	Нет.	Нет.	—	—	—	—	—	—

Примечание. Правая и левая стороны плеса принимаются так же, как в реке, т. е. отно

Meneghiniana, *Stephanodiscus astraea*, *S. Hantzschii*. Значительную роль играли также диатомовые — *Melosira distans* var. *alpigena*, *M. italica* var. *tenuissima*, *M. varians* — и некоторые представители протококковых и улотриковых (табл. 3). В 1957 г. развивались также в значительном количестве синезеленые, представленные *Anabaena spiroides* и *A. circinalis*, и пиропитовые — *Glenodinium gymnodinium* и *Peridinium quadridens*.

Летом фитопланктон Волги на этом участке состоял главным образом из диатомовых, синезеленых и зеленых. Распределение этих групп водорослей в реке было очень неравномерным: от Тольятти до Сызрани преобладали синезеленые, представленные в основном *Aphanizomenon flos-aquae* и *Microcystis aeruginosa*. Роль диатомовых и зеленых здесь была очень незначительна (рис. 4). Ниже Сызрани в планктоне резко увеличивалась роль диатомовых и зеленых. Среди диатомовых значительного развития достигали *Melosira italica*, *M. granulata*, *Asterionella formosa*, *Stephanodiscus astraea*, *Cyclotella Meneghiniana*; среди зеленых — *Dictiosphaerium pulchellum*, *Tetrastrum glabrum*, *Coelastrum sphaericum*, *C. microporum*, *Scenedesmus acuminatus*, *S. quadricauda*, *Pediastrum duplex*, *Actinastrum Hantzschii* var. *gracile* и *Ulothrix tenerrima*. Из синезеленых ниже Сызрани большое значение имели *Microcystis pulverea*, *Coelosphaerium dubium*, *Anabaena spiroides*, *A. Scheremetievi*, *A. flos-aquae* (табл. 3).

Сопоставление приведенных данных с аналогичными, относящимися к периоду до зарегулирования стока Волги, показывает, что сооружение Куйбышевской плотины вызвало коренные изменения в составе волжского фитопланктона в районе от Тольятти до Сызрани. По данным И. А. Ки-

в Куйбышевском водохранилище в августе 1957 г.

Разрез по Ундорскому плесу								
правая сторона			середина плеса			левая сторона		
общая био-масса	синезе-ленные	диатомо-вые	общая биомасса	синезе-ленные	диатомо-вые	общая биомасса	синезе-ленные	диато-мовые
502	370	89	5563	4786	147	11425	10721	41
308	232	34	4722	4722	Нет.	8403	7875	339
407	313	57	—	—	—	—	—	—
—	—	—	1086	908	63	2671	2394	86
—	—	—	—	—	—	1000	806	109
24	3	13	152	94	63	—	—	—
—	—	—	—	—	—	3041	7	220
2	1	1	—	—	—	—	—	—
31	Нет.	8	—	—	—	—	—	—
Нет.	Нет.	Нет.	—	—	—	—	—	—
Разрез в 60 км от плотины								
3869	3869	Нет.	12381	12345	34	3245	3158	89
—	—	—	12010	11723	65	4089	4089	Нет.
86	48	38	—	—	—	—	—	—
—	—	—	269	237	33	—	—	—
—	—	—	21	10	10	—	—	—
Нет.	Нет.	Нет.	—	—	—	—	—	—
—	—	—	36	36	Нет.	Нет.	Нет.	Нет.
Нет.	Нет.	Нет.	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—
21	Нет.	20	—	—	—	—	—	—

сильно направления стока воды.

селева (1948), фитопланктон у пристани Поляна Фрунзе, которая находится в данном районе реки, в августе 1938 г. состоял преимущественно из диатомовых, среди которых в массовом количестве были представлены *Melosira italica* и *M. granulata*, им сопутствовали *Asterionella gracillima*, *Diatoma elongatum*, *Fragilaria crotonensis*, *Nitzschia actinastroides*. Синезеленые, развивающиеся здесь в небольших количествах, были представлены в основном *Gloeocapsa limnetica*, *Microcystis pulverea* var. *incerta*, *Anabaena flos-aquae* и *A. spiroides*. Ниже Сызрани, как свидетельствуют эти данные, существенных изменений в составе планктона не наблюдалось.

Биомасса фитопланктона на участке Волги от Куйбышевской плотины до Волгограда распределяется также очень неравномерно. Как правило, ее наиболее низкие показатели отмечаются в верхней части района. В августе 1957 г. между Куйбышевской плотинной и Сызранью она колебалась в пределах 150—545 мг/м³. Вниз по реке биомасса фитопланктона постепенно увеличивалась и наиболее богатой оказывалась в районе между Саратовом и Волгоградом (2582—4370 мг/м³). Примерно такое же распределение биомассы фитопланктона наблюдалось на данном участке Волги и в августе 1956 г. В среднем по всему участку от Куйбышевской плотины до Волгограда в августе 1956 г. биомасса фитопланктона достигала 3028 мг/м³, а в августе 1957 г. — 2758 мг/м³. Численность его в эти сроки была соответственно 13 452 и 15 159 тыс. клеток в 1 л.

В октябре 1956 г. основу фитопланктона на всем протяжении от плотины до Волгограда составляли диатомовые (59% общей биомассы) и улотриксые (38%). Среди диатомовых преобладали *Melosira italica*,

Asterionella formosa, *Melosira distans*; улотриковые были представлены *Ulothrix tenerrima* и *U. aequalis*. Биомасса в среднем достигала 3026 мг/м³, а численность — 7174 тыс. клеток в 1 л. Как и в другие сезоны, наиболее низкие показатели биомассы отмечались в верхнем районе данного участка, что объясняется, как мы увидим дальше, сбросом из водохранилища бедных планктоном вод.

Видовой состав фитопланктона в Волге от Куйбышевской плотины до Волгограда в 1956 и 1957 гг. был примерно одинаковым. Биомасса в июне 1956 г. была значительно ниже, чем в этот же период 1957 г. В августе же этих лет она была примерно одинаковой, причем гораздо ниже, чем до зарегулирования стока. Особенно резкое уменьшение биомассы фитопланктона в связи с сооружением Куйбышевской плотины произошло в районе от Тольятти до Сызрани. Здесь в 1955 г., даже в сентябре, когда вегетация водорослей идет уже на убыль, биомасса фитопланктона колебалась в пределах 4.2—9.2 г/м³. В августе же 1957 г. она не превышала 0.5 г/м³.

Бедность фитопланктона в данном районе реки является следствием влияния на него выпележащего Куйбышевского водохранилища, которое в нижний бьеф сбрасывает фитопланктон, не приспособленный к вегетации в речных условиях. Так, в августе 1957 г. ниже плотины на расстоянии 4.5 км средняя биомасса фитопланктона была всего 295 мг/м³. Основную ее часть составляли сипезеленые, представленные главным образом *Aphanizomenon flos-aquae* и *Microcystis aeruginosa*. Последние в речных условиях вегетируют плохо, вследствие чего на некотором расстоянии от плотины биомасса фитопланктона оказывается еще ниже, чем в приплотинном участке. Так, в августе 1957 г. в 30 км ниже плотины общая биомасса фитопланктона была всего 150 мг/м³. Нарастание биомассы фитопланктона в нижнем бьефе водохранилища осуществляется в соответствии с восстановлением речного комплекса организмов. В августе 1957 г. оно было отмечено на расстоянии около 100 км ниже плотины. Здесь биомасса фитопланктона достигала 340 мг/м³, причем 30% ее составляли диатомовые и свыше 20% протококковые. Полное восстановление речного планктона в нижнем бьефе Куйбышевского водохранилища летом 1957 г. отмечалось на 250 км ниже плотины. Общая же биомасса достигала величин, характерных для этого участка в период до зарегулирования стока, лишь на расстоянии около 500 км. Примерно на таком же расстоянии от плотины наблюдалось полное восстановление речного планктона и в августе 1956 г.

Весной и осенью в приплотинном участке водохранилища фитопланктон, представленный в основном диатомовыми и зелеными водорослями, развивается менее интенсивно, чем в реке, и это соответственно отражается на величине его биомассы в нижнем бьефе водохранилища. Но так как видовой состав планктона в эти сезоны в водохранилище и в реке почти одинаковый, то снижение биомассы в нижнем бьефе не наблюдалось. Восстановление же ее осуществлялось более интенсивно, чем летом. Так, в октябре 1956 и в мае 1957 г. резкое увеличение общей биомассы фитопланктона в нижнем бьефе Куйбышевского водохранилища наблюдалось уже в 60 км от плотины (рис. 4).

ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАЗВИТИЯ ФИТОПЛАНКТОНА В ВОЛГЕ ПОСЛЕ ЗАРЕГУЛИРОВАНИЯ СТОКА

Все изложенное выше позволяет более или менее ясно представить себе картину развития фитопланктона в водохранилище волжского каскада в первые годы после сооружения Горьковской и Куйбышевской плотин. Сопоставление данных, относящихся к Горьковскому и Куйбышевскому водохранилищам, показывает, что формирование фитопланктона в этих водохранилищах неодинаково. Различия отмечались как в составе

и интенсивности развития фитопланктона, так и в динамике его биомассы по годам. Так, в Куйбышевском водохранилище биомасса фитопланктона была всегда гораздо выше, чем в Горьковском; от первого ко второму году после наполнения в Куйбышевском наблюдалось уменьшение биомассы, а в Горьковском увеличение, и, наконец, в Горьковском водохранилище в течение всего вегетационного периода наблюдалось резкое преобладание диатомовых, между тем как в Куйбышевском в течение значительной части вегетационного периода основную массу планктона составляли синезеленые.

Различия в интенсивности развития фитопланктона в Горьковском и Куйбышевском водохранилищах определяются неодинаковыми трофическими условиями. В толщу воды Куйбышевского водохранилища в первые годы после наполнения поступало большое количество биогенных элементов, главным источником которых были плодородные почвы его ложа. Обилие биогенных элементов в сочетании с хорошей прогреваемостью водной толщи обусловило здесь бурное развитие фитопланктона. В толщу воды Горьковского водохранилища в первые годы после наполнения поступало также значительное количество биогенных элементов, но менее интенсивно шла минерализация органических веществ залитых почв в связи с более суровыми климатическими условиями. К тому же болотные почвы ложа Горьковского водохранилища в первые годы после наполнения были солидным источником гуминовых веществ, которые, как известно, связывают биогенные элементы в комплексы, малодоступные для водорослей. Все это и обусловило значительно менее интенсивное развитие фитопланктона в Горьковском водохранилище по сравнению с Куйбышевским.

Изменения в интенсивности развития фитопланктона этих водохранилищ, которые отмечались на второй год после наполнения, произошли в основном вследствие заиления дна. В Куйбышевском водохранилище заиление дна на развитии фитопланктона сказалось отрицательно, так как из-за него уменьшилось поступление в толщу воды биогенных элементов (табл. 1), а в Горьковском — положительно, так как уменьшилось поступление в толщу воды гуминовых веществ.

Различия в составе фитопланктона этих водохранилищ обусловлены неодинаковыми световыми и температурными условиями. Синезеленые лучше развиваются при более высоких температурах водной среды, а диатомовые при более низких. Таким образом, в Куйбышевском водохранилище, расположенном южнее, складываются более благоприятные условия для развития синезеленых, а в Горьковском, расположенном севернее, — для диатомовых.

Изложенное свидетельствует о том, что формирование фитопланктона в новообразовавшихся водоемах в большой мере определяется почвенно-климатическими условиями. В этом отношении существуют принципиальные различия фитопланктона от зообентоса. По данным Ф. Д. Мордухай-Болтовского (1961, 1962), различия в почвенно-растительном покрове и климатических условиях на формировании донной фауны в новообразовавшихся водоемах не сказываются. В Горьковском и Куйбышевском водохранилищах оно проходило по одной схеме.

Следует отметить, что по такой же схеме, как в Горьковском водохранилище, происходило формирование фитопланктона в Ивацком (Неизвестнова-Жакина, 1941), находящемся примерно в таких же почвенно-климатических условиях. Формирование фитопланктона, по типу сходное с наблюдавшимся в Куйбышевском водохранилище, было отмечено в Каховском на Днепре (Приймаченко, 1960) и, очевидно, является характерным для всех водохранилищ более южных широт европейской части СССР.

Почвенно-климатические условия отражаются на развитии фитопланктона также в речных участках каскада. Так, на участке между Ярославлем и устьем Елнати, находящемся в лесной зоне и характеризующемся сравнительно большой цветностью воды, биомасса фитопланктона была меньше, чем на участках, расположенных ниже по течению. Из двух остальных речных участков в начале вегетационного периода более интенсивное развитие фитопланктона наблюдалось между Ставрополем и Волгоградом, что связано с лучшей прогреваемостью его вод. В летний же период наиболее интенсивное развитие его наблюдалось между Городцом и Камским Устьем, где Волга принимает много притоков, обогащающих ее планктоном и биогенными элементами.

Характеризуя фитопланктон речных участков каскада, следует отметить, что на развитие его оказывают большое влияние вышележащие водохранилища и подпор воды, созданный нижележащими плотинами.

В нижний бьеф через плотину сбрасывается фитопланктон, по составу идентичный таковому приплотинного участка водохранилища. Обилие сбрасываемого фитопланктона определяется не только наличием того или иного количества его в приплотинном участке водохранилища, но и морфометрическими данными последнего. При всех прочих равных условиях, глубокие водохранилища сбрасывают в нижний бьеф значительно более бедный планктон, чем мелкие. Это связано с тем, что в нижний бьеф поступает вода не только с поверхностных горизонтов водохранилища, где концентрируется основная масса фитопланктона, но также из глубинных слоев, которые в глубоких водохранилищах бедны планктоном. Так, планктон, сбрасываемый через Горьковскую плотину в августе 1957 г., был в 20 раз обильнее сбрасываемого в это время через Куйбышевскую плотину (соответственно 6.5 и 295 мг/м³), хотя в приплотинном участке Горьковского водохранилища его количество было больше, чем в приплотинном участке Куйбышевского, всего в 8 раз (в толще воды под 1 м² приплотинного участка Горьковского водохранилища биомасса фитопланктона достигала 95, а Куйбышевского 12 г). Сравнительно малая концентрация фитопланктона в нижнем бьефе Куйбышевского водохранилища по отношению к его количеству в приплотинном участке несомненно связана с разбавлением глубинными слоями воды. В приплотинном участке Куйбышевского водохранилища, с глубинами около 41 м, основная масса фитопланктона была сконцентрирована в поверхностном 5-метровом слое воды. Остальная же толща, мощностью около 35 м, была практически лишена планктона. В приплотинном участке Горьковского водохранилища с глубинами, не превышающими 25 м, значительное количество водорослей отмечалось по всей водной толще. Следует отметить, что в данном случае неодинаковое распределение фитопланктона в толще воды Горьковского и Куйбышевского водохранилищ является результатом не только их различной морфологии, но и неодинакового состава планктона. В приплотинном участке Куйбышевского водохранилища в этот период основную массу фитопланктона составляли синезеленые, которые не могут вегетировать на больших глубинах. В Горьковском водохранилище фитопланктон в это время был представлен в основном диатомовыми и зелеными, которые хорошо развиваются на значительно больших глубинах, чем синезеленые.

В речных участках каскада на некотором расстоянии от плотины наблюдается снижение общей биомассы фитопланктона, которое, как мы уже отмечали, связано с отмиранием озерных видов. Затем в соответствии с восстановлением речного комплекса биомасса фитопланктона постепенно увеличивается. Интенсивность восстановления речного планктона в отдельных участках реки, как и в одном и том же участке, в разные сезоны года неодинакова и в значительной мере определяется составом план-

ктона, сбрасываемого из водохранилища, и смежного влияния на реку ее притоков. В нижнем бьефе Горьковского водохранилища восстановление речного планктона происходит довольно быстро, так как сбрасываемый через плотину планктон всегда содержит большое количество диатомовых водорослей, которые могут хорошо вегетировать в речных условиях. Большое значение имеет также и то обстоятельство, что в нижнем бьефе Горьковского водохранилища Волга принимает много крупных притоков, которые обогащают ее своим планктоном. В нижнем бьефе Куйбышевского водохранилища, где придаточная система Волги развита очень слабо, сравнительно быстрое восстановление речного планктона наблюдается лишь весной и осенью, когда сбрасываемый из водохранилища планктон состоит преимущественно из диатомовых и зеленых водорослей. Летом же, когда в нижний бьеф поступают в основном синезеленые водоросли, река на значительном протяжении ниже плотины характеризуется очень слабым развитием фитопланктона.

Районы речных участков, находящихся под влиянием подпора нижележащих плотин, характеризуются сравнительно большим процентом синезеленых в планктоне и снижением общей биомассы планктона в направлении течения реки. Уменьшение биомассы здесь происходит в основном за счет выпадения диатомовых и зеленых водорослей, которые составляют основную массу планктона в районах с наличием течения. Особенно низкие показатели биомассы этих водорослей отмечаются в зоне с проточностью 0.1—0.2 м/сек., где уже наблюдается значительная роль в планктоне представителей озерного комплекса. Однако и эти водоросли развиваются здесь еще очень слабо, вследствие чего общая биомасса фитопланктона оказывается очень низкой.

Таким образом, в речных участках каскада наиболее интенсивным развитие фитопланктона оказывается в тех районах, которые не испытывают влияния сооруженных на реке плотин.

Представляет интерес также некоторое сравнение интенсивности развития фитопланктона в речных и озерных участках каскада, так как оно дает материалы, в известной степени иллюстрирующие отношение отдельных групп водорослей к фактору течения. В начале вегетационного периода (май—июнь), когда по всему каскаду преобладают диатомовые водоросли и больших различий в видовом составе планктона речных и озерных участков не наблюдается, биомасса фитопланктона в речных участках каскада оказывается значительно богаче, чем в озерных; в середине вегетационного периода (июль—август), когда значительного развития достигают синезеленые, большими показателями биомассы фитопланктона характеризуются озерные участки (табл. 1). Исключение в этом отношении представляет лишь участок реки от Городца до Камского Устья, где складываются особые условия для развития фитопланктона и его биомасса в летний период иногда оказывается выше, чем в Куйбышевском водохранилище.

Более интенсивное развитие фитопланктона в речных участках (по сравнению с озерными) в период преобладания диатомовых наблюдается также в Днепровском каскаде. И. П. Лубянов, З. С. Гаухман и Ф. П. Рябов (1961), которые проводили исследования в среднем течении Днепра в Днепровском водохранилище, предполагают, что более интенсивное развитие фитопланктона в реке по сравнению с водохранилищем в весенний период связано с влиянием на реку притоков, где, по их мнению, идет процесс интенсивного формирования фитопланктона. Однако более интенсивное развитие фитопланктона в реке по сравнению с водохранилищем наблюдается также осенью, когда происходит отмирание планктона. Мы считаем, что в данном случае основным фактором, определяющим различия в интенсивности развития фитопланктона речных и озерных уча-

стков каскада, является степень их проточности. Ведь в непосредственной связи с проточностью в водоеме паходятся его термические, оптические и химические свойства, которые несомненно влияют на развитие отдельных групп водорослей. Судя по приведенным данным, для развития диатомовых речные условия являются более благоприятными, чем условия водохранилища.

Следует также остановиться на вопросе о годичных колебаниях в интенсивности развития фитопланктона волжского каскада. По данным, приведенным в табл. 1, в 1956 г. в мае—июне по всему каскаду, а в августе от Ярославля до Городца биомасса фитопланктона была значительно ниже, чем в соответствующие сроки 1957 г. В озерной же части Куйбышевского водохранилища в августе 1956 г. она была гораздо выше, чем в августе 1957 г., и лишь на участках между Городцом и Камским Устьем и между Тольятти и Волгоградом летом 1956 и 1957 гг. биомасса фитопланктона характеризовалась примерно одинаковыми показателями. В озерной части Куйбышевского водохранилища неодинаковая интенсивность развития фитопланктона в 1956 и 1957 гг., как мы уже отмечали, была связана с различным содержанием в воде биогенных элементов. Основной причиной, определившей различия в интенсивности его развития в других участках каскада в эти годы, было, по-видимому, неодинаковое содержание в воде гуминовых веществ. Согласно данным цветности, концентрация гуминовых веществ в воде волжского каскада в 1956 г. была значительно больше, чем в 1957 г., что объясняется большим поверхностным стоком в 1956 г. и большим поступлением этих веществ со дна Горьковского водохранилища в первый год его наполнения. Основной сток гуминовых веществ формируется в районе Верхней Волги, поэтому для распространения их в нижние районы каскада большое значение имеет величина сброса воды из Горьковского водохранилища. Весной, в период больших сбросов, значительное количество этих веществ распространяется далеко за пределы Горьковской плотины. Летом же, при малых сбросах воды, основное их количество задерживается в верхних участках каскада до Горьковской плотины. Так, в мае 1956 г. сравнительно большая цветность воды отмечалась вплоть до Волгограда. В августе же этого года довольно высокие показатели ее отмечались лишь в верхнем районе каскада до Горьковской плотины.

На большие колебания в интенсивности развития волжского планктона в разные годы указывала также В. И. Есырева (1945), проводившая исследования в районе от Рыбинска до Горького в 1935—1937 гг. По ее данным, наиболее богатый планктон был в маловодном 1936, а наиболее бедный в полноводном 1937 г. В средний же по водности 1935 г. фитопланктон по обилию был промежуточным между таковым 1936 и 1937 гг. Эти колебания в интенсивности развития фитопланктона, по-видимому, также были вызваны разным содержанием в воде гуминовых веществ, так как количество их в реке находится в прямой зависимости от величины водного стока.

ОСНОВНЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ

1. После сооружения Горьковской и Куйбышевской плотин Волга между Ярославлем и Волгоградом может быть разделена на 5 участков, из которых 3 характеризуются речным режимом и 2 озерным.

Фитопланктон речных участков отличается большим видовым разнообразием, резким преобладанием на протяжении всего вегетационного периода диатомовых и снижением общей биомассы в районах, находящихся, с одной стороны, под влиянием сброса с вышележащего водохранилища и, с другой — подпора нижележащей плотины. Для фитопланктона озерных участков характерны сравнительно меньшее разнообразие видового со-

става, большая роль в летний период синезеленых водорослей, прямая стратификация биомассы по глубинам и общая тенденция к увеличению ее по направлению к плотине в летний период и к снижению в весенний период.

2. Формирование фитопланктона в Горьковском и Куйбышевском водохранилищах проходило по разной схеме. Для Горьковского водохранилища характерно сравнительно слабое развитие фитопланктона, увеличение общей биомассы от первого ко второму году после наполнения и преобладание в течение всего вегетационного периода диатомовых водорослей. Для Куйбышевского характерно очень интенсивное развитие фитопланктона, уменьшение его биомассы от первого ко второму году после наполнения и резкое преобладание синезеленых в летний период.

3. Созданные водохранилища оказывают влияние на прилегающие речные участки каскада, изменяя физические и химические свойства их вод, а также состав фитопланктона.

Обилие сбрасываемого через плотину планктона в значительной мере определяется морфометрическими данными водохранилища. Из более глубокого Куйбышевского водохранилища сбрасывается значительно более бедный планктон, чем из Горьковского, что связано не только с меньшим содержанием его в приплотинном участке, но в значительной мере также с разбавлением его в Куйбышевском водохранилище глубинными водами, бедными планктоном.

4. Озерные формы водорослей, вынесенные из водохранилища в нижний бьеф, быстро выпадают из планктона, вследствие чего на некотором расстоянии от плотины наблюдается снижение общей его биомассы. В нижнем бьефе Горьковского водохранилища восстановление речного фитопланктона происходит очень быстро, так как сбрасываемый из водохранилища фитопланктон состоит преимущественно из диатомовых, которые хорошо вегетируют в речных условиях. Кроме того, в этом районе Волга принимает много притоков, обогащающих ее своим планктоном. В нижнем бьефе Куйбышевского водохранилища формирование речного планктона происходит значительно медленнее, так как притоков здесь мало, и в течение большей части вегетационного периода из водохранилища поступает планктон, состоящий преимущественно из синезеленых, отмирающих при больших скоростях течения.

ЛИТЕРАТУРА

- Белавская А. И. 1957. Береговая и водная растительность Куйбышевского водохранилища в первый год после наполнения. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 2.
- Белавская А. П. и Т. А. Павлова. 1961. Растительность и почвы джа Горьковского водохранилища. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 4 (7).
- Буторин Н. В. 1959. Изменение элементов гидрологического режима Волги на участке Горьковского водохранилища в первый год его наполнения. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 1 (4).
- Есырева В. И. 1935. Фитопланктон Волги по наблюдениям 1931 г. против г. Горького. Уч. зап. Горьк. гос. ун-в., вып. 4.
- Есырева В. И. 1945. Флора водорослей р. Волги от Рыбинска до г. Горького. Уч. зап. МГУ, вып. 82.
- Зенин А. А. 1960. Неоднородность состава волжской воды и процессы смешения водных масс. Гидрохим. матер., т. XXXI.
- Киселев И. А. 1948. К вопросу о качественном и количественном составе фитопланктона водохранилища на Волге. Тр. ЗИН АН СССР, т. VIII, вып. 3.
- Лубянов И. П., З. С. Гаухман, Ф. П. Рябов. 1961. Вопросы изучения первичной продукции при комплексном исследовании среднего Днепра и Днепровского водохранилища. Первичная продукция морей и внутренних вод. Минск.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1961. Процесс формирования донной фауны в Горьковском и Куйбышевском водохранилищах. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 4 (7).

- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1962. Схема процесса формирования бентоса в водохранилищах средней полосы СССР. Вопросы экологии, т. V.
- Мороховец Л. В. 1959. Фитопланктон Куйбышевского водохранилища в год его заполнения. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, 2 (5).
- Неизвестнова-Жадина Е. С. 1941. Планктон Иваньковского водохранилища. Тр. ЗИН АН СССР, т. VII, вып. 1.
- Павлинова Р. М. 1930. Биологическое исследование р. Волги в районе от г. Городца до Собчинского затона в 1926 и 1927 гг. Тр. Инст. сооруж. Центр. комит. водохр., вып. 7, ч. II.
- Приймаченко А. Д. 1959. Фитопланктон Волги от Ярославля до Сталинграда в период до образования водохранилищ. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 2 (5).
- Приймаченко А. Д. 1960. Состав и основные закономерности распределения биомассы фитопланктона в водохранилищах равнинных рек СССР. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 3 (6).
- Приймаченко А. Д. 1961а. Течение как фактор, определяющий развитие фитопланктона в водоеме. Первичная продукция морей и внутренних вод. Минск.
- Приймаченко А. Д. 1961б. Фитопланктон Горьковского водохранилища в первые годы его существования (1956—1957). Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 4 (7).
- Стройкина В. Г. 1960. Численность и биомасса синезеленых водорослей в поверхностном горизонте воды Куйбышевского водохранилища в период цветения 1957 и 1958 гг. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 8.
- Стройкина В. Г. 1962. О распределении синезеленых водорослей в нижней части волжского каскада водохранилищ. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 12.
-

ФИТОПЛАНКТОН УГЛИЧСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА
в 1954—1956 гг.

Разовое обследование развития фитопланктона в Угличском водохранилище было произведено К. А. Гусевой в 1953 г. (Гусева, 1955). Настоящая работа посвящена сезонной динамике видового состава и численности фитопланктона этого водохранилища в аспекте его связи с фитопланктоном Ивановского водохранилища. Материал был собран в 1954—1956 гг. во время семи комплексных рейсов: одного летнего в 1954 и трех сезонных в 1955 и 1956 гг. Пробы фитопланктона брались и обрабатывались методом, описанным К. А. Гусевой (1955), по станциям, установленным ею же в 1953 г.

В Угличском водохранилище обнаружено 168 видов водорослей, их распределение по группам дано в табл. 1. Как и в Ивановском водохранилище (Буторина, 1961), наиболее разнообразно представлены зеленые водоросли (74 вида), среди них резко выделяются по обилию видов протокковые (несколько видов *Scenedesmus* и др.). Из диатомовых (63 вида) первое место занимают центрические водоросли (главным образом *Melosira*), которые зачастую оказываются единственными представителями этой группы. Синезеленые наименее богаты видами (17). Эвгленовые (8 видов) представлены родом *Trachelomonas*. Из золотистых отмечен только один вид *Dinobryon divergens*. Из 5 видов пирифитовых 4 относятся к роду *Glenodinium*.

Из 168 видов 67 встречается на всех участках водохранилища, составляя основную биомассу фитопланктона и определяя его численность (табл. 1). В пикнем бьефе Ивановской ГЭС насчитывается 118 видов (ст. 17) водорослей (табл. 1); к Нерлинскому плесу (ст. 18) их количество увеличивается до 127. Диатомовые, протокковые, и особенно эвгленовые, достигают здесь своего наибольшего разнообразия, что связано, вероятно, с морфометрическими особенностями и гидрологическим режимом этого плеса. Здесь водохранилище расширяется, берега его сильно изрезаны, течение замедлено. На этом участке впадает несколько крупных и мелких притоков, приносящих свой планктон. Все это увеличивает его видовой состав в этом участке водохранилища. Вниз по течению (ст. 21) состав фитопланктона постепенно беднеет и количество видов с приближением к Угличской плотине падает до 90 (табл. 1).

На различных участках водохранилища к видам, общим для всего водоема, присоединяются виды, имеющие более ограниченное распространение и характерные только для этих участков, но их число сравнительно невелико. В основном это диатомовые и протокковые (табл. 2). Наибольшее число таких более узко локализованных видов отмечено в Нерлинском плесе (ст. 18).

Число видов планктонных водорослей Угличского водохранилища по группам

Группы водорослей	Число видов по станциям			Всего видов	Из них общих для всех станций
	17	18	21		
<i>Cyanophyta</i>	14	12	13	17	10
<i>Bacillariophyta</i>	39	51	28	63	22
<i>Chrysophyta</i>	1	1	—	1	—
<i>Pyrrophyta (Dinoflagellatae)</i>	5	5	4	5	4
<i>Euglenophyta</i>	4	7	2	8	1
<i>Chlorophyta</i> {	<i>Volvocales</i>	4	3	4	3
	<i>Protococcales</i>	43	45	36	62
	<i>Ulothrichales</i>	1	1	—	1
	<i>Desmidiaceae</i>	6	1	2	6
	<i>Zygnematales</i>	1	1	1	1
Всего	118	127	90	168	67

Таблица 2

Количество видов планктонных водорослей, обнаруженных только на отдельных участках Угличского водохранилища

Типы водорослей	Число видов по станциям		
	17	18	21
<i>Cyanophyta</i>	2	1	2
<i>Bacillariophyta</i>	9	17	2
<i>Chrysophyta</i>	—	—	—
<i>Pyrrophyta (Dinoflagellatae)</i>	—	—	—
<i>Euglenophyta</i>	1	2	—
<i>Chlorophyta</i> {	<i>Volvocales</i>	—	—
	<i>Protococcales</i>	8	9
	<i>Ulothrichales</i>	—	—
	<i>Desmidiaceae</i>	4	—
	<i>Zygnematales</i>	—	—
Всего	24	29	10

Из 118 видов водорослей верхнего участка Угличского водохранилища (ст. 17) 93, т. е. 74%, оказалось общим с Ивановским (табл. 3). Преобладают среди них те же группы, что и в верхнем бьефе Ивановской ГЭС (синезеленые и диатомовые). Вниз по течению к Угличской плотине происходит постепенное обеднение состава фитопланктона в основном за счет исчезновения более редких видов, встречающихся только в отдельных участках водохранилища. Поэтому в планктоне по направлению к Угличу увеличивается процентное содержание видов, свойственных русловой части Ивановского водохранилища. Так, в районе Угличской ГЭС (ст. 21) из 90 видов 82, или 91%, являются общими с Ивановским водохранилищем. Количество же видов, специфичных для отдельных станций, снижается с 29 (Нерлинский плес) до 10 (ст. 1, Угличская ГЭС). В нижней части Угличского водохранилища одновременно с уменьшением числа видов диатомовых совершенно исчезают золотистые водоросли.

Из сказанного видно, что формирование фитопланктона Угличского водохранилища, особенно его верхних участков, происходит главным обра-

Количество видов планктонных водорослей, общих для Иваньковского и Угличского водохранилищ

	Иваньковская ГЭС		Угличское водохранилище	
	верхний бьеф	нижний бьеф (ст. 17)	Нерлинский плес (ст. 18)	верхний бьеф (ст. 21)
<i>Cyanophyta</i>	11	9	9	11
<i>Bacillariophyta</i>	40	32	33	25
<i>Chrysophyta</i>	2	1	1	—
<i>Pyrrophyta (Dinoflagellatae)</i>	5	5	5	4
<i>Euglenophyta</i>	5	2	3	2
<i>Chlorophyta</i> {	<i>Volvocales</i>	4	4	4
	<i>Protococcales</i>	52	36	33
	<i>Ulothrichales</i>	1	—	—
	<i>Desmidiales</i>	4	1	2
	<i>Zygnemales</i>	1	1	1
Всего	125	93	94	82

зом за счет фитопланктона Иваньковского водохранилища. В Угличском водохранилище сохраняется не только видовой состав фитопланктона Иваньковского, но и его групповые соотношения. 93 вида фитопланктона Иваньковского водохранилища обнаружено во всех участках Угличского водохранилища, за исключением лишь района Угличской ГЭС, где некоторые из них выпадают, и число общих видов снижается до 82.

По сезонам видовой состав фитопланктона в Угличском водохранилище изменяется так же, как и в Иваньковском (Буторина, 1961). Наиболее богат в нем летний фитопланктон (табл. 4). В это время обильнее, чем в другие сезоны, представлены протококковые, синезеленые, пиррофитовые и десмидиевые. Общее число видов летом достигает 122, из них больше всего протококковых. Весной и осенью в фитопланктоне заметно меньше видов синезеленых и протококковых, а десмидиевые отсутствуют полностью. Фитопланктон в эти периоды состоит главным образом из диатомовых. Общее число видов весной и осенью не превышает 83—90.

Таблица 4

Число видов водорослей по сезонам 1954—1956 гг.

Типы водорослей	Весна	Лето	Осень
<i>Cyanophyta</i>	5	17	7
<i>Bacillariophyta</i>	47	27	34
<i>Chrysophyta</i>	—	1	1
<i>Pyrrophyta (Dinoflagellatae)</i>	3	5	2
<i>Euglenophyta</i>	5	6	2
<i>Chlorophyta</i> {	<i>Volvocales</i>	3	4
	<i>Protococcales</i>	26	55
	<i>Ulothrichales</i>	1	—
	<i>Desmidiales</i>	—	6
	<i>Zygnemales</i>	—	1
Всего	90	122	83

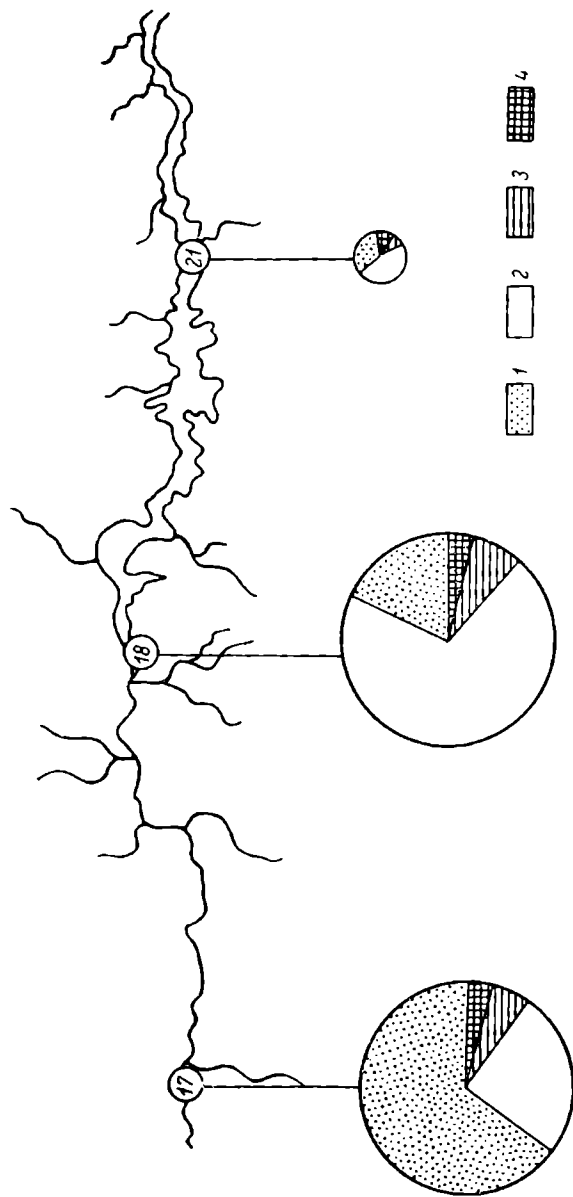
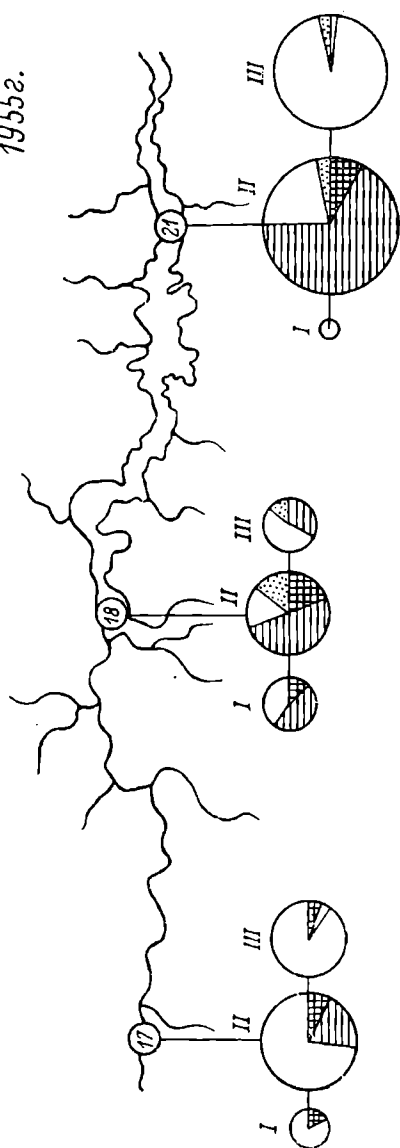


Рис. 1. Биомасса фитопланктона Угличского водохранилища в летний период 1954 г.
17, 18, 21 — номера станций; 1 — синезеленые; 2 — диатомовые; 3 — зеленые; 4 — желтозеленые и золотистые.

1955г.



1956г.

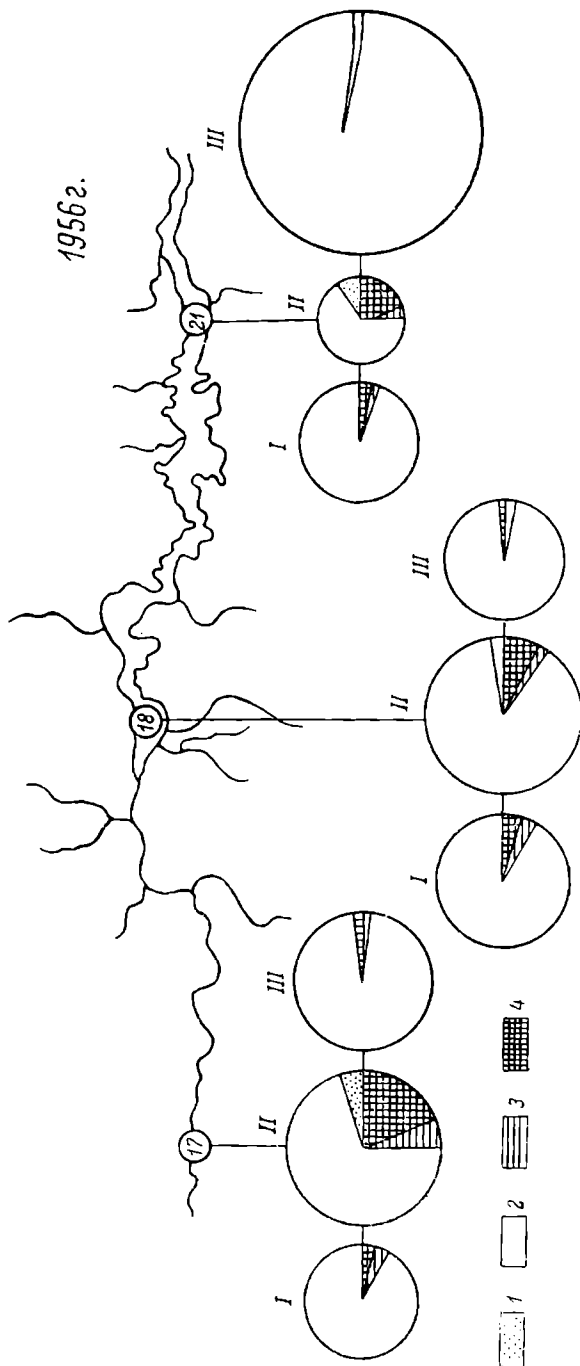


Рис. 2. Биомасса фитопланктона Угличского водохранилища в разные сезоны 1955 и 1956 гг. 17, 18, 21 — номера стаций; I — зимний; II — летний; III — осенний. I — зеленые; II — желтые; III — синие.

По годам видовой состав фитопланктона в Угличском водохранилище за исследованный период почти не менялся, но соотношения биомассы его основных групп изменяются довольно отчетливо (рис. 1 и 2). Причина этого — неоднородность годовых метеорологических условий, которая влечет за собой различие в сбросе вод из Ивановского в Угличское водохранилище. Чем больше проточность последнего, тем больше сходство в его фитопланктоне с фитопланктоном вышележащего водохранилища.

Вдоль Угличского водохранилища численность фитопланктона также далеко не одинакова и зависит от работы Ивановской и Угличской ГЭС (Приймаченко, 1960). Сезонные изменения численности и биомассы фитопланктона Угличского водохранилища представлены в табл. 5. В большинстве случаев, как это было отмечено К. А. Гусевой (1955), наименьшая численность фитопланктона наблюдается в районе Угличской ГЭС и наибольшая в Нерлинском плесе. Но летом и осенью 1955 г. соотношения изменились, и наибольшая численность оказалась в верхнем бьефе Угличской плотины. Однако среднемаксимальная численность фитопланктона за 3 года все же падает на Нерлинский плес. Средняя численность фитопланктона за вегетационный период 1954—1956 гг. в 2-метровом слое Угличского водохранилища равна 36 247 клеткам в 1 м³. Биомасса же вдоль водоема хотя изменяется, но средние величины ее на протяжении от Ивановской до Угличской ГЭС остаются очень близкими с едва заметной тенденцией к снижению (аналогично численности) от верховья к плотине.

Преобладающей группой по численности и биомассе в Угличском водохранилище, как и в Ивановском, в течение всего вегетационного периода являются диатомовые. В весенний период они составляют 47—97 % от общей биомассы. Их сопровождают протококковые, наибольшее количество которых отмечено в Нерлинском плесе, где их биомасса достигает 43 % от общей. Руководящие виды диатомовых в весенний период: *Melosira italica*, *M. granulata*, *Asterionella formosa* и *Diatoma elongatum*. Из протококковых в заметном количестве встречается лишь *Scenedesmus quadricauda*. Летом господствующая роль остается за диатомовыми. Они составляют от 70 до 90 %. Кроме видов *Melosira*, отмеченных весной, наиболее часто встречаются *Melosira Binderana*, *Fragilaria crotone-*

Таблица 5

Количественное распределение фитопланктона по сезонам

Станции	Весна						Лето						Осень				Среднее за год				
	13—17 V 1955			5—12 VI 1956			28 VII—3 VIII 1954			28 VII—4 VIII 1955			22—27 VIII 1956			4—14 X 1955			24—31 X 1956		
	число клет- ток/мл	био- масса г/м³	число клет- ток/мл	био- масса г/м³	число клет- ток/мл	био- масса г/м³	число клет- ток/мл	био- масса г/м³	число клет- ток/мл	био- масса г/м³	число клет- ток/мл	био- масса г/м³	число клет- ток/мл	био- масса г/м³	число клет- ток/мл	био- масса г/м³			число клет- ток/мл	био- масса г/м³	
17—Нижний бьеф Ивань- ковской ГЭС	608	0.76	44436	7.42	250581	27.47	5255	5.06	14274	13.73	7586	3.44	12477	11.28	43131	9.87					
18—Нерлинский плес	4274	1.56	17125	10.46	302373	26.11	15737	4.25	21087	15.18	4208	1.72	6920	8.03	51246	9.30					
21—Угличская ГЭС	—	0.05	12246	7.28	29328	1.66	17505	11.56	8090	3.85	6329	6.68	24844	34.06	14366	9.59					
По всему водохранилищу	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	36247	9.59					

nsis и *F. capucina*. Зеленые лишь летом 1955 г. развились в заметных количествах (рис. 2), составляя 50—69% всей биомассы, и были представлены *Pandorina morum*, *Eudorina elegans* и *Scenedesmus quadricauda*. В 1954 и 1956 гг. зеленых водорослей было мало. Синезеленые дали заметную вспышку развития только в 1954 г., составляя в верховье водохранилища до 67% от общей биомассы. При этом наблюдалось сильное снижение развития диатомовых (24%). Особенно много в это время было *Microcystis aeruginosa*, *Aphanizomenon clathrata*, *Aphanizomenon flos-aquae*, *Anabaena Scheremetievi*, *A. flos-aquae* и *Coelosphaerium Kuetzingianum*. В остальные годы биомасса синезеленых была очень незначительна.

В осенний период диатомовые водоросли развиваются очень значительно, составляя до 99.5% общей биомассы; преобладающие виды те же, что и в весенне-летний период. Лишь в Нерлинском плесе в 1955 г. их было 54%, а зеленых (*Eudorina* и *Pandorina*) — 30%.

Chrysophyta, *Pyrrophyta* и *Euglenophyta* по всем участкам Угличского водохранилища за весь вегетационный период встречались в очень ничтожных количествах и не оказывали существенного влияния на биомассу его фитопланктона.

ВЫВОДЫ

Фитопланктон Угличского водохранилища формируется в основном из фитопланктона Ивановского водохранилища, сохраняя тот же видовой состав и количественные соотношения отдельных групп. Вдоль водохранилища фитопланктон не изменяется, но постепенно снижается его численность, биомасса и число составляющих видов. Это полностью подтверждают данные К. А. Гусевой (1955). Средняя биомасса фитопланктона Угличского водохранилища в 2-метровом слое за вегетационный период составляет 9.59 г/м³.

ЛИТЕРАТУРА

- Б у т о р и н а Л. Г. 1961. Фитопланктон Ивановского водохранилища в 1954—1956 гг. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, т. 4 (7).
Г у с е в а К. А. 1955. Фитопланктон Рыбинского водохранилища (сезонная динамика и распределение его основных групп). Тр. биол. ст. «Борок» АН СССР, вып. 2.
П р и м а ч е н к о А. Д. 1960. Состав и основные закономерности распределения биомассы фитопланктона в водохранилищах равнинных рек СССР. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 3 (6).
-

ФИТОПЛАНКТОН ЧЕРЕПОВЕЦКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА В ПЕРВЫЙ ГОД ЕГО НАПОЛНЕНИЯ

Череповецкое водохранилище входит в состав Волго-Балтийской водной системы. Первоначальное наполнение водохранилища было произведено паводковыми водами весной 1963 г., но по техническим причинам в конце апреля вода была сброшена и только 31 мая началось вторичное наполнение, которое продолжалось до середины июля. В результате этого на дне водохранилища остался уже хорошо развитый растительный покров. В 1963 г. уровень Череповецкого водохранилища не был доведен до проектной отметки и недобор составлял примерно 1.3 м.

Площадь водохранилища при нормальном подпорном горизонте (НПГ) составит 1653 км², а объем 6.39 км³ (табл. 1).

Проектная протяженность водохранилища, включающего в себя часть р. Вытегры от Пахомовского гидроузла до водораздельного канала, сам канал, соединяющий верховье рек Вытегры и Ковжи, р. Ковжу, Белое озеро и р. Шексны от истока до плотины, составляет около 260 км (Хмельницкий, 1962).

Сброса воды из водохранилища в 1963 г. не было, и течения в верхнем бьефе определялись работой шлюза.

Сбор материала производился на 13 постоянных станциях по судовому ходу (рис. 1). В течение вегетационного периода 1963 г. было сделано 6 рейсов в следующие сроки: 23—27 VI, 21—24 VII, 8—11 и 24—27 VIII, 17—20 IX, 19—22 X. Пробы отбирались метровым батометром конструкции А. В. Францева (Гусева, 1956). На каждой станции бралась средняя проба из 2-метрового поверхностного слоя, дающая представление о фитопланктоне фотосинтезирующего слоя. Взятые пробы воды (каждая по 0.5 л) фильтровались через мембранный фильтр № 6. Фильтр с осадком помещался в склянку с 5 см³ фильтрата и фиксировался формалином. Подсчет организмов производился в камере типа Нажотта объемом 1/100 см³. Биомасса водорослей вычислялась по методу, предложенному В. А. Яшновым (1934) и разработанному В. И. Есыревой (1945).

ВИДОВОЙ СОСТАВ И ЧИСЛЕННОСТЬ ФИТОПЛАНКТОНА ЧЕРЕПОВЕЦКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Фитопланктон оз. Белого и р. Шексны до образования водохранилища был исследован в 1954—1955 гг. К. А. Гусевой (1959). Некоторые данные о водорослях оз. Белого приведены в работе И. Н. Арнольда (1925). Этим

Таблица 1

Зависимость площади и объема Череповецкого водохранилища от уровня

Уровень, в м	Оз. Белое		Речная часть	
	площадь, км ²	объем, млрд м ³	площадь, км ²	объем, млрд м ³
—3	1058.0	1.65	139.6	0.50
—2	1126.3	2.74	209.0	0.68
—1	1176.1	3.89	294.3	0.93
НПГ	1271.6	5.12	381.3	1.27
+1	1434.0	6.47	482.3	1.70

ограничиваются литературные сведения о фитопланктоне водоемов, входящих в состав Череповецкого водохранилища.

В первый год наполнения водохранилища нами было обнаружено в количественных пробах планктона 160 таксонов водорослей. Наибольшим видовым разнообразием отличался тип *Chlorophyta* (75 таксонов), в котором на класс *Protococcineae* приходилось 80%. Существенно уступали им *Bacillariophyta* (38 таксонов), где на долю облигатнопланктонных организмов (по классификации А. П. Скабичевского, 1960) приходилось 50%, факультативнопланктонных — 18.4% и донных — 31.6%. *Cyanophyta* не отличались богатством видов (18 таксонов), но по численности иногда превосходили другие группы. Остальные типы водорослей по видовому составу не играли заметной роли в планктоне (*Chrysophyta* — 13, *Xanthophyta* — 3, *Pyrrophyta* — 2, *Euglenophyta* — 11 таксонов).

Сложная морфометрия Череповецкого водохранилища обуславливает неоднородность альгофлоры различных его участков, краткая характеристика которых приводится ниже.¹

Р е к а К о в ж а. Верхняя часть водохранилища лежит на Белозерско-Ковжинской низине, представляющей систему террас древнего Белого озера. Низина вытянута с северо-запада на юго-восток и сложена слоистоленточными, тонкозернистыми песками, супесями и местами ленточными глинами с близким залеганием грунтовых вод. Коренными породами являются карбоновые известняки, иногда выходящие на поверхность. Широко распространен карст (Бобровский, 1957). По северо-западной части впадины протекает р. Ковжа, берущая начало в Ковжском озере, для которого характерна высокая цветность, слабая минерализация, нейтральная реакция среды (рН 7.0—7.1) и довольно высокая (12.8—13.6 мг О/л) окисляемость (Федорова, 1964). Эти же показатели характеризуют и реку в районе наших исследований (выше пристани Конево и в ее устье).² Вся Ковжинская низина, достигающая местами 20 км ширины, сильно заболочена и покрыта главным образом еловыми лесами с большой примесью осины, березы, с хорошо развитым кустарниковым и травяным ярусом. Вдоль реки встречаются заболоченные заливные луга с преобладанием осок (Бобровский, 1957). Уровень Ковжи летом 1963 г. у пристани Конево, где примерно заканчивался подпор, поднялся незначительно (не более чем на 15—20 см), в связи с чем здесь сохранился типичный речной режим. Глубины были у пристани Конево 7—10, в устье — 3—4 м, ширина — 100—150 м, течение сильное, хорошо заметное.

Для фитопланктона р. Ковжи характерны сравнительно большое видовое разнообразие и высокая численность, несмотря на малую прозрачность воды (15—20 см), обусловленную работой земснарядов. Наибольшей численности достигали *Bacillariophyta* и *Chlorophyta*. *Euglenophyta*, хотя и встречались на протяжении всего вегетационного периода, но были представлены незначительно. *Pyrrophyta* и *Chrysophyta* были характерны лишь для устьевого участка реки и в сентябре выпали из планктона. В устье реки в июне, после весеннего максимума развития фитопланктона, ощущалась некоторая депрессия, вызванная выпадением весенних форм *Bacillariophyta* (рис. 3). Начиная с июля как в устье, так и у пристани Конево планктон обогащался новыми видами и численность его возрастала. Основной фон фитопланктона в этом месяце у пристани Конево создавали синезеленые — *Anabaena* sp. ster. и диатомовые — *Melosira italica* var.

¹ В связи с гидротехническими работами на р. Вытегре и водораздельном канале эти участки нами не исследовались.

² Все химические данные по Череповецкому водохранилищу были нам представлены Лабораторией гидрохимии Института биологии внутренних вод АН СССР, сотрудники которой также принимали участие в исследовательских рейсах по этому водохранилищу.

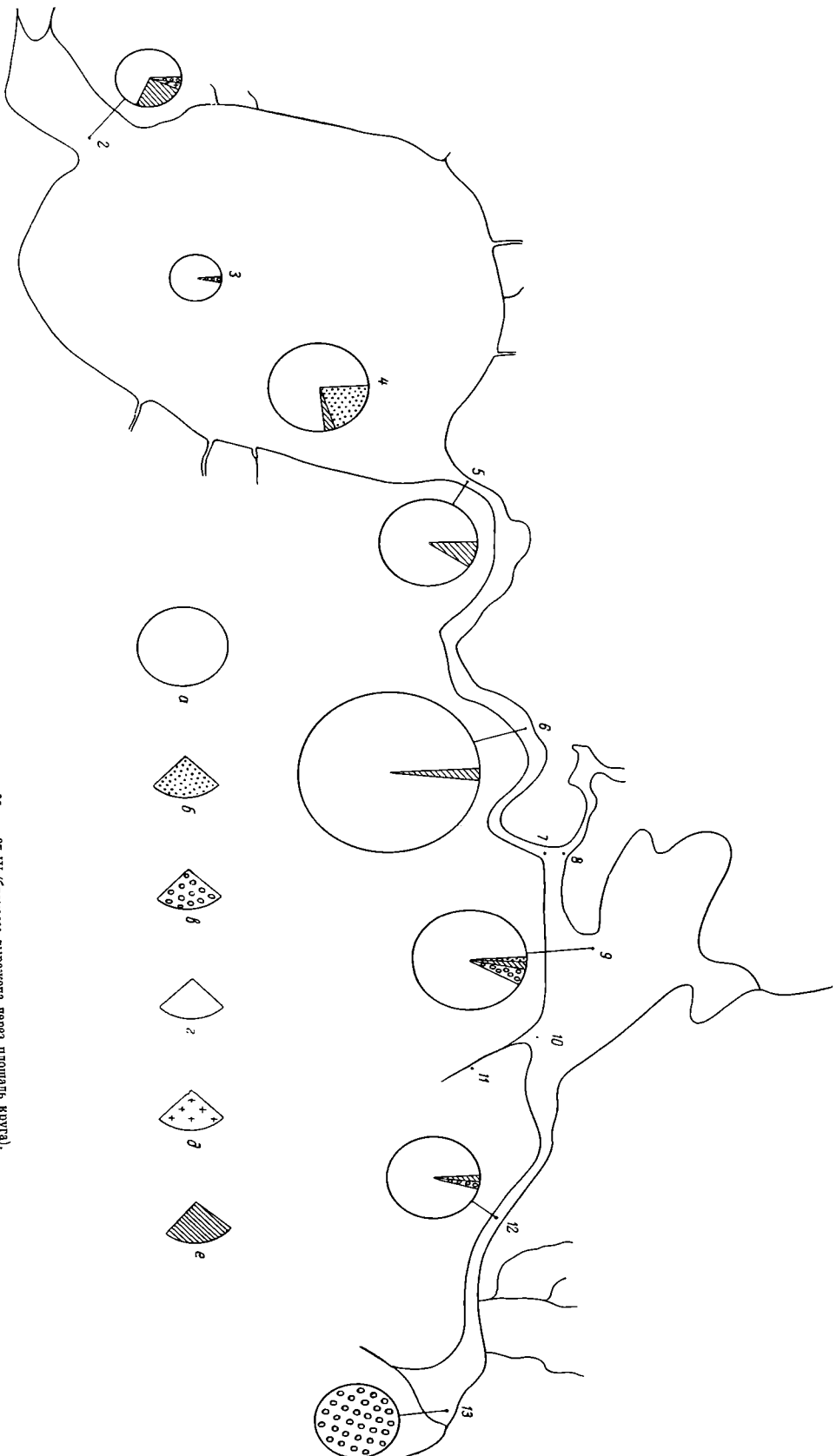


Рис. 1. Распределение биомассы фитопланктона Черноводского водохранилища с 23 по 27 IV (биомасса выражена через площадь круга).

1 — биомасса; 2 — *Cyanothrix*; 3 — *Chlorophyta*; 4 — *Dactyloctenophyta*; 5 — *Ryrobrylla*; 6 — *Chlorophyta*; 7 — р. Ковна, ирисная Ковнею; 8 — р. Ковна, устье; 9 — оз. Белое, 5-я пирамида; 10 — оз. Белое, 7-я пирамида; 11 — Черная Тина; 12 — верхний бьеф; 13 — биомасса; 14 — *Cyanothrix*; 15 — *Chlorophyta*; 16 — *Dactyloctenophyta*; 17 — *Ryrobrylla*; 18 — *Chlorophyta*; 19 — р. Ковна-мещинская, устье; 20 — р. Ковна-мещинская, пос. Кирпича; 21 — пос. Черная Тина; 22 — верхний бьеф.

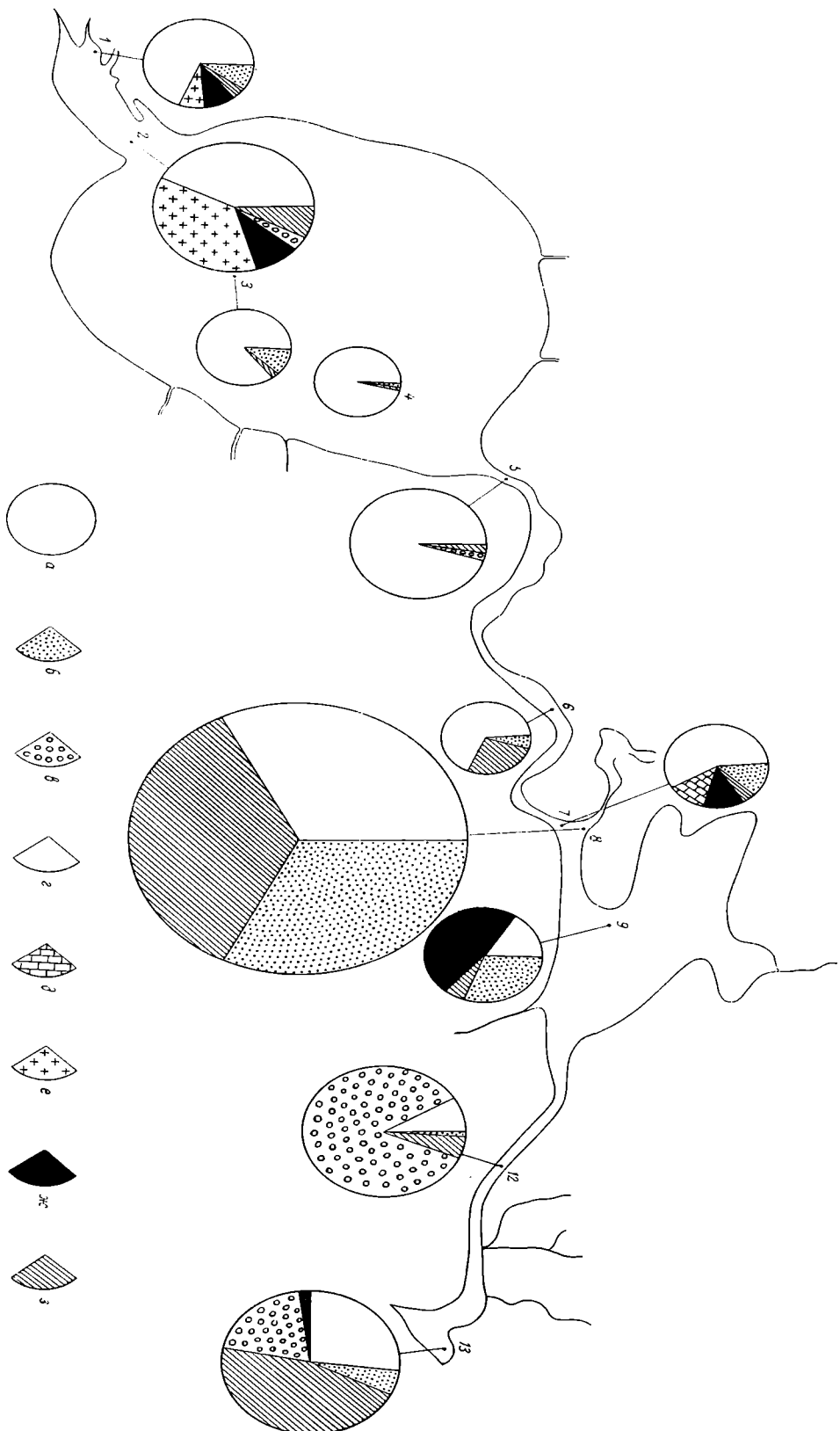


Рис. 2. Распределение биомассы фитопланктона с 21 по 24 VII.

а — общий биомасса; б — Cyanophyta; в — Chlorophyta; г — Euglenozoa; д — Chlorophyta; е — Chlorophyta; ж — Chlorophyta; з — Chlorophyta. Обозначения станций, даны на рис. 1.

tenuissima (Grun.) O. Mull., *M. italica* (Ehr.) Kütz., *M. distans* subsp. *alpigena* (Grun.) Scabitsch., а в устье реки — диатомовые — *Melosira varians* Ag., *M. italica*, *M. granulata* (Ehr.) Ralfs и зеленые — виды родов *Ankistrodesmus*, *Kirchneriella*, *Scenedesmus*.

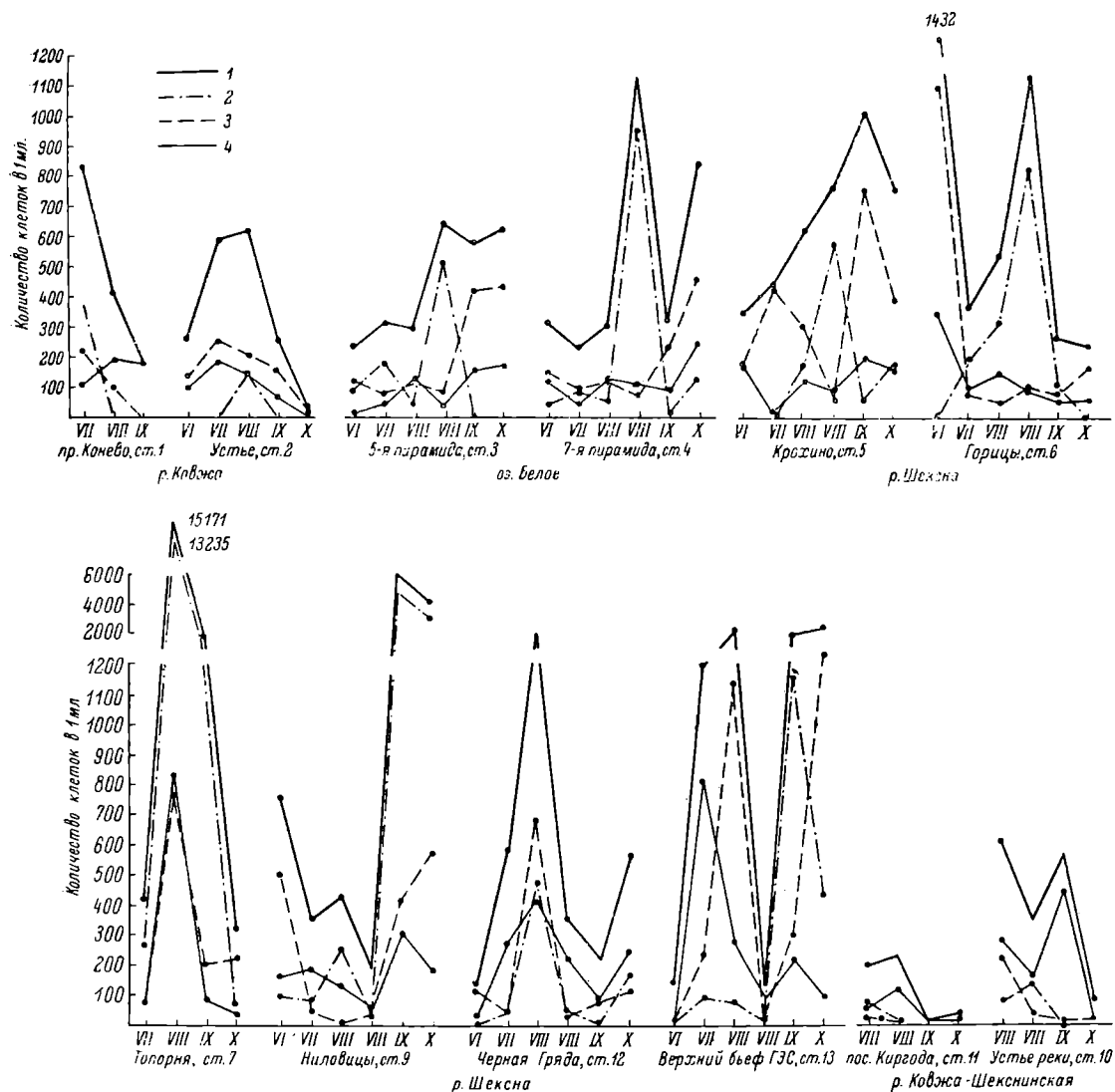


Рис. 3. Динамика численности основных групп фитопланктона Череповецкого водохранилища.

По оси абсцисс — месяцы взятия пробы.
1 — общая численность; 2 — синезеленые; 3 — диатомовые; 4 — зеленые.

В конце августа у Конева наибольшей численности достигали зеленые (189 кл./см³), но общая численность водорослей уменьшалась в результате выпадения из планктона синезеленых и сокращения диатомовых. В устье картина была несколько иной: здесь на общем фоне снижения (по сравнению с июлем) численности зеленых и диатомовых увеличилось количество синезеленых водорослей (*Anabaena* sp. ster., *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs). Осенние месяцы характеризовались резким снижением численности всех групп водорослей. Так, у Конева в сентябре было

найден всего 5 форм при общей численности 189 кл./см³, а в устье в конце октября отмечено 3 формы при общей численности 35 кл./см³.

Оз. Белое. Оно занимает наиболее низкую, юго-восточную часть Белозерской депрессии, внешние края которой ограничены моренными грядами. Рельеф низины холмисто-моренный, местами ровный. Наиболее распространенными почвообразующими породами являются карбонатные валунные суглинки и грубые пески. Непосредственно оз. Белое окружено самой низкой (первой) террасой, вторая отграничена от нее уступом в 4—5 м, и обе они сильно заболочены. Третья и четвертая террасы покрыты еловыми лесами (Бобровский, 1957). Длина озера 43,6, ширина 32,8 км, дно илистое, к берегам песчаное (Мосевич, 1955). Глубины небольшие — 3,5—4,5 м. Площадь водного зеркала при НПГ составит 1271,6 км², а объем 5,12 млрд м³. Низкие доступные ветрам берега и малые глубины при сравнительно большой площади способствуют сильному взмучиванию воды. Водный режим Белого озера в первый год образования Череповецкого водохранилища мало изменился, так как и в прошлом озере, подпертое Крохинской плотиной, представляло собой водохранилище с сезонным регулированием стока.

По общему количеству видов фитопланктон озера не уступал планктону р. Ковжи. Нами обнаружено здесь около 50 таксонов. Сезонная динамика развития основных групп фитопланктона на ст. 3 и 4 характеризовалась хорошо выраженной синхронностью (рис. 3). Так, в июне, июле и первой половине августа планктон на этих станциях носил смешанный характер, с небольшим варьированием численности того или иного типа водорослей. Основной фон фитопланктона в этот период создавали *Melosira distans* subsp. *alpigena*, *M. italica*, *Asterionella formosa* Hass., *Stephanodiscus astraea* (Ehr.) Grun., *Anabaena flos-aquae* (Lyngb.) Breb., *Gomphosphaeria lacustris* Chod., *Crucigenia tetrapedia* (Kirch.) W. et W., *Scenedesmus quadricauda* (Turp.) Breb., виды родов *Lambertia* и *Ankistrodesmus*.

В конце августа наблюдалось кратковременное развитие синезеленых (*Anabaena* sp. *ster.*, *A. flos-aquae*, *Lyngbia limnetica*, *Aphanothece clathrata* W. et W.), которые в сентябре почти полностью исчезли из планктона. Осенью (сентябрь, октябрь) начинали усиленно развиваться диатомовые, увеличивалось не только их количество, но и видовое разнообразие. Основную часть диатомового планктона этого периода составляли истинно-планктонные формы — *Stephanodiscus astraea*, *Melosira distans* subsp. *alpigena*, *M. islandica*, *M. granulata*, *Asterionella formosa*, хотя по обилию видов на первом месте стоят факультативнопланктонные и донные формы (60%). Одновременно с увеличением видового состава и численности *Bacillariophyta* к концу октября увеличился видовой состав и численность *Chlorophyta*, в основном за счет протококковых — *Scenedesmus quadricauda*, *Botryococcus Braunii* Kütz., *Crucigenia tetrapedia*, *Elakatothrix lacustris* Korschik., видов *Lambertia*, *Ankistrodesmus* и др.

Рек Шексна. В оз. Белое впадает более 30 мелких рек, сток же воды осуществляется только через Шексну, длина которой от истока до плотины превышает 120 км. Первые 50 км долина Шексны представляет собой ровную озерную котловину, расширяющуюся в межгрядовых понижениях. Узкая пойма этого участка реки до образования водохранилища была покрыта вейниково-мятликовыми и щучковыми болотистыми лугами. Склоны поймы слабо выражены и покрыты заболоченными березово-ивовыми лесами. Расширения в местах пересечения Белозерско-Кирилловской гряды, ограничивающей с юго-востока обширную Белозерскую депрессию, были заняты старицами и пойменными озерами. Гряда сложена пермскими известняками, прикрытыми плащом моренных отложений. Водами водохранилища затоплены старицы, пойменные озера и болотные массивы, лежащие справа и слева от реки ниже Северо-Двинского канала.

У Черной Гряды долина реки занята моренными холмами, склоны которых использовались под сенокосы. У плотины левый коренной берег реки довольно высокий, а правый низкий, заболоченный (Бобровский, 1957). Ширина водохранилища у плотины около 2 км. Течения от Крехинской плотины до ГЭС в конце июля распределялись следующим образом: у Крехино (ст. 5) — 0.3 м/сек., у пристани Горицы (ст. 6) — 0.19, на месте шлюза Ниловицы (ст. 9) — 0.1 м/сек., у Черной Гряды (ст. 12) и перед плотиной (ст. 13) течение отсутствовало.

Фитопланктон Шексны разнообразнее и численно богаче планктона р. Ковжи и оз. Белого. Это обусловлено некоторыми гидрологическими факторами и усилением биологических процессов, протекавших на зали-тых площадях.

Динамика развития основных групп планктона в истоке Шексны в общих чертах совпадает с таковой оз. Белого. Можно лишь отметить несколько большую амплитуду колебания численности некоторых водорослей, хорошо выраженный второй максимум развития диатомовых в сентябре и появление новых видов и групп водорослей. С ослаблением течения в планктоне русла реки повышается роль *Chlorophyta*, *Chrysophyta*, *Euglenophyta* и *Pyrrophyta*, большинство форм которых свойственно мелким пересыхающим водоемам, мелководьям и болотам.

В июне фитопланктон Шексны был численно беден и однообразен. Основной формой была *Asterionella formosa*, которой сопутствовали в небольшом количестве *Melosira distans* subsp. *alpigena*, *M. italica* и *M. granulata* (рис. 3). Наибольшая численность диатомовых, обусловленная развитием перечисленных видов, была отмечена у Гориц (1082 кл./см³). Ниже по течению количество диатомовых постепенно падало: Ниловицы — 493 кл./см³, Черная Гряда — 108 кл./см³, у плотины они отсутствовали совсем и планктон был представлен только несколькими видами родов *Mallomonas* и *Ankistrodesmus* (всего — 132 кл./см³).

В июле только в истоке Шексны продолжали доминировать диатомовые, причем основу их создавали факультативнопланктонные и донные виды, численность которых достигала 330 кл./см³ (76.6%). Начиная со ст. 6 с уменьшением течения удельный вес диатомовых падал в результате выпадения непланктонных форм. Так, у Гориц на долю последних приходилось 50% общего числа клеток, у Топорни — 20%, у Ниловиц встречались только облигатнопланктонные виды. В отличие от диатомовых численность синезеленых, и особенно зеленых, увеличивалась с уменьшением силы течения, причем на участках реки с замедленным течением (Горицы и Топорня) развивались синезеленые — *Oscillatoria* sp., *Anabaena Scheremetievi* Elenk., а на участках без течения (Ниловицы, Черная Гряда, перед плотиной) доминировали зеленые — *Pandorina morum* (Müll.) Borg., *Dictyosphaerium pulchellum* Wood, *Lambertia* sp., *Scenedesmus quadricauda*, *S. arcuatus* Lemm., *Ankistrodesmus acicularis* (A. Br.) Korschik., *Crucigenia tetrapedia*.

В первой половине августа фитопланктон Шексны носил смешанный характер и только перед плотиной (ст. 12 и 13) численно преобладали диатомовые (*Melosira granulata* subsp. *angustissima* (O. Müll.) Scabitsch., *M. italica*, *M. granulata*, *Asterionella formosa*). В конце августа в верховьях Шексны, как и в озере, доминировали синезеленые. Наибольшего разнообразия эта группа достигала у Топорни, где к шексинским видам (*Anabaena Lemmermannii* P. Richt., *A. Scheremetievi*, *Aphanizomenon flos-aquae*, *Gomphosphaeria lacustris*) примешивались виды, вносимые Северо-Двинским каналом (*Pseudanabaena galeata* Böcher, *Coelosphaerium Kuetzingianum* Näg., *Aphanizomenon flos-aquae*, *Anabaena* sp.), причем *Pseudanabaena*, встретив благоприятные условия, развивалась здесь в количестве, близком к «цветению» (11 158 кл./см³). Начиная со ст. 9 (Ниловицы) общая чис-

ленность фитопланктона резко падала и доходила до минимума перед плотинной (рис. 3).

Сентябрьский планктон у Гориз и Топорни количественно и по числу видов был беднее августовского. Особенно резко сократилась на этих станциях численность синезеленых, а у Ниловиц и Черной Гряды, наоборот, численность их увеличилась, причем у Ниловиц продолжали развиваться виды, вносимые Северо-Двинским каналом (*Pseudanabaena geleata*, *Aphanizomenon flos-aquae*), а у плотины развивался свой синезеленый планктон с доминированием *Oscillatoria* sp. и *Aphanizomenon flos-aquae*. Доказательством самостоятельности этого планктона у плотины может служить то, что у Черной Гряды, расположенной между этими станциями, был встречен только один вид *Anabaena* sp. ster. и в небольшом количестве (44 кл./см³).

В конце октября планктон Шексны только у плотины характеризовался в основном диатомовыми с преобладанием *Melosira italica*, *M. granulata*, *M. granulata* subsp. *angustissima*, *Synedra acus* subsp. *radians* (Kütz.) Skabitsch. У Ниловиц численность синезеленых, хотя и снизилась вдвое по сравнению с сентябрем, но по-прежнему они преобладали над другими группами. На остальных станциях фитопланктон был смешанного характера, но намечалась явная тенденция к увеличению численности *Bacillariophyta*.

Река Ковжа-шекснинская. Это самый крупный приток Шексны, впадающий с запада немного ниже Ниловиц. Формируясь среди болот, Ковжа несет цветные (90—130°), сильно гумифицированные воды с высокой окисляемостью (16.3—17.4 мг О/л) и нейтральным рН (6.8—7.1). Фитопланктон реки очень беден у дер. Киргоды (ст. 11) и несколько богаче в устье (рис. 3). Руководящие формы планктона те же, что в Шексне, но *Bacillariophyta* и *Cyanophyta* с августа по октябрь уступали по численности зеленым водорослям, среди которых доминировали *Pandorina morum*, *Coelosphaerium sphaericum*, *Oocystis submarina*, *Elakatothrix lacustris* и виды *Lambertia*. Сезонная динамика развития водорослей в устье Ковжи хорошо согласуется с таковой у Ниловиц, но не совпадает с развитием у Киргоды.

Небогатые планктоном воды Ковжи оказывают в основном лишь разбавляющее действие на планктон Шексны, но вследствие незначительности скоростей течения их влияние ниже Черной Гряды уже не сказывается.

ОСНОВНЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ БИОМАССЫ ФИТОПЛАНКТОНА

При малом количестве рейсов нельзя было полно проследить сезонную динамику развития отдельных групп водорослей, тем более динамику отдельных видов, но получить удовлетворительную картину распределения биомассы основных групп фитопланктона по медиали водохранилища в определенный период времени вполне можно. Биомасса вернее, чем численность, отражает изменения в соотношении различных групп водорослей в зависимости от внешних факторов, с большей достоверностью позволяет судить о распределении планктона и наиболее верно показывает продуктивность различных участков (Усачев, 1961).

В первом рейсе (23—27 VI) мы застали уже угасание развития диатомовых, о чем свидетельствовали как малая их численность, так и небольшая биомасса по всему водохранилищу, за исключением станции у Гориз, где биомасса диатомового планктона в это время достигала 995 мг/м³ (рис. 1). Эта сравнительно высокая биомасса является остатком весеннего доминирования в озере диатомовых, которые медленно спускались по реке. Падение биомассы ниже по течению объясняется тем, что здесь находились

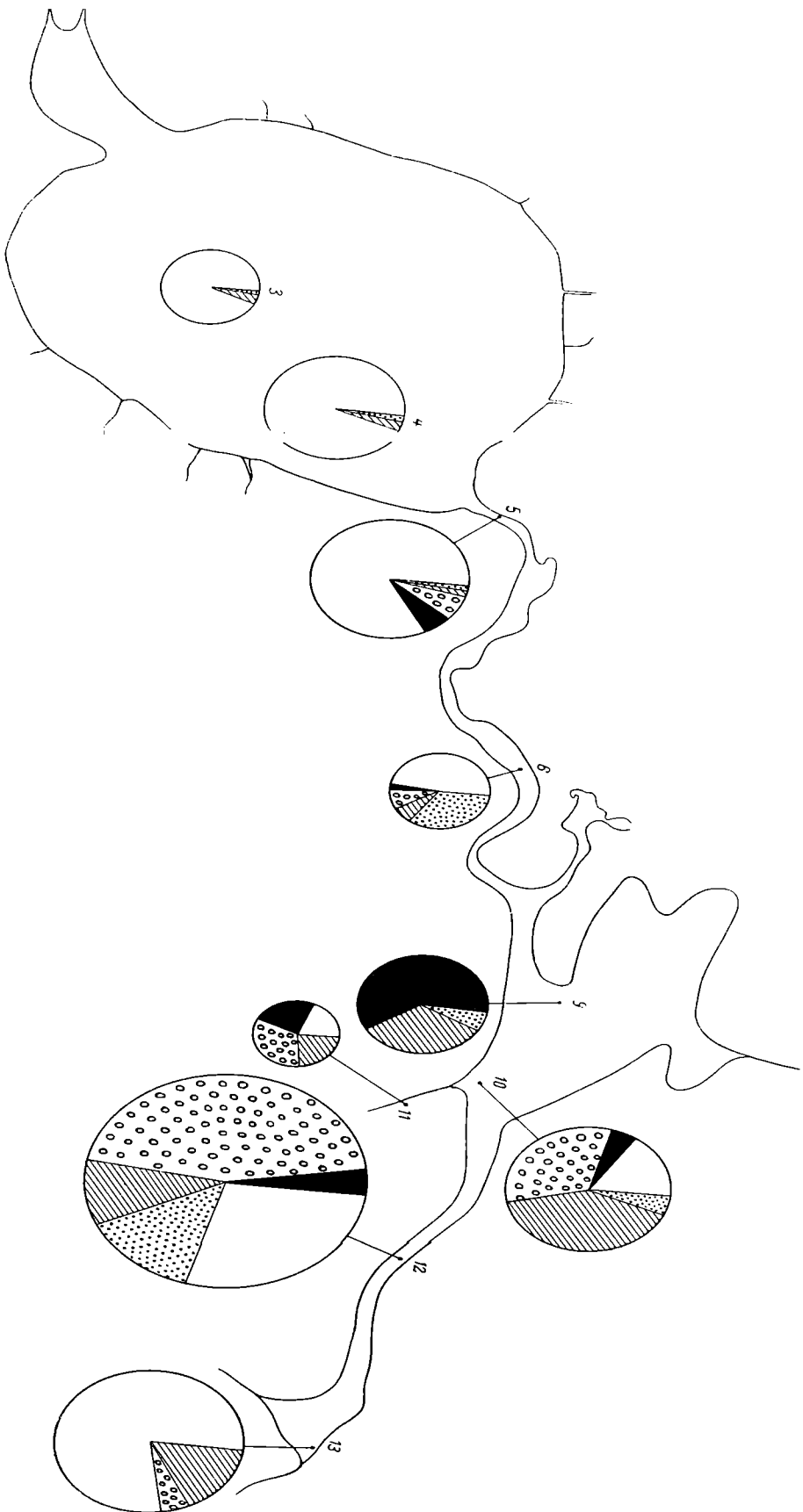


Рис. 6. Распределение *Полуперегородок* в 8 по 11-VIII.
 Обозначения: как на рис. 2.

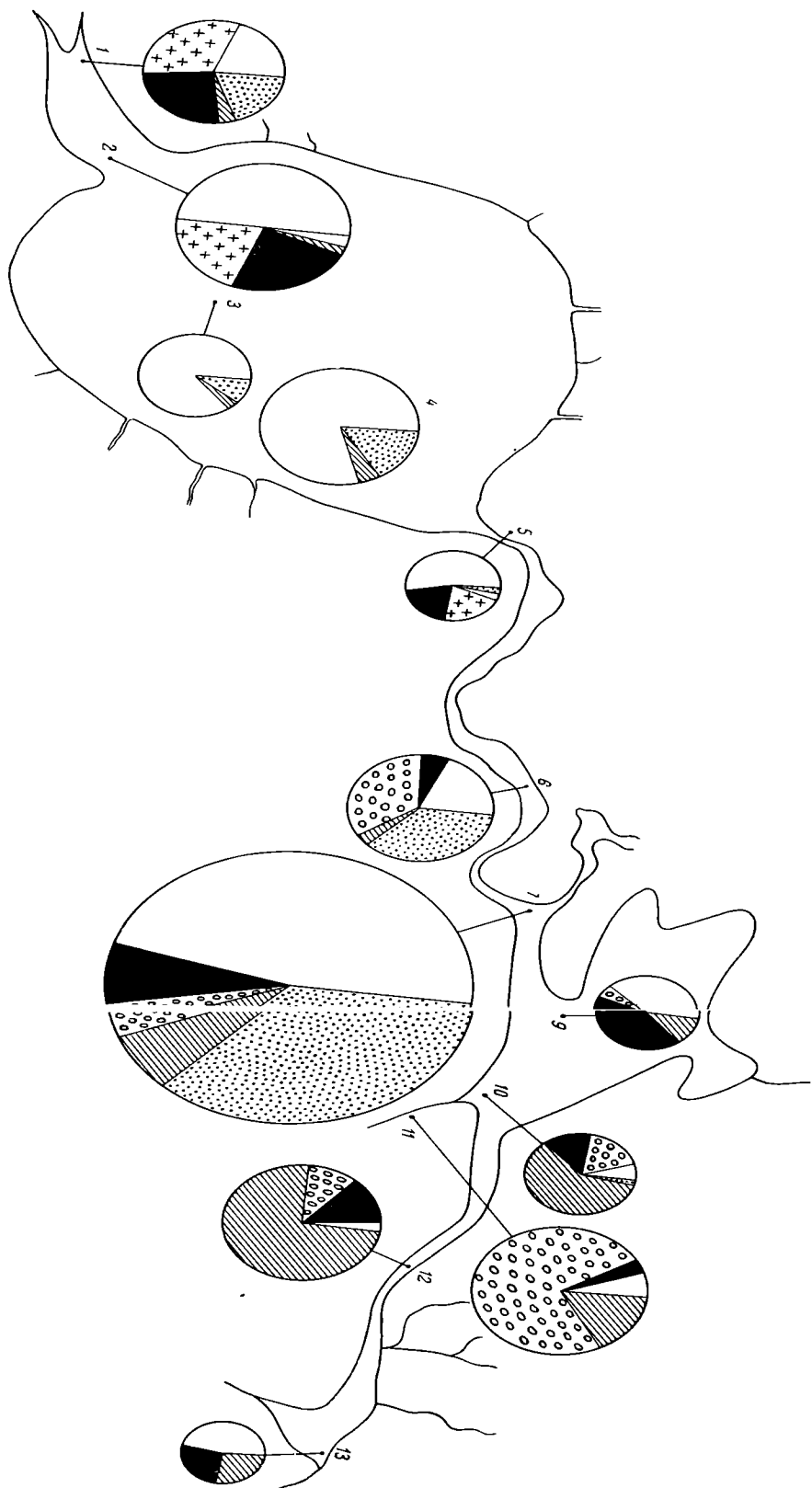
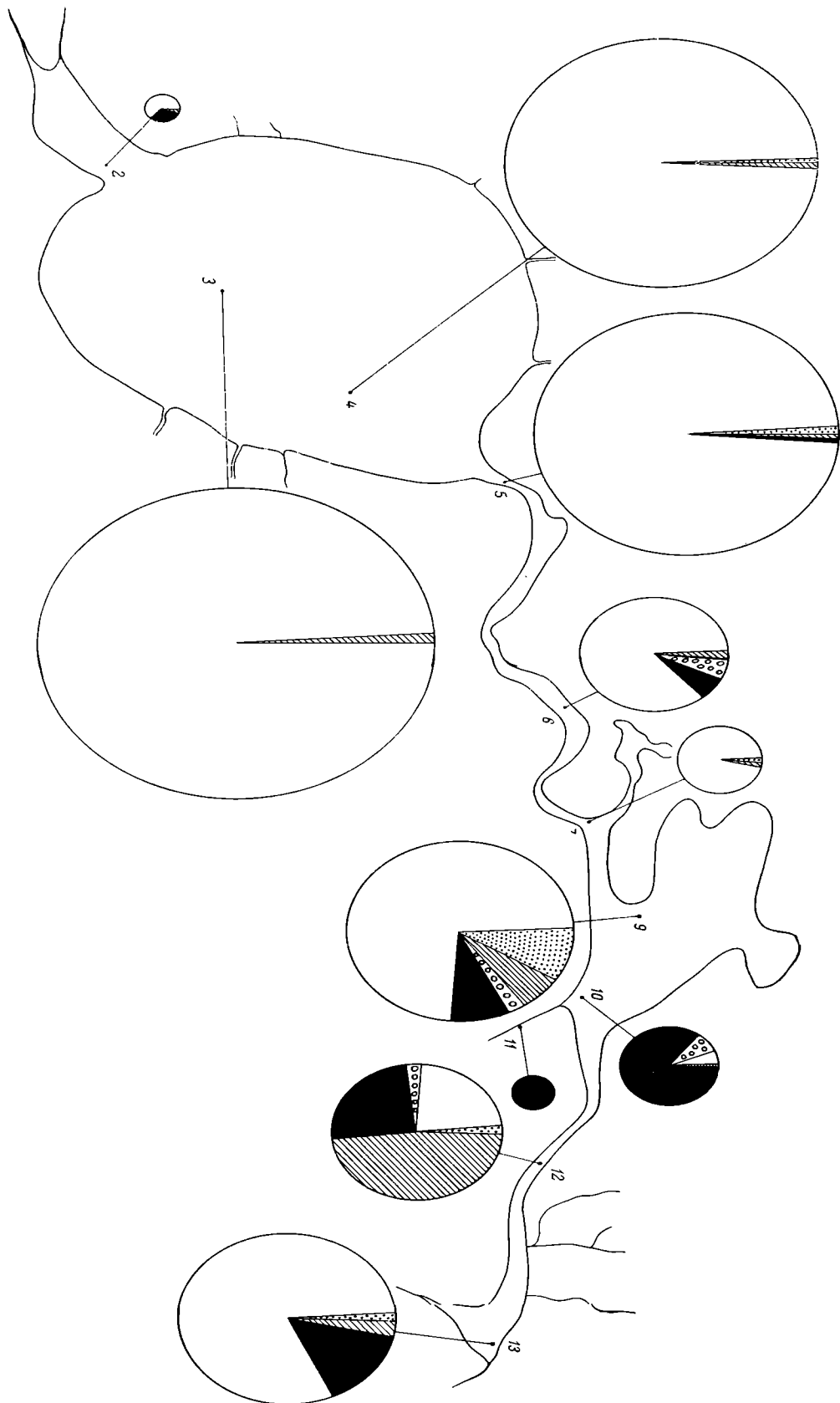


Рис. 3. Распределение биомассы фитопланктона с 24 по 27 VIII.
Оймакони, как на рис. 2.



небогатые планктоном паводковые воды озера, пришедшие раньше. Хорошо выраженной зависимости биомассы водорослей от концентрации биогенных элементов в этот период нами не наблюдалось. Можно только отметить для всего водохранилища низкое содержание марганца ($0.00-0.05$ мг/л), нитратного ($0.005-0.008$ мг/л) и аммонийного азота ($0.076-0.166$ мг/л). Наибольшее количество железа (2.80 мг/л) и кремнекислоты (2.25 мг/л), отмеченное в устье р. Ковжи, постепенно падает к плотине (1.2 и 1.1 мг/л соответственно), с чем согласуется в некоторой степени уменьшение биомассы диатомовых водорослей.

С июля биомасса диатомовых в оз. Белом начинала возрастать, а в Шексне падать, что видно из табл. 2, где приведены средние биомассы для всех станций каждого рейса. Эта же таблица показывает, что развитие диатомовых в озере начинается примерно на месяц раньше и идет более ускоренными темпами, чем в реке. Наибольшая общая биомасса планктона в июле (рис. 2) отмечена в устье Ковжи (733 мг/м³) и у плотины (764 мг/м³), причем основу биомассы в устье Ковжи составляли *Bacillariophyta* (319 мг/м³), *Pyrrophyta* (255 мг/м³), *Euglenophyta* (86 мг/м³), *Chlorophyta* (59 мг/м³), а у плотины — *Chlorophyta* (316 мг/м³), *Bacillariophyta* (204 мг/м³), *Chrysophyta* (157 мг/м³). Особенно большого развития золотистые водоросли достигли на ст. Черная Гряда — 614 мг/м³, что составляет 85.3% от общей биомассы. У Ниловиц эта группа практически отсутствовала и основу планктона составляли *Euglenophyta* (189 мг/м³) и *Cyanophyta* (125 мг/м³). На остальных станциях диатомовые превосходили по биомассе другие группы водорослей. В июле начинали развиваться синезеленые, причем их биомасса в реке значительно выше, чем в озере. Особенно много (971 мг/м³) синезеленых вносилось в Шексну Северо-Двинским каналом (рис. 2).

В начале августа в озере по-прежнему доминировали диатомовые водоросли, составлявшие в среднем 90% общей биомассы (рис. 4). В Шексне, хотя биомасса диатомовых (средняя из всех станций) и возросла вдвое

Средняя биомасса (мг/м³) фитопланктона Череповецкого водохранилища

	23—27 VI				21—24 VII				8—11 VIII				24—27 VIII				17—20 IX				19—22 X			
	<i>Cyanophyta</i>	<i>Bacillariophyta</i>	<i>Chlorophyta</i>	Общая биомасса	<i>Cyanophyta</i>	<i>Bacillariophyta</i>	<i>Chlorophyta</i>	Общая биомасса	<i>Cyanophyta</i>	<i>Bacillariophyta</i>	<i>Chlorophyta</i>	Общая биомасса	<i>Cyanophyta</i>	<i>Bacillariophyta</i>	<i>Chlorophyta</i>	Общая биомасса	<i>Cyanophyta</i>	<i>Bacillariophyta</i>	<i>Chlorophyta</i>	Общая биомасса	<i>Cyanophyta</i>	<i>Bacillariophyta</i>	<i>Chlorophyta</i>	Общая биомасса
Оз. Белое . . .	19	96	10	189	9	296	6	315	3	344	10	380	32	224	10	286	2	1256	26	1335	8	2950	21	2983
р. Шексна . . .	4	368	7	430	48	126	88	471	79	279	98	707	217	287	119	770	99	303	82	632	31	545	92	781
Все водохранилище . .	7	255	8	302	30	207	53	437	46	306	60	567	120	254	65	54	50	617	53	814	18	1159	63	1288

против июльской, но их удельный вес в планктоне не превышал 40%. У Ниловиц продолжали вегетировать *Euglenophyta* (180 мг/м³), но теперь им сопутствовали зеленые водоросли (102 мг/м³). Ниже по течению (Черная Гряда) *Chrysophyta* (*Mallomonas*, *Dinobryon*), так же как и в прошлом месяце, преобладали над другими группами, но возросшая биомасса диатомовых, и особенно синезеленых, снизила их процентное отношение к общей биомассе с 85 до 43%.

Свойственная этому месяцу пестрота распределения биомассы различных групп водорослей зависит, вероятно, от химизма воды. Так, снижение биомассы водорослей у Гориц являлось следствием резкого уменьшения здесь биогенов; у Ниловиц же определялось в основном низким содержанием в воде кислорода (2.6% насыщения на поверхности), а также высоким содержанием H₂S, и особенно Mn (0.5 мг/л), в концентрациях, отрицательно влияющих на водоросли (Гусева, 1937, 1952). Токсическое действие марганца усиливалось и низким рН воды — 6.8. В результате этого численность и биомасса синезеленых резко снизилась, а диатомовые практически исчезли. Прежняя численность сохранилась только у протококковых и эвгленовых (*Trachelomonas*), что говорит об их высокой устойчивости к неблагоприятным условиям (Гусева, 1940; Скабичевский, 1960). Снижение по направлению к плотине содержания Mn и увеличение концентрации аммонийного азота до 0.208 мг/л привело к увеличению общей биомассы водорослей, которая у Черной Гряды достигала 1600 мг/м³.

В конце августа в Шексне усиленно развивались диатомовые и синезеленые, биомасса которых достигала максимума (1250 и 947 мг/м³ соответственно) у Топорни (рис. 5). Средняя биомасса диатомовых в Белом озере несколько снизилась, но уже в сентябре она резко возросла и в октябре достигала наибольшей за вегетацию величины — 2950 мг/м³ (рис. 6, 7, табл. 2). Рост биомассы диатомовых в сентябре хорошо коррелирует с повышением концентрации биогенов, особенно железа и кремния, количество которых в оз. Белом повысилось против августовского почти в 4 раза. В Шексне содержание кремния увеличилось вдвое (с 0.7 до 1.3 мг/л), а количество железа снизилось до 0.3 мг/л, что не замедлило сказаться на биомассе диатомовых (рис. 6). В осенние месяцы полное господство диатомовых наблюдалось по всему водохранилищу, за исключением станции у Черной Гряды (рис. 7), где в октябре зеленые водоросли (326 мг/м³) превышали по биомассе диатомовые (166 мг/м³).

Таким образом, из приведенных данных видно, что биомасса диатомовых как в Белом озере, так и в Шексне в большинстве случаев превосходила биомассу водорослей других групп. Средняя за вегетацию биомасса диатомовых в Белом озере больше, а зеленых и синезеленых меньше, чем в р. Шексне. Другая картина складывается при сопоставлении средней численности водорослей за вегетационный период: численность *Cyanophyta*, *Bacillariophyta* и *Chlorophyta* в реке как по месяцам, так и в среднем за вегетацию была выше, чем в Белом озере (табл. 2).

При сопоставлении с литературными данными (Гусева, 1959) можно отметить следующие изменения фитопланктона Белого озера и Шексны после заполнения водохранилища. Гидрологический режим Белого озера, как уже говорилось, почти не изменился, так как с наполнением водохранилища его уровень поднялся примерно на 0.5 м, что не превышало колебаний уровня прежних лет, регулируемых Крохинской плотиной. В связи с этим в общих чертах не изменился и фитопланктон: по биомассе он остался диатомовым, но в деталях произошли заметные изменения. В первую очередь эти изменения касаются *Cyanophyta*, которые нами были встречены в очень небольшом количестве с максимумом развития в конце августа (946 кл./см³), тогда как в июле 1954 г. их численность достигала 18 760 кл./см³. Изменился и комплекс доминирующих форм. Так, в 1954—

1955 гг. основу *Cyanophyta* в планктоне составляли *Aphanizomenon flos-aquae* и *Anabaena flos-aquae*, а в 1963 г. *Anabaena* sp. ster., *A. flos-aquae* и *Aphanothece clathrata*. *Bacillariophyta* в 1963 г. имели меньшую биомассу и были представлены другим комплексом ведущих форм. Так, в 1954—1955 гг. по всему озеру доминировали *Melosira italica*, *M. granulata* и *M. islandica*, а в 1963 г. наиболее обильны были *Stephanodiscus astraea*, *Melosira distans* subsp. *alpigena*, *M. islandica* и *Asterionella formosa*.

В отличие от Белого озера в Шексне подпор сильно повлиял на ее гидрологический режим, а усиление биологических процессов на затопленных площадях привело к изменению химизма воды. Это в свою очередь вызвало коренную перестройку планктона. Если до зарегулирования река несла в основном фитопланктон, поступающий из Белого озера, не успевая его переработать, то в водохранилище озерный комплекс водорослей сохранялся лишь до Гориц, а ниже, особенно на разливах у Нилов и около плотины, планктон приобретал свои специфические черты, обогащался новыми формами и численно возрос. В первую очередь это относится к *Chlorophyta*, *Chrysophyta* и *Euglenophyta*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Фитопланктон Череповецкого водохранилища в первый год его заполнения отличался сравнительно большим разнообразием (160 таксонов) и не давал «цветения» за все время наших наблюдений.

Средняя (по всем станциям) численность синезеленых за вегетационный период превосходила таковую диатомовых и других водорослей, но по биомассе в планктоне доминировали диатомовые.

Анализ фитопланктона Череповецкого водохранилища в первый год заполнения позволил выделить 4 участка:

I. Р. Ковжа. В первый год сохраняла типичные речные черты, как в гидрологическом отношении, так и по характеру фитопланктона. Малая численность и биомасса водорослей Ковжи обусловлена очень высокой мутностью воды, вызванной гидротехническими работами на русле. С увеличением прозрачности продукция планктона Ковжи, вероятно, повысится.

II. Белое озеро (к этому же участку нужно отнести и часть р. Шексны от истока до Гориц, которая находится под влиянием озера). Фитопланктон его носит речной характер, обусловленный достаточной проточностью озера и почти постоянными волнениями. Частые ветры сильно взмучивают воду, уменьшая тем самым фотосинтезирующий слой, а взвешенные частицы приводят к механическому повреждению клеток фитопланктона. Все это вместе взятое, несмотря на достаточное количество биогенов, препятствует росту биомассы даже диатомовых водорослей, не говоря уже о синезеленых.

III. Р. Шексна от Гориц до Черной Гряды. На этом участке наблюдается наибольшее развитие синезеленых, эвгленовых и зеленых водорослей. Большое влияние на формирование планктонного комплекса оказывает Северо-Двинский канал, р. Ковжа-шексинская и ряд мелких притоков, формирующихся среди болот.

IV. Предплотинный участок. Имеет сравнительно небольшую биомассу фитопланктона и свой комплекс видов.

Сезонная динамика развития фитопланктона Череповецкого водохранилища не отличалась от таковой волжских водохранилищ: Ивановского (Неизвестнова-Жакина, 1941), Рыбинского (Гусева, 1955), Куйбышевского (Мороховец, 1959), Горьковского (Приймаченко, 1961), но продуктивность его уступала всем перечисленным водоемам (наивысшая общая биомасса равнялась 4 г/м³).

При сопоставлении количества биогенных элементов с биомассой и численностью водорослей хорошо выраженной корреляции подметить не удалось из-за постоянных сильных ветров, перемешивавших воду (это же отмечала и К. А. Гусева в 1954—1955 гг.), а в р. Шексне интенсивные процессы разложения затопленной растительности и выщелачивание почв создавали сложную комбинацию перекрещивающихся факторов, в которых разобраться пока трудно. Можно ожидать, что продукция планктона р. Ковжи значительно увеличится после прекращения гидротехнических работ на ее русле. После заполнения водохранилища до проектной отметки уровень оз. Белого повысится на 1.5—2 м, что приведет к уменьшению взмучивания, увеличению прозрачности воды и к повышению продукции диатомовых, и особенно синезеленых водорослей. Численность планктона Шексны постепенно увеличится. Особенно резко это должно проявиться в отношении синезеленых, так как до образования водохранилища их развитие лимитировалось низким рН и сильным течением, а в 1963 г. близкой к нейтральной реакции среды (рН 6.8—7.3) и, очевидно, небольшим потенциальным запасом зачатков синезеленых водорослей в реке (Трухин, 1960; Гусев, 1961).

ЛИТЕРАТУРА

- Арпольд И. Н. 1925. Материалы по описанию рыболовства на Белом озере. Изв. Отд. прикл. ихтиол. и научно-промысл. иссл., т. III, вып. 1.
- Бобровский Р. В. 1957. Растительный покров. В сб.: Природа Вологодской области, Вологда.
- Гусев М. В. 1961. Синезеленые водоросли. Микробиология, т. 30, вып. 6.
- Гусева К. А. 1937. Действие марганца на развитие водорослей. Микробиология, т. VI, вып. 3.
- Гусева К. А. 1940. Действие меди на водоросли. Микробиология, т. 9, вып. 2.
- Гусева К. А. 1952. «Цветение» воды, его причины, прогноз и меры борьбы с ним. Тр. Всес. гидробиол. общ., т. IV.
- Гусева К. А. 1956. Фитопланктон Рыбинского водохранилища. Тр. биол. ст. «Борок» АН СССР, вып. 2.
- Гусева К. А. 1959. Роль Белого озера в формировании фитопланктона Рыбинского водохранилища. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 2 (5).
- Есырева В. И. 1945. Флора водорослей р. Волги от Рыбинска до Горького. Уч. зап. МГУ, вып. 82.
- Мороховец Л. В. 1959. Фитопланктон Куйбышевского водохранилища в год его заполнения. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 3 (6).
- Мосевич Н. А. 1955. Белое озеро (общее описание). В сб.: Рыболовство на Белом и Кубинском озерах, Вологда.
- Неизвестнова-Жадина Е. С. 1941. Планктон Иваньковского водохранилища. Тр. ЗИН АН СССР, т. VII, вып. 1.
- Приймаченко А. Д. 1961. Фитопланктон Горьковского водохранилища в первые годы его существования (1956—1957). Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 4 (7).
- Скабичевский А. И. 1960. Планктонные диатомовые водоросли пресных вод СССР. М.
- Трухин Н. В. 1960. Оптимальные значения рН для роста некоторых синезеленых водорослей. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 6.
- Усачев П. И. 1961. Количественная методика сбора и обработки фитопланктона. Тр. Всес. гидробиол. общ., т. XI.
- Федорова Е. И. 1964. Озерное железнакопление в пределах Балтийского кристаллического щита. В сб.: Накопление веществ в озерах, М.
- Хмельницкий А. И. 1962. Волго-Балт — ударная стройка семилетки. В сб.: Вологодский край, вып. III, Вологда.
- Яшинов В. А. 1934. Инструкция по сбору и обработке планктона. М.

ОРГАНИЧЕСКОЕ ВЕЩЕСТВО
В ВОДАХ ЧЕРЕПОВЕЦКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

При проведении комплексных работ на Череповецком водохранилище в августе и сентябре 1963 г., т. е. спустя два месяца после его вторичного заполнения, были проведены химические исследования воды. Здесь будут рассмотрены результаты определения органического вещества, а также тех соединений, содержание и распределение которых будет использовано в плане основной задачи.

В августе на месте были определены: цветность (после фильтрации через бумажный фильтр), рН, щелочность, общая жесткость, содержание газов и кальция. По возвращении в лабораторию сразу же определялась перманганатная окисляемость и выпаривалась вода для определения бихроматной окисляемости и органического углерода. В сентябре все определения были выполнены в лаборатории. Фильтрация проб воды производилась через стеклянный фильтр № 4 со слоем BaSO_4 толщиной в 1 мм после отсасывания при разрежении в 0.5 атм.; таким путем получали очень плотные фильтры: за 2 суток без разрежения они пропускали в среднем 65 мл дистиллированной воды.

Химические анализы выполнялись по методам, изложенным в соответствующем руководстве и специальных статьях (Николаева, 1953; Крылова, 1956; Драчев и др., 1960). Органический углерод определялся в трех параллельных пробах; полученные результаты были близкими; в таблицах приведены средние количества.

Полученные результаты определения содержания газов и некоторых компонентов солевого состава сведены в табл. 1. Для сравнения в этой и последующих таблицах и диаграммах приведены соответствующие данные по Белому и Сиверскому озерам, р. Ковже-шекснинской и Рыбинскому водохранилищу (пункты — Кабачино и Городок). На схеме, изображенной на рис. 1, нанесены все пункты отбора проб воды.

В настоящей статье мы не будем подробно обсуждать результаты определения компонентов солевого состава,¹ отметим лишь, что в августе в Череповецком водохранилище от Ниловиц до Кургая (верхний бьеф) содержание изученных компонентов солевого состава всегда было выше в придонном слое по сравнению с поверхностным. В сентябре таких различий не было, за исключением пос. Ниловицы, где наблюдалось обратное распределение. Вполне очевидно, что указанное различие в содержании минеральных компонентов по вертикали было обусловлено малым перемешиванием вод.

Это подтверждается и своеобразием газового режима на указанном участке Череповецкого водохранилища в августе. Уже в Ниловицах количество кислорода составляло всего 3% от полного насыщения на поверх-

¹ По сравнению с Череповецким водохранилищем воды Белого озера были менее минерализованы, а воды р. Ковжи и Сиверского озера более минерализованы; минерализация вод Череповецкого и Рыбинского водохранилищ близка.

Содержание газов и некоторых компонентов солевого состава в водах Череповецкого подохранилища
и примыкающих водоемов

№№ стан-ций	Пункты	8 VIII - 13 VIII											16 IX - 24 IX			
		Глубина, в м	Температура, в °С	Прозрач-ность по белому диску, в м	рН	СО ₂ , мг/л	О ₂		Н ₂ С, мг/л	Щелоч-ность	Жест-кость обща-я	Са ⁺⁺	Тем-пература, в °С	Ще-лоч-ность	Жест-кость обща-я	Са ⁺⁺
							мг/л	%								
1	Белое озеро (сере-дня).	0.5	18.0	0.2	7.60	2.11	8.49	88	0	1.08	1.28	0.87	12.4	1.08	1.30	0.90
2	Горинцы.	3.5	17.8	—	7.60	4.05	8.49	88	0	—	—	—	—	—	—	—
3	Нижне Иван-Бора.	0.5	18.6	1.1	7.17	14.3	5.18	54	0	1.14	1.36	0.91	12.8	1.58	2.52	1.91
4		0.5	18.5	—	7.14	14.4	5.08	53	0	—	—	—	—	—	—	—
	Оз. Сиверское.	0.5	—	—	7.05	19.0	2.87	30	0	—	—	—	—	—	—	—
		0.5	17.7	3.0	8.35	* 0	8.86	92	0	1.74	1.99	1.43	—	—	—	—
5	Ипловница.	12.0	12.5	—	7.09	21.6	0.44	4.1	0	1.74	2.05	1.55	—	—	—	—
		24.0	11.0	—	7.09	21.6	0.03	0.3	0	1.43	1.75	1.24	14.2	1.79	2.30	1.68
	Предустье р. Ковьян-шекунской.	0.5	19.1	0.7	6.81	30.3	0.25	2.6	—	—	—	—	—	—	—	—
		6.0	17.8	—	6.70	38.7	0	0	0.75	—	—	—	—	—	—	—
6	Предустье р. Ковьян-шекунской.	9.5	16.9	—	6.47	59.8	0	0	2.31	1.82	1.90	1.30	—	1.43	1.84	1.28
		0.5	19.0	1.4	6.90	24.6	0.97	10	0	1.40	1.77	1.23	14.3	1.56	1.87	1.34
7	р. Ковьян-шекунская на 6 км выше устья.	10.0	17.3	—	6.64	58.7	0	0	2.65	2.38	2.37	1.63	—	1.62	2.01	1.42
		0.5	18.4	1.2	6.98	21.5	1.37	14	0	1.64	2.28	1.63	13.0	1.85	2.54	1.80
	Черная Гряда.	4.0	18.4	—	6.98	21.5	1.37	14	0	—	—	—	—	1.86	2.54	1.84
		0.5	18.8	1.4	7.00	16.0	3.87	41	0	1.35	1.69	1.18	15.2	1.52	1.82	1.33
8	Кургай.	10.0	18.2	—	6.90	20.2	2.09	22	0	1.37	1.69	1.18	—	—	—	—
		12.0	16.2	—	6.80	34.1	0	0	1.02	1.66	1.80	1.20	—	1.49	1.82	1.30
9	Хеть-Хгольское.	0.5	19.4	1.7	7.09	15.0	4.2	45	0	1.36	1.64	1.17	15.0	1.50	1.77	1.23
		10.0	17.9	—	6.90	20.1	1.6	17	0	—	—	—	—	—	—	—
	Кабаино.	15.0	16.1	—	6.64	47.9	0	0	1.19	1.76	1.91	1.25	—	1.52	1.79	1.25
		0.5	17.7	1.0	7.09	17.6	4.93	51	0	1.46	1.74	1.23	15.0	1.57	1.85	1.38
10	Городок.	5.5	17.5	—	7.09	17.8	4.99	52	0	1.48	1.76	1.24	—	1.50	1.82	1.32
		0.5	19.6	0.9	7.60	2.90	7.61	82	0	—	—	—	10.0	1.37	1.80	1.26
11		10.0	19.5	—	7.60	2.99	7.21	77	0	—	—	—	—	1.70	2.32	1.57
		1.0	18.2	1.0	7.70	2.73	8.11	85	0	1.49	1.82	1.30	12.0	1.48	1.80	1.23
12		19.5	18.2	—	7.73	4.05	8.11	85	0	1.49	1.82	1.30	—	1.52	1.82	1.25

Примечание. Здесь было найдено CO₂ в количестве 39.0 мг/л.

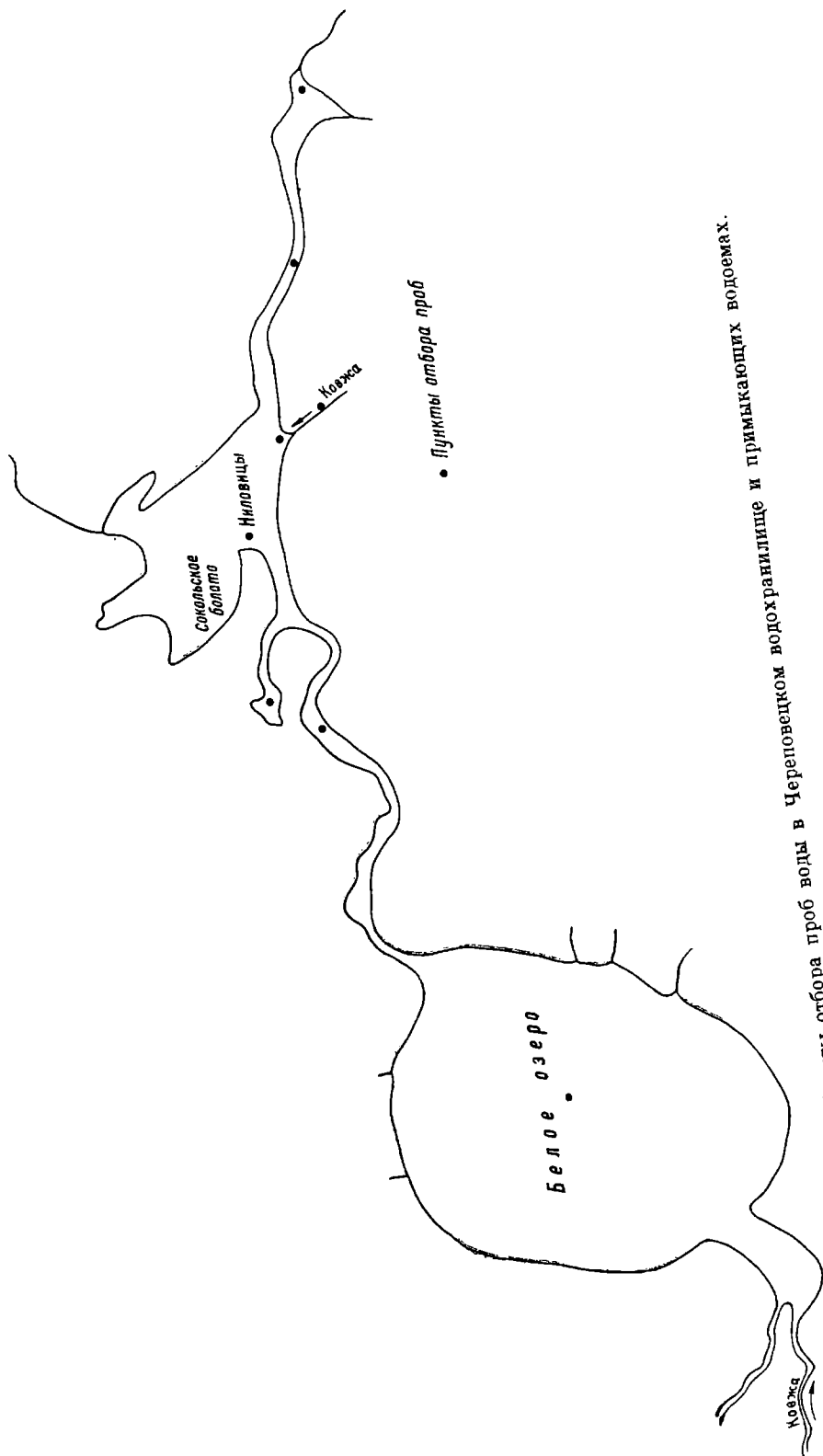


Рис. 1. Пункты отбора проб воды в Череповецком водохранилище и примыкающих водоемах.

ности; на глубине 6 м кислорода уже не было и появился сероводород, содержание которого ко дну увеличивалось. Вниз по течению вплоть до Кургая, хотя количество кислорода на поверхности и увеличилось, в глубинных водах сероводород еще сохранялся и количество его возрастало ко дну; не было сероводорода в нижнем бьефе — у пос. Усть-Угольское. Сероводород был обнаружен в придонном слое предустья р. Ковжи-шек-нинской, а выше по течению этой реки его уже не было. Во всех пунктах присутствие сероводорода в воде легко обнаруживалось по запаху. Во второй половине августа, когда была совершена поездка в эти пункты, и в сентябре запаха сероводорода не наблюдалось.

Наличие сероводорода в воде Череповецкого водохранилища в первой половине августа было, очевидно, связано со значительным распадом залитых водой органических остатков в благоприятных температурных условиях при участии сульфатредуцирующих бактерий и при отсутствии хорошего перемешивания вод. Это убедительно подтверждается результатами определения общей жесткости и щелочности. По всему водохранилищу, где был обнаружен сероводород, разница (Δ) между общей жесткостью и щелочностью (в мг-экв./л) в придонных водах была невелика по сравнению с тем, что наблюдалось в поверхностных водах. Эта разница обусловлена наличием в воде хлоридов или сульфатов. Понятно, что если ее величина убывает, то это вызвано уменьшением содержания хлоридов или сульфатов. В данном случае это явление было обусловлено убылью сульфатов, что наиболее сильно проявилось в предустье р. Ковжи, где и количество сероводорода было наибольшим.² В сентябре, как уже отмечалось, сероводорода в воде Череповецкого водохранилища не было, а величины — были практически одинаковы в поверхностных и придонных слоях. Хотя температура воды была лишь немного ниже. В этом месяце расслоения вод, как и в августе, не наблюдалось. Можно полагать, что в августе основным районом развития сульфатредуцирующего процесса была центральная часть водохранилища, примыкающая к большому водному пространству, покрывшему бывшие здесь лес и болота.

Наибольшее количество растворенного кислорода было в поверхностном слое Белого озера, в Рыбинском водохранилище, и особенно в Сиверском озере, где наблюдалось и самое высокое значение рН. Здесь уже не было свободной углекислоты, а были обнаружены карбонаты. Все это дает основание полагать, что фотосинтетические процессы протекали наиболее интенсивно именно в Сиверском озере. Значения рН и присутствие свободной углекислоты в воде Рыбинского водохранилища и Белого озера, свидетельствовали о том, что продуцирование органического вещества в них было меньше.³ В то же время невысокие величины рН в Череповецком водохранилище и значительное содержание в его водах свободной CO_2 указывает на большое развитие в нем процессов распада органического вещества.

Результаты определения показателей органического вещества приведены в табл. 2 и 3. На рис. 2 и 3 показаны пункты отбора проб, которые расположены на оси абсцисс по течению, слева направо, пропорционально их расстоянию, за исключением оз. Сиверского и обоих пунктов на Рыбинском водохранилище (Кабачино и Городок). Органический углерод на ст. 7 в фильтрованной воде, цветность на ст. 5 в фильтрованной воде и на ст. 6 в фильтрованной придонной воде — не определялись.

Сначала остановимся на результатах августовских анализов. Как видно из табл. 2, и цветность и содержание органического углерода и

² Отметим здесь, что количество образовавшегося сероводорода и величины Δ были одного порядка.

³ Для Белого озера характерна низкая прозрачность воды, возможно, что это и является причиной ослабленного фотосинтеза.

величины окисляемости возрастают от Белого озера вплоть до конца Череповецкого водохранилища (пос. Кургай). В нижнем бьефе (Усть-Угольское), где уже сказывается влияние вод Рыбинского водохранилища, содержание органического вещества несколько снижается. Еще меньше оно в центральной части Рыбинского водохранилища (Городок). Самые малые величины всех показателей органического вещества характерны

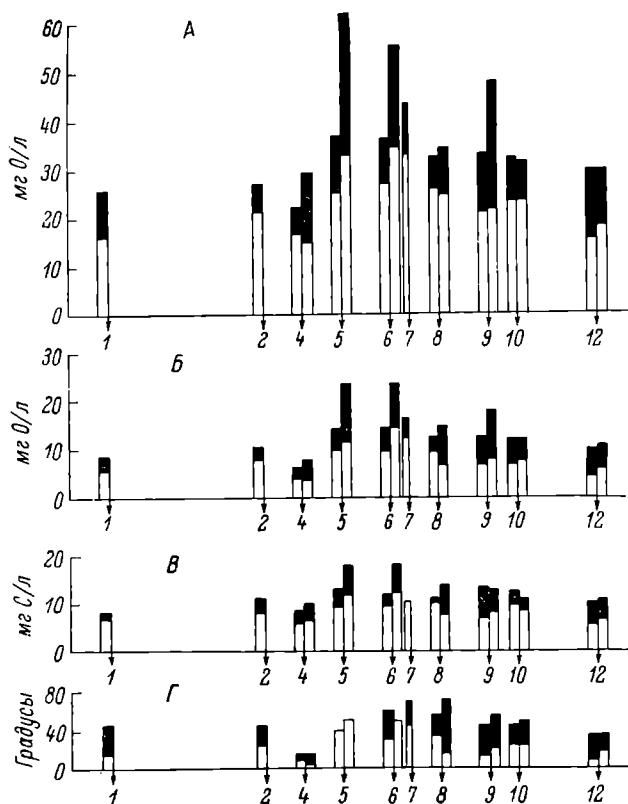


Рис. 2. Содержание отдельных показателей органического вещества в водах Череповецкого водохранилища и примыкающих водоемов в августе 1963 г.

В этом и следующем рисунке: А — бихроматная окисляемость; Б — перманганатная окисляемость; В — органический углерод; Г — цветность. Столбики слева от стрелки соответствуют данным для поверхности воды, столбики справа от стрелки — для придонной воды. Количество того или иного показателя органического вещества в натуральной воде представлено целым столбиком, а в фильтрованной воде — нижней его, неокрашенной частью; зачерненная часть столбика соответствует содержанию во взвешенных частицах.

для вод Белого озера, и особенно оз. Сиверского, где наблюдалась и самая низкая цветность воды.

Во всех случаях (в отличие от сентября) содержание органического вещества в натуральных водах придонного слоя значительно выше, чем в поверхностном слое. Вполне естественно, что количество органического вещества в фильтрованных пробах значительно меньше, чем в натуральных. Однако это уменьшение неодинаково для всех показателей органического вещества; наибольшее понижение характерно для цветности. В фильтрованной воде по отношению к натуральной цветность составляет от 21 до 64, в среднем 46%, органический углерод — от 54 до 92, в среднем 73%,

Таблица 2

Цветность (в град.), органический углерод (в мг С/л), окисляемость перманганатная и бихроматная (в мг О/л) в водах Череповецкого водохранилища и прилегающих водоемов в августе 1963 г.

№№ стан-ций	Пункты	Глубина, в м	Цветность		Углерод органический		Окисляемость перманганатная		Окисляемость бихроматная	
			н	ф	н	ф	н	ф	н	ф
1	Белое озеро.	0.5	45	15	7.7	6.4	7.79	5.14	25.8	16.1
2	Горицы.	0.5	45	25	10.6	7.9	10.0	7.84	26.6	21.0
4	Оз. Сиверское.	0.5	15	10	7.8	5.6	5.98	3.88	21.8	16.1
		24.0	17	5	9.7	6.1	7.56	3.56	29.1	14.8
5	Ниловицы.	0.5	—	40	12.4	8.9	14.1	9.73	36.2	24.8
		9.5	—	50	17.5	11.6	23.4	11.2	61.4	32.4
6	Предустье р. Ковжи-шексинской.	0.5	60	30	11.5	9.4	14.4	9.41	35.9	26.6
		10.0	—	50	17.7	12.0	23.2	14.3	54.9	34.0
8	Черная Гряда.	0.5	55	35	10.9	10.0	12.2	9.25	31.8	25.6
		5.1	70	15	13.7	7.2	14.4	6.73	33.9	24.2
9	Кургай.	0.5	45	15	13.0	7.0	12.2	6.65	32.3	20.5
		15.0	55	20	12.7	8.3	17.6	7.68	47.2	21.0
10	Усть-Угольское.	0.5	45	25	12.3	9.8	11.8	7.04	31.5	22.6
		5.5	50	25	11.0	8.8	11.8	7.44	30.7	22.6
12	Городок (центральная часть Рыбинского водохранилища).	1.0	35	10	10.4	5.8	10.0	4.51	29.1	14.5
		19.5	35	20	10.8	7.1	10.6	6.25	29.1	17.6

Примечание. В этой и всех последующих таблицах н — вода натуральная, ф — фильтрованная.

Таблица 3

Цветность (в град.), органический углерод (в мг С/л), окисляемость перманганатная и бихроматная (в мг О/л) в водах Череповецкого водохранилища и прилегающих водоемов в сентябре 1963 г.

№№ стан-ций	Пункты	Глубина, в м	Цветность		Углерод органический		Окисляемость перманганатная		Окисляемость бихроматная	
			н	ф	н	ф	н	ф	н	ф
1	Белое озеро.	0.5	55	10	10.4	6.9	10.8	7.08	36.3	12.1
2	Горицы.	0.5	45	18	9.8	6.6	11.0	7.40	33.1	20.2
5	Ниловицы.	0.5	35	15	9.2	6.8	11.9	7.32	39.7	17.8
		9.5	35	15	8.2	6.9	12.1	7.32	33.1	20.2
6	Предустье р. Ковжи-шексинской.	0.5	60	25	11.8	8.4	16.1	9.37	40.4	37.1
		10.0	70	25	10.0	7.5	14.8	8.74	37.1	25.0
7	Р. Ковжа-шексинская на 6 км выше устья.	0.5	90	35	13.2	10.6	17.4	11.1	43.4	31.5
		4.0	90	35	14.4	9.0	18.7	11.4	47.6	31.5
8	Черная Гряда.	0.5	55	20	11.8	6.0	13.5	8.19	35.5	26.6
		12.0	55	25	12.0	7.4	13.5	9.30	39.1	25.0
9	Кургай.	0.5	45	15	10.6	6.8	12.4	7.08	33.1	21.8
		15.0	55	18	10.2	5.1	12.9	7.80	33.9	20.2
10	Усть-Угольское.	0.5	50	15	12.0	5.1	12.2	7.24	36.2	21.8
		5.5	50	15	9.2	6.3	12.4	7.48	38.0	23.4
11	Кабачино.	0.5	60	15	11.4	8.7	11.4	7.08	46.8	22.3
		10.0	40	15	10.8	7.6	11.3	6.75	33.9	20.2
12	Городок.	1.0	43	13	10.2	4.8	10.6	5.02	33.1	17.0
		19.5	43	13	10.0	6.2	11.6	5.18	34.4	18.9

окисляемость перманганатная — от 23 до 78, в среднем 62%, окисляемость бихроматная — от 45 до 80, в среднем 68%. В ряде пунктов содержание органики в фильтрованных водах поверхностного и придонного слоев довольно близко. Большое различие общего содержания органического вещества в натуральных водах поверхностного и придонного слоев несомненно связано с установившимся в августе расслоением вод по вертикали, чего, повторяем, не было в сентябре.

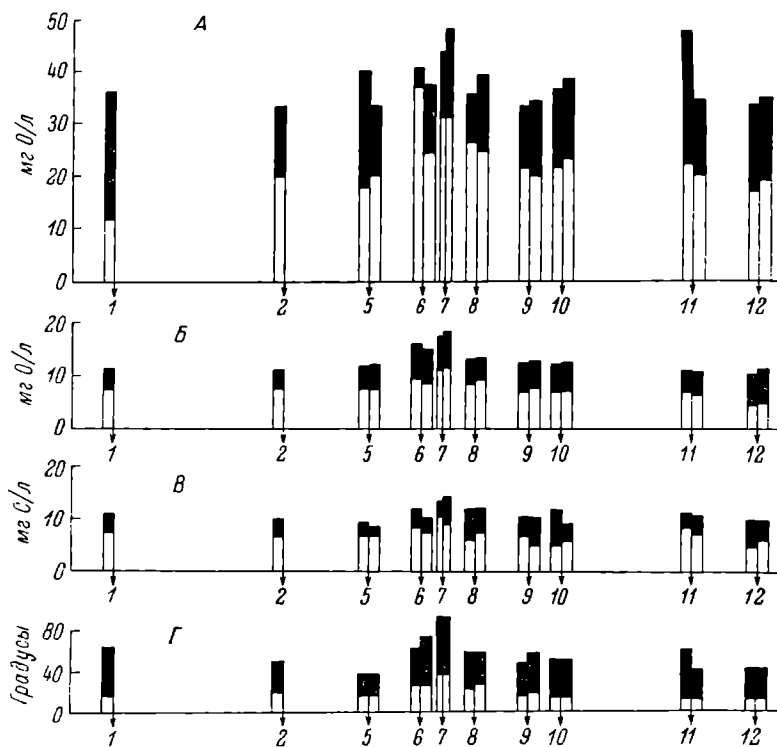


Рис. 3. Содержание отдельных показателей органического вещества в водах Череповецкого водохранилища и примыкающих водоемов в сентябре 1963 г.

Обозначения, как на рис. 2.

В сентябре цветность воды Череповецкого водохранилища изменилась мало, за исключением Ниловиц, где и цветность, и перманганатная окисляемость, и органический углерод были выше. Величины других показателей органического вещества в остальных пунктах Череповецкого водохранилища изменились немного по сравнению с августом, за исключением бихроматной окисляемости, значения которой почти всюду были выше в сентябре. В сентябре в фильтрованных водах по сравнению с натуральной водой цветность составляла от 18 до 45, в среднем 36%, углерод органический — от 42 до 86, в среднем 66%, окисляемость перманганатная — от 57 до 79, в среднем 66%, окисляемость бихроматная — от 33 до 92, в среднем 63%. Снова наибольшее уменьшение в результате фильтрации характерно для цветности.

Интересно, что в Белом озере в сентябре мутность и содержание органического вещества по всем показателям были выше. Поэтому имевшее место и в этом месяце постепенное увеличение органики к нижней части Череповецкого водохранилища было менее значительным. Но все же,

как и в августе, количество органического вещества в Рыбинском водохранилище в сентябре было несколько меньшим.

В табл. 4 и 5 приведены величины отношений отдельных показателей органического вещества, которые дают его ориентировочную качественную характеристику (Крылова и Скопинцев, 1959; Николаева и Скопинцев, 1961). Отношение $\frac{\text{цветность}}{C_{\text{органический}}}$ дает представление об относитель-

ном содержании окрашенных органических соединений (водного гумуса почвенно-торфяного происхождения) во всей массе органического вещества. Во всех пунктах Череповецкого водохранилища, а также в Белом озере и в Рыбинском водохранилище величины этого отношения в августе и в сентябре в поверхностной натуральной воде составляют от 3.2 до 5.8, причем наибольшая величина отношения (7.0) найдена в предустье р. Ковжи. В придонных водах она нередко немного выше. В фильтрованных водах величина этого отношения уменьшается и в ряде случаев равна или меньше 2.0. Это свидетельствует о том, что окрашенные органические вещества исследованных вод в значительной степени являются коллоидными образованиями, задерживаемыми на примененном нами фильтре.

Как было показано выше, цветность в фильтрованных водах Череповецкого водохранилища в среднем составляла в августе 46, а в сентябре 36% от натуральной воды. Согласно исследованиям Блэка и Крисмена (Black a. Christman, 1963), при электродиализе и фильтрации окрашенных поверхностных вод (10 образцов) через различные мембранные фильтры цветность в фильтрованной воде составляла в процентах от натуральной воды: при диаметре пор 100, 50 и 10 мкм — от 96 до 62%, при диаметре пор 4.8 мкм — около 10%. Авторы считают, что в этих водах окрашенные частицы имели диаметр от 4.8 до 10 мкм. Очевидно, в применявшихся нами фильтрах диаметр пор был около (немного меньше) 10 мкм.

Уменьшение в фильтрованных водах отношения $\frac{\text{цветность}}{C_{\text{органический}}}$, а также отмеченное выше несоответствие между убылью цветности, с одной стороны, и других показателей органического вещества, с другой — дает основание полагать, что в исследованных нами окрашенных водах имеется немалое количество неокрашенных или малоокрашенных растворимых органических соединений. Здесь необходимы дальнейшие углубленные исследования. Самая низкая величина отношения $\frac{\text{цветность}}{C_{\text{органический}}}$ найдена в натуральной и фильтрованной воде Сиверского озера (1.9—0.8). Следовательно, в этом озере доля участия окрашенных органических соединений меньше, и большую роль в водах этого озера играют бесцветные (малоокрашенные) органические вещества планктонного происхождения.

Опытным путем на большом числе образцов было установлено, что в природных водах величина отношения $\frac{O_{\text{перманганатной окисляемости}}}{C_{\text{органический}}}$

колеблется от 0.65 до 1.3 и в среднем близка к 1.0 (Крылова и Скопинцев, 1959). Это позволяет использовать данные по перманганатной окисляемости (определенной по методу Кубеля) для получения хотя бы ориентировочного представления о содержании в воде органического углерода, что, понятно, возможно при отсутствии в воде минеральных восстановителей. Наибольшие величины (>1.0) были характерны для вод окрашенных, т. е. для вод с большим содержанием водного гумуса почвенно-торфяного происхождения; эти соединения полнее окисляются перманганатом. В водах же озер, и особенно озер высокопродуктивных, где цветность невелика и где преобладает водный гумус планктонного происхождения, величина указанного отношения обычно меньше 1.0; эти соединения труд-

Величины отношений различных показателей органического вещества
в водах Череповецкого водохранилища и примыкающих водоемов
в августе 1963 г.

№№ стан-ций	Пункты	Глу-бина, в м	Цветность С органи-ческого		О ₂ окисляе-мости пер-манганатной С органи-ческого		О ₂ окисляе-мости бихроматной С органи-ческого		О ₂ окисляе-мости пер-манганатной О ₂ окисляе-мости бихроматной	
			п	ф	п	ф	п	ф	п	ф
1	Белое озеро (се-редина).	0.5	5.8	2.3	1.0	0.8	3.4	2.5	30.1	31.8
2	Горицы.	0.5	4.2	3.2	0.9	1.0	2.5	2.6	37.6	37.4
4	Оз. Сиверское (середина).	0.5	1.9	1.8	0.8	0.7	2.8	2.9	27.4	24.0
		24.0	1.8	0.8	0.8	0.6	3.0	2.4	26.0	24.0
5	Ниловицы.	0.5	—	4.5	1.1	1.1	2.9	2.8	39.1	39.3
		9.5	—	4.3	1.3	1.0	3.5	2.8	38.2	34.4
6	Предустье р. Ков-жи-шексин-ской.	0.5	5.2	3.2	1.2	1.0	3.2	2.8	40.2	35.3
		10.0	—	4.2	1.3	1.3	3.1	2.8	42.3	42.1
8	Черная Гряда.	0.5	5.0	3.5	1.1	0.9	2.9	2.6	38.4	36.1
		12.0	5.1	2.1	1.1	0.9	2.5	3.3	42.6	27.8
9	Кургай.	0.5	3.5	2.1	0.9	1.0	2.5	2.9	37.8	32.4
		15.0	4.3	2.4	1.4	0.9	3.7	2.5	37.3	36.6
10	Усть-Угольское.	0.5	3.6	2.5	1.0	0.8	2.6	2.3	37.3	31.2
		5.5	4.5	2.8	1.1	0.8	2.8	2.6	38.3	32.9
12	Городок (цент-ральная часть Рыбинского во-дохранилища).	1.0	3.4	1.7	1.0	0.8	2.8	2.5	34.4	31.1
		19.5	3.2	2.8	1.0	0.9	2.7	2.5	36.6	35.5

Таблица 5

Величины отношений различных показателей органического вещества
в водах Череповецкого водохранилища и примыкающих водоемов
в сентябре 1963 г.

№№ стан-ций	Пункты	Глу-бина, в м	Цветность С органи-ческого		О ₂ окисляе-мости пер-манганатной С органи-ческого		О ₂ окисляе-мости бихроматной С органи-ческого		О ₂ окисляе-мости пер-манганатной О ₂ окисляе-мости бихроматной	
			п	ф	п	ф	п	ф	п	ф
1	Белое озеро (се-редина).	0.5	5.3	1.4	1.0	1.0	3.5	1.8	29.7	58.5
2	Горицы.	0.5	4.6	2.7	1.1	1.1	3.4	3.0	33.1	36.6
5	Ниловицы.	0.5	3.8	2.2	1.3	1.1	4.3	2.6	30.0	41.2
		9.5	4.3	2.2	1.5	1.1	4.0	2.9	36.5	36.2
6	Предустье р. Ков-жи-шексин-ской.	0.5	5.1	3.0	1.4	1.1	3.4	4.4	39.8	25.2
		10.0	7.0	3.3	1.5	1.2	3.7	3.3	39.7	34.9
7	Р. Ковжа-шек-синская на 6 км выше устья.	0.5	6.8	3.3	1.3	1.0	3.3	3.0	40.0	35.3
		4.0	6.2	3.9	1.3	1.3	3.3	3.5	39.3	36.3
8	Черная Гряда.	0.5	4.7	3.3	1.1	1.4	3.0	4.4	38.0	30.7
		12.0	4.6	3.4	1.1	1.2	3.2	3.4	34.5	37.2

Таблица 5 (продолжение)

№№ станций	Пункты	Глубина, в м	Цветность С органический		О ₂ окисляемости перманганатной С органический		О ₂ окисляемости бихроматной С органический		О ₂ окисляемости перманганатной О ₂ окисляемости бихроматной	
			и	ф	и	ф	и	ф	и	ф
9	Кургай.	0.5	4.2	2.2	1.2	1.0	3.1	3.2	37.4	32.5
		15.0	5.4	3.5	1.3	1.5	3.3	4.0	37.9	38.6
10	Усть-Угольское.	0.5	4.2	2.9	1.0	1.4	3.0	4.3	33.6	33.2
		5.5	5.4	2.4	1.3	1.2	4.1	3.7	32.6	31.9
11	Кабачино.	0.5	5.3	1.7	1.0	0.8	4.1	2.6	24.4	31.8
		10.0	3.7	2.0	1.0	0.9	3.1	2.6	33.3	33.4
12	Городок.	1.0	4.2	2.7	1.0	1.0	3.2	3.5	32.1	29.6
		19.5	4.3	2.1	1.2	0.8	3.4	3.0	33.7	27.4

нее окисляются перманганатом. То же имеет место при наличии в водах взвешенных частиц почвенного происхождения.

В исследованных нами водах в августе и сентябре наименьшие величины рассматриваемого отношения (<1.0) найдены в воде оз. Сиверского; в оз. Белом и в поверхностных водах Рыбинского водохранилища величины этого отношения приблизительно равны 1.0, а в Череповецком водохранилище от 0.9 до 1.4. В придонных водах величина данного отношения была обычно несколько больше. Высокое значение (1.3) характерно также для р. Ковжи. В фильтрованных водах величина этого отношения в большинстве случаев (70%) меньше по сравнению с натуральной водой.

Применявшийся нами вариант метода бихроматной окисляемости (Николаева, 1953) обеспечивает практически полное окисление органического вещества. Поэтому отношение $\frac{\text{О бихроматной окисляемости}}{\text{С органический}}$ дает

нам величину кислородного эквивалента водного органического вещества, т. е. расход кислорода на единицу углерода. Это, конечно, справедливо для вод, не содержащих минеральных восстановителей, и при содержании хлор-иона не более 10—20 мг/л; в исследованных нами водах количество хлора не более 1 мг/л.

Если органическое вещество по составу близко к углеводам, то кислородный эквивалент равен 2.7 (точнее 2.66). Для жиров и белков и вообще для органических соединений, в составе которых имеются другие элементы, помимо углерода и отношение $\text{Н} : \text{О} > 2$, величина кислородного эквивалента больше 2.7.

В изученных нами поверхностных водах в августе в преобладающем числе случаев величина рассматриваемого здесь отношения близка к 2.7. В сентябре эта величина всюду больше 2.7, что указывает на наличие в воде в это время органических соединений иного состава по сравнению с августом.

В придонном слое в оба срока величины данного отношения обычно выше; в фильтрованных водах величина этого отношения в большинстве случаев (60%) была меньше по сравнению с натуральной водой.

Величина отношения $\frac{\text{О перманганатной окисляемости}}{\text{О бихроматной окисляемости}}$ в августе имеет наименьшие значения ($\leq 30\%$) в водах Белого, и особенно Сиверского озер, что соответствует меньшей способности перманганата к окислению органического вещества планктонного происхождения. В водах обоих

водохранилищ и р. Ковже величины этого отношения колеблются от 30 до 40%. Такие различия величин данного отношения были получены и на других водоемах (Николаева и Скопинцев, 1961). В фильтрованных водах величина этого отношения в большинстве случаев (70%) меньше, чем в натуральных водах.

На основании вышесказанного довольно отчетливо выявляется разная природа преобладающего органического вещества в водах водохранилищ, рек и озер, исследованных в августе—сентябре 1963 г. Большее участие водного гумуса планктонного происхождения характерно для Сиверского озера и уже в меньшей степени для Белого озера. В Череповецком водохранилище и р. Ковже значительна роль водного гумуса почвенно-торфяного происхождения; в Рыбинском водохранилище участие водного гумуса планктонного происхождения несколько выше.

В заключение для сравнения приведем (табл. 6) результаты химического анализа натуральной воды р. Шексны до ее зарегулирования (Скопинцев, 1939; Щербаков, 1950).

Таблица 6

Результаты химического анализа натуральной воды р. Шексны до ее зарегулирования

Место взятия проб воды	Дата	Прозрачность, в м	Цветность, в град.	рН	Щелочность мг-экв.	Свободная CO ₂ мг/л	Окисляемость перманганатная, в мг/О/л	O ₂	
								мг/л	%
Череповец.	VII 1932	0.5	18	7.73	1.09	3.0	11.8	8.5	99
Иван-Бор.	VII 1932	0.6	17	7.70	1.09	3.2	12.1	6.7	79
Устье против	VIII 1939	0.1	45	7.95	1.62	4.0	9.9	8.9	97
Рыбновска.	VIII 1940	0.1	34	7.80	2.00	3.5	—	9.1	98

Из сопоставления этих данных с результатами исследований, проведенных в 1963 г., мы видим, что в первый год зарегулирования р. Шексны наиболее сильно увеличилась цветность, понизился рН, уменьшилось содержание растворенного кислорода и увеличилась свободная углекислота.

ЛИТЕРАТУРА

- Драчев С. М., А. С. Разумов, Б. А. Скопинцев и Н. М. Кабанов. 1960. Приемы санитарного изучения водоемов. М.
- Крылова Л. П. 1956. Определение углерода органического вещества природных вод методом сухого сжигания. Гидрохим. матер., т. XXVI.
- Крылова Л. П. и Б. А. Скопинцев. 1959. Органический углерод в водах рек и озер Подмоскovie и крупных рек Советского Союза. Гидрохим. матер., т. XXVIII.
- Николаева Е. А. 1953. О бихроматном методе определения окисляемости в пресных водах. Гидрохим. матер., т. XX.
- Николаева Е. А. и Б. А. Скопинцев. 1961. Бихроматная окисляемость в водах рек и озер Подмоскovie и крупных рек Советского Союза. Гидрохим. матер., т. XXXI.
- Скопинцев Б. А. 1939. Гидрохимическая характеристика каналов и рек Мариинской системы. Гидрохим. матер., т. XI.
- Щербаков А. П. 1950. Гидрохимический режим Волги, Мологи и Шексны в районе Рыбинского водохранилища. Тр. биол. ст. «Борок» АН СССР, вып. 1.
- Black A. P. and R. F. Christman. 1963. Characteristics of coloured surface waters. J. Amer. water works Assoc., vol. 55, № 6.

МУТНОСТЬ И ЦВЕТНОСТЬ ВОДЫ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА КАК ХИМИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ В РАЗВИТИИ ФИТОПЛАНКТОНА

Абиотические частицы взвесей водных масс водоема, поступающие из донных отложений при их ветровом, токовом и термическом передвижениях, а также взвеси аллохтонного происхождения могут влиять на развитие фитопланктона непосредственно, чисто механически, повышая трение воды о клетку водоросли, или косвенным путем, изменяя оптические свойства воды, снижая светопропускание и, следовательно, нарушая нормальный фотосинтез. Кроме того, так как взвешенные частицы содержат органические и минеральные вещества, выщелачиваемые водой, они способны в той или иной степени изменять химизм водной среды, что также не может не отражаться на развитии фитопланктона.

В настоящем сообщении рассматривается мутность вод Рыбинского водохранилища как химический фактор, способный влиять на развитие фитопланктона. Роль же мутности как оптического фактора изучалась А. Л. Ильинским (1965). Мутность вод Рыбинского водохранилища в основном, особенно в центральной части его Главного плеса, автохтонного происхождения. В вегетационный период принос аллохтонной взвеси сюда очень незначителен. Даже в период паводка, когда поступает максимальное количество взвесей, они не достигают центральной части Главного плеса, где развивается наибольшее количество фитопланктона, оседая при входе в Моложский, Шекснинский и Волжский плесы (Зиминова, 1963). Воды Главного плеса в вегетационный период 1960—1962 гг. содержали в поверхностном слое, по данным Н. А. Зиминовой (1963) и А. Л. Ильинского (1965), от 2.4 до 16.2 мг/л взвешенных частиц, из которых до 50%, а при сильных «цветениях» и больше, приходилось на биотические взвеси, состоящие из бактерий, фитопланктона и зоопланктона. Абиотическая часть взвеси, по классификации Н. А. Зиминовой, в Рыбинском водохранилище состоит из детрита, гидрата железа, кварцевых и очень небольшого количества глинистых частиц. Процентное соотношение элементов абиотической взвеси в водной толще водохранилища колеблется в зависимости от района водоема и метеорологических условий. Н. А. Зиминова дала также химическую характеристику суммарной взвеси. Материал для этих химических анализов был получен Н. А. Зиминовой методами ловчих цилиндров и фильтрованием воды водохранилища через мембранные фильтры, поэтому приведенные ею данные дают представление о суммарном содержании химических веществ, входящих в состав абиотических и биотических взвесей. Нас главным образом интересовал химизм первых как источник веществ, поступающих в воду. Основная

масса абиотических взвесей в Главном плесе Рыбинского водохранилища, по-видимому, поступает со дна, т. е. автохтонного происхождения. Поэтому представление о том, что отдают водной толще ее взвеси, может дать изучение самых поверхностных слоев грунта водохранилища, особенно его легких фракций, поступающих в воду при каждом взмучивании. Однако следует иметь в виду, что в этом случае можно избавиться от биотических взвесей лишь частично, т. е. от основной массы зоо- и фитопланктона, но не от бактерий.

Наибольшая отдача химических веществ частицами донных отложений происходит в восстановительных условиях дна. Н. А. Трифонова (1961) показала, какое количество азота выделяют различные грунты Рыбинского водохранилища в придонные слои. К сожалению, ею не приводятся данные по фосфору и железу — элементам, также существенным для развития фитопланктона. Кроме того, необходимо было выяснить, что могут отдать эти отложения в окислительных условиях верхних горизонтов водоема и как это отражается на развитии фитопланктона. Чтобы ответить на эти вопросы, нами были взяты летом 1962 г. образцы наиболее характерных грунтов Рыбинского водохранилища. Места выемки грунтов нами намечались согласно карте грунтов Рыбинского водохранилища, составленной В. П. Курдиным (1959). Во взятых грунтах были определены азот (общий), углерод и методом мокрого сжигания органическое вещество (табл. 1).

Таблица 1

Характеристика поверхностного слоя грунтов Рыбинского водохранилища

Типы грунтов	Место взятия грунта	Содержание в 1 г грунта			
		N мг/л	C мг/л	C/N	органическое вещество
Желтый песок, растительных остатков нет.	Правая пойма Мологи, Брейтово	Нет.	Нет.	—	0.0010
	Правая пойма Мологи, Горькая Соль	»	»	—	0.0008
Темно-коричневый с остатками сфагнома — торфянистый.	Главный плес, ПОМ 55 . . .	0.012	0.202	16.8	0.383
Темный с растительными остатками — переходный.	Шексна-русло, Городок . . .	0.008	0.155	19.3	0.267
	Шексна-русло, Волково . . .	0.006	0.150	25.0	0.258
	Шекснинский плес, Ягорба . .	0.006	0.141	23.5	0.243
	Главный плес, г. Молога . .	—	0.128	—	0.220
	Главный плес, Измайлово . .	0.005	0.123	24.6	0.211
Светлый с примесью песка, растительных остатков почти нет — серые-песчаные.	Шексна-русло, Мякса	0.005	0.114	22.8	0.196
	Волжский плес, Шуморовский остров-русло	0.004	0.053	13.2	0.091
	Шекснинский плес, Мякса-пойма	0.003	0.045	15	0.077
	Молога-русло, Брейтово . . .	0.003	0.039	13	0.067
	Главный плес, Средний Двор	0.001	0.039	39	0.067
	Молога-русло, Горькая Соль	0.001	0.029	29	0.044
	Молога-русло, пир. 44 . . .	0.002	0.025	12.5	0.043
	Главный плес, Наволок . .	0.001	0.019	19	0.033
	Волжский плес, Коприно . .	Нет.	0.016	—	0.028

Примечание. В этой и последующих таблицах: ПОМ — пункт открытого моря, пир. — пирамида.

Пользуясь классификацией В. П. Курдина (1959), полученные нами образцы грунтов можно разделить на четыре группы: 1) желтые пески с очень небольшим содержанием органического вещества; 2) торфянистые грунты, темно-коричневые, слабо заиленные, разлагающиеся торфа; 3) переходные грунты, темные, различной степени заиления разложившиеся торфяники и окультуренные почвы; 4) серые-песчаные, светло-серые или с желтоватым оттенком, содержащие различное количество песка разной крупности; органического вещества в них значительно меньше, чем в грунтах переходного типа. Характерным для каждой из этих четырех групп грунтов является определенное содержание азота и углерода. Наибольшее содержание N и C падает на переходные грунты, в них отмечено и наибольшее соотношение C/N, равное 19.2—25. В серых-песчаных соотношение C/N в большинстве случаев равно 12.5—19.0. Лишь в грунтах района Горькая Соль и Средний Двор соотношение C/N было исключительно высоким (29—39). Н. А. Зимина (1963) дает для летнего периода во взвешях соотношения C/N=9—19.

Для выяснения, какие химические вещества могут отдать воде взятые нами пробы грунтов, определенные навески их помещались в бутылки с водой водохранилища и в течение двух месяцев выдерживались при комнатной температуре с ежедневным продуванием. Для сопоставления, что происходит при отсутствии аэрации, те же самые грунты выдерживались в хорошо закупоренных бутылках с той же водой и хранились в прохладном помещении. Через два месяца вода из всех бутылей была отфильтрована и проанализирована. Как и следовало ожидать, в неаэрированных условиях отдача веществ, содержащихся в грунтах, была значительно выше (табл. 2), чем при наличии аэрации. В условиях аэрации 1 г переходного грунта повышал перманганатную окисляемость воды максимально на 1 мг/л O_2 и бихроматную на 2.1 мг/л O_2 , грунты же типа серые-песчаные повышали окисляемость слабее (максимально перманганатную на 0.3 мг/л O_2 и бихроматную на 1.0 мг/л O_2). Но в отношении нитратного азота картина получается обратная. Серые-песчаные грунты отдавали его примерно в два раза больше, чем переходные. Азота в форме аммиака переходные грунты, как и серые-песчаные, отдавали значительно меньше, чем нитратного азота, но в неаэрированной воде эта форма азота заметно преобладала. Отдача фосфора всеми пробами грунтов, взятыми нами, была ничтожна. Мало они отдавали в аэрированных условиях и железа, не более 0.1 мг/л, в большинстве случаев сотые доли мг/л, а при восстановительных условиях несколько больше (до 0.42 мг/л).

Для выяснения реагирования фитопланктона на химические изменения водной среды, связанные с поступлением в нее веществ, отдаваемых грунтами в окислительных условиях, были произведены посевы культур водорослей *Anabaena spiroides* и *Asterionella formosa* в отфильтрованную воду, простоявшую в течение двух месяцев с добавлением данных грунтов. Прирост *Anabaena* в такой воде был заметно больше, чем в контроле (без добавки грунта), за исключением опытов с внесением грунтов, взятых в районе Среднего Двора (табл. 3).

Так как физиологическое действие азота в форме NH_4 в 10 раз эффективнее азота в форме NO_3 (Гусева, 1952), то концентрации всего минерального азота ($NO_3 + NH_4$) при пересчете на NO_3 в воде, простоявшей с грунтами, оказываются довольно большими. Они колеблются в зависимости от характера грунта от 1.1 до 13.3 N мг/л (табл. 4). В большинстве случаев намечается корреляция прироста *Anabaena* с концентрацией азота (табл. 4). Приведенные дозы азота, даже наименьшие (1.1—1.7 мг/л), значительно превышают дозы, необходимые для максимального развития синезеленых водорослей (Гусева, 1952). Наилучшее развитие этих водорослей приходится в искусственной среде примерно на дозу 0.6 мг/л N в форме NO_3 .

Отдача 1 г грунта 1 л воды после двухмесячного стояния

Типы грунтов	Место взятия грунта	В аэрированной воде						В неаэрированной воде							
		окисляемость O ₂ мг/л		цветность, в град.	P мг/л	NH ₄ N мг/л	NO ₃ N мг/л	Fe мг/л	окисляемость O ₂ мг/л		цветность, в град.	P мг/л	NH ₄ N мг/л	NO ₃ N мг/л	Fe мг/л
		перманганатная	бихроматная						перманганатная	бихроматная					
Пески.	Правая пойма Мологи, Брейтово	0.040	0.033	0.0	0.002	0.000	0.038	0.00	—	—	—	—	—	—	—
	Правая пойма Мологи, Горькая Соль	0.005	0.000	0.0	0.000	0.000	0.062	0.00	0.056	0.162	0.0	0.000	0.000	0.023	0.00
	Главный плес, ИОМ 55 . .	0.904	1.672	4.5	0.001	0.008	0.004	0.00	1.812	3.622	9.0	0.001	0.260	0.004	0.22
	Шексна-русло, Городок .	1.074	2.123	3.0	0.000	0.016	0.015	0.13	1.661	3.520	7.6	0.000	0.331	0.003	0.21
Торфянистый.	Шексна-русло, Волково .	0.444	1.783	1.8	0.002	0.017	0.345	0.03	1.192	3.046	13.5	0.002	0.297	0.004	0.38
	Шекснинский плес, Ягортаба	0.514	1.470	3.5	0.000	0.013	0.147	0.04	1.338	2.670	10.7	0.000	0.340	0.003	0.29
	Главный плес, г. Молога .	0.516	0.950	1.7	0.002	0.010	0.102	0.01	1.048	1.830	7.3	0.000	0.215	0.003	0.24
	Главный плес, Измайтово .	0.244	0.799	0.0	0.000	0.005	0.470	0.09	1.004	2.360	7.3	0.001	0.130	0.004	0.42
Переходный.	Шексна-русло, Миска . .	—	—	1.5	0.000	0.003	0.005	0.02	0.189	0.832	4.0	0.001	0.191	0.003	0.16
	Волжский плес, Шумовский остров	0.108	0.510	1.7	0.000	0.000	0.012	0.06	0.221	1.363	5.7	0.000	0.106	0.003	0.22
	Шекснинский плес, Мякса-пойма	0.000	0.070	0.5	0.000	0.000	0.063	0.00	0.190	0.590	4.7	0.000	0.073	0.003	0.07
	Молога-русло, Брейтово .	0.248	1.051	0.9	0.000	0.012	0.062	0.04	0.508	1.170	7.7	0.008	0.176	0.003	0.33
Серый песчаный.	Главный плес, Средний Двор	0.124	0.642	0.3	0.000	0.008	0.882	0.02	0.235	0.576	2.8	0.000	0.032	0.001	0.25
	Молога-русло, Горькая Соль	0.036	0.207	2.2	0.000	0.000	0.238	0.12	0.107	0.409	2.8	0.000	0.055	0.001	0.13
	Молога-русло, пир. 44 . .	0.088	0.164	0.4	0.000	0.000	0.098	0.00	0.276	0.690	2.1	0.000	0.041	0.001	0.23
	Главный плес, Паролок .	0.306	0.742	1.8	0.000	0.009	0.268	0.04	0.308	0.397	2.0	0.000	0.024	0.009	0.06
	Волжский плес, Коурино	0.000	0.162	0.3	0.000	0.000	0.228	0.00	0.139	0.402	2.0	0.000	0.033	0.001	0.15

Прирост *Anabaena* и *Asterionella* в воде Рыбинского водохранилища, простоявшей 2 месяца с внесенными грунтами при условиях аэрации

Место взятия грунтов	Содержание в воде после двухмесячного стояния							Прирост в число раз	
	Окисляемость O_2 мг/л		цветность, в град.	Р мг/л	NH_4 N мг/л	NO_3 N мг/л	Fe мг/л	<i>Anabaena</i>	<i>Asterionella</i>
	нормативная	бихроматная							
вный плес, ИОМ 55	28.16	54.15	120	0.060	0.45	0.00	0.2	4.1	3.5
сна-русло, Городок	11.60	84.40	120	0.015	0.55	0.55	4.2	10.9	2.1
сна-русло, Волково	18.24	56.36	65	0.090	0.40	7.0	0.7	10.0	3.7
вный плес, г. Молога	40.80	75.60	80	0.100	0.35	5.2	0.9	8.1	3.8
сна-русло, Мякса	—	—	75	0.035	0.15	0.2	0.8	1.8	1.3
жский плес, Шумовский остров	13.20	36.00	80	0.045	0.04	0.7	2.1	6.0	3.9
снинский плес, Мякса	9.28	22.80	45	0.030	0.03	2.0	0.3	2.5	2.6
ога-русло, Брейтово	21.76	72.25	75	0.050	0.65	3.2	2.1	9.3	6.3
вный плес, Средний вор	21.12	49.56	45	0.045	0.35	4.5	0.5	1.0	1.9
вный плес, Наволок	24.68	37.08	130	0.015	0.50	13.0	2.3	13.7	1.8
жский плес, Коприво	9.28	28.80	45	0.050	0.08	12.5	0.2	12.7	4.3
Контроль (вода из водохранилища)	—	30.00	30	0.03	0.05	0.09	0.06	1.8	1.5

проведенных опытах наилучший прирост отмечен при наивысшей дозе — 13.3 мг/л. Это наводит на мысль, что большая часть азота, экстрагированного из грунтов, малодоступна для *Anabaena*.

Таблица 4

Прирост *Anabaena* и содержание азота в воде, стоявшей с грунтами

Место взятия грунтов	NO_3 N мг/л	Прирост в число раз
жский плес, Шумовский остров	1.1	6.0
сна-русло, Мякса	1.7	1.8
сна-плес, Мякса	2.3	2.5
вный плес, ИОМ 55	4.5	4.1
вный плес, Городок	6.0	10.9
вный плес, Средний Двор	8.0	1.1
вный плес, г. Молога	8.7	8.1
ога-русло, Брейтово	9.7	9.3
сна-русло, Волково	11.0	10
жский плес, Коприво	13.3	12.7
Контроль (вода из водохранилища)	0.59	1.8

Приросты *Asterionella* в тех же пробах воды были несколько ниже и не коррелировались с концентрациями азота. Это объясняется малой потребностью в азоте этой группы планктонных водорослей. Диатомовые более отзывчивы к наличию железа, концентрации которого в испытуемых нами водах колебались от 0.2 до 4.2 мг/л, тогда как в воде водохранилища (контроль) его было лишь 0.06 мг/л (табл. 3), однако при наличии большого количества органического вещества и при хорошей аэрации активность его была

мала. По этой причине не удалось подметить зависимость развития *Asterionella* от концентрации железа. Во взвесах водохранилища

железо содержится в детритных частицах в виде органических соединений, и его отдача водной среде зависит от стойкости последних и способности водорослей использовать поступающие в раствор органокомплексные соединения. Кроме того, во взвесах было обнаружено до 66 % гидроксидных соединений железа, которые малодоступны для водорослей в окислительных условиях верхних слоев водоема (Зимина, 1963).

Фосфора в воде, простоявшей с грунтами, по сравнению с контрольной за немногими исключениями было лишь незначительно больше (табл. 3). Активность его обуславливается теми же факторами, что и активность железа. Особой потребности в фосфоре водоросли, взятые для опыта, не проявляли (Гусева, 1952). На развитие диатомовых избыточные дозы активного фосфора могут оказывать даже отрицательное действие, образуя с железом очень стойкие соединения и тем самым делая его малодоступным для водорослей. Концентрации фосфора, необходимые для водорослей, не превышают сотые доли мг/л. В контрольной воде наших опытов содержалось 0.03 мг/л Р. Эта доза вполне достаточна для нормального развития диатомовых и синезеленых водорослей. В Рыбинском водохранилище наблюдалось их массовое развитие даже при более низких концентрациях фосфора. Поэтому в наших опытах роль фосфора не была решающей.

Кроме выше приведенных, нами были проведены более кратковременные опыты. В этих случаях навески грунта вносились в профильтрованную воду водохранилища с посеянными в нее водорослями и выдерживались не более 10 дней при ежедневном взбалтывании. Как и в предыдущих опытах, наибольший прирост дала *Anabaena* и наименьший *Asterionella* (табл. 5).

Таблица 5

Развитие водорослей в воде Рыбинского водохранилища и на среде Чу с добавками грунтов

Типы грунтов	Место взятия грунта	Прирост в число раз по сравнению с контролем		
		в воде Рыбинского водохранилища		на среде Чу
		<i>Anabaena</i>	<i>Asterionella</i>	<i>Anabaena</i>
Переходные.	Шекснинский плес, Ягорба	—	—	1.4
	Главный плес, г. Молога	—	—	1.6
	Главный плес, Измайлово	—	—	1.0
	Шексна-русло, Мякса	—	—	1.3
Серые-песчаные.	Волжский плес, о. Шуморовский . .	—	—	4.3
	Шекснинский плес, Мякса-пойма . .	—	—	1.1
	Молога-русло, Брейтово	4.4	1.7	—
	Молога-русло, Горькая Соль	1.2	0	—
	Молога-русло, пир. 44	2.8	0	—
	Главный плес, Наволок	—	1.5	4.3

Чтобы выяснить, могут ли взятые нами грунты отдавать водной среде органические вещества, усвояемые синезелеными водорослями, посев последних был произведен на среду Чу, в которую была внесена определенная навеска испытуемого грунта. Среда Чу с избытком обеспечивает эту группу водорослей основным минеральным питанием, и увеличение прироста по сравнению с контролем при внесении грунтов может быть отнесено за счет усвоения органики или связанных с ней микроэлементов.

Оказалось, что прирост *Anabaena* и в этих опытах (табл. 5) повышался от внесения большинства грунтов и был больше в тех случаях, когда вносились грунты, повышавшие цветность среды. В тех случаях, когда прироста *Anabaena* не было или он был очень незначителен по сравнению с контролем, окрашивание среды или не наблюдалось, или было очень слабым. Это указывает на роль органического вещества в развитии водорослей. При внесении грунтов типа серые-песчаные прирост вообще был больше, чем при внесении грунтов переходного типа (табл. 5). Следовательно, несмотря на то что эти последние содержат больше органического вещества, они менее продуктивны, чем серые-песчаные, не только в восстановительных условиях дна, как это отмечено Ю. И. Сорокиным (1958), но и при переносе их в условия хорошей аэрации. Серые грунты содержат усвояемого органического вещества до 20%, а торфянистые лишь 4—5% от общего органического вещества (Сорокин, 1958).

Таблица 6

Органическое вещество, С и N
в грунтах и осадках ловчих
цилиндров (в процентах от общего
веса)

	В ловчих цилинд- рах	В грун- тах
Органическое ве- щество	15—92	1.38—38.8
С	9—53	0.7—20
N	0.5—1.1	0.08—1.2

Поставщиками органического вещества являются детритные частицы водной взвеси — остатки в той или иной степени разложившихся отмерших животных и растительных организмов. В период максимального цветения синезеленых водорослей в верхних слоях Рыбинского водохранилища заметно повышается содержание детритных частиц. На первых стадиях распада отмершие клеточки водорослей отдают в среду наиболее легко усвояемые вещества. По мере их оседания на дно отдача замедляется и становится менее цен-

ной. Это подтверждают сравнительные данные процентного содержания С, N и органического вещества во взвесах, собранных ловчими цилиндрами в период отсутствия «цветения» (Зиминова и Трифонова, 1963), и в наших пробах грунтов (табл. 6). В последних меньше органического вещества и углерода, но азота почти столько же, как и в осадках ловчих цилиндров.

Полученные нами данные позволяют считать, что взвеси автохтонного происхождения, поступившие со дна в верхние слои водоема, могут отдать при максимальной мутности каждому литру воды водохранилища до 0.014 мг N, 0.002 мг Fe и увеличить перманганатную окисляемость на 0.028 мг, бихроматную на 0.04 мг O₂, а цветность на 0.2°.

Цветность повышают главным образом грунты, торфянистые и переходные, которые занимают, по данным съемки 1958 г. (Курдин, 1959, 1961), 17% площади дна Рыбинского водохранилища.

Следовательно, если частицы грунтов, поднявшиеся в верхние слои водоема, и выполняют роль носителей химических факторов в развитии фитопланктона, то главным образом как источник добавочного азота. Этот азот может оказывать благоприятное действие на развитие синезеленых водорослей, но не диатомовых, для которых его в воде Рыбинского водохранилища и без того достаточно. Здесь для них скорее ощущается недостаток железа, которое в окислительных условиях верхних слоев водоема они не могут получить в нужном количестве. Добавочные дозы азота появляются в результате сильных ветровых перемешиваний, которые увлекают синезеленые водоросли из самых верхних слоев водоема в более глубокие его горизонты, где они довольно быстро погибают. После каждого ветрового перемешивания начавшееся «цветение», вызванное

синезелеными, обычно прерывается. Кроме того, надо учесть, что при ветровых перемешиваниях в верхние горизонты водоема со дна поступают воды, обогащенные биогенами, в том числе и железом, что стимулирует развитие диатомовых.

Принимая во внимание вышеизложенное, мы приходим к выводу, что если мутность в Рыбинском водохранилище и может быть поставщиком добавочного азота, то причины появления последнего снимают положительный эффект его действия на синезеленых. Повышение мутности в водоеме влечет к заметному снижению светопропускновения и связанного с ним фотосинтеза, как это видно из работы А. Л. Ильинского (1966). Поэтому вряд ли можно считать мутность в Рыбинском водохранилище существенным фактором, повышающим его продуктивность.

Остановимся теперь на значении цветности в развитии фитопланктона Рыбинского водохранилища. При его наполнении были залиты большие площади торфяников и заболоченных лугов, которые оказывали существенное влияние на увеличение цветности его вод. Но по мере заилиenia грунтов ложа водохранилища основное значение приобретает цветность, приносимая водами стока. Рыбинское водохранилище расположено в пределах лесной зоны на границе подзон тайги и смешанных лесов. Большая часть площади бассейна его питания покрыта древесно-подзолистыми, болотно-луговыми и болотными почвами. Поэтому воды, приносимые в водохранилище, сильно гумифицированы и с большой цветностью. Наибольшее количество цветных вод приносят Молога и Шексна. В Моложском и Шекснинском плесах средние показатели цветности в зимний период бывают более 100°, а в летний — 80—90°. В Главном и Волжском плесах — 50—70°.

Принято считать, что повышенная цветность является одним из отрицательных факторов продуктивности водоема, снижающим светопропускновение и, следовательно, угнетающим фотосинтез. К числу отрицательных свойств гуминовых вод нужно также отнести их повышенную кислотность. Сильно окрашенные воды имеют рН ниже 7, что пагубно действует на большинство водорослей. В Рыбинском водохранилище принос цветных вод не снижает рН водных масс до критического его значения. Кроме того, органические вещества, обуславливающие цветность воды, энергично присоединяют растворенные минеральные элементы, необходимые для жизни водорослей, образуя с ними органокомплексные соединения, очень часто малодоступные для клетки. Выключение из сферы действия элементов, потребляемых водорослями в сравнительно больших количествах, несомненно отрицательно отражается на развитии фитопланктона. К этим элементам относятся фосфор, железо, кремний. С другой стороны, гуминовые вещества являются также акцепторами микроэлементов (Со, Мп и др.), необходимых для полного развития организма. При слабом и медленном распаде гумино-органического комплекса поступление в раствор микроэлементов в микроскопических концентрациях может повысить развитие водорослей.

Согласно приведенным соображениям, нами была поставлена задача выяснить положительное и отрицательное действие цветных вод как химического фактора на развитие основных групп фитопланктона.

В приведенных выше опытах, выясняющих роль веществ, поступающих из грунтов в водную среду, в жизни фитопланктона мы отметили, что грунты, слабо окрашивающие или совсем не окрашивающие среду, незначительно повышают развитие водорослей. Поэтому мы решили прежде всего проверить действие цветной воды на развитие водорослей при достаточном содержании в среде основных минеральных веществ (азота, фосфора, железа и кремния). С этой целью в колбочки со средой Чу № 10, засеянные культурой *Anabaena*, вносились определенные

количества очень цветной воды ($>700^\circ$), взятой нами из ручейка, вытекавшего из заболоченного леса. Чтобы компенсировать разбавление солей в среде при добавлении цветной воды, в последнюю вносились все соли среды Чу в соответствующих концентрациях. Во всех колбочках с добавками цветной воды (табл. 7) рН равно 7.1, в исходной цветной воде рН был 6.0, после внесения в нее солей — 6.8. Цветность среды в колбочках после добавки гуминовой воды в зависимости от внесенного количества была 25—175° при соответствующей окисляемости 5.2—19.6 мг/л O_2 . В исходной воде цветность была больше 700° и окисляемость 178 мг/л O_2 (табл. 7). За 10 дней прирост *Anabaena* в нашем опыте возрос соответственно цветности и окисляемости по сравнению с контролем (среда Чу без добавки цветной воды) в 2.6—4.3 раза, тогда как в исходной цветной воде с добавками и без добавок солей было отмечено отмирание внесенных водорослей, что можно было бы объяснить слишком низким для *Anabaena* рН.

Таблица 7

Прирост *Anabaena* на среде Чу с добавлением цветной воды с внесенными в нее солями среды Чу

Среда	Окисляемость O_2 мг/л	Цветность, в град.	рН	Прирост в число раз к контролю*
50 мл среды Чу + 1 мл цветной воды с добавлением солей среды Чу	5.2	25	7.1	2.6
50 мл среды Чу + 2 мл цветной воды с добавлением солей среды Чу	7.2	50	7.1	3.1
50 мл среды Чу + 4 мл цветной воды с добавлением солей среды Чу	11.2	80	7.1	3.0
50 мл среды Чу + 8 мл цветной воды с добавлением солей среды Чу	16.9	120	7.1	3.6
50 мл среды Чу + 10 мл цветной воды с добавлением солей среды Чу	19.6	175	7.1	4.3
0 мл среды Чу + 50 мл цветной воды с добавлением солей среды Чу	178	>700	6.8	0.0
0 мл среды Чу + 50 мл цветной воды без добавления солей среды Чу	178	>700	6.0	Погибли.

* Контроль — прирост на среде Чу.

Для проверки нашего предположения опыт был повторен с культурой *Asterionella*. Планктонные диатомовые водоросли в отличие от сине-зеленых лучше развиваются в нейтральной и слабокислой среде. Из приведенных данных (табл. 8) видно, что наше предположение не подтвердилось, гибель водорослей в цветной воде вызвана не только низким рН, нельзя было ее объяснить и недостатком основных питательных веществ. Но при внесении небольшого количества цветной воды и *Asterionella* дала заметно лучший прирост, чем в среде Чу.

Следующий опыт был поставлен нами с цветной водой, взятой в период осенних дождей в другом ручейке, также вытекавшем из заболоченного леса. Цветность этой воды была 140° . В этом опыте исходная вода без добавок солей среды Чу дала наилучший прирост (табл. 9), с добавками же всех солей прироста *Asterionella* не было. Это говорит о том, что в по-

Развитие *Asterionella* в цветной воде с добавками солей среды Чу и без добавок

Среда	Клеток в 1 мл	pH	Цветность, в град.
Среда Чу 50 мл	166	7.1	—
То же 40 мл + 10 мл воды с солями среды Чу	610	7.0	175
» 0 » 50 » » » » » »	<50	6.8	>700
» 40 мл + 10 » » без солей » »	2500	6.8	175
» 0 » 50 » » » » » »	<50	6.0	>700

Таблица 9

Развитие *Anabaena*, *Asterionella* и *Scenedesmus* с добавками цветной воды (с солями и без солей среды Чу)

Среда	Число клеток в 1 мл			pH	Цветность, в град.
	<i>Anabaena</i>	<i>Asterionella</i>	<i>Scenedesmus</i>		
50 мл среды Чу	82	745	228	7.1	—
40 » » » + 10 мл воды с солями среды Чу	329	215	410	7.1	50
25 » » » + 25 » » » » » »	—	240	125	7.1	70
0 » » » 50 » » » » » »	150	50	120	7.1	130
40 » » » + 10 » » без солей » »	332	400	—	7.1	60
25 » » » + 25 » » » » » »	—	700	—	7.1	100
0 » » » 50 » » » » » »	44	815	—	7.0	140

следнем случае мы ввели какие-то избыточные количества питательных солей, которые задержали развитие *Asterionella*. *Anabaena* реагировала на взятую нами воду несколько иначе. Она дала наилучшее развитие при небольшом внесении цветной воды в среду Чу и наихудшее — в цветной воде без добавок солей, с добавками же солей прирост был лучше. Следовательно, для *Anabaena* в цветной воде основных питательных солей было недостаточно.

Чтобы выяснить, избыток каких солей тормозил в данном случае развитие *Asterionella* и каких ей не хватало, был поставлен опыт с цветной водой, в которую вносились отдельно соли среды Чу:

Условия опыта	Число клеток в 1 мл
Контроль:	
среда Чу	440
цветная вода	778
Цветная вода с добавкой:	
всех солей среды Чу	600
Ca(NO ₃) ₂	330
K ₂ HPO ₄	1660
Na ₂ SiO ₃	2770
Fe	1440

Оказалось, что во взятой нами воде было достаточно азота и добавление его действовало угнетающе на развитие *Asterionella*, но явно не доставало

- 1 — контроль, среда Чу
 2 — среда Чу + 0.005 мг/л Mn
 3 — » » + 0.01 » »
 4 — 40 мл среды Чу + 10 мл цветной воды
 5 — 40 » » » + 10 » » » + 0.005 мг/л Mn
 6 — 40 » » » + 10 » » » + 0.01 » »

Как видно из рисунка, наилучший прирост *Anabaena* на среде Чу был при 0.005 мг/л, а на цветной воде — при 0.01 мг/л Mn. Следовательно, в цветной воде часть марганца вышла из сферы действия на клетку, вступив в соединение с органическим веществом.

Из других микроэлементов для синезеленых необходим Со, но его, по данным О. И. Феоктистовой (1963), в водах Рыбинского водохранилища достаточно. Содержание азота, железа и кремния во взятой цветной воде было не ниже необходимых концентраций, но, по-видимому, большая часть этих элементов находится в форме, малодоступной для фитопланктона. Из приведенного видно, что для выявления недостаточной концентрации тех или иных биогенных веществ для фитопланктона в цветных водах, богатых органическим пеществом, нельзя руководствоваться только их химическим анализом, необходима также и биологическая проверка методом «гидробиологической производительности» (Гусева, 1952).

Вопрос о причине стимулирующего действия малых доз цветной воды требует, конечно, дальнейшего исследования. Возможно, что отмеченная нами стимуляция вызывается микроэлементами, поступающими в микродозах из органокомплексных соединений в водную среду, но не исключено и действие каких-то активных органических веществ, присутствующих в цветных водах. Действие цветной воды аналогично, вероятно, действию земляных вытяжек, введенных еще Прингсхеймом (Pringsheim, 1921) и применяемых до настоящего времени в практике культивирования водорослей.

Для большинства планктонных водорослей положительное действие цветности как химического фактора снимается ее отрицательным воздействием как оптического. Но для планктонных синезеленых, обитающих в верхних слоях водоема, снижение светопропускновения за счет цветности не имеет большого значения. Поэтому для этой группы водорослей цветность 140—170° при достаточном солевом составе и рН не ниже 7.0 можно считать положительным фактором.

ЛИТЕРАТУРА

- Гусева К. А. 1952. «Цветение» воды, его причины, прогноз и меры борьбы с ним. Тр. Всес. гидробиол. общ., т. IV.
 Зимина Н. А. и Н. А. Трифонова. 1963. Состав и седиментация взвесей в Рыбинском водохранилище в зимний период. В сб.: Матер. по биол. и гидр. волжск. водохр., М.—Л.
 Зимина Н. А. 1963. Количественная характеристика взвесей Рыбинского водохранилища. В сб.: Биол. аспекты изуч. водохр., М.—Л.
 Ильинский А. Л. 1966. Влияние мутности и цветности на фотосинтез водорослей. В сб.: Первичная продукция и растительность волжск. водохр., М.—Л.

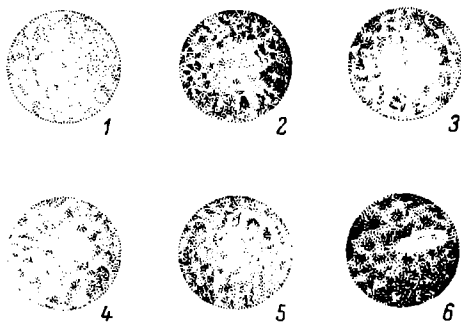


Рис. 2. Отфильтрованные на мембранных фильтрах равные объемы культуры *Anabaena*, выращенной на среде Чу с добавками цветной воды и Mn.

1—6 — разные условия опыта; объяснения см. в тексте.

- К у р д и н В. П. 1959. Классификация и распределение грунтов Рыбинского водохранилища. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 1 (4).
- К у р д и н В. П. 1961. Основные положения о процессах образования и распределения грунтов в верховолжских водохранилищах. Ихт. комис. совещ., вып. 10.
- С о р о к и н Ю. И. 1958. Микрофлора и химический состав грунтов. Тр. биол. ст. «Борок» АН СССР, вып. 3.
- Т р и ф о н о в а Н. А. 1961. Определение величины выделения общего и минерального азота грунтами Рыбинского водохранилища. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 11.
- Ф е о к т и с т о в а О. И. 1963. Содержание витамина B_{12} в фитопланктоне Рыбинского и Угличского водохранилищ. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, т. 5 (8).
- Х а р к е в и ч Н. С. 1958. Некоторые эксперименты по влиянию гуминовых веществ на развитие фитопланктона. В сб.: Вопросы рыбного хозяйства водоемов Карелии, Петрозаводск.
- P r i n g s h e i m E. 1921. Algenkultur. Abderhalden's Handb. biol. Arbeitsmeth. Abt. XI, H. 2.
-

ВЛИЯНИЕ ЦВЕТНОСТИ И МУТНОСТИ ВОДЫ НА ФОТОСИНТЕЗ ВОДОРΟΣЛЕЙ

Для выяснения зависимости фотосинтеза фитопланктона от цветности и мутности воды летом 1962 г. были проведены наблюдения в лабораторных условиях, в разных частях Рыбинского водохранилища (у бывших селений Коприна и Наволок, у Шуморовского острова, в районе Мяссы и Измайлова), в реках Шексне и Суде близ Череповца, в озерах Белом и Сиверском.

В водоемах работа велась с судна. Продолжительность каждого опыта равнялась 12 час. (световой день). Исследования проводились на трех горизонтах: на поверхности, на глубинах 0.5 и 1 м. На каждом горизонте измерялись освещенность и интенсивность фотосинтеза местного фитопланктона, взятого с горизонта 0.5 м, и культуры *Scenedesmus*. Фотосинтез определялся с помощью кислородной модификации метода склянок. Освещенность измерялась люксметром Ю-16, фотоэлемент которого находился в герметической камере из прозрачного оргстекла. Отсчеты освещенности делались через каждый час в продолжение всей экспозиции. Для одновременного заполнения всех сосудов планктоном одинаковой концентрации использовался батометр емкостью 10 л. Альгологически чистая культура *Scenedesmus* выращивалась на минеральной среде Чу № 10 при естественном освещении. Среда Чу использовалась и для постановки опытов с этой водорослью. Концентрация используемой в опытах культуры была в пределах 2—5 мг/л сырой биомассы. Перед началом опытов производился подсчет биомассы фитопланктона и биомассы клеток в культуре *Scenedesmus*. Цветность воды определялась колориметрическим методом, мутность — весовым.

Лабораторные опыты ставились с целью выяснения влияния цветности на проникновение света в воде и интенсивность фотосинтеза. Их длительность также составляла 12 час. В лаборатории колбы с планктоном и культурой *Scenedesmus* погружались на глубину 0.5 м в ванны, наполненные водой. Одна из ванн заполнялась естественной водой из исследуемого водоема, вторая — дистиллированной водой с искусственно подогнанной цветностью, соответствующей цветности воды водоема, и третья — дистиллированной водой. Имитация цветности достигалась добавлением к дистиллированной воде небольшого количества профильтрованной болотной воды с цветностью 300—400°. Необходимая освещенность над ваннами создавалась зеркальными лампами мощностью 1000 в, помещенными по одной над каждой ванной. Нагрев от лампы устранялся водяным фильтром. Освещенность в опытных ваннах измерялась на уровне поверхности воды и на глубине погружения колб, которые для равномерного освещения помещались на вращающийся валик.

Освещенность на поверхности воды принималась за 100%, а на глубине 0.5 м выражалась в процентах от поверхностной. Таким же образом рассчитывался и фотосинтез. В природных условиях при ярком солнечном освещении у поверхности воды иногда наблюдалось световое угнетение фотосинтеза водорослей, взятых из культуры. В этих случаях за 100% принимались освещенность и фотосинтез на глубине 0.5 м.

Наблюдения в природных условиях показали, что мутность и цветность исследованных водоемов вызывают значительные колебания в степени проникновения света в водную толщу. Как видно из табл. 1, через полуметровый слой воды проникает от 50.5 до 15.6% света, падающего

**Влияние мутности и цветности воды на проникновение света
в природных условиях**

	Место станций								
	Рыбинское водохранилище у Измайлова	р. Сула	Сиверское озеро	Рыбинское водохранилище				р. Шексна у Череповца	Белое озеро
				у Шу- морова	у На- волока	у Коп- рина	у Мяксы		
Мутность (мг/л)	2.0	3.0	5.7	5.8	6.4	8.0	15.0	26.4	54.8
Цветность (град.)	75	45	30	90	70	80	70	80	70
Интенсивность света на глубине 0.5 м в процен- тах от его интенсивности у поверхности	50.5	42.1	45.0	31.1	33.8	27.3	19.1	15.6	2.3

на поверхность водоема. В результате гидротехнических работ, проводи-
мых в районе Белого озера, мутность воды в нем доходила до 54,8 мг/л.
В этом случае на глубину 0.5 м проникало лишь 2.3% света. При сравни-
тельно низкой цветности (30—45°) воды водоема и небольшой мутности
(3—5.7 мг/л) проникновение света было наибольшим.

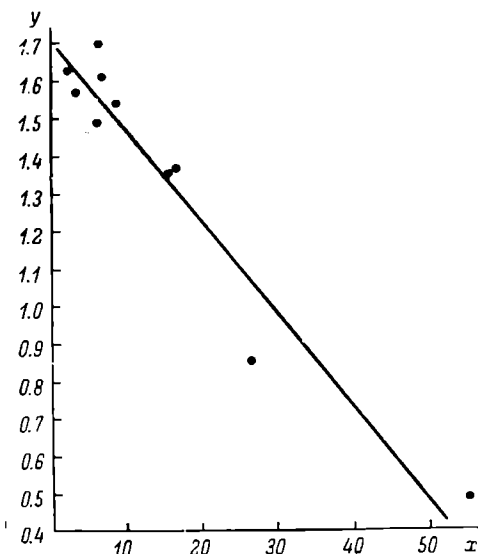


Рис. 1. Влияние мутности на проникно-
вление света в водоеме (при цветности
30—90°).

x — мутность в мг/л; y — логарифмы процента
света, прошедшего через 0.5-метровый слой воды
различной мутности.

В большинстве наблюдений,
проведенных нами на водоемах,
цветность воды колебалась в не-
больших пределах (70—90°). По-
этому в естественных условиях
трудно было установить ее влия-
ние на проникновение света в вод-
ную толщу. Амплитуда колебаний
мутности в тех же водоемах имела
гораздо большие пределы (от 2 до
54.8 мг/л). Как и следовало ожи-
дать, на основании законов про-
хождения света через поглощаю-
щие среды между количеством
света, проходящего через полу-
метровый слой воды, и показате-
лем мутности обнаружилась логар-
ифмическая зависимость (рис.1).
Например, при увеличении мутно-
сти от 5 до 15 мг/л освещенность
понижалась на 17%, а при увели-
чении от 15 до 25 мг/л — только
на 9.5%. За счет наиболее часто
встречающихся в Рыбинском водо-
хранилище колебаний мутности

(6—15 мг/л) освещенность может измениться от 37.5 до 22%.

Влияние цветности на проникновение света было выяснено в лабора-
торных опытах, которые показали, что сквозь полуметровый слой дистилли-
рованной воды с подогнанной цветностью, наиболее часто встречаемой
в Рыбинском водохранилище (70—80°), проникает от 18.2 до 14.1% света
(табл. 2). Около 60% света задерживается дистиллированной водой,

Влияние цветности на проникновение света в лабораторных опытах

Исследуемая цветность воды, в град.	50	70	75	80	85	0 (дистиллированная вода)
Интенсивность света на глубине 0.5 м в процентах от его интенсивности у поверхности	26.7	18.2	17.25	15.6	14.1	38.5—40
Поглощение света слоем воды толщиной 0.5 м в процентах от его интенсивности на поверхности	73.3	81.8	82.75	84.4	85.9	61.5—60
Снижение освещения за счет цветности в процентах	13.3	21.8	22.75	24.4	25.9	—

остальное снижение освещенности (21.8—25.9%) происходит за счет цветности (табл. 2). В исследуемых пределах цветности с повышением ее на 10° количество света, проникающего через полуметровый слой, снижается в среднем на 3.3% (рис. 2).

Надо заметить, что в лабораторных опытах светопроницаемость искусственной среды значительно ниже природной воды той же цветности в водоеме, содержащей, кроме того, определенное количество взвешенных частичек (табл. 1 и 2). Эта разница может быть обусловлена различным спектральным составом падающего света в тех или других опытах. Солнечная радиация, обогащенная синими и зелеными лучами, имеет большую проникающую способность, чем излучение лампы накаливания, в которой преобладает красная часть спектра.

В качестве индикаторов, показывающих зависимость фотосинтеза от цветности и мутности воды, как уже указывалось выше, были взяты культуры зеленой водоросли *Scenedesmus quadricauda* и местный фитопланктон. Основную массу планктона природной воды в большинстве случаев составляли диатомовые водоросли (67—98%), в некоторых случаях синезеленые (47—67%). Среди диатомовых преобладали *Melosira italica*, *M. Binderana*, *Asterionella formosa* и *Diatoma elongatum*. Большую часть синезеленых составляли *Aphanizomenon flos-aquae*, *Microcystis aeruginosa*, *Anabaena flos-aquae*.

Общая зависимость фотосинтеза фитопланктона от освещенности (рис. 3), обусловленной цветностью и мутностью воды, оказалась такой же, как и в опытах с культурой *Scenedesmus*. Разница заключалась в том, что *Scenedesmus*, оставаясь на поверхности, часто испытывал световое угнетение. Планктонные водоросли как более приспособленные к природным условиям световое угнетение на поверхности воды испытывали реже. Это наблюдалось только там, где малая цветность и мутность воды сочетались

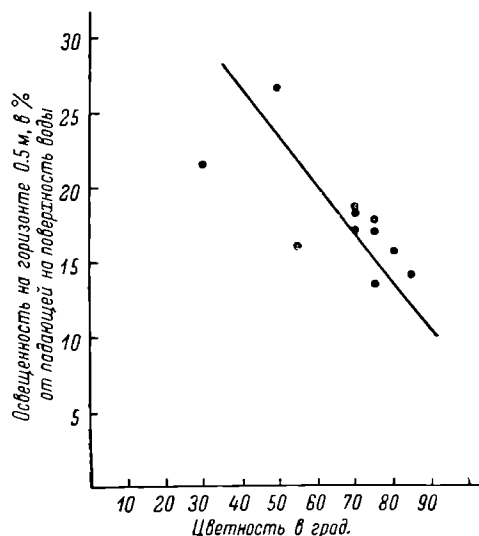


Рис. 2. Влияние цветности на проникновение света в водной толще на глубине 0.5 м.

с высокой солнечной радиацией. В этих случаях оптимум фотосинтеза планктона смещался на большие глубины. Наоборот, в пасмурные дождливые дни на станциях с высокой мутностью уже на глубине 1 м фотосинтез у планктона не обнаруживался. В тех же условиях у *Scenedesmus* этот процесс отмечался и на глубинах, превышающих 1 м.

Результаты опытов в водоеме как с планктоном, так и с культурой *Scenedesmus* показали, что процент снижения фотосинтеза в полуметровом

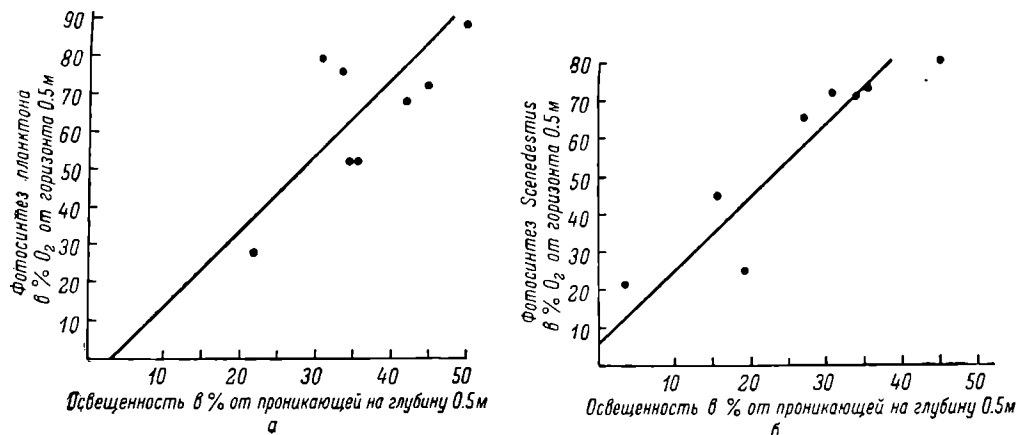


Рис. 3. Зависимость фотосинтеза от ослабления света в водоеме на глубине 1 м.

а — фотосинтез фитопланктона; б — фотосинтез культуры *Scenedesmus*.

слое воды определяется степенью ослабления освещенности, зависящей, как было показано выше, от мутности и цветности воды в этом слое. С понижением освещенности на 10% интенсивность фотосинтеза снижалась в среднем на 19.5% (рис. 3).

Из изложенного видно, что ослабление света в Рыбинском водохранилище определяется главным образом колебаниями мутности воды и лишь в незначительной степени зависит от изменений цветности.

В центральном плесе Рыбинского водохранилища цветность в вегетационный период довольно стабильна, она колеблется в пределах не более 20°, что может снизить проникновение света в полуметровом слое не более чем на 6—7%. Мутность в зависимости от метеорологических условий в этот же период колеблется довольно часто в пределах от 2 до 15 мг/л. За счет этой мутности полуметровый слой снижает светопропускание с 45.7 до 21.9%, т. е. на 23.8%. Соответственно снижается и интенсивность фотосинтеза. Колебание интенсивности этого процесса при одной и той же солнечной радиации в Рыбинском водохранилище, как видно из приведенных данных, будет зависеть главным образом также от изменения мутности.

ДЕЙСТВИЕ УЛЬТРАФИОЛЕТОВЫХ ЛУЧЕЙ НА РАЗВИТИЕ СИНЕЗЕЛЕННЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ

В альгологической и гидробиологической литературе неоднократно отмечалось, что в высокогорных водоемах планктонные синезеленые водоросли не дают массового развития, столь часто наблюдаемого в равнинных озерах и водохранилищах (Коган, 1964). При изучении водоемов ЧССР, подверженных «цветению» синезелеными водорослями, было установлено, что в водохранилищах, расположенных выше 520 м над уровнем моря, и в прудах — выше 450 м этот процесс отсутствует (Štěpánek a. oth., 1963). Причина слабого развития синезеленых в горных водоемах, возможно, связана с бедностью вод биогенами. Однако поскольку в горных районах поступление коротковолновой части спектра солнечной радиации больше, то при концентрировании синезеленых в верхних слоях водоема задержка их развития может происходить также в результате губительного действия на них ультрафиолетовых лучей (УФ).

Гесснер и Диль (Gessner u. Diehl, 1951), выставляя на солнечный свет покрытые стеклом и открытые сосуды с фитопланктоном, установили, что коротковолновая часть солнечной радиации губительно действует на него. Опыты, проведенные этими же авторами с *Volvox globator*, показали, что УФ лучи снижают в клетке содержание хлорофилла. У высших растений разрушение хлорофилла, главным образом хлорофилла «а», в экспериментальных условиях при воздействии ультрафиолетового облучения наблюдалось Т. Н. Годневым и Л. В. Кахновичем (1961). По данным Гесснера и Диль, у планктонных водорослей, выставленных на солнце, за день разрушается от 1/2 до 2/3 хлорофилла. У различных водорослей этот процесс проявляется не в одинаковой степени. Так, *Chlorella* оказалась более стойкой к УФ лучам, чем *Scenedesmus* и *Ankistrodesmus*. В результате разрушения хлорофилла в опытах Л. Н. Белла и Г. А. Мериновой (1961) у *Chlorella* подавлялся фотосинтез. По мнению Гесснера (Gessner, 1955), планктонные водоросли мелких водоемов лучше, чем глубоких, адаптированы к УФ. Было отмечено, что действие УФ лучей отражается и на скорости деления клеток. Выключение коротковолновой части спектра (< 310) солнечной радиации при помощи специальных фильтров приводило к быстрому делению и нормальному дальнейшему развитию клеток багряной водоросли *Porphyra umbilicalis* f. *lacinata*, в то время как клетки, не защищенные от поступления этой части спектра, отставали в росте и имели угнетенный вид (Biebl, 1952, цит. по Gessner, 1955).

При облучении высших водных растений (*Potamogeton lucens*, *Ceratophyllum demersum*) кварцевой лампой было обнаружено увеличение окисляемости в среде, в которой они обитали (Gessner, 1955), что, возможно,

связано с повышением внутриклеточного обмена в тканях этих растений под влиянием облучения. Действие облучения ультрафиолетом на синезеленые водоросли в литературе освещено крайне слабо. Приуроченность обитания планктонных синезеленых водорослей к самым поверхностным слоям водоема заставляет предполагать, что эта группа водорослей должна обладать повышенной стойкостью к коротковолновой солнечной радиации. Это до некоторой степени подтверждает и применение ультрафиолета для получения бактериально чистых культур синезеленых водорослей. Для проверки реакции этой группы водорослей на УФ нами был проведен ряд экспериментальных наблюдений с культурами *Anabaena spiroides*.

МЕТОДИКА

Anabaena spiroides была выделена из воды Рыбинского водохранилища, в мелководьях которого она обычно начинает очень энергично развиваться со второй половины весны и позднее появляется в его глубоководных плесах. Эта водоросль культивировалась нами на среде Чу № 10. За несколько дней до опыта культура обновлялась путем многократной смены среды. В день постановки опыта подготовленная культура разливалась по 20 мл в чашки Петри с диаметром 10 см. Облучение проводилось в боксе кварцевой лампой ПРК-2 на расстоянии 1 м от объекта. Длительность облучения была 6, 12, 24 и 30 сек. После облучения все чашки переносились в люминостат с лампами дневного света (ДС-40) 3200—3250 лк, где выдерживались от 4 до 12 дней при 8—12 час. освещения в сутки и температуре 21—24°.

РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ

Первый поставленный нами опыт ясно показал, что однократное облучение при небольших экспозициях, не более 30 сек., не только не снижает развития *Anabaena*, но, наоборот, даже стимулирует его (табл. 1). В этом опыте подсчет клеток *Anabaena* был произведен только

Таблица 1
Развитие *Anabaena spiroides* после облучения лампой ПРК-2 (длительность опыта с 24 по 29 V)

Длительность облучения	Клеток в 1 мл
Контроль.	24800
6"	24200
12"	26000
24"	46550
30"	32400
40"	19050
3'	14400
4'	8700
5'	100

один раз, через 4 дня после облучения. Длительность второго опыта (рис. 1) была 12 дней, и учет прироста производился через каждые 3 дня. Одна серия чашек этого опыта подвергалась однократному облучению, вторая, параллельная, серия была поставлена с ежедневным облучением. Максимальный прирост при однократном облучении был отмечен и здесь при экспозиции 24 сек., а при ежедневном — при 12 сек., но в последнем случае он был меньше. Эти результаты сходны с данными Кумара (Kumar, 1963), полученными при облучении одной и той же дозой культур синезеленой водоросли *Anacystis nidulans*, предварительно выдержанных при ежедневном облучении, и культур той же водоросли, но не подвергавшихся предварительному облучению. Первые культуры реагировали на УФ быстрее, но давали меньший прирост, чем вторые. По-видимому, в этих опытах, как и в наших, при повторных облучениях реакция наступала быстрее, но эффект стимулирующего действия снижался. Кривая численности клеток *Anabaena* за весь период нашего опыта с однократным облучением, как и при многократном, одновершинная (рис. 1). Но иногда, в первом случае при 6—12 сек. экспозиции, наблюдалась тенденция к некоторому снижению кривой. Продолжить данный опыт более длительное время и проследить дальнейший ход кривых не представлялось возможным, так как *Anabaena*, по-видимому, в результате истощения среды переходит к спороношению. Особенно это наблюдалось при одно-

кратном облучении. В повторных опытах соотношение кривых численности клеток водоросли, подвергавшихся однократному и многократному облучению, сохранялось.

Далее нами был поставлен опыт с более дробной экспозицией однократного облучения одновременно двух видов *Anabaena* — *A. spiroides* и

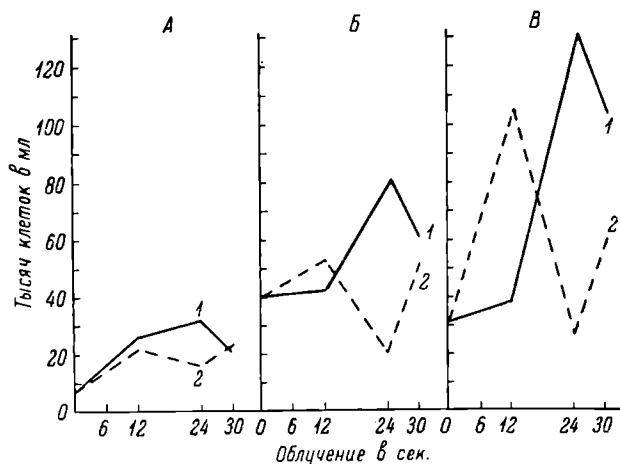


Рис. 1. Развитие *Anabaena spiroides* при однократном (1) и многократном (2) облучении лампой ПРК-2.

А — через 3 дня; Б — через 6 дней; В — через 12 дней.

A. Scheremetievi. Посевной титр последней был взят в 3 раза меньше, чем в серии, засеянной *A. spiroides*. Как видно из рис. 2, *A. Scheremetievi* реагировала на УФ несколько иначе, чем *A. spiroides*. Фактически у *A. Scheremetievi* не наблюдалось стимуляции роста под действием облучения. Пик кривой роста этой водоросли после резкого падения при дозах 12—20 сек. был значительно ниже контроля, в то время как

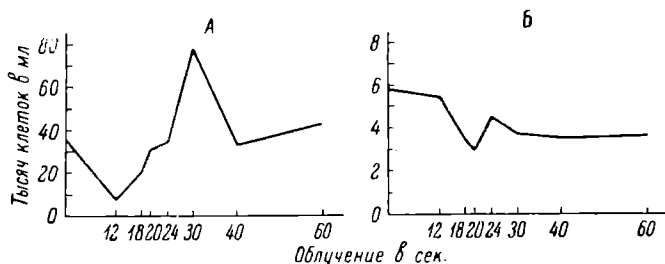


Рис. 2. Развитие *Anabaena spiroides* (А) и *A. Scheremetievi* (Б) при однократном облучении лампой ПРК-2.

у *A. spiroides* он, наоборот, выше. Однако характер кривой (поднятие ее после падения) сохранялся у обоих видов *Anabaena*.

Стимулирующее действие УФ лучей на развитие синезеленых водорослей было также обнаружено В. П. Бутом (1962) при использовании ртутно-кварцевой лампы как добавочного источника облучения к солнечной радиации. Облучению были подвергнуты пробы почв Памирского ботанического сада, в которых данные водоросли являлись господствующими. На другие группы водорослей, кроме синезеленых, найденных одновременно с последними, облучение видимого действия не оказало. Это, по-видимому, указывает на большую стойкость синезеленых к УФ

облучению по сравнению с другими группами водорослей. Для проверки этого предположения нами была облучена культура диатомовой водоросли *Asterionella formosa* при сохранении всех условий, которые соблюдались в опытах с *Anabaena*. *Asterionella*, как и все планктонные диатомовые, оказалась менее стойкой к УФ облучению, особенно при многократном облучении. Как было отмечено в предыдущих наших опытах, *Anabaena* при ежедневном облучении давала максимальный прирост при 12 сек. экспозиции, у *Asterionella* он был при 6 сек., а при 12 сек. облучения у этого вида наступило резкое отрицательное действие УФ лучей. Почти полное отмирание культуры было отмечено при 30 сек.

Мейер (Meier, 1939) наблюдала стимуляцию развития зеленой водоросли *Stichococcus bacillaris* при облучении коротковолновой частью УФ спектра. Наибольшая численность *S. bacillaris* была обнаружена при 235 мкм. На волну 296 мкм водоросли реагировали заметно слабее. Биомасса этого вида после облучения длиной волны 235, 248, 263, 296 мкм первоначально была больше, чем в контроле, при вторичном же облучении максимальный прирост был при 263 и 296 мкм. Валдреп (Waldrup, 1962) при облучении коротковолновым УФ (2530 Å) клеток *Euglena gracilis* обнаружила, что 50% из них погибло. Мак Лид и Мак Лакхлан (McLead and McLachlan, 1959), проследив чувствительность к лучам 2537 Å ряда пресноводных и морских водорослей во время их роста, отметили после облучения изменение состава пигментов и параллельное ослабление фотосинтеза. В опытах этих авторов диатомовые водоросли оказались более чувствительными к 2537 Å, чем зеленые. Л. Н. Белл и Г. А. Меринова (1961) при аналогичном облучении (2537 Å) наблюдали подавление фотосинтеза у *Chlorella*. На основании многочисленных опытов с высшими растениями Жиль (Gilles, 1939) еще в 1939 г. пришел к выводу, что УФ лучи меньше 290 мкм действуют отрицательно, а лучи 290—310 мкм вызывают ускорение роста.

Из приведенных нами литературных данных видно, что существует большая разноречивость в оценке результатов воздействия всего УФ спектра на растительные организмы. Не совсем ясно, какая часть УФ спектра оказывает положительный эффект, а какая отрицательный. Различие в полученных данных, по-видимому, зависит прежде всего от характера взятого для опыта объекта, его физиологического состояния и стадии развития. Бродфюрер (Brodführer, 1955), изучая действие УФ спектра солнечной радиации на высших растениях, пришел к выводу, что оно меняется в зависимости от вида и даже расы исследуемого растения. Вероятно, причина кроется также и в неоднородности методики облучения (применение различных ламп, дозировки, прочих условий опыта).

Принято считать, что повреждения, произведенные УФ лучами, нейтрализуются или даже полностью устраняются, если облученное УФ растение выставляется на белый свет (реактивация — по Kelner, 1952). Проверить способность *Anabaena* к реактивации нам не удалось, так как, будучи строгим автотрофом, она не развивалась в темноте даже с добавкой в среду глюкозы. В проведенных нами опытах в темноте *Anabaena* начинала отмирать на 6-й день, в облученных культурах это наступало несколько раньше.

Поскольку наши культуры *Anabaena* были чистыми лишь альгологически, возникло подозрение, не играет ли какой-либо роли в обнаруженной нами стимуляции выпадение бактерий из культуральной среды в результате облучения. Для выяснения этого был произведен посев на мясопептонную твердую среду из всех чашек культур *Anabaena*, облученных УФ однократно и многократно. Как видно из табл. 2, облучение оказало в обоих случаях губительное действие на сапрофитные бактерии, начиная с 6 сек. экспозиции. Наибольшая стерилизация культуры на-

ступила при 24—30 сек. экспозиции, т. е. совпала с экспозицией, при которой *Anabaena* в наших опытах давала максимальное развитие. М. М. Камшилов и Э. С. Фиткова (1963) при облучении небольшими дозами УФ морских жгутиковых обнаружили стимуляцию роста последних и сопровождающих их бактерий. Это говорит о том, что далеко не все бактерии одинаково относятся к УФ. Особенной стойкостью должны обладать, по-видимому, споровые бактерии. Но исчезновение сапрофитных бактерий в наших опытах еще не является непосредственным фактором, могущим стимулировать развитие *Anabaena*. Последняя лишь освобождается от конкурентов — бактерий, охотно потребляющих легкоусвояемые органические вещества, поступающие в среду при частичном отмирании клеток водорослей после УФ облучения.

Несмотря на легкое взбалтывание культур во время процесса облучения, вполне возможно, что часть клеток, находящихся особенно близко к падающему лучу, поражается им более сильно, а нижележащие, защищенные верхними клетками, остаются совершенно не затронутыми облучением или подвергаются ему лишь в слабой степени. Клетки, оставшиеся живыми, по-видимому, получают возможность энергично развиваться за счет органических веществ, поступающих в среду из отмерших, так как становятся единственными потребителями этих биогенов в отсутствие бактерий. Поэтому сильно разбавленный посевной титр водорослей после облучения очень часто не дает характерной кривой их роста. Подтверждением нашего предположения о возможности энергичного развития *Anabaena* при облучении определенными дозами УФ за счет органического вещества погибших клеток могут служить и кривые развития *A. spiroides* и *A. Scheremetievi* (рис. 2). Нити *A. spiroides* закручены спирально, поэтому при любом их положении во время облучения сохраняется большее количество живых клеток, чем у *A. Scheremetievi*, имеющей прямые нити. Кроме того, и посевной титр последней был меньше. Это и вызывало, вероятно, больший подъем кривой роста у *A. spiroides*, чем у *A. Scheremetievi* при облучении дозой 24 сек.

Для подтверждения появления добавочного органического вещества в культурах после облучения этой дозой был проделан следующий простой опыт. Были взяты фильтраты культуры *A. spiroides*, предварительно облученной и не облученной. Оба фильтрата были затем засеяны молодой культурой *Anabaena*, не подвергавшейся облучению. Через несколько дней фильтрат облученной культуры очень сильно замутился от бурно развившихся в ней бактерий, как внесенных с посевным материалом, так и оставшихся живыми и прошедшими через мембранный фильтр № 6 при отфильтровывании культуры. Водоросли в этом фильтрате, угнетенные бактериями, не развивались, в то время как в фильтрате необлучавшейся культуры развитие водорослей шло нормально, хотя и в этом случае бактерии присутствовали, но в заметно меньшем количестве, причем их развитие регулировалось водорослями. В этом последнем случае бактерии существовали только за счет прижизненных выделений водорослей. В фильтрате культуры, предварительно облученной, бактерии развивались главным образом за счет органического вещества погибших клеток.

Таблица 2
Численность бактерий в облученной культуре *Anabaena* (длительность опыта с 3 по 8 II)

	Облучение, в сек.				
	6	12	24	30	конт-роль
Одноразовое . .	372	337	102	70	409
Ежедневное . .	222	335	30	14	

Полученные результаты до некоторой степени подтвердили наши предположения, что стимуляция развития водорослей под действием УФ облучения идет, если не полностью, то частично, за счет использования легкоусвояемой органики погибших клеток водоросли. Судя по многочисленным новейшим данным, ультрафиолетовая радиация, поглощаемая весьма разнообразными веществами, является мощным фактором, влияющим на живое и неживое органическое вещество. Это дало возможность использовать УФ лучи для ряда технологических процессов. Широко применяется ультрафиолетовое облучение генетиками для получения мутантов. Поэтому нельзя отрицать, что при небольших дозах УФ облучения возможна перестройка внутриклеточных процессов организма, могущая играть положительную или отрицательную роль в его дальнейшей жизни.

ЛИТЕРАТУРА

- Белл Л. Н., Г. А. Меринова. 1961. Влияние дозы и длины волны ультрафиолетовых лучей на фотосинтез хлореллы. Биофизика, т. 6, № 2.
- Бут В. П. 1962. О влиянии дополнительного ультрафиолетового облучения на развитие водорослей в почве. Узбекский биол. журн., т. 2.
- Годнев Т. Н., Л. В. Кахнович. 1961. Влияние добавочной коротковолновой радиации на содержание пигментов у некоторых растений. В сб.: Вопр. физиол. растений и микробиол., вып. 2, Минск.
- Камшилов М. М., Э. С. Фиткова. 1963. Изменение численности бактерий в экспериментальных микробиоценозах под влиянием ультрафиолетовых лучей. ДАН СССР, т. 151, № 1.
- Коган Ш. И. 1964. Водоросли водоемов Туркменской ССР. Автореф. докт. дисс. Ашхабад.
- Brodführer U. 1955. Der Einfluss einer abgestuften Dosierung von UV-Sonnenstrahlung auf die Pflanzen. Planta, Bd. 45, №№ 1, 2.
- Gessner F. u. A. Diehl. 1951. Die Wirkung natürlicher Ultraviolettstrahlung auf die Chlorophyllzerstörung von Planktonalgen. Arch. Microbiol., Bd. 15.
- Gessner F. 1955. Hydrobotanik, Bd. 1. Berlin.
- Gilles E. 1939. Effects des rayons ultraviolets sur les végétaux supérieurs. Rev. gén. bot., vol. 51.
- Kelner A. 1952. Experiments on photoreactivation with bacteria and other microorganisms. J. Cell. a. Comp. Physiol., vol. 39, Suppl. 1.
- Kumar H. D. 1963. Effects of radiations on bluegreen algae. 1. The production and characterization of a strain of *Anacystis nidulans* resistant to ultra-violet radiation. Ann. Bot., vol. 27, № 108.
- McLea G. C., J. McLachlan. 1959. The sensibility of several algae to UV radiation of 2537 Å. Physiol. plant., vol. 12, № 2.
- Meier F. E. 1939. Stimulative effect of short wave lengths of the UV on the alga *Stichococcus bacillaris*. Smiths. miscell. collect., vol. 98, № 23.
- Štěpánek M., J. Biňovec, J. Chalupa, V. Jiřek, P. Schmidt a. M. D. Zeliaka. 1963. Water blooms in the ČSSR. Sborník vysoké školy chemiko-technologické u Praze. Technologie vody, t. 7, № 2.
- Waldrup M. J. 1962. Sensitivity of *Euglena gracilis* Klébs to ultra-violet radiation following temperature treatments. J. Alabama Acad. Sci., vol. 33, № 1.

ОБ ЭФФЕКТИВНОСТИ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ СОЛНЕЧНОЙ РАДИАЦИИ ПЛАНКТОНОМ ЦИМЛЯНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Проводившиеся нами с мая по октябрь 1961 г. систематические наблюдения над интенсивностью фотосинтеза планктона Цимлянского водохранилища методом склянок в его кислородном варианте позволили рассчитать эффективность использования энергии солнечной радиации планктоном в разные сроки вегетационного периода.

Процент использования света за сутки мы вычислили, исходя из показателей суммарной радиации, приходящейся на единицу поверхности водохранилища (данные Цимлянской гидрометеорологической обсерватории).

Собранные в таблице итоговые данные, основанные на значительном числе отдельных наблюдений на двух станциях (13 и 9 горизонтов), показывают, что первичная продукция Цимлянского водохранилища выше, чем в изученных в этом отношении водохранилищах волжского каскада.

Как видно из таблицы, эффективность утилизации солнечной радиации планктоном изменялась в период наблюдений. Наивысшие за время исследования значения использования радиации отмечались в июле—августе, когда первичная продукция планктона достигала максимума. В верхней части водохранилища наибольший процент утилизации энер-

Т а б л и ц а

**Эффективность использования энергии солнечной радиации планктоном
Цимлянского водохранилища в 1961 г.**

Период наблюдений	Суммарная радиация, кал/см ² в сутки	Верхняя часть водохранилища		Нижняя часть водохранилища	
		первичная продукция, ккал/м ² в сутки	эффективность использования радиации, в %	первичная продукция, ккал/м ² в сутки	эффективность использования радиации, в %
V	423	2.39	0.06	15.44	0.36
VI	540	9.09	0.17	29.34	0.54
VII	500	30.96	0.62	40.58	0.81
VIII	471	55.21	1.17	33.91	0.72
IX	260	3.44	0.13	10.46	0.40
X	194	0.28	0.01	7.76	0.40
С V по X	73228 кал/см ²	3041 ккал/м ²	0.41	4223 ккал/м ²	0.57

гии радиации за сутки составлял 1.17, в нижней — 0.81 и был в 1.5—3.0 раза выше, чем за весь период с мая по октябрь.

Эти цифры, свидетельствующие о больших продукционных возможностях планктона в Цимлянском водохранилище, могут служить примером максимальных значений использования света планктоном водохранилищ с высокой первичной продукцией. Оказалось, что они близки к максимальным суточным величинам утилизации энергии радиации для наиболее высокопродуктивных водоемов (Винберг, 1960).

Л И Т Е Р А Т У Р А

В и н б е р г Г. Г. 1960. Первичная продукция водоемов. Минск.

ПРОДУКТИВНОСТЬ ТЕРМОФИЛЬНЫХ ШТАММОВ *CHLORELLA*, ВЫДЕЛЕННЫХ ИЗ ВОДОЕМОВ РАЗЛИЧНЫХ ГЕОГРАФИЧЕСКИХ РАЙОНОВ

Chlorella — одноклеточная зеленая водоросль, имеющая большое практическое значение. В последнее время возник вопрос о получении высокопродуктивных форм этой водоросли. Одним из основных путей выявления таковых являются поиски в природе. В связи с этим первоочередной задачей становится выяснение закономерностей географического распространения штаммов хлореллы различной продуктивности.

Как известно, с увеличением интенсивности света и с повышением температуры скорость фотосинтеза и скорость роста увеличиваются (Myers, 1953; Sorokin, 1959; Трухин, 1963а; Далецкая и Чулановская, 1964). Штаммы хлореллы по отношению к свету и температуре могут различаться довольно значительно (Sorokin a. Krauss, 1958; Sorokin, 1959; Горюнова и Овсянникова, 1962; Трухин, 1963б). Поэтому выявленная нашими исследованиями (Трухин, 1963б) тенденция увеличения числа термофильных штаммов хлореллы в направлении с севера на юг давала основание считать южные штаммы потенциально более продуктивными.

Настоящая работа посвящена анализу продуктивности термофильных штаммов хлореллы в условиях различных температур и различной интенсивности света. Водоросли были выделены из озер, прудов, рек, эфемерных водоемов и термальных источников на Кольском полуострове, в средней полосе (Московская и Ярославская области), в Поволжье (Астраханская область) и в Средней Азии (районы Душанбе, Ленинабада и Джелалабада).

Для выделения водорослей и дальнейшей их очистки от сопутствующей альгофлоры применялся метод многократного пересева на чашки Петри. Альгологически чистые культуры хранились на скошенной агаризованной среде в пробирках при температуре 25—30° и на естественном свете, не превышающем 1000 лк.

Выделенные водоросли подразделялись на термофилы и мезофилы. Для этого водоросли, выращенные в чашках Петри на агаризованной твердой среде, помещались в люминостат при температуре 40—41° и освещении 2.5 тыс. лк. Водоросли, не выцветшие после 10-суточного пребывания в этих условиях и оказавшиеся способными к росту на свежей среде при комнатной температуре, рассматривались как термофильные и, наоборот, выцветшие и не способные к росту на свежей среде как мезофильные.

У термофилов определялся температурный оптимум роста. Как показывают данные, приведенные в табл. 1, он оказался различным у штаммов из разных географических зон. В настоящей работе исследовалась продуктивность только термофильных штаммов.

Перед постановкой опыта водоросли с агаризованной среды переносились в колбы на жидкую минеральную среду и в течение 6—8 суток выращивались в люминостате при температуре около 30° и освещении 5 тыс. лк.

Исследование продуктивности водорослей проводилось по методике, описанной М. Г. Владимировой и В. С. Семененко (1962). Водоросли освещались круглосуточно светом от лампы ДРЛ-1000, работающей или в нормальном режиме, или с перегрузкой в 500 вт. Применялась среда Тамия, несколько разбавленная (на $\frac{1}{3}$), с рН около 6.0.

Исходный титр водорослей составлял около 2 млн клеток в 1 мл. По мере роста водорослей в культурах определялось содержание сухого вещества. В ряде случаев в начале культивирования изменение числа клеток водорослей в суспензиях учитывалось по изменению оптической плотности, определяемой на фотоэлектроколориметре при красном светофильтре. Повторность в опытах двухкратная. Различие между повторностями в начале культивирования не превышало 3, в конце — 6%.

Х а р а к т е р р о с т а в о д о р о с л е й п р и у м е р е н н о й т е м п е р а т у р е и у м е р е н н о м о с в е щ е н и и .

Таблица 1
Температурный оптимум роста
исследованных водорослей

Географические районы	Число исследо- ванных штаммов	Число штаммов, имеющих темпе- ратурный оп- тимум (в °C)			
		32	34	36	38
Кольский полуостров	4	3	1	—	—
Средняя полоса	6	5	1	—	—
Поволжье	14	6	8	—	—
Средняя Азия	29	—	9	11	9

росли при температуре 25—27° и освещении 10 тыс. лк. В первое время после засева при низкой оптической плотности суспензии, как правило, более быстро накапливали биомассу штаммы, собранные в Средней Азии и на Кольском полуострове. В табл. 2 приведены коэффициенты скорости роста водорослей, рассчитанные по формуле

$$K = \frac{1}{t} (\lg V_t - \lg V_0),$$

где t — время культивирования, V_t — биомасса в конце периода исследования, V_0 — биомасса в начале периода исследования.

Увеличение числа клеток в культуре приводило к замедлению темпа роста. Это замедление было более резким у штаммов, собранных в Средней Азии и на Кольском полуострове. Поэтому через некоторое время величины биомассы в культурах различных штаммов оказались сравнительно близкими. При дальнейшем выращивании, когда суспензии стали достаточно густыми, обнаружилось, что рост культуры среднеазиатских штаммов очень скоро достигает плато; культуры штаммов, выделенных севернее, особенно из водоемов Кольского полуострова, растут,

хотя и медленнее, но более продолжительное время (табл. 3). При умеренной температуре и умеренном освещении в условиях густой суспензии, характерной для производственной культуры, более продуктивными, следовательно, оказались водоросли, выделенные из водоемов в Средней полосе и на Кольском полуострове.

П р о д у к т и в н о с т ь в о д о р о с л е й п р и в ы с о к о й т е м п е р а т у р е . Как уже отмечалось, с повышением температуры и интенсивности света скорость роста водорослей увеличивается. Мы пытались оценить продуктивность исследуемых водорослей при высоких температурах и высоких интенсивностях освещения. В начале исследовался рост в условиях различных температур (в диапазоне 32—38°) и при интенсивности освещения 25 тыс. лк. Сравнивая рост водорослей

Таблица 2
Коэффициент скорости роста водорослей (K)
в начальный период культивирования (2 суток)

Географические районы	K	Процент штаммов, имеющих $K \geq 0.7$
Кольский полуостров	0.8247	100
Средняя полоса	0.5692	16
Поволжье	0.6021	14
Средняя Азия	0.6961	50

Содержание сухого вещества (г/л) в суспензиях, растущих при умеренной температуре (25—27°) и умеренном освещении (10 тыс. лк)

Географические районы	Время роста, в сутках			Процент штаммов, содержащих на 9-е сутки 5 г или больше сухого вещества в 1 л
	4	6	9	
Кольский полуостров	2.2	3.7	4.7	50
Средняя полоса	2.2	3.6	4.7	66
Поволжье	1.9	3.4	4.4	15
Средняя Азия	1.8	3.2	3.7	11

при различных температурах и считая оптимальной ту, при которой рост был наиболее энергичным, мы определяли температурный оптимум роста каждого из исследуемых штаммов. Далее подсчитывалось содержание сухого вещества в суспензиях водорослей, растущих в условиях оптимальной температуры в среднем для штаммов, выделенных из водоемов одного географического района. Результаты приведены в табл. 4.

Таблица 4

Содержание сухого вещества (г/л) в суспензиях водорослей, растущих в условиях оптимальной температуры

Географические районы	Время роста, в сутках		Процент штаммов, содержащих на 6-е сутки 6 г или больше сухого вещества в 1 л
	3	6	
Кольский полуостров	1.7	5.4	25
Средняя полоса	1.7	5.0	16
Поволжье	1.9	5.7	29
Средняя Азия	2.3	5.9	42

Из табл. 4 видно, что в условиях оптимальных температур и при освещении 25 тыс. лк, т. е. сравнительно сильном, южные штаммы растут несколько лучше штаммов, собранных севернее.

Исследуемые штаммы также выращивались в течение 4 суток при освещении 30, 40 и 50 тыс. лк и температуре соответственно 31—34, 35—37°.

Все штаммы могли расти при температуре 33—36° и освещении 40 тыс. лк. Однако продуктивность штаммов, выделенных из водоемов Средней Азии, в этих условиях в среднем была вдвое выше, чем продуктивность штаммов, выделенных севернее (табл. 5). Если отдельные из среднеазиатских штаммов на четвертые сутки накапливали до 6 г сухого вещества на 1 л, то выход сухого вещества водорослей из других районов не превышал 4 г на 1 л. Среднеазиатские штаммы довольно хорошо росли и в более напряженных условиях (35—37° и 50 тыс. лк), причем выход сухого вещества отдельных штаммов достигал 7 г на 1 л за 4 суток. Большинство штаммов из выделенных севернее сравнительно хорошо росло в наименее напряженных из заданных в опыте условиях, а именно при температуре 31—34° и освещении 30 тыс. лк. Однако продуктивность водорослей в этих условиях была сравнительно низкой:

**Содержание сухого вещества (г/л) в суспензиях водорослей
после 4 суток выращивания**

Географические районы	Условия опыта		
	31—34°, 30 тыс. лк	33—36°, 40 тыс. лк	35—37°, 50 тыс. лк
Кольский полуостров	3.4	2.2	—
Средняя полоса	2.7	2.2	—
Поволжье	2.7	2.1	—
Средняя Азия	—	4.5	4.7

количество накопленной биомассы после 4 суток роста не превышало 4.1 г сухого вещества на 1 л.

При подсчете средних значений величины биомассы, накопленной за 4 суток культивирования штаммами, выделенными из определенного района, оказалось, что если выход сухого вещества на 1 л у среднеазиатских штаммов достигал 4.7, то у штаммов, выделенных севернее, — всего 2.7 г (табл. 5).

Таким образом, при высоких температурах и на ярком свете лучше растут водоросли южного происхождения. Это, по-видимому, объясняется тем, что южные штаммы и светолюбивее, и термофильнее северных (Трухин, 1963б). Поскольку создаваемые условия в опыте приближались к крайним в получении наиболее высокого выхода продукции, очевидно, что штаммы, дающие в этих условиях наибольший прирост, являются и потенциально наиболее продуктивными.

ВЫВОДЫ

1. При умеренной температуре и сравнительно слабом освещении в условиях густой суспензии северные водоросли продуктивнее южных.
2. При высокой температуре и на ярком свете водоросли южного происхождения продуктивнее северных.
3. Штаммы южного происхождения потенциально более продуктивны, чем северные.

Л И Т Е Р А Т У Р А

- В л а д и м и р о в а М. Г. и В. Е. С е м е н е н к о. 1962. Интенсивная культура одноклеточных водорослей. М.
- Г о р ю н о в а С. В. и М. Н. О в с я н н и к о в а. 1962. О методах выделения из природы активных штаммов хлореллы. Микробиология, т. XXXI, вып. 3.
- Д а л е ц к а я И. А. и М. В. Ч у л а н о в с к а я. 1964. Влияние температуры на рост и фотосинтез хлореллы. Бот. журн., т. 49, № 8.
- Т р у х и н Н. В. 1963а. Влияние температуры на световой оптимум роста *Chlorella*. ДАН СССР, т. 149, № 6.
- Т р у х и н Н. В. 1963б. Сравнительная оценка приуроченности термофильных штаммов хлореллы и спенедесмуса к водоемам. Микробиология, т. XXXII, вып. 3.
- M y e r s J. 1953. Growth characteristics of algae in relation to the problems of mass culture. Algae culture from laboratory to pilot-plant. Carneg. Inst. Wash., Publ. 600.
- S o r o k i n C. 1959. Tabular comparative data for the low- and hightemperature strains of *Chlorella*. Nature, vol. 184, № 4686.
- S o r o k i n C. a. R. W. K r a u s s. 1958. The effect of light intensity on the growth rates of greenalgae. Plant Physiol., vol. 33, № 2.

**ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ КУЛЬТИВИРОВАНИЯ
НА ПОЛОЖЕНИЕ ТЕМПЕРАТУРНОГО ОПТИМУМА
*CHLORELLA PYRENOIDOSA***

При исследовании различных проявлений жизнедеятельности организма приходится учитывать влияние многих факторов, в том числе и температуры. Известно, что с повышением температуры (до известной величины) скорость многих функций организма (дыхание, фотосинтез и т. д.) увеличивается. Температура, при которой процессы жизнедеятельности протекают наиболее энергично, считается оптимальной.

Температурный оптимум жизнедеятельности водорослей частично зависит от времени их пребывания в условиях высоких температур. В первые часы нахождения водорослей при высоких температурах их температурный оптимум сравнительно высок, но через некоторое время он снижается. Иными словами, температура, в первое время являющаяся наиболее благоприятной для развития, очень скоро становится повреждающей температурой. Более же благоприятной оказывается температура, вначале являющаяся сравнительно низкой (Сабинин, 1955; Рабинович, 1959, и др.).

Сравнительно длительное пребывание водорослей в условиях высоких, но не летальных температур, по данным ряда авторов (Lampe, 1935; Moysе, Couderc et Garnier, 1957; Лютова и Фельдман, 1960, и др.), ведет к повышению их терморезистентности. По терминологии Хардера (Harder, 1925), водоросли «настраиваются» на определенные условия. Хардером, Лампе; Фельдман и др. (1963), Лукницкой (1963) и другими показано, что изменения в устойчивости водорослей, возникшие в результате температурной «настройки», легко обратимы, что свидетельствует о слабой функциональной перестройке организма при изменении температуры.

На основании имеющихся в литературе данных можно предполагать, что при оценке в кратковременных экспериментах температурный оптимум водорослей, «настроенных» на высокую температуру, будет выше такового у водорослей, избежавших такой «настройки». И. А. Далецкой и М. В. Чулановской (1964) была сделана попытка доказать правильность такого предположения. Определяя при ряде температур скорость фотосинтеза водорослей, выращиваемых в различных температурных условиях, не повреждающих клетки, авторы пришли к выводу о зависимости положения температурного оптимума скорости фотосинтеза водорослей от температурных условий, предшествующих определению. Однако, хотя сделанные авторами выводы и кажутся вполне приемлемыми, все же

из-за серьезных методических погрешностей их нельзя считать вполне экспериментально обоснованными.¹

Продолжительное выращивание водорослей в условиях повышенной, угнетающей жизнедеятельность, температуры, по данным одних авторов (Семихатова, 1960), приводит к более или менее длительному угнетению жизнедеятельности, по данным других (Kok a. Oorschot, 1954; Рубенчик и др., 1961), — к значительным адаптивным изменениям, выражающимся в повышении температурного оптимума.

Вопрос о влиянии температуры выращивания водорослей на их последующее отношение к температуре или иначе вопрос о ее последствии, несмотря на большое число работ, выполненных в этом направлении, все еще далеко не решен (Семихатова, 1960). В своей работе мы пытались выяснить влияние температуры культивирования на положение температурного оптимума жизнедеятельности водорослей.

МЕТОДИКА

Работа включала выращивание водорослей, определение скорости фотосинтеза и роста.

Выращивание водорослей. Водоросли выращивались в культуральных сосудах при перемешивании суспензии током воздуха, содержащим 3—4% CO₂. Сосуды освещались лампой ДРЛ-1000. Интенсивность освещения на поверхности сосуда, обращенного к лампе, 10 тыс. лк.

Для поддержания в суспензии определенной температуры культуральные сосуды помещались в аквариумы из органического стекла, через которые циркулировала дистиллированная вода из ультра-термостата. Как интенсивность света, так и температура были постоянными круглые сутки.

Питательным раствором служила среда Тамия, состав которой следующий (на 1 л): KNO₃ — 5 г, MgSO₄ · 7H₂O — 2.5 г, KH₂PO₄ — 1.25 г, FeSO₄ · 2H₂O — 0.003 г, трилон Б — 0.037 г, микроэлементы (по Арнону) — 1 мл.

Посевной материал сохранялся в пробирках на скошенной агаризованной среде. Перед постановкой опыта водоросли засеивались в колбочку на жидкую среду, затем переносились в культуральные сосуды. В культуральных сосудах водоросли выращивались в условиях культуры с непрерывно возрастающей оптической плотностью, или в условиях культуры, систематически обновляемой свежей средой. В первом случае водоросли росли без смены питательного раствора в течение 9—10 суток; исходный титр клеток — около 2 млн в 1 мл. Во втором случае каждые двое суток суспензия разбавлялась свежей средой и концентрация клеток доводилась до исходной; исходный титр клеток — около 20 млн в 1 мл.

В работе использованы 2 штамма *Chlorella pyrenoidosa*. Один штамм (шифр c127) был выделен из озера в Нижнем Поволжье, другой (шифр х63) — из озера на Кольском полуострове.

Определение роста. Рост оценивался по изменению содержания сухого вещества и числа клеток в культурах. Для определения содержания сухого вещества из культуры бралась проба, которая центрифугировалась. Осевшие при этом водоросли отмывались дистиллированной водой и высушивались до постоянного веса (при 80°). Количество клеток в культуре устанавливалось подсчетом в камере Горяева. Повторность определения была двукратной. Разница между повторностями не превышала 5%.

Определение скорости фотосинтеза. Скорость фотосинтеза определялась скляночным методом. Перед постановкой опыта для среды готовилась вода, которая сначала кипятилась в 5-литровой колбе, а затем в горячую воду вносились соли из расчета среды Тамия, разбавленной в 50 раз (сернокислосое железо и трилон Б вносились в количестве, соответствующем прописи среды Тамия, т. е. 3 мг сернокислого железа и 37 мг трилона Б на 1 л среды). pH среды доводилось до 6.3. После охлаждения до температуры 35—40° вносилось 40 мг бикарбоната натрия на 1 л и

¹ Одна из основных погрешностей следующая. Определяя скорость фотосинтеза при разной температуре, авторы брали различные суспензии водорослей, оптическая плотность которых, как можно понять из работы, могла быть различной. Величина же оптической плотности суспензий оказывает значительное влияние на скорость фотосинтеза (Рабинович, 1953). При сравнении некоторых результатов (например, приводимых авторами на рис. 6 и 9) разница в скорости фотосинтеза у водорослей одного и того же варианта при одной и той же температуре может достигать 200%, что, по-видимому, и было обязано невыравненности суспензий по оптической плотности.

затем вносились водоросли в количестве, пужном для получения титра около 200 млн клеток в 1 л (или около 2 мг в 1 л при пересчете на сухие водоросли).²

Благодаря кипячению содержание растворенного в воде воздуха резко снижалось, и образования в склянках пузырей воздуха в течение опыта нами не наблюдалось даже при очень высоких температурах. Использование непрокипяченной воды, особенно хранившейся до этого при низкой температуре, как правило, приводило к обильному образованию пузырей воздуха и вследствие этого к сильному искажению результатов.

При кипячении воды вместе с воздухом эвакуируется и часть кислорода, но остающееся его количество (около 4.5 мг на 1 л воды), по-видимому, было вполне достаточным для создания аэробных условий жизнедеятельности водорослей. Специальные опыты показали, что в диапазоне концентрации от 3 до 10 мг в 1 л среды содержание кислорода не сказывается на интенсивности фотосинтеза.

Суспензия водорослей тщательно взбалтывалась и разливалась в склянки с притертыми пробками. Объем склянок около 120 мл. Склянки с водорослями помещались на свет (в аквариумы) и в темноту (в ультратермостат).

Размер аквариумов позволял размещать в каждом по 20 склянок. Аквариумы располагались вокруг ламп в количестве 6 штук. В каждом аквариуме поддерживалась определенная температура.

По окончании 2-часовой экспозиции методом Винклера учитывался кислород. Разница в содержании кислорода между вариантами, экспонируемыми на свету и в темноте, соответствовала величине кислорода, образуемого в процессе фотосинтеза. Для контроля определялось содержание кислорода и в суспензии до опыта.

Повторность опытов была двукратной. Ошибка между повторностями не превышала 4% при определении фотосинтеза на слабом свету и 1% на ярком свету.

При определении скорости фотосинтеза особое внимание должно уделяться снабжению клеток углекислотой, количество которой должно быть достаточным для поддержания максимально возможной скорости фотосинтеза.

В наших опытах в качестве источника CO_2 служил бикарбонат натрия, при pH, равной 6.3 (устанавливаемой нами в растворах), почти полностью диссоциируемый. Расчет количества CO_2 на основании уравнений диссоциации бикарбоната (Заленский и др., 1955) показал, что в склянках содержалось до 15 мг CO_2 на 1 л среды.

Скорость фотосинтеза в ряде случаев была довольно высокой и достигала 0.6 мг O_2 на 1 мг сухих водорослей в час или, так как фотосинтетический коэффициент чаще равен единице, около 0.8 мг CO_2 на 1 мг сухих водорослей в час. Поскольку титр водорослей (в расчете на сухие водоросли) был около 2 мг на 1 л, то в час могло потребляться около 1.6 мг CO_2 , а за время 2-часового опыта 3.2 мг CO_2 , или до 20% от содержащейся в наличии.

С целью определения нужной концентрации CO_2 и величины pH были поставлены также специальные опыты. Согласно полученным результатам, в условиях интенсивности света, насыщающего фотосинтез (при температуре 25°) в пределах pH от 4.5 до 7.9 и концентрации CO_2 от 5 до 30 мг скорость фотосинтеза хлореллы была постоянной и равной 0.28 мг O_2 в час на 1 мг сухих водорослей.³

РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ

Последствие температуры на рост водорослей и температурный оптимум роста. У исследуемых водорослей предварительно был установлен температурный оптимум роста после их выдерживания на агаризованной среде при комнатной температуре и затем в колбочках на жидкой среде (также при комнатной температуре). В табл. 1 приводятся данные определений температурного оптимума хлореллы х63. На основании этих данных можно считать, что оптимальная температура для роста этого штамма равна 34°. В табл. 2 приводятся аналогичные данные для штамма с127.

Оптимальная температура для роста этого штамма, как видно из табл. 2, равна 35°, причем положение температурного оптимума не зависит от времени года.

² Перед засевом определялась оптическая плотность суспензий на фотоэлектродном колориметре и отбирались пробы для определения сухого вещества. Опытные суспензии выравнивались только по оптической плотности; содержание сухого вещества и, по-видимому, количество клеток в суспензиях колебалось.

³ Большую концентрацию CO_2 при высоких значениях pH достигали введением большого количества бикарбоната натрия (до 0.8 г на 1 л).

Для выяснения последствий температуры на рост хлореллы х63 водоросли выращивались в условиях культуры с возрастающей оптической плотностью. Результаты опытов приводятся в табл. 3. Длительное выращивание водорослей при оптимальной температуре (34°), при более низкой (28°) и при более высокой (35°)

Таблица 1

Содержание сухого вещества (г/л) в суспензиях хлореллы х63, выращиваемой при различной температуре

Время выращивания, в сутках	Температура, в °C			
	27	32	34	36
3	1.8	2.0	2.2	1.0
6	5.2	5.4	5.5	0.5

не приводило к изменению температурного оптимума. При оценке хода накопления биомассы водорослей наблюдалось различие в последствиях выше оптимальной температуры, с одной стороны, и оптимальной и ниже оптимальной, — с другой. Рост водорослей при температурах, лежащих в толерантной зоне, остается почти постоянно одинаковым независимо от того, при какой температуре культура выращивалась до опыта. Но уже непродолжительное воздействие на клетки температуры, выше оптимальной, приводило к резкому ослаблению роста культуры, выращиваемой затем как при сравнительно низкой, так и при температуре, выше оптимальной. Результаты опытов указывают на отсутствие процесса адаптации водорослей к высокой температуре.

Таблица 2

Содержание сухого вещества (г/л) в суспензиях хлореллы с127, выращиваемой при различной температуре и в различные время года

Время выращивания, в сутках	32°			35°			36°		
	Апрель	Август	Декабрь	Апрель	Август	Декабрь	Апрель	Август	Декабрь
3	1.9	1.8	—	1.7	1.9	—	1.8	1.7	—
4	—	—	3.9	—	—	4.8	—	—	2.7
6	5.9	5.7	5.7	6.0	5.9	6.3	4.5	2.7	3.5
9	—	—	8.7	—	—	9.5	—	—	4.0

Таблица 3

Последствие температуры на рост хлореллы х63

Выращивание водорослей		Засев, в млн клеток на 1 мл	Температура во время опыта, в °C						
время, в сут-ках	темпера-тура, в °C		28°		34°		35°		
			число клеток в млн на 1 мл после засева		число клеток в млн на 1 мл после засева		число клеток в млн на 1 мл после засева		
			через 2 суток	через 6 суток	через 2 суток	через 6 суток	через 2 суток	через 6 суток	
3	{	28°	2.5	42	560	62	690	31	310
		34°	2.3	40	570	63	670	30	310
		35°	2.0	40	530	57	600	3	10
6	{	28°	2.7	43	550	65	700	28	200
		34°	2.8	39	530	60	650	21	300
		35°	2.6	27	480	41	580	3	5

Для выяснения последствий температуры на рост хлореллы с127 водоросли выращивались в условиях культуры с возрастающей оптической плотностью и в условиях культуры с периодически обновляемой свежей средой. На рис. 1 приводятся результаты исследований последствий температуры на рост водорослей, выращиваемых в условиях культуры с возрастающей оптической плотностью при температурах 28 и 38°. Как видно из рисунка, после пребывания водорослей в течение 4 и 9 суток при выше оптимальной (38°) и ниже оптимальной (28°) температурах оптимальная для роста температура оставалась равной 35°; однако водоросли, предварительно выдержанные при 38°, росли при этой температуре лучше водорослей, предварительно вы-

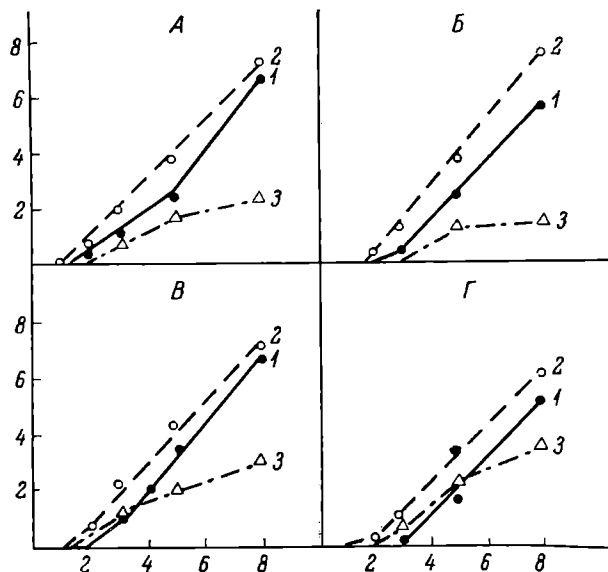


Рис. 1. Рост хлореллы с127 при разной температуре.

По оси абсцисс — время культивирования, в сутках; по оси ординат — содержание сухого вещества в суспензии водорослей, в г/л. Водоросли до опыта выращивались в условиях культуры с возрастающей оптической плотностью: А — при 28° в течение 4 суток; Б — при 28° в течение 10 суток; В — при 38° в течение 4 суток; Г — при 38° в течение 8 суток. 1 — рост в опыте при 28°; 2 — при 35°; 3 — при 38°.

держанных при температуре 28°, что, по-видимому, было обязано некоторому привыканию клеток к действию высокой температуры.

На рис. 2 приводятся температурные кривые роста хлореллы с127, предварительно выдержанной в течение 10—14 суток в условиях культуры, периодически обновляемой. Последствие температуры на рост и положение температурного оптимума водорослей этого опыта имело такой же характер, как и в предыдущем опыте.

Последствие температуры на фотосинтез водорослей и положение температурного оптимума фотосинтеза. Культуры водорослей, выращиваемые

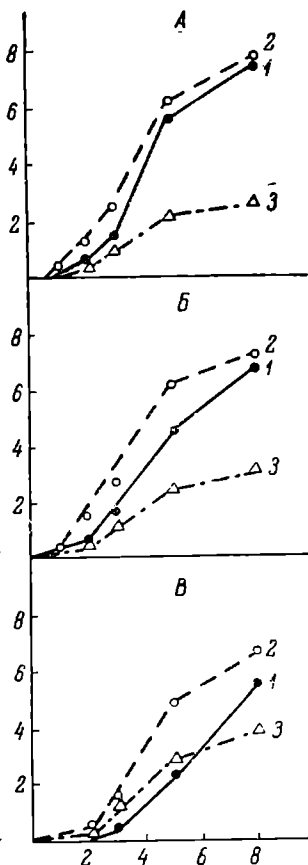


Рис. 2. Рост хлореллы с127 при разной температуре.

По оси абсцисс — время культивирования, в сутках; по оси ординат — содержание сухого вещества в суспензии водорослей, в г/л. Водоросли до опыта выращивались в условиях культуры, периодически обновляемой свежей средой: А — при 28°; Б — при 35°; В — при 38°. 1 — рост в опыте при 28°; 2 — при 35°; 3 — при 38°.

при определенной температуре в течение некоторого периода времени, разбавлялись и во вновь полученных суспензиях, имеющих строго определенную оптическую плотность, определялась скорость фотосинтеза при различных температурах и в ряде случаев при различных интенсивностях освещения.

На рис. 3 приведены световые кривые фотосинтеза хлореллы с127 при ряде температур. Водоросли были предварительно выдержаны в течение 12—16 суток при температурах 28, 35 и 38° в условиях культуры, периодически обновляемой. У водорослей, выращиваемых при ниже оптимальной (28°) и оптимальной (35°) температурах, наиболее благоприятной для фотосинтеза в условиях сравнительно низкой интенсивности освещения оказалась температура 41°, в условиях высокой интенсивности освещения 38°. У водорослей, выращиваемых при 38°, оптимальная для

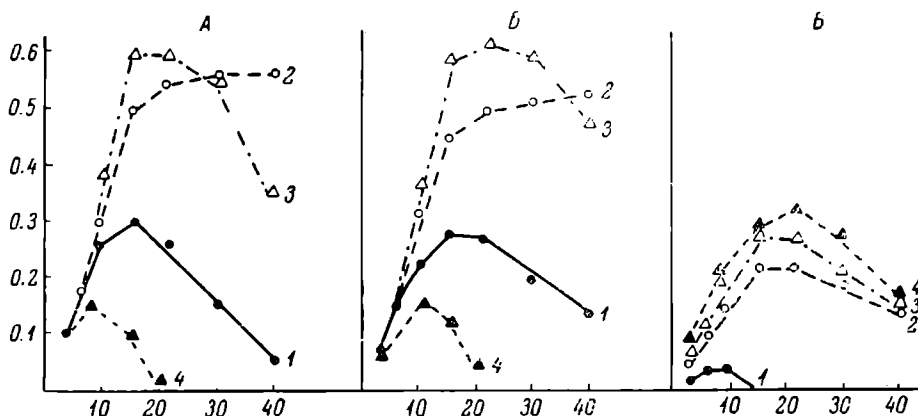


Рис. 3. Световые кривые фотосинтеза хлореллы с127 при разной температуре.

По оси абсцисс — интенсивность освещения, в тыс. лк; по оси ординат — скорость фотосинтеза, в мг O_2 на 1 л сухих водорослей в 1 час. До опыта водоросли росли в условиях культуры, периодически обновляемой свежей средой: А — при 28°; Б — при 35°; В — при 38°. 1 — фотосинтез при 28°; 2 — при 38°; 3 — при 41°; 4 — при 43°.

фотосинтеза температура была равна примерно 43°. Повышение точки температурного оптимума фотосинтеза указывает на приспособление водорослей к действию высоких температур.

Скорость фотосинтеза водорослей, выращенных при температуре 38°, значительно ниже скорости фотосинтеза водорослей, выращенных при более низких температурах. Это, очевидно, объясняется угнетением жизнедеятельности водорослей высокими температурами.

При сравнении характера световых кривых фотосинтеза при разных температурах выясняется, что температура оказывает влияние на скорость фотосинтеза как в условиях насыщающей интенсивности освещения, так и в условиях несколько более слабого освещения, причем у водорослей, находящихся в угнетенном состоянии (из-за повреждающего действия высокой температуры), это влияние сказывается даже в условиях такой слабой интенсивности освещения, как 3 тыс. лк.

Влияние температуры на скорость фотосинтеза при ненасыщающих интенсивностях освещения было отмечено рядом авторов. Так, Е. И. Рабинович (1953) считает, что зависимость скорости фотосинтеза от температуры в условиях ненасыщающей интенсивности света можно объяснить низким квантовым выходом фотосинтеза исследуемого объекта, являющимся значительно ниже максимально (потенциально) возможного. Вероятность такого объяснения подтверждается нашими данными: ослабление жизнедеятельности под влиянием высокой температуры, а вследствие

этого и снижение скорости фотосинтеза, а значит и его квантового выхода, приводит к резкой зависимости скорости фотосинтеза от температуры и при таких слабых интенсивностях освещения, при которых скорость фотосинтеза угнетенных водорослей не зависела от температуры.

На рис. 4 приводятся температурные кривые фотосинтеза, определяемого при 15 тыс. лк, т. е. в условиях освещения, насыщающего фотосинтез при температуре 28°. Водоросли предварительно выращивались в условиях культуры с возрастающей оптической плотностью при температурах 28, 35 и 38°, т. е. при температурах, ниже оптимальной, опти-

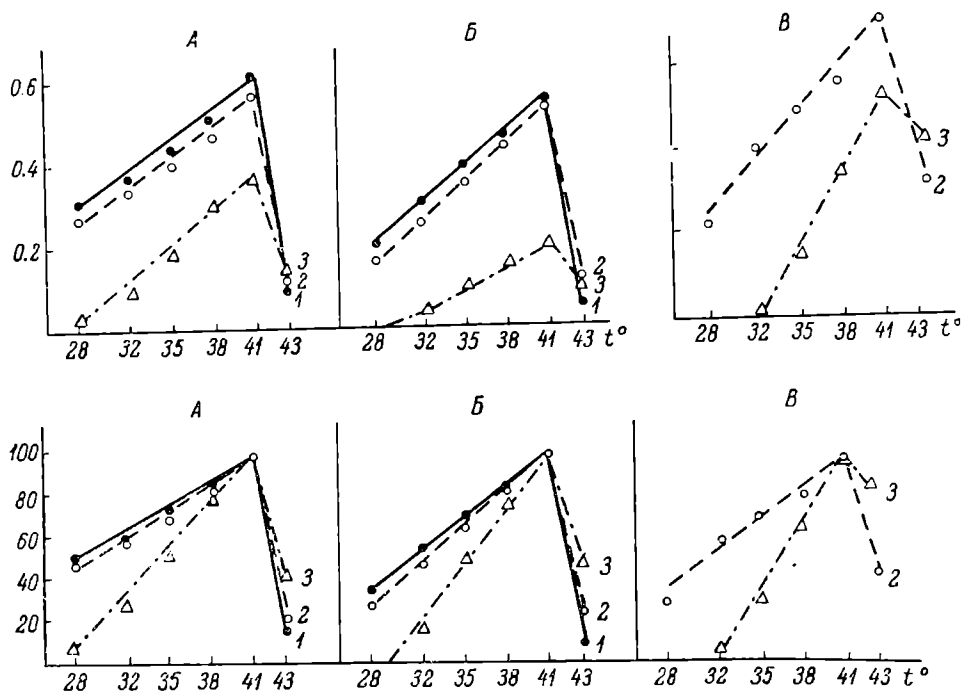


Рис. 4. Температурные кривые фотосинтеза хлореллы с127.

По оси абсцисс — температура, в °C; по оси ординат: вверх — скорость фотосинтеза, в мг O_2 на 1 мг сухих водорослей в 1 час, вниз — то же, в процентах от скорости фотосинтеза при оптимальной температуре. До опыта водоросли росли в условиях культуры с возрастающей оптической плотностью: А — 4 суток; Б — 6 суток; В — 9 суток. 1 — при 28°; 2 — при 35°; 3 — при 38°.

мальной и выше оптимальной. Культуры не обновлялись свежей средой и с течением времени в них, очевидно, накапливались продукты жизнедеятельности водорослей, угнетающие организмы (Pratt, 1943), что приводило к снижению скорости фотосинтеза. Выращивание водорослей при высоких температурах ведет к измельчению клеток (Далецкая и Чулановская, 1964), вследствие чего в суспензиях, имеющих одну и ту же оптическую плотность, может содержаться различное число клеток и сухого вещества водорослей. По-видимому, из-за этого скорости фотосинтеза водорослей, взятых из разных культур, могут быть различными.

Для лучшей иллюстрации полученного материала скорость фотосинтеза при различных температурах нами рассчитана в процентах от максимальной скорости фотосинтеза (взятой за 100%). Полученные значения скорости фотосинтеза в процентах от максимальной приведены на рис. 4.

Согласно полученным результатам, изменение температуры при выращивании водорослей с 28 до 35° не приводит к заметному изменению их отношения к температурам, лежащим в толерантной зоне температур,

по влияет на отношение водорослей к температурам, выше оптимальной, делая клетки более терморезистентными. Выращивание водорослей при температуре, выше оптимальной (38°), также ведет к повышению их резистентности к высоким температурам, однако резистентность клеток к действию пониженных температур снижается. При анализе температурных кривых скорости фотосинтеза водорослей, выращенных при 38° , довольно отчетливо обнаруживается тенденция водорослей к стенотермности.

На рис. 5 приводятся температурные кривые фотосинтеза хлореллы х63, выращиваемой в условиях культуры с возрастающей оптической плот-

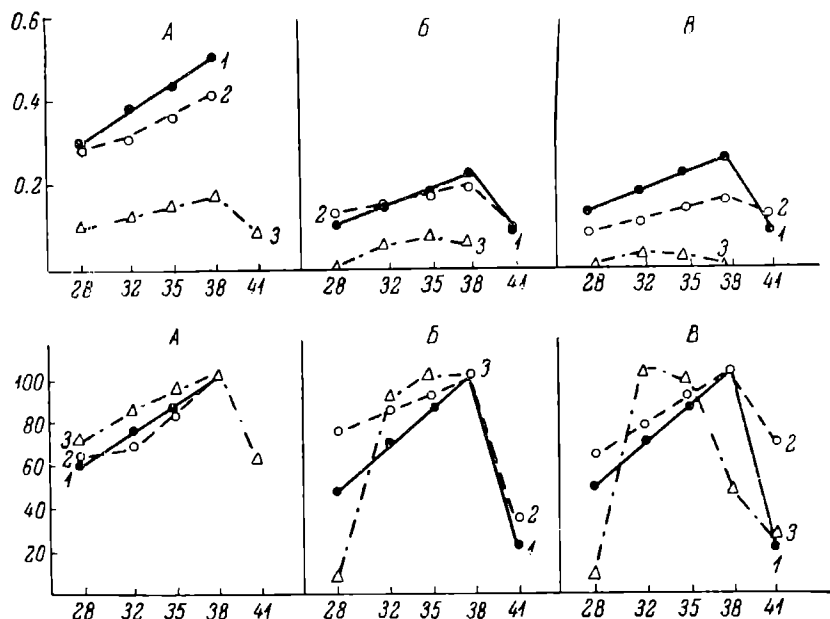


Рис. 5. Температурные кривые фотосинтеза хлореллы х63.

По оси абсцисс — температура, в $^{\circ}\text{C}$; по оси ординат:верху — скорость фотосинтеза в мг O_2 на 1 мг сухих водорослей в 1 час, внизу — то же, в процентах от скорости фотосинтеза при оптимальной температуре. До опыта водоросли росли в условиях культуры с возрастающей оптической плотностью: А — 3 суток; Б — 6 суток; В — 9 суток. 1 — при 28° ; 2 — при 32° ; 3 — при 35° .

постью при температурах, ниже оптимальных (28° , 32° и 35°). Скорость фотосинтеза определялась при 12 тыс. лк. С увеличением времени выращивания скорость фотосинтеза хлореллы х63 (как и в случае с хлореллой с127) снижалась, особенно у водорослей, выращиваемых при температуре, ниже оптимальной. Так же, как и при обработке данных предыдущего опыта, был подсчитан процент скорости фотосинтеза от максимальной скорости. Полученные относительные значения скорости фотосинтеза приводятся на рис. 5.

При изменении температуры выращивания с 28° до 32° оптимальная для фотосинтеза температура остается постоянной и равной 38° , но водоросли становятся более резистентными к температуре 41° . При повышении температуры выращивания до 35° происходит сдвиг точки температурного оптимума, но не в сторону высоких температур (как это можно было бы ожидать по аналогии с хлореллой с127), а в сторону более низких. Возможно, это было обязано резкому угнетению жизнедеятельности водорослей высокой температурой и последующему некоторому усилению их жизнедеятельности при пониженных температурах.

При исследовании последствий температуры на организм всегда следует иметь в виду, во-первых, зависимость точки температурного оптимума жизнедеятельности от длительности экспозиции и, во-вторых, легкую обратимость возможных изменений в степени термофильности и терморезистентности.

Скорость выделения клетками кислорода, или иначе скорость фотосинтеза, при выдерживании водорослей в условиях высоких температур сравнительно непродолжительное время свидетельствует о том, что оптимальная температура для их жизнедеятельности была довольно высокой: как правило, 41° для штамма с127, 38° для штамма х63. Выдерживая же водоросли в условиях высоких температур сравнительно длительное время и оценивая скорость процессов их жизнедеятельности по изменению биомассы, мы выяснили, что температурный оптимум жизнедеятельности является сравнительно невысоким: 35° для штамма с127, 34° для штамма х63.

Постгейт (1956) полагает, что угнетающее влияние на организмы температуры, несколько выше оптимальной, должно проявляться главным образом на сопряженности ферментных реакций с последующим отравлением белковых структур веществами, которые, не успевая перерабатываться организмом, накапливаются в результате деятельности ряда терморезистентных ферментов. Ю. Г. Молотковский (1961) считает, что наиболее важным и чувствительным звеном в цепи ферментных реакций, с точки зрения устойчивости организмов к высокой температуре, является окислительное фосфорилирование.

Из приводимого в работе графического материала видно, что если хлорелла с127 была способна хотя и с трудом адаптироваться к температуре, на 3° превышающей оптимальную, то хлорелла х63 была не способна адаптироваться к температуре, превышающей оптимальную всего лишь на 1° . Вызывает интерес и снижение терморезистентности хлореллы х63 с увеличением времени пребывания водорослей при температуре, выше оптимальной.

Способная адаптироваться к температуре, более высокой, чем оптимальная, хлорелла с127 была выделена из водоема (Нижнее Поволжье), температура воды в котором летом могла колебаться от 20 до 40° и выше; хлорелла х63, оказавшаяся неспособной к адаптации к температуре, выше оптимальной, была выделена из водоема, в котором температура воды летом колебалась от 15 до 20° и редко выше. В связи с отмеченными температурными условиями обитания можно допустить, что хлорелла с127 довольно часто находилась под влиянием высоких температур (вследствие чего, по-видимому, и был выработан соответствующий экотип хлореллы с малочувствительными к высокой температуре ферментными системами), в то время как хлорелла х63, по-видимому, уже длительное время не подвергалась влиянию температур, выходящих за пределы оптимальных.⁴

Скорость фотосинтеза водорослей, выращиваемых при температуре, несколько выше оптимальной, значительно ниже скорости фотосинтеза водорослей, выращиваемых при температурах, лежащих в толерантной зоне. Такое различие объясняется угнетением водорослей высокой температурой.

Длительное выращивание водорослей при температуре, выше оптимальной, особенно в условиях периодически обновляемой культуры, приводит к повышению температурного оптимума. Однако вследствие угне-

⁴ Мы полагаем (Трухин, 1963), что термофильные штаммы хлореллы, обитающие в озерах Кольского полуострова, занесены сюда из других мест обитания.

тенности состояния адаптируемых водорослей скорость их фотосинтеза при оптимальной температуре сравнительно низкая, значительно ниже скорости фотосинтеза (при оптимальной температуре) неадаптируемых водорослей.

Приводимый в работе экспериментальный материал свидетельствует об отсутствии последствий сравнительно низких температур на положение температурного оптимума. Согласно данным табл. 3, выдерживание хлореллы с127 при комнатной температуре (16—25°) в течение года не приводило к сдвигу температурного оптимума роста. Согласно данным Сорокина (Sorokin a. Myers, 1953; Sorokin a. Krauss, 1962), 9-летнее пребывание высокотермофильного штамма хлореллы в лабораторных условиях не сказалось на положении температурного оптимума, который как в 1953, так и в 1962 гг. оставался постоянным, равным 39—40°.

В литературе отмечается (Семихатова, 1960, и др.), что выдерживание водорослей при очень низких или высоких температурах ведет к изменению их резистентности к этим температурам. Наши данные также свидетельствуют об увеличении резистентности водорослей к высоким температурам в результате увеличения температуры выращивания.

В. Я. Александров и Н. Л. Фельдман (1958) отмечали, что при изменении температуры в пределах ее толерантной зоны устойчивость растений к высоким и низким температурам остается без изменения. В соответствии с этим следовало бы ожидать, что при выращивании водорослей изменение температуры в пределах ее толерантной зоны не должно было оказывать влияния на скорость фотосинтеза в условиях оптимальной и более низкой температур. Нашими опытами это положение не удалось подтвердить: при изменении температуры выращивания водорослей скорость их фотосинтеза, измеряемая при строго определенной температуре, не была одинаковой. Возможно, это было обусловлено различием в размерах клеток водорослей, выращиваемых при различной температуре, вследствие чего суспензии, имеющие одну и ту же оптическую плотность, могли различаться по скорости фотосинтеза, рассчитанного на единицу сухого веса.

ВЫВОДЫ

1. Под влиянием высоких температур, лежащих в толерантной зоне, терморезистентность водорослей увеличивается.

2. При выращивании в условиях температуры, выше оптимальной, у южного термофильного штамма хлореллы наблюдалось повышение точки температурного оптимума, в то время как у северного термофильного штамма этой водоросли положение температурного оптимума осталось прежним.

3. При оптимальной температуре скорость фотосинтеза водорослей, адаптируемых к высокой температуре, была значительно ниже скорости фотосинтеза неадаптируемых водорослей.

ЛИТЕРАТУРА

- Александров В. Я. и Н. Л. Фельдман. 1958. Исследование реактивного повышения устойчивости растительных клеток при действии нагрева. Бот. журн., т. 43, № 2.
- Далецкая И. А. и М. В. Чулановская. 1964. Влияние температуры на рост и фотосинтез хлореллы. Бот. журн., т. 49, № 8.
- Заленский О. В., О. А. Семихатова, В. Л. Вознесенский. 1955. Методы применения радиоактивного углерода C^{14} для изучения фотосинтеза. М.—Л.
- Лукницкая А. Ф. 1963. Влияние температуры содержания на теплоустойчивость некоторых водорослей. Цитология, т. 5, № 2.
- Лютва М. И. и Н. Л. Фельдман. 1960. Исследование способности к температурной адаптации у некоторых морских водорослей. Цитология, т. 2, № 6.

- Молотковский Ю. Г. 1961. Особенности обмена веществ растений в связи с их жароустойчивостью. Изв. АН СССР, сер. биол., № 2.
- Постгейт. 1956. Обсуждение доклада А. Клега и С. Джейкобса «Влияние внешних условий и других факторов на адаптацию термофильных бактерий». В кн.: Адаптация у микроорганизмов. Пер. с англ., М.
- Рабинович Е. 1953, 1959. Фотосинтез, тт. 2, 3. Пер. с англ., М.
- Рубенчик Л. И., В. А. Кордюм, З. В. Лазуркевич, С. И. Черных. 1961. Термофильный вариант хлореллы. Всесоюзн. совещ. по культив. однокл. водорослей (6—11 марта 1961 г.), Тез. докл. Л.
- Сабинин Д. А. 1955. Физиологические основы питания растений. М.
- Семихатова О. А. 1960. Последействие температуры на фотосинтез. Бот. журн., т. 45, № 10.
- Трухин Н. В. 1963. Сравнительная оценка приуроченности термофильных штаммов хлореллы и синецедсмуса к водоемам. Микробиология, т. XXXII, вып. 3.
- Фельдман Н. Л., И. Г. Завадская и М. И. Лютова, 1963. Исследование температурной устойчивости некоторых морских водорослей в природных условиях и в эксперименте. Цитология, т. 5, № 2.
- Harder R. 1925. Über die Assimilation von Kälte- und Wärmeindividuen der gleichen Pflanzen Spezies. Jahrb. wiss. Bot., Bd. 64, H. 1.
- Kok B. a. S. L. P. Oorschot. 1954. Improved yields in algae mass cultures. Acta bot. Neerland., vol. 3, № 4.
- Lampe H. 1935. Die Temperatureinstellung des Stoffgewinns bei Meeresalgen als plasmatische Anpassung. Protoplasma, Bd. 23, H. 1.
- Moysc A., M. D. Couderc et J. Carnier. 1957. L'influence de la temperature sur la croissance et la photosynthese d'Oscillatoria subbrevis (Cyanophycée). Rev. cytolog. et. biol. Végét., vol. 18, № 3.
- Pratt R. 1943. Studies on *Chlorella vulgaris*. 7. Influence of the age of the culture on the rates of photosynthesis and respiration. Amer. J. Bot., vol. 30, № 6.
- Sorokin C. a. J. Myers. 1953. A high-temperature strain of *Chlorella*. Science, vol. 117, № 3039.
- Sorokin C. a. R. W. Krauss. 1962. Effect of temperature and illuminance on *Chlorella* growth uncoupled from cell division. Plant Physiol., vol. 37, № 1.
-

ФЛОРА ИВАНЬКОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Строительство гидростанций и зарегулирование Волги на всем ее протяжении резко изменило ландшафт близлежащих районов. В первую очередь при создании гидроузлов исчезает пойма реки и изменяются очертания ее долины. В результате затопления поймы и надпойменных террас погибает вся существовавшая там наземная растительность. Одновременно по берегам каскада волжских водохранилищ возникает совершенно «новый и качественно своеобразный ландшафтный элемент — зона временного затопления. Под ней мы понимаем прибрежную зону, расположенную между отметками уровня при нормальном подпорном горизонте и его максимальном зимнем падении, которая вследствие колебания уровня воды в водохранилищах в то или иное время года остается незатопленной. В мелководной полосе этой зоны, имеющей некоторые черты сходства и с поймой реки, и с литоралью естественных водоемов, происходит процесс формирования новой, до сих пор не встречавшейся флоры. Специфичность зоны временного затопления, занимающей огромные пространства, вызывает необходимость всестороннего изучения ее растительного покрова.

Общеизвестно, что пойменная флора Волги изучена хорошо, давно установлены экологические группы растений, наиболее приспособившиеся к условиям поемности, выявлена зависимость состава флоры поймы реки от флоры ее бассейна и т. д. (Шенников, 1930; Крюгер, 1947; Марков, 1955). Также довольно полно изучена флора ряда естественных водоемов средней полосы европейской части Союза. Исследование же флоры зоны временного затопления волжских водохранилищ только начинается.

Сводку по флоре первых лет создания одного из крупнейших водохранилищ Волги — Рыбинского — мы находим в работе В. К. Богачева (1956). Автор приводит подробный список видов, зарегистрированных им в годы становления растительного покрова литорали этого водоема. Флоре этого же водохранилища посвящен один из разделов статьи А. П. Белавской и Т. Н. Кутовой (1966), опубликованной в настоящем сборнике. В последние годы вышла интересная флористическая работа В. Н. Тихомирова (1963), в которой дается подробный аннотированный список видов одного из старейших водохранилищ канала им. Москвы — Учинского.

Флора зоны временного затопления Иваньковского водохранилища изучалась нами в 1957—1962 гг. одновременно с исследованием растительности. Иваньковское водохранилище существует уже более 27 лет. Стабильный летний режим уровня способствовал созданию в его литоральной зоне сформированного растительного покрова. Сообщества макрофитов приурочены к определенным биотопам и располагаются на поперечном

профиле берега хорошо выраженными поясами. Хотя изучение растительности этого водоема началось с первого года его создания, однако подробных флористических сборов до сих пор не проводилось. В работах Ю. Д. Шмелевой (1954), А. В. Калининой (1945) и А. А. Потапова (1954, 1960) основное внимание уделяется процессу зарастания мелководий водохранилища.

Сведения по морфометрии этого водоема можно получить в работах Д. А. Ласточкина (1939), Б. М. Себенцова, Д. И. Биск и Е. В. Мейснер (1940) и А. В. Гавемана (1955). Гидрологический режим изучали Н. В. Буторин (1959) и Н. А. Зимина (1959). Процесс заиления водохранилища освещен в работах Л. Л. Россолимо (1950), А. А. Потапова (1954, 1960) и В. П. Курдина (1961а, 1961б). Наиболее полные данные о гидрохимическом режиме приведены в работах Н. А. Трифионовой (1960, 1961).

Для выявления флористического состава зоны временного затопления были использованы наши гербарные сборы и полевые записи. Сведения о распространении видов в литорали водохранилищ, их встречаемости и участия в сложении растительного покрова приводятся на основании непосредственных наблюдений. Точное местонахождение указывается лишь для редких видов и для растений, впервые обнаруженных в Калининской области. Необходимо отметить, что при составлении списка видов мы не учитывали растения зоны подтопления, отмечая лишь виды, развивающиеся довольно продолжительное время в условиях обводнения. В списке виды расположены по системе, принятой в издании «Флора средней полосы европейской части СССР» П. Ф. Маевского (1954). Видовое наименование растений дается также по этому изданию. Синонимы приводятся только важнейшие.

ВИДОВОЙ СОСТАВ ФЛОРЫ

Equisetaceae — Хвощевые

Equisetum palustre L. — Хвощ болотный. Довольно редкий на водохранилище вид. Единично встречается в крупноосочниках и на разнотравно-злаковых лугах по границе зоны затопления, в зоне подтопления — рассеянно. На вновь созданных водохранилищах обилие этого вида значительно выше, но и там он не создает сколько-нибудь значительных скоплений.

Equisetum fluviatile L. (*E. limosum* L., *E. heleocharis* Ehrh.) — Хвощ приречный. Самое обыкновенное на Иваньковском водохранилище растение. Распространен повсеместно. Образует сплошные заросли по верховьям заливов и по заросшим заболоченным межкостровным протокам. Предпочитает илистые грунты с большим содержанием органических веществ, но встречается и на песках в виде разреженных угнетенных зарослей (рис. 1). Глубина произрастания от 0 до 120 см. На обсохших участках обычно входит в состав крупноосочников и сообществ манника водяного. Тяготеет к глубинам в 40—60 см, на которых создает мощные односоставные заросли. На глубинах 100—120 см отдельными побегами входит в состав зарослей телореза. Хвощ приречный является одним из основных сплавинообразователей. Хвощевые и хвощево-вахтовые сплавины довольно часто можно встретить на мелководьях описываемого водоема.

Массовое распространение хвоща началось в последние годы. В первые годы создания водохранилища заросли хвоща занимали незначительные площади. В настоящее время на водохранилище происходит процесс

еснения хвощом манника водяного, тростника обыкновенного и воздушно-водных растений.

Расширяются заросли хвоща и на Угличском водохранилище. На волжских водохранилищах хвощ приречный встречается довольно. Лишь в 1963 г. в верховьях Костромского расширения Горького водохранилища и в верховьях Куйбышевского по затопле-

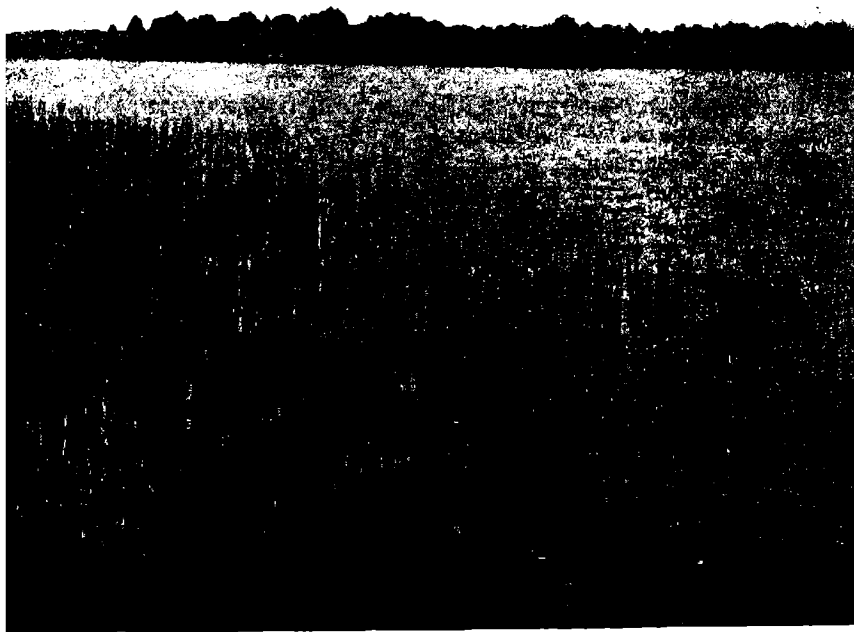


Рис. 1. Заросли хвоща приречного на песчаных грунтах.

менным кустарникам началось расселение этого вида и вытеснение новодных широколиственных растений (стрелолиста, ежеголовники).

Polypodiaceae — Многоножковые

Matteuccia struthiopteris (L.) Todaro — Страусник обыкновенный. Встречается редко по ольховым лесам, расположенным в верховьях залива. Растет лишь на участках, к июлю освобождающихся от воды, но в течение лета достаточно увлажненных. В зоне временного затопления водохранилищ не обнаружен.

Ranunculaceae — Лютиковые

Zalthea palustris L. — Калужница болотная. Обыкновенный на водохранилище вид. Его единичные экземпляры отмечены в сообществе стрелолиста, хвоща приречного, крупноосочника, в ольховых тощах. Иногда заходит в воду до 7 см. Предпочитает глубины от 0 до 1 м. Также обычна калужница и на других водохранилищах, однако на

созданных водоемах встречается лишь по затопленным лугам, там, где она была и раньше.

Ranunculus circinnatus Sibth. — Лютик жестколистный. Встречается довольно часто. В местах затишья образует иногда односоставные сообщества, обычно же в виде единичных экземпляров, растет в ассоциации урути, рдеста пронзеннолистного, стрелолиста, хвоща, кувшинки и манника. Растет на глубине 80—100 см. Предельная глубина распространения 200 см. Отмечен и на обсыхающих участках.

На Угличском и местами на Рыбинском водохранилищах этот вид имеет большее распространение. Его сообщества заполняют нацело некоторые заливы Угличского водохранилища. Довольно часто встречался лютик в первые годы на Горьковском и в верховьях Куйбышевского водохранилищ, но заметной роли в зарастании их прибрежий не играл.

Ranunculus Kauffmannii Clerc — Лютик Кауфмана. Редкий вид. Отмечен в верховьях заливов в сообществах урути и кувшинки. Имеется в районе Дарвинского заповедника Рыбинского водохранилища.

Ranunculus divaricatus Schrank — Лютик расходящийся. Как и предыдущий вид, очень редок. Был найден в 1957 г. в Новосельском заливе, но в последующие годы не обнаружен. Отмечен для Горьковского и Рыбинского водохранилищ.

Ranunculus sceleratus L. — Лютик ядовитый. Встречается рассеянно, по границе зоны затопления, иногда в воде до 10 см глубины, в крупноосочниках, лугах, зарослях хвоща и манника. Известен также на Угличском, но значительно шире распространен на Рыбинском и Горьковском водохранилищах. Вид более типичный для зоны подтопления.

Ranunculus lingua L. — Лютик длиннолистный. Встречается рассеянно, в сообществах хвоща, манника, тростника и в крупноосочниках, на илистом и торфянистом грунте, заходя в воду до 60 см. Растет только по сильно заболоченным участкам, совершенно не подверженным волнению — верховьям заливов, заросшим межостровным протокам, на сплавинах. Отмечен в тех же условиях на Угличском водохранилище. В первых этапах зарастания искусственных водоемов этот вид участия не принимает.

Ranunculus flammula L. — Лютик жгучий. Изредка наблюдается по границе зоны затопления, в подтопленных лугах, заходит в крупноосочники. Такое же распространение имеет на других верхневолжских водохранилищах.

Ranunculus reptans L. — Лютик стелющийся, *R. repens* L. — Л. ползучий и *R. acer* L. — Л. едкий. Имеют распространение, сходное с предыдущим видом. Все они не характерны для зоны временного затопления, встречаются спорадически, заходя из зоны подтопления. Нескольким большее распространение имеет лютик ползучий, особенно по нарушенным участкам. Обычен на мелководьях Рыбинского водохранилища. Принимает участие в зарастании литорали вновь созданных волжских водоемов.

Thalictrum lucidum L. — Василистник светлый, *T. flavum* L. — В. желтый и *T. simplex* L. — В. простой. Все три василистника редко встречаются в зоне временного затопления. Эти виды растут в зоне подтопления, и лишь некоторые их экземпляры переносят режим ежегодного обводнения.

Ceratophyllaceae — Роголистные

Ceratophyllum demersum L. — Роголистник темно-зеленый. Встречается в верховьях заливов среди зарослей других погруженных и воздушно-водных растений. Тяготеет к глубинам 100—120 см. Все отмеченные экземпляры были прикреплены ко дну. Большого обилия достигал в первые годы создания искусственного водоема. В настоящее время шире

распространен на Угличском водохранилище, значительного обилия достигает по затопленным лесам Горьковского и Рыбинского водохранилищ. В верховьях Куйбышевского и Волгоградского водохранилищ среди затопленных пойменных кустарников встречаются сплошные пояса роголистника.

Nymphaea — Кувшинковые

Nymphaea candida Presl — Кувшинка чисто-белая. Обычный на Ивановском водохранилище вид. Развивается по заливам, межостровным протокам, на грунтах с высоким процентом органических веществ. Встречается иногда и на открытых участках Шошинского плеса, но лишь одиночными экземплярами — в зарослях других растений. Растет преимущественно на глубинах 150—170 см. Образует самостоятельные сооб-



Рис. 2. Сообщества кувшинки чисто-белой в верховьях залива.

щества, а также встречается как сопутствующий вид в ассоциациях манника, хвоща, урути, стрелолиста и рдестов. Широкое распространение на водохранилище получила кувшинка лишь в последние годы. Первые крупные ее заросли были найдены в Новосельском заливе Ивановского плеса. За последние 6 лет она равномерно расселилась по заливам всего водоема (рис. 2). Но на некоторых участках, например в том же Новосельском заливе, кувшинка уже вытесняется телорезом (рис. 3).

На Угличском водохранилище этот вид только начал расселяться и не достиг еще массового распространения. По рекам, впадающим в Рыбинское водохранилище, также начинают появляться заросли этого растения. Пока они тяготеют к зоне выклинивания подпора, где меньше сказываются годовые колебания уровня, характерные для этого водоема. На вновь созданных волжских водохранилищах кувшинка практически отсутствует. Лишь на шестом году существования Горьковского и Куйбышевского водохранилищ в некоторых заливах по рекам были встречены ее одиночные экземпляры. Отсутствие кувшинки в первые годы становления искусственных водоемов объясняется, вероятно, неблагоприятными трофическими условиями. По данным А. А. Потапова (1960), этот вид растет на грунтах с повышенным содержанием органических веществ.

Nuphar luteum (L.) Smith — Кубышка желтая. Встречается значительно реже, чем предыдущий вид. Тяготеет к верховьям заливов, растет неширокой полосой по руслу впадающих ручьев. Иногда ее одиночные экземпляры и небольшие группы можно встретить на глубинах 100–160 см среди зарослей хвоща, кувшинки, урути и камыша озерного. За метного расселения этого вида не наблюдается. На других водохранилищах он также не имеет широкого распространения, а на вновь созданных вообще отсутствует.



Рис. 3. Вытеснение сообщества кувшинки телорезом алоэвидным.

Saxifragaceae — Камнеломковые

Saxifraga hirculus L. — Камнеломка болотная. Вид редкий на водохранилище. Найден только на реках Шоше и Ламе.

Chrysosplenium alternifolium L. — Селезеночник очереднолистный. Обыкновенное растение, произрастающее на обрывистых берегах волжского плеса, по впадающим ручьям, на границе зоны затопления. Такое же распространение имеет и на других продолжительно существующих водохранилищах.

Parnassia palustris L. — Белозор болотный. Встречается по крупно-осочникам и лугам, заходя в воду до 5 см. Найден на Угличском и Горьковском водохранилищах.

Grossulariaceae — Крыжовниковые

Ribes nigrum L. — Смородина черная. Довольно обыкновенна по ольховым лесам и ивнякам зоны подтопления, иногда заходит в зону временного затопления. Часто разрастается бордюром по меженному урезу воды. Обильна в верховьях Шошинского плеса. На вновь созданных водохранилищах отсутствует.

Rosaceae — Розоцветные

Potentilla anserina L. — Лапчатка гусиная. Встречается довольно часто на нарушенных местах и сырых лугах по границе зоны затопления, иногда заходит в воду. Значительно шире распространена в первые годы существования водохранилищ, в основном по обнаженным грунтам.

Potentilla erecta (L.) Rausch. — Лапчатка прямостоячая. Встречается редко, по ивнякам и крупноосочникам. Продолжительного затопления не переносит.

Comarum palustre L. — Сабельник болотный. Изредка встречается по верховьям заливов, заросшим заболоченным мелководьям, на болотах по р. Инюхе. Больших скоплений не образует, но участвует в создании вахтовых, хвощевых и тростниковых сплавин. Рассеянно встречается в ассоциациях хвоща приречного и осоки острой, заходя в воду до 40 см. В первые годы зарастания сохраняется на прежних местообитаниях, но заметного участия в создании нового растительного покрова не принимает. Появление сабельника знаменует заболачивание побережий искусственного водоема.

Geum rivale L. — Гравилат речной. Встречается изредка в осочниках и ивниках зоны затопления, заходя сюда из полосы подтопления.

Filipendula ulmaria (L.) Maxim. — Таволга вязолистная. Встречается рассеянно по осочникам и ивнякам, заходя в воду до 10 см глубины. Подобное же распространение имеет на других продолжительно существующих водохранилищах.

Padus racemosa (Lam.) Gilib. — Черемуха обыкновенная. В зоне затопления встречается редко, преимущественно по верховьям заливов, по ручьям и рекам, а также в верховьях Шошинского плеса.

Rapilionaceae — Мотыльковые

Trifolium repens L. — Клевер ползучий, *T. pratense* L. — К. луговой, *Vicia cracca* L. — Горошек мышиный, *Lathyrus pratensis* L. — Чина луговая и *L. palustris* L. — Ч. болотная. Все эти виды встречаются изредка по осочникам зоны затопления, но длительное обводнение переносит плохо. На вновь созданных водохранилищах при затоплении лугов клевера выпадают уже на второй год. Несколько лучше переносит затопление чина, но и она не встречается глубже 10 см.

Fagaceae — Буковые

Quercus robur L. — Дуб обыкновенный. Отмечен в пределах зоны затопления лишь в верховьях Шошинского плеса, где образует пойменные дубравы, несколько заходящие за границу затопления. В обводненном состоянии находится до июля. На Куйбышевском и Горьковском водохранилищах частично сохранился по границе зоны затопления.

Betulaceae — Березовые

Betula pendula Roth — Береза повислая и *Betula pubescens* Ehrh. — Береза пушистая. Оба вида растут в зоне подтопления, образуют вторичные леса на месте ельников, сведенных при подготовке ложа водохранилища. В зону затопления заходят редко. Отдельные особи встречаются среди ивняков. Вообще древесная растительность, за исключением ивы, ольхи, не характерна для зоны временного затопления водохранилищ, а развивается выше меженного уровня.

Alnus glutinosa (L.) Gaertn. — Ольха клейкая. Встречается изредка по верховьям заливов с притоками. Растет на месте сведенных ельников. К настоящему времени ольховые топи окаймляют некоторые заливы Иваньковского плеса.

Alnus incana (L.) Moench — Ольха серая. Во многих местах входит в состав вторичных лесов зоны подтопления, заходя иногда в зону временного затопления.

Urticaceae — Крапивные

Urtica dioica L. — Крапива двудомная. Редко, по ольшаникам зоны затопления. В зарастании вновь созданных водохранилищ не участвует, встречается лишь по затопленным селам, где была и раньше.

Salicaceae — Ивовые

Детально ивы Иваньковского водохранилища не были обследованы. Их заросли встречаются вдоль руслового участка Волжского плеса, окаймляя его берега, в верховьях Шошинского плеса (рис. 4) и по поло-



Рис. 4. Ивняки в верховьях Шошинского плеса.

гим берегам островов всех плесов. В настоящее время на проточных участках ивняки продолжают распространяться, вытесняя крупноосочники и другие сообщества прибрежных растений. По заболоченным местам ивы замещаются ольхой. Ивняки на вновь созданных водохранилищах появляются на второй год после создания и быстро разрастаются, захватывая преимущественно прирусловые участки. В литорали Иваньковского водохранилища отмечены *Salix triandra* L. — Ива трехтычинковая, *S. alba* L. — И. белая, *S. pentandra* L. — И. пятитычинковая, *S. acutifolia* Willd. — И. остролистная, *S. rossica* Nas. — И. русская, *S. nigricans* Smith — И. чернеющая, *S. aurita* L. — И. ушастая, *S. cinerea* L. — И. пепельная.

Populus tremula L. — Осина. Преимущественно в зоне подтопления и по границе зоны затопления. Иногда заходит в зону временного затопления.

Polygonaceae — Гречишные

Rumex maritimus L. — Щавель приморский. Встречается редко, по осочникам, лугам, прибрежным зарослям. Такое же распространение имеет на Угличском водохранилище. Широко распространен сейчас на Куйбышевском и Волгоградском водохранилищах, где совместно с *R. crispus* L. занимает большие площади обнаженных мелководий.

Rumex confertus Willd. — Щавель густой. Обычен для лугов и крупноосочников. Известен с первых лет создания водохранилищ.

Rumex aquaticus L. — Щавель водный. Встречается довольно редко, по осинникам, ольшаникам и осочникам по границе зоны затопления.

Rumex crispus L. — Щавель курчавый. Изредка наблюдается в тех же условиях, что и щавель приморский. Обычен для Куйбышевского и Волгоградского водохранилищ.

Polygonum amphibium L. — Горец земноводный. Один из массовых видов с широкой экологической амплитудой. Растет как на рано обсыхающих участках, так и на глубинах до 2 м. Встречается в составе зарослей воздушно-водных растений, иногда образует самостоятельные сообщества, которые занимают значительные площади открытой поверхности Шосинского плеса. На Угличском водохранилище встречается реже. Распространен на Рыбинском, где благодаря своим земноводным свойствам хорошо переносит резкие колебания уровня. При создании новых водохранилищ хорошо переносит глубинное затопление и в первые годы постоянно присутствует в зарастающей литоральной зоне. На Куйбышевском и Волгоградском водохранилищах отдельные побеги горца поднимались до водной поверхности с 10-метровой глубины и цвели, а на участке глубиной 7 м образовывали разреженные заросли. На Куйбышевском водохранилище с 20-метровой глубины были извлечены тралом этиолированные побеги горца, вытянувшиеся более 14 м в длину, но так и не достигшие водной поверхности.

Polygonum persicaria L. — Горец почечуйный и *Polygonum scabrum* Moench — Г. шероховатый. Встречаются редко, по нарушенным участкам, в зарослях осоки и хвоща приречного, заходя в воду до 5 см глубины. Значительно чаще встречаются на Угличском и Рыбинском водохранилищах. На последнем в маловодные годы являются одними из основных ценообразователей. Оба вида постоянно входят в состав зарослей сорняков литорали вновь созданных водоемов.

Polygonum hydropiper L. — Горец перечный, водяной перец и *Polygonum minus* Huds. — Г. малый. Рассеянно растут по осочникам, на лугах в сообществах манника водяного, заходя в воду до 10 см глубины. Переносят затопление в течение всего лета. Подобное же распространение имеют на других водохранилищах. Участвуют в зарастании прибрежий вновь созданных водохранилищ, но сколько-нибудь значительных зарослей не образуют.

Caryophyllaceae — Гвоздичные

Malachium aquaticum (L.) Fries — Мягковолосник водный. Изредка встречается по лугам и осочникам, иногда в воде до 10 см глубины. Сборы с других водохранилищ отсутствуют.

Stellaria graminea L. — Звездчатка злаковидная, *S. palustris* Retz. — З. болотная, *S. crassifolia* Ehrh. — З. толстолистная. Все три вида изредка встречаются на границе зоны временного затопления, несколько заходя в воду, по крупноосочникам, сообществам манника, хвоща, зарослям растений — амфибий.

Geraniaceae — Гераниевые

Geranium pratense L. — Гера́нь луговая, *G. palustre* L. — Г. болотная. Довольно часто встречаются в зоне подтопления по прибрежным лесам и лугам, очень редко в зоне затопления.

Balsaminaceae — Бальзаминовые

Impatiens noli-tangere L. — Недотрога обыкновенная. Редко встречается по вторичным лесам, на возвышенных участках, где растет единичными экземплярами.

Tiliaceae — Липовые

Tilia cordata Mill. — Липа мелколистная. В зоне временного затопления встречается очень редко. Длительного обводнения не переносит.

Rhamnaceae — Крушинные

Frangula alnus Mill. — Крушина ломкая. Изредка растет в прибрежных кустарниках и березняках. Способна расти на участках, обводненных до середины лета.

Elatinaceae — Повойничковые

Elatine hydropiper L. — Повойничек водяной перец. Редко растет в сообществах хвоща приречного. Возможно, встречаются и другие виды повойничка, которые были пропущены вследствие недостаточно полных сборов.

Violaceae — Фиалковые

Viola palustris L. — Фиалка болотная. Встречена весной 1957 г. в верховьях Шошинского плеса на заливных лугах. В последующие годы в сборах отсутствовала.]

Cruciferae — Крестоцветные

Rorippa islandica (Oeder) Borb. (*R. palustris* Bess.) — Жерушник исландский, или болотный. Встречается редко и только на границе зоны временного затопления, чаще — на Рыбинском, Горьковском и Куйбышевском водохранилищах, где иногда доминирует в зарослях сорняков.

Rorippa amphibia (L.) Bess. — Жерушник земноводный. Обычный для водохранилища вид, встречающийся на илистых заболоченных участках. Тяготеет к глубинам 30—40 см. Предельная глубина распространения 100 см. Местами образует скопления, но чаще отмечен единичными экземплярами в сообществах хвоща приречного, поручейника, манника водяного и омежника. Участвует в сплавинообразовании. Встречается на Угличском и Рыбинском водохранилищах, где местами также образует заросли. На вновь созданных водоемах встречается очень редко.

Cardamine pratensis L. — Сердечник луговой и *C. amara* L. — С. горький. Оба вида изредка произрастают по лугам и крупноосочникам, заходя в воду до 10—15 см.

Aristolochiaceae — Кирказоновые

Aristolochia clematitis L. — Кирказон обыкновенный. Собран на нарушенных участках и на дамбах. Хорошо переносит временное затопление.

Lythraceae — Дербенниковые

Peplis portula L. — Бутерлак портулаковый. Редко встречается на границе затопления по участкам, свободным от другой растительности. Большого обилия обычно достигает в первые годы существования водохранилищ.

Lythrum salicaria L. — Дербенник иволистный. Довольно часто встречается в верхней зоне затопления, по осочникам, сообществам манника и хвоща, заходя в воду на глубину до 60 см. Больших скоплений не образует, а встречается рассеянно в фитоценозах других растений. Такое же распространение имеет на Угличском водохранилище. На вновь созданных водохранилищах наряду с дербенником прутовидным является одним из наиболее распространенных растений. В зоне временного затопления оба вида образуют густые заросли. Иногда в большом обилии входят в состав рогозников.

Onagraceae — Кипрейные

Epilobium hirsutum L. — Кипрей мохнатый, *E. palustre* L. — К. болотный, *E. parviflorum* (Schreb.) DC. — К. мелкоцветковый, *E. roseum* (Schreb.) Pers. — К. розовый. Все виды кипрея изредка встречаются на границе зоны затопления в крупноосочниках, сообществах манника, иногда несколько заходят в воду, но большей частью растут на сильно увлажненных участках. На вновь созданных водохранилищах местами образуют сплошные заросли, но это в основном временные группировки, существующие не более двух лет.

Oenothera biennis L. — Ослиник двулетний. Был найден на обрывистых берегах Волжского плеса на затопляемых весной участках. Ранее для Калининской области не указывался. В зарастании литоральной зоны других водохранилищ никакого участия не принимает.

Trapa — Рогульниковые

Trapa natans L. — Рогульник плавающий, водяной орех, чилим. Был собран в 1957 г. в Новосельском заливе, в сообществе кувшинки чисто-белой. Вероятно, заносный, т. к. в последующие годы не был обнаружен. Отсутствует и на других водохранилищах.

Haloragaceae — Сланоягодниковые

Myriophyllum verticillatum L. — Уруть мутовчатая. Встречается редко единичными экземплярами в зарослях хвоща, стрелолиста, рдестов. Растет на глубине 75—100 см.

Myriophyllum spicatum L. — Уруть колосистая. В 1957 г. была одним из наиболее распространенных погруженных видов, занимая все заливы, протоки и защищенные мелководья. К настоящему времени она стала менее обильной, однако по-прежнему является распространенным, постоянно встречающимся видом. Заходит в воду на глубину 120—180 см, при этом предельная глубина 200 см. На глубинах 50—80 см встречается единичными экземплярами в составе других ассоциаций. В процессе сукцессий сообщества урути вытесняли из заливов рдесты, в настоящее время уруть сменяется кувшинками и телорезом. Обычна для Угличского водохранилища, встречается в затопленных отмерших лесах на Рыбинском водохранилище. На вновь созданных волжских водоемах растет редко.

Callitrichaceae — Болотниковые

Callitriche hermaphrodita Juslen emend. Schinz et Thell (*C. autumnalis* L. emend. Wahlb.) — Болотник обоеполый. Вид, редкий на водохранилище, больших скоплений не образует. Встречается одиночно в зарослях манника и стрелолиста.

Callitriche palustris L. emend. Druce (*C. verna* L. emend. Loennr.) — Болотник обыкновенный. Как и предыдущий вид, редко встречается на Ивановском водохранилище. Зарегистрирован в Обуховском и Харинском заливах в зарослях стрелолиста и горца земноводного, где в некоторые годы достигает большого обилия. Оба вида болотника значительно чаще встречаются на Угличском, Рыбинском и Горьковском водохранилищах, но преимущественно по притокам с более прозрачной водой.

Hippuridaceae — Хвостниковые

Hippuris vulgaris L. — Хвостник обыкновенный, водяная сосенка. Сравнительно редко встречающийся вид. Растет на глубине 10—30 см в зарослях хвоща, урути и манника наплывающего. Также редко встречается и на других водохранилищах.

Umbelliferae — Зонтичные

Cicuta virosa L. — Вех ядовитый. Вид, умеренно распространенный на мелководьях водохранилища. Одиночными экземплярами встречается в зарослях осоки острой, манника, тростника, на затопленных пнях. Глубина произрастания до 70 см. В первые годы существования водохранилища имел большее распространение. Встречается на мелководьях Горьковского водохранилища, где иногда образует сплошные заросли. В Угличском и Рыбинском водохранилищах редок.

Sium latifolium L. — Поручейник широколистный. Одно из самых обыкновенных растений водохранилища. Самостоятельных группировок не создает, но встречается повсеместно. Его одиночные экземпляры постоянно присутствуют в ассоциациях прибрежно-водных растений. Растет в воде на глубине до 100 см. Предпочитает илистые грунты и глубины 40—60 см. Отмечен на водохранилище с первых лет. Также обычен для Угличского и Рыбинского водоемов. На вновь созданных водохранилищах встречается редко.

Oenanthe aquatica (L.) Poir. — Омежник водный. Довольно распространенный вид, местами образующий значительные скопления. Но обилие этого растения колеблется по годам. В некоторые годы он совсем исчезает, в другие — его побеги постоянно возвышаются над зарослями погруженных растений. Известен на водохранилище с первых лет. На вновь созданных водоемах достигает большого обилия, где растет по защищенным от волнения участкам на глубинах до 120 см. Часто поселяется на сплавилах.

Peucedanum palustre (L.) Moench — Горичник болотный. Изредка встречается по лугам, ивнякам и осочникам, очень редко заходя в воду. Обычен для зоны подтопления.

Primulaceae — Первоцветные

Hottonia palustris L. — Турча болотная. Встречается изредка по верховьям заливов на заболоченных участках, в ольшаниках, зарослях хвоща и на р. Орше в крупноосочниках. Заходит в воду до 40 см глубины. На водохранилищах появляется в период их заболачивания, поэтому на молодых водоемах отсутствует.

Lysimachia nummularia L. — Вербейник монетчатый, луговой чай. Один из обыкновенных видов верхней зоны затопления. Часто встречается в сообществах манника, вейника, тростника, в осочниках. Заходит в воду на глубину до 20 см. Хорошо переносит затопление. На вновь созданных водохранилищах в первые годы образует целые «подводные луга», нормально развиваясь под водой. На старых водохранилищах больших скоплений не образует, но рассеянно встречается в придонном ярусе указанных ассоциаций.

Lysimachia vulgaris L. — Вербейник обыкновенный. Повсеместно встречающийся вид, хотя самостоятельных сообществ не создает, но постоянно присутствует в фитоценозах воздушно-водных растений. Также обычен и на вновь созданных волжских водохранилищах. Глубина распространения до 40 см.

Naumburgia thyrsiflora (L.) Reichb. — Наумбургия кистецветная. Для заболоченных участков водохранилища обычное растение. Встречается в сообществах хвоща, манника и крупноосочника. Постоянно присутствует на сплавинах. Массовых зарослей не образует. Может расти на глубинах до 60 см, но чаще обитает на глубине 20—40 см. На Угличском водохранилище менее распространена. На первых стадиях зарастания литорали вновь созданных водохранилищ не отмечена.

Menyanthaceae — Вахтовые

Menyanthes trifoliata L. — Вахта трилистная. Встречается лишь на сильно заболоченных, заросших участках межостровных мелководий и верховий заливов, участвует в сплавинообразовании. В таких же условиях отмечена на Угличском и Горьковском водохранилищах.

Solanaceae — Пасленовые

Solanum dulcamara L. — Паслен сладко-горький. Довольно часто растет по ивнякам, ольшаникам, крупноосочникам в верхней зоне затопления. На вновь созданных водохранилищах встречается очень редко.

Scrophulariaceae — Норичниковые

Scrophularia nodosa L. — Норичник шишковатый. Изредка встречается по ивнякам и осочникам в верхней зоне затопления. В зарастании вновь созданных водохранилищ никакой роли не играет.

Limosella aquatica L. — Лужайник водный. Изредка растет по заливам на илистой почве. Больших скоплений не образует. Глубинное распространение до 20 см. Значительно чаще встречается на Горьковском и Куйбышевском водохранилищах, где на оголенных луговых почвах совместно с *Eleocharis acicularis* (L.) Roem. et Schult. образует сплошные ковры.

Veronica longifolia L. — Вероника длиннолистная. Редко встречается по ивнякам верховий Волжского и Шошинского плесов. Длительного затопления не переносит. В зоне подтопления встречается значительно чаще.

Veronica scutellata L. — Вероника щитковая, *V. anagallis-aquatica* L. — В. ключевая, *V. beccabunga* L. — В. поручейная. Все эти виды изредка встречаются в крупноосочниках, зарослях манника и вейника, заходят в воду до 30 см глубины. Также изредка появляются в составе зарослей воздушно-водной и сорной растительности на вновь созданных водохранилищах.

Euphrasia officinalis L. — Очанка лекарственная. Вид, более характерный для лугов зоны подтопления. В зоне временного затопления, веро-

ятно, случайный. Известно только несколько сборов в сообществах осоки острой и пузырчатой.

Pedicularis palustris L. — Мытник болотный. Редко встречается по заболоченным участкам, единичными экземплярами в зарослях хвоща, тростника, крупноосочниках. В первые годы создания водохранилищ отсутствует.

Lentibulariaceae — Пузырчатковые

Utricularia vulgaris L. — Пузырчатка обыкновенная. Сравнительно часто встречается по заросшим заболоченным мелководьям, преимущественно в зарослях воздушно-водных растений (хвоща и манника). Тяготеет к глубинам 50—60 см, хотя можно встретить и на глубине до 110 см. На Ивановском водохранилище этот вид больших скоплений не образует. В первые же годы создания искусственных водоемов неоднократно отмечались сплошные заросли пузырчатки, сохранявшиеся в течение 2—3 лет.

Utricularia neglecta Lehm. — Пузырчатка незамеченная. Найдена в небольшом количестве в верховьях Харинского и Харловского заливов. Ранее для Калининской области не указывалась.

Boraginaceae — Бурачниковые

Myosotis sparsiflora Mikan ex Pohl — Незабудка¹ редкоцветковая. Изредка встречается по нарушенным участкам, обрывистым берегам верховий водохранилища.

Myosotis palustris Lam. — Незабудка болотная и *M. caespitosa* K. F. Schultz — Н. дернистая. Довольно широко распространены в верхней зоне затопления в осочниках, в зарослях манника, иногда на сплавилах. Переносят обводнение в течение всего лета, заходят в воду на глубину до 30 см. Оба растения хорошо переносят затопление и длительное время сохраняются на затопленных лугах в мелководной зоне вновь созданных водохранилищ.

Labiatae — Губоцветные

Scutellaria galericulata L. — Шлемник обыкновенный. Обычный для литорали водохранилища вид. Единичными экземплярами встречается в сообществах осок, манника, тростника, в ольшаниках. Предпочитает небольшие глубины и рано обсыхающие участки. На вновь созданных водохранилищах местами образует смешанные заросли.

Prunella vulgaris L. — Черноголовка обыкновенная. Изредка встречается по границе зоны затопления. Известна также на молодых водохранилищах.

Stachys palustris L. — Чистец болотный. Встречается повсеместно в сообществах воздушно-водных растений, образуя иногда небольшие скопления. Растет в воде до 35 см глубины. Особенно широко был распространен в первые годы на Горьковском и Куйбышевском водохранилищах, где в верхней полосе зоны временного затопления образовывал сплошные заросли. Довольно часто доминирует на этих водоемах в сообществах таких эдификаторов, как рогоз широколистный и тростник.

Lycopus europaeus L. — Эюзник европейский. Вид, обычный для литоральной зоны водохранилища. Встречается, как и предыдущий, в сообществах воздушно-водных растений. При отсутствии конкуренции образует сплошные заросли. Заходит в воду до 50 см и переносит обводнение в течение всего лета.

Mentha arvensis L. — Мята полевая. Встречается по осочникам и в верхней зоне воздушно-водных растений. Глубинное распространение до 40 см. Постоянно встречается на Горьковском и Куйбышевском водохранилищах, где образует совместно с другими гигрофитами сплошные заросли. Часто доминирует и в формирующихся фитоценозах воздушно-водных видов. В дальнейшем заросли мяты вытесняются другими, более жизнеспособными видами, ее обилие сокращается и оставшиеся отдельные экземпляры являются реликтами ее недавнего господства.

Rubiaceae — Мареновые

Galium palustre L. — Подмаренник болотный, *G. uliginosum* L. — П. топяной. Оба подмаренника довольно часто встречаются в составе зарослей осочников, манника и хвоща. Переносят длительное обводнение. Тяготеют к торфянистым грунтам. В зарастании мелководий вновь созданных водохранилищ обычно не участвуют, а появляются в уже сложившихся сообществах, в первую очередь в крупноосочниках.

Valerianaceae — Валериановые

Valeriana officinalis L. — Валериана лекарственная. Изредка заходит из зоны подтопления в осочники и в верхнюю зону манников. При длительном затоплении испытывает угнетение. На новых водохранилищах иногда входит в состав сорно-полевых и сорно-луговых зарослей.

Compositae — Сложноцветные

Gnaphalium uliginosum L. — Сушеница топяная. Изредка отмечается на нарушенных участках, по лугам на границе зоны затопления. На новых водохранилищах входит в состав сорной растительности.

Inula britannica L. — Девясил британский. Распространен повсеместно, единичные экземпляры встречаются в составе крупноосочников, по лугам низкого уровня, в сообществах манника и на нарушенных участках. Тяготеет к менее заболоченным местам. На Горьковском, Куйбышевском и Волгоградском водохранилищах образует сплошные заросли. Хорошо переносит затопление, но, вероятно, конкурентно нестойкий вид и быстро вытесняется сообществами прибрежноводной растительности.

Bidens tripartita L. — Черда трехраздельная. Этот вид, довольно обычный для прибрежий естественных водоемов, редко встречается в зоне мелководий Иваньковского водохранилища. Обычно он входит в состав сообществ воздушно-водных растений и тяготеет к границе зоны временного затопления. Растет в воде до 10 см глубины. На вновь созданных водохранилищах заросли череды относятся к наиболее распространенным растительным группировкам. Большого обилия достигает в зоне временного затопления Рыбинского водохранилища.

Ptarmica vulgaris DC. — Птармика обыкновенная, чихотная трава, *Tanacetum vulgare* L. — Пижма обыкновенная, *Senecio fluviatilis* Wallr. — Крестовник приречный. Все три вида изредка можно встретить по ивнякам, лугам, крупноосочникам, на нарушенных участках. Растут они преимущественно по границе зоны временного затопления. Обильнее встречаются на новых водохранилищах, где входят в состав зарослей разнообразных сорняков.

Butomaceae — Сусаковые

Butomus umbellatus L. — Сусак зонтичный. В небольшом количестве встречается повсеместно, предпочитает илистые грунты. Обычно сообществ не образует, а растет небольшими куртинами в зарослях других растений,

иногда встречается рассеянно среди зарослей хвоща приречного и манника водяного. Глубинное распространение от 0 до 160 см. На максимальных глубинах растет лишь в верховьях заросших заболоченных заливов. Оптимальные глубины произрастания 40—60 см. Сусак относится к пионерам зарастания мелководий водохранилищ. Он довольно быстро расселяется на участках, свободных от растительности (рис. 5). Большие площади заняты сообществами этого вида на мелководьях Горьковского и Куйбышевского водохранилищ.



Рис. 5. Куртина сусака зонтичного (Куйбышевское водохранилище).

Hydrocharitaceae — Водокрасовые

Hydrocharis morsus-ranae L. — Водокрас обыкновенный. Повсеместно распространенное свободно плавающее на поверхности воды растение. Обычно образует плавающий ярус в сообществах воздушно-водных видов, преимущественно манника водяного. Растет по глухим, не подверженным волнению местам. Иногда в верховьях заливов образует чистые заросли, сплошь покрывая водную поверхность. В первые годы создания водохранилищ встречался в затопленных лесах, на захламленных участках. На плавающих побегах водокраса поселяются цикута, хвощ, поручейник. Мощные корневища последних, переплетаясь, создают плотный ковер. В первые годы создания нового растительного покрова водохранилищ водокрас является пионером сплавинообразования.

Stratiotes aloides L. — Телорез алоэвидный. Одно из широко распространенных на водохранилище растений. Массовое расселение этого вида, как и кувшинки чисто-белой, началось в заливах Иваньковского водохранилища в последние годы. Однако отдельные побеги телореза встречались на его мелководьях с первых лет создания водоема. В 1957 г. телорез уже заселил некоторые заливы. В настоящее время он вытесняет уруть из большинства мелководий водохранилища (рис. 6). Глубинное распростра-

е варьирует от 40 до 200 см. Преобладающие глубины около 100 м — илы с большим количеством органических веществ. На Иваньковском водохранилище нам не приходилось наблюдать погружения этого растения, описанного многими авторами. Обычно побеги телореза, прикрепленные к грунту, в начале лета выгибаются к поверхности воды и находятся в полупогруженном состоянии (рис. 7). Лишь при осеннем отмирании происходит погружение



Рис. 6. Сплошные заросли телореза в заливе Иваньковского водохранилища.

разложившихся растений, унизанных зимующими дочерними побегами. Очень часто и этого опускания на дно не бывает, так как телорез только заполняет всю водную толщу, что ниже расположенные растения никогда не достигающие водной поверхности, препятствуют погружению верхних. В течение всего периода вегетации телорез находится в пленном состоянии и лишь ранней весной и поздней осенью отдельные побеги могут свободно перемещаться по акватории водохранилища. На других волжских водохранилищах телорез встречен был нами лишь единичными экземплярами. Вероятно, в первые годы гидрохимическим вод и трофические условия грунтов в этих водоемах не способствовали широкому распространению вида.

Elodea canadensis Rich. — Элодея канадская. Обилие этого вида в водохранилище колеблется по годам. Обычно это изредка встречающееся растение, не образующее больших зарослей, но в некоторые годы количество элодеи резко возрастает. Она создает как чистые заросли, так и входит в состав сообществ урути, кувшинки и телореза. Единично отмечена в зарослях тростника, ежеголовника, но чаще — в сообществах погруженных растений. Глубинное распространение этого вида варьирует от 15 до 160 м, тяготеет к верховьям заливов и к участкам, защищенным от волнений. В первые годы создания водохранилищ в водах, обогащенных биогенными минеральными веществами, элодея получает массовое распространение. В 37 г. на Учинском водохранилище элодея сплошь заселила все мелководья. В эти же годы она в массе распространялась в заливах Иваньковского водохранилища (Шмелева, 1954). В первые годы создания Горьковского водохранилища элодея также получила широкое распространение.

Alismataceae — Частуховые

Alisma plantago-aquatica L. — Частуха подорожниковая. Постоянно встречается на илистых и песчаных грунтах литорали водохранилища, обычно приурочена к глубинам 20—40 см. Максимальная глубина, в которой была отмечена частуха, 120 см, но в этом случае она была представлена водной формой, не образующей генеративных побегов. Отдельные экземпляры частухи довольно часто растут на сфагновых и молодых торфяных сплавинах. Чистых сообществ на берегах Иваньковского водохранилища этот вид, как правило, не образует, а отмечен единично в фитоценозах других растений. Своеобразная временная сингулярность частухи подорожниковой возникает в осенний период. В некоторые годы в конце лета происходит спад воды в водохранилище и на обнаженном грунте появляются ее низкорослые заросли. В течение месяца частуха успевает закончить весь жизненный цикл. А в конце сентября, после осеннего подуровня, нам приходилось собирать небольшие (5—10 см) растения частухи с вполне зрелыми плодами, растущие под водой.

По данным Ю. Д. Шмелевой (1954), в первые годы существования Иваньковского водохранилища на его берегах частуха подорожниковая давала сплошные заросли. Подобная же картина господства этого растения на обнаженных побережьях Горьковского и верховой Куйбышевского водохранилищ описана и нами. Этот вид не способен создавать свои сообщества, и на более поздних стадиях сукцессий растительного покрова водохранилищ фитоценозы частухи вытесняются другими конкурентоспособными растениями. Она же остается постоянным сопутствующим видом большинства сообществ воздушно-водных растений.

Sagittaria sagittifolia L. — Стрелолист обыкновенный. Повсеместно распространенное растение. По глубинному расположению обладает широкой амплитудой, одинаково часто встречается как на обсохших

грунте, так и на глубине 100—120 см. Максимальная глубина, на которой был отмечен стрелолист, 170 см. Отдельные экземпляры и заросли этого растения можно встретить на песчаных, подверженных волнению участках, и в глухих заливах, на торфянистых и илистых грунтах. В зависимости от глубины встречается в двух формах: воздушно-водной и плавающей. В сообществах доминирует на глубинах 40—70 см, но чаще встречается



Рис. 8. Заросли стрелолиста в заливе.

единично или рассеянно в других фитоценозах. Ввиду широкой экологической амплитуды стрелолист можно встретить в сообществах воздушно-водных погруженных и плавающих растений. В первые годы создания водохранилища стрелолист, как и предыдущий вид, был пионером зарастания новых участков. В дальнейшем его ассоциации большей частью были вытеснены другими растительными сообществами и в настоящее время площади ассоциаций стрелолиста на водохранилище невелики (рис. 8). Распространен на Угличском, Горьковском, Куйбышевском и Волгоградском водохранилищах. В верхних речных участках двух последних является самым массовым видом.

Potamogetonaceae — Рдестовые

Potamogeton pectinatus L. — Рдест гребенчатый. Весьма обыкновенный вид. Постоянно присутствует на песчаных отмелях. Встречается и на илистых грунтах, но гораздо реже и только как сопутствующий вид. Хорошо переносит волнение. Образует чистые сообщества или доминирует с рдестом пронзеннолистным и стрелолистом обыкновенным. Развивается на глубинах от 20 до 200 см. Чаще встречается на глубинах 80—100 см. Вид, широко распространенный с первых лет создания водохранилища. Также часто встречается на отмелях и размокших грунтах всех волжских искусственных водоемов. В первые годы, как и большинство других рдестов, он образует отдельные чистые пятна. В дальнейшем происходит их смыкание и проникновение доминантов одного фитоценоза в другой.

Potamogeton compressus L. s. str. (*P. zosterifolius* Schum.) — Рдест сплюснутый. Отмечен в верховьях ряда заболоченных заливов на грунтах с высоким содержанием органических веществ. Самостоятельных зарослей не образует, встречается рассеянно в сообществах погруженных и плаваю-



Рис. 9. Рдест пронзеннолистный на мелководьях.

щих растений. Глубинное распространение 100—120 см. На других водохранилищах встречается редко по заливам с торфянистыми грунтами или по затопленным лесам и кустарникам.

Potamogeton obtusifolius Mert. et Koch. — Рдест туполистный. Найден в верховьях Обуховского залива на глубине 70 см в сообществе *Stratiotes aloides* + *Lemna trisulca*.

Potamogeton Friessi Rupr. — Рдест Фриса. Обнаружен в заливе близ Городни, на глубине 75 см в сообществе урути колосистой. Во «Флоре» П. Ф. Маевского этот вид для Калининской области не указывается. В формировании растительного покрова других волжских водохранилищ рдест Фриса заметной роли не играет.

Potamogeton Berchtoldii Fieb. (*P. pusillus* auct. non L.) — Рдест Берхтольда. Редкое на водохранилище растение. Был найден в зарослях телореза и элодеи в верховьях заливов на сплошь заросших участках.

Potamogeton crispus L. — Рдест курчавый. Довольно редкий для Ивановского водохранилища вид. Значительно чаще встречается на Горьковском, Куйбышевском и Волгоградском водохранилищах. В первые годы является пионером зарастания мелководий наряду с такими массовыми видами рдестов, как блестящий, пронзеннолистный и гребенчатый.

Potamogeton natans L. — Рдест плавающий. Вид, довольно распространенный в верховьях заросших заболоченных заливов. Иногда на защищенных хвощом участках вместе с кубышкой сплошь покрывает водную поверхность. Ассоциацию создает при глубинах 100—150 см. На меньших

глубинах входит в состав сообществ хвоща приречного. Грунты, как правило, торфянистые, насыщенные неразложившимися растительными остатками. Воды сильно гумусированы. На вновь созданных волжских водохранилищах встречается довольно часто. Обычно образует чистые заросли в виде пятен. Хорошо переносит колебание уровня. Наземная форма цветет и плодоносит.

Potamogeton perfoliatus L. — Рдест пропзеннолистный. Самый распространенный из рдестов вид не только на Иваньковском водохранилище, но и по всей Волге. Встречается в разнообразных условиях на глубинах от 50 до 200 см (рис. 9). Обычно образует чистые сообщества, особенно на участках, подверженных волнению, но также часто встречается единично в разных сообществах. Является пионером зарастания мелководных водохранилищ.

Potamogeton heterophyllus Schreb. — Рдест разнолистный. Встречается редко. Найден по р. Созь, в верховьях Харипского залива и в заливе у Городни. В последнем случае образует сообщества с урутью колосистой, в двух первых обнаружены единичные экземпляры в зарослях тростянки и хвоща. Предпочитает глубины около 40—60 см. На других водохранилищах встречается довольно часто, особенно в первые годы их создания. Большое распространение этот вид получил в осушной зоне Рыбинского водохранилища.

Potamogeton lucens L. — Рдест блестящий. Очень распространенный вид, образует большие чистые заросли или встречается в сообществах погруженных и воздушно-водных растений. Предпочитает глубины около 100 см. Максимальная глубина 180 см. Ассоциации создает преимущественно по участкам, обогащенным минеральными соединениями. Хорошо переносит волнобой. Очень редко растет в верховьях заливов, где уступает место телорезу, урути и кувшинкам. Этот вид был широко распространен уже с первых лет создания водохранилища. В настоящее время значительного угнетения он не испытывает. Произошло лишь перемещение его из верховий заливов в открытые участки. На других волжских водохранилищах рдест блестящий был найден неоднократно. При подъеме уровня очень хорошо переносит глубинное затопление. На Волгоградском, Горьковском и Куйбышевском водохранилищах нам представлялись случаи наблюдать сообщества этого растения на глубинах до 5 м. Правда, при таком затоплении через 2—3 года указанные заросли исчезают. Поднятые же уровня на 1—2 м рдест переносит хорошо, при этом он достигает поверхности воды, обильно цветет и плодоносит.

Iridaceae — Касатиковые

Iris pseudacorus L. — Касатик аировидный, водный. Изредка встречается по верхней границе зоны временного затопления в сообществах осоки острой и хвоща приречного. Массовых зарослей не образует, заходит в воду до 20 см. Предпочитает глинистые и торфянистые грунты. Такое же распространение имеет на Угличском и Рыбинском водохранилищах. На первых стадиях зарастания водохранилищ отсутствует.

Orchidaceae — Орхидные

Orchis latifolia L. — Ятрышник широколистный. Очень редко встречается по границе затопления. Продолжительное обводнение переносит плохо. Вид, не характерный для литорали водохранилищ, на вновь созданных водоемах отсутствует.

Araceae — Ароидные

Acorus calamus L. — Аир обыкновенный. Встречается спорадически, по заливам и заросшим мелководьям. Растет односоставными куртинами. Отмечен на водохранилище с первых лет его создания. Массового распространения этот вид не получил. Заходит в воду до 50 см глубины. На других водохранилищах не обнаружен.

Calla palustris L. — Белокрыльник болотный. Встречается изредка по сильно заболоченным заросшим топям. Иногда как субдоминант входит в сообщества тростника, осотника, чаще растет рассеянно в зарослях этих видов. В верховьях Обуховского залива наблюдается его массовое распространение под пологом ольхи клейкой. Совместно с тростником, сабельником и жерушником образует сплавины, наползающие на открытую водную поверхность.

Lemnaceae — Рясковые

Spirodela polyrrhiza (L.) Schleid. — Многокоренник. Среди рясок самый распространенный и массовый вид. Встречается в зарослях воздушно-водных растений, иногда образует чистые сообщества. Наиболее часто содоминирует с маником водяным или хвощом приречным, создавая второй ярус, сплошь покрывающий водную поверхность. Этот вид обилен на водохранилище с первых лет его создания. Такое же распространение имеет на других волжских водохранилищах.

Lemna trisulca L. — Ряска трехдольная. В небольшом количестве довольно часто растет в сообществах полупогруженных и погруженных растений. Больших скоплений на Иваньковском водохранилище не образует. В массе этот вид был отмечен в заливах по рекам Угличского и Горьковского водохранилищ. Встречается в некоторых заливах Волгоградского водохранилища.

Lemna minor L. — Ряска малая. Встречается рассеянно в зарослях прибрежно-водных растений. В защищенных участках, произрастая совместно с многокоренником, обильна и образует плавающий ярус. Широкого распространения достигла в первые годы создания водохранилища. На других волжских водоемах обильна лишь по небольшим ямам и промоинам.

Sparganiaceae — Ежеголовниковые

Sparganium ramosum Huds. — Ежеголовник ветвистый. Встречается небольшими куртинами по заросшим заболоченным участкам. Самостоятельных зарослей не создает. Тяготеет к глубинам 60—70 см. С первых лет участвовал в формировании растительного покрова, но широкого распространения не получил. При отсутствии конкуренции на свободных от растительности участках мелководий новых водохранилищ создает чистые заросли, занимающие довольно значительные площади.

Sparganium Friesii Beurl. — Ежеголовник Фриса. Собран в заливе близ Городни на глубине 80 см. Растет также единичными экземплярами близ пос. Перетрусово. Из других водохранилищ сборов нет.

Sparganium simplex Huds. — Ежеголовник простой. Как сопутствующий вид довольно часто встречается в сообществах прибрежных и водных растений. Иногда создает самостоятельные заросли. Тяготеет к глубинам 80—100 см, но растет и на обсыхающих участках. Обычно обитает на защищенных от волнения мелководьях с илистыми грунтами, по верховьям заливов. Широко распространен на других волжских водохранилищах, где в верховьях заливов по рекам создает чистые заросли.

Typha latifolia L. — Рогоз широколистный. Изредка встречается на мелководьях водохранилища. Самостоятельных зарослей, как правило, не создает, а растет группами или единичными экземплярами в зарослях хвоща приречного, манника водяного, крупноосочников или тростника. Предпочитает глубины 30—40 см, но встречается и до 110 см. Иногда участвует в сплавинообразовании или заселяет участки сплавин, свободные от других растений.

На первом этапе формирования прибрежной и водной растительности рогоз достигает широкого распространения. А. В. Калинина (1945) выделяет даже отдельную стадию зарастания водохранилища — рогозовую. Однако рогоз не смог прочно закрепиться на мелководьях искусственного водоема. Как справедливо отмечает В. Н. Тихомиров (1963), рогозники представляют временную фазу в развитии прибрежной растительности, быстро сменяемую сообществами других гидрофитов.

На Рыбинском, Горьковском и Куйбышевском водохранилищах с первых лет создания рогоз начал широко распространяться. Его семенные всходы уже на второй год покрывали большие площади обнаженных мелководий этих водоемов. В последующие годы заросли этого растения играли значительную роль в составе растительного покрова прибрежий. В настоящее время на мелководьях Куйбышевского водохранилища рогоз широколистный наряду с рогозом узколистным является одним из господствующих прибрежных растений.

Typha angustifolia L. — Рогоз узколистный. Встречается на водохранилище реже, чем предыдущий вид. Но в отличие от рогоза широколистного он образует чистые устойчивые сообщества и очень редко растет единичными экземплярами в сообществах хвоща, осоки острой, манника водяного. Приурочен к глубинам 80—90 см. На обсохших участках представлен угнетенными недоразвитыми побегами. Хорошо переносит прибой и его куртины далеко продвигаются в открытые участки плесов. В последние годы рогоз узколистный достиг полного господства в литорали Куйбышевского водохранилища. Его сообщества опоясали большинство прибрежных заливов этого водоема. Довольно часто этот вид стал встречаться на мелководьях Волгоградского водохранилища.

Juncus сее — Ситниковые

Juncus filiformis L. — Ситник нитевидный. Встречается рассеянно, в зоне кратковременного затопления и подтопления, заходит иногда на глубину до 40 см. Самостоятельных сообществ не создает, а встречается как вкрапление в крупноосочниках или ассоциациях щучки. На вновь созданных водохранилищах при отсутствии конкуренции встречается чаще, как и вообще все ситники.

Juncus effusus L. — Ситник развесистый. Редко встречается в зарослях земноводных растений или крупноосочников, иногда на обнаженных песках в зоне прибоя, растет в воде на глубине до 30 см. Как и предыдущий вид, был обилен в первые годы создания водохранилищ.

Juncus bufonius L. — Ситник лягушачий. Редко растет в щучниках, по нарушенным участкам и песчаным отмелям. Чаще на Рыбинском, Куйбышевском и Горьковском водохранилищах, особенно в местах выпаса скота. Глубинное распространение до 10 см.

Juncus conglomeratus L. — Ситник скученный и *J. compressus* Jacq. — С. сплюснутый. Изредка встречаются в тех же условиях, что и большинство других ситников. Значительно чаще растут на Горьковском водохранилище.

Juncus articulatus L. — Ситник членистый. Редко растет небольшими куртинами в сообществах щучки или же по нарушенным участкам. В воду обычно не заходит, а развивается на переувлажненном грунте. Этот вид был особенно обилен на обнаженных грунтах прибрежий Горьковского водохранилища, где совместно с дернинами щучки в большинстве мест создавал временное сообщество.

Luzula pilosa (L.) Willd. — Ожика волосистая. Редко встречается по границе зоны временного затопления, попадая сюда из зоны подтопления.

Суперсее — Осоковые

Eriophorum vaginatum L. — Пушица влагалищная, *E. polystachyum* L. — П. многоколосковая, *E. latifolium* Норре — П. широколистная. Все эти виды не характерны для зоны временного затопления водохранилища. Обычно они растут на лугах, в верховых болотах зоны подтопления, иногда поселяясь на заливных участках.

Eleocharis acicularis (L.) Roem. et Schult. — Ситняг игольчатый. Довольно часто растет на песчаных отмелях прибойной зоны. В сообществах рдеста гребенчатого и стрелолиста создает придонный ярус. Встречается и на илистых грунтах заливов, где содоминирует с ситнягом болотным, горцем земноводным и стрелолистом. Также обычен и на всех волжских водохранилищах. Глубинное распространение до 80 см.

Eleocharis ovata (Roth) Roem. et Schult. — Ситняг яйцевидный. Редко растет в зарослях манника, стрелолиста, в осочниках, на илистых грунтах. Значительно чаще встречается на Нижней Волге, где иногда образует зону ситняга вдоль уреза воды.

Eleocharis palustris (L.) R. Br. — Ситняг болотный. Весьма обыкновенное растение. Одинаково часто встречается на песчанистых и илистых грунтах. Неоднократно был найден на сплавинах. Доминирует обычно по нарушенным участкам, но иногда входит в состав доминантов в сообществах манника наплывающего, ситняга игольчатого, сусака, горца земноводного и омежника. Растет преимущественно на глубинах 30—40 см. Предельная глубина — 85 см. Также обилен на Угличском и Рыбинском водохранилищах. На открытых участках мелководий вновь созданных водохранилищ довольно часто встречается круглыми одиночными куртинами, которые, смыкаясь, образуют сплошное поле ситняга. На более поздних этапах сукцессий вытесняется сообществами других растений.

Eleocharis intersita Zinserl. — Ситняг промежуточный. Найден в Федоровском заливе на границе зоны затопления.

Scirpus silvaticus L. — Камыш лесной. Изредка встречается единичными экземплярами по заболоченным заливам в зарослях хвоща приречного, манника водяного, в крупноосочниках. Заходит в воду до 90 см глубины, но чаще растет на переувлажненном грунте, заливаемом лишь в весенний период. На других водохранилищах встречается также рассеянно, редко достигая большого обилия.

Scirpus radicans Schkuhr — Камыш укореняющийся. Редко растет по заливам, группами в зарослях манника, тростника, рогоза и крупноосочников. Довольно часто встречается на вновь созданных водохранилищах, особенно на Горьковском, где он создает большие заросли. Глубинное распространение до 50 см. Предпочитает глубину 10—20 см.

Schoenoplectus lacustris (L.) Palla (*Scirpus lacustris* L.) — Схеноплектус озерный, камыш озерный. Один из обыкновенных видов водохранилища. Его побеги или куртины можно встретить на различных участках водоема. Хорошая приспособленность к перенесению волнобоя позволяет этому растению дальше других продвигаться в открытые плесы (рис. 10).

Typha latifolia L. — Рогоз широколистный. Изредка встречается на мелководьях водохранилища. Самостоятельных зарослей, как правило, не создает, а растет группами или единичными экземплярами в зарослях хвоща приречного, манника водяного, крупноосочников или тростника. Предпочитает глубины 30—40 см, но встречается и до 110 см. Иногда участвует в сплавинообразовании или заселяет участки сплавин, свободные от других растений.

На первом этапе формирования прибрежной и водной растительности рогоз достигает широкого распространения. А. В. Калинина (1945) выделяет даже отдельную стадию зарастания водохранилища — рогозовую. Однако рогоз не смог прочно закрепиться на мелководьях искусственного водоема. Как справедливо отмечает В. Н. Тихомиров (1963), рогозники представляют временную фазу в развитии прибрежной растительности, быстро сменяемую сообществами других гидрофитов.

На Рыбинском, Горьковском и Куйбышевском водохранилищах с первых лет создания рогоз начал широко распространяться. Его семенные всходы уже на второй год покрывали большие площади обнаженных мелководий этих водоемов. В последующие годы заросли этого растения играли значительную роль в составе растительного покрова прибрежий. В настоящее время на мелководьях Куйбышевского водохранилища рогоз широколистный наряду с рогозом узколистным является одним из господствующих прибрежных растений.

Typha angustifolia L. — Рогоз узколистный. Встречается на водохранилище реже, чем предыдущий вид. Но в отличие от рогоза широколистного он образует чистые устойчивые сообщества и очень редко растет единичными экземплярами в сообществах хвоща, осоки острой, манника водяного. Приурочен к глубинам 80—90 см. На обсохших участках представлен угнетенными недоразвитыми побегами. Хорошо переносит прибой и его куртины далеко продвигаются в открытые участки плесов. В последние годы рогоз узколистный достиг полного господства в литорали Куйбышевского водохранилища. Его сообщества опоясали большинство прибрежных заливов этого водоема. Довольно часто этот вид стал встречаться на мелководьях Волгоградского водохранилища.

Juncus сее — Ситниковые

Juncus filiformis L. — Ситник нитевидный. Встречается рассеянно, в зоне кратковременного затопления и подтопления, заходит иногда на глубину до 40 см. Самостоятельных сообществ не создает, а встречается как вкрапление в крупноосочниках или ассоциациях щучки. На вновь созданных водохранилищах при отсутствии конкуренции встречается чаще, как и вообще все ситники.

Juncus effusus L. — Ситник развесистый. Редко встречается в зарослях земноводных растений или крупноосочников, иногда на обнаженных песках в зоне прибоя, растет в воде на глубине до 30 см. Как и предыдущий вид, был обилен в первые годы создания водохранилищ.

Juncus bufonius L. — Ситник лягушачий. Редко растет в щучниках, по нарушенным участкам и песчаным отмелям. Чаще на Рыбинском, Куйбышевском и Горьковском водохранилищах, особенно в местах выпаса скота. Глубинное распространение до 10 см.

Juncus conglomeratus L. — Ситник скученный и *J. compressus* Jacq. — С. сплюснутый. Изредка встречаются в тех же условиях, что и большинство других ситников. Значительно чаще растут на Горьковском водохранилище.

Juncus articulatus L. — Ситник членистый. Редко растет небольшими куртинами в сообществах щучки или же по нарушенным участкам. В воду обычно не заходит, а развивается на переувлажненном грунте. Этот вид был особенно обилен на обнаженных грунтах прибрежий Горьковского водохранилища, где совместно с дернинами щучки в большинстве мест создавал временное сообщество.

Luzula pilosa (L.) Willd. — Ожика волосистая. Редко встречается по границе зоны временного затопления, попадая сюда из зоны подтопления.

Cyperaceae — Осоковые

Eriophorum vaginatum L. — Пушица влагалищная, *E. polystachyum* L. — П. многоколосковая, *E. latifolium* Норре — П. широколистная. Все эти виды не характерны для зоны временного затопления водохранилища. Обычно они растут на лугах, в верховых болотах зоны подтопления, иногда поселяясь на заливных участках.

Eleocharis acicularis (L.) Roem. et Schult. — Ситняг игольчатый. Довольно часто растет на песчаных отмелях прибойной зоны. В сообществах рдеста гребенчатого и стрелолиста создает придонный ярус. Встречается и на илистых грунтах заливов, где содоминирует с ситнягом болотным, горцем земноводным и стрелолистом. Также обычен и на всех волжских водохранилищах. Глубинное распространение до 80 см.

Eleocharis ovata (Roth) Roem. et Schult. — Ситняг яйцевидный. Редко растет в зарослях манника, стрелолиста, в осочниках, на илистых грунтах. Значительно чаще встречается на Нижней Волге, где иногда образует зону ситняга вдоль уреза воды.

Eleocharis palustris (L.) R. Br. — Ситняг болотный. Весьма обыкновенное растение. Одинаково часто встречается на песчаных и илистых грунтах. Неоднократно был найден на сплавинах. Доминирует обычно по нарушенным участкам, но иногда входит в состав доминантов в сообществах манника наплывающего, ситняга игольчатого, сусака, горца земноводного и омежника. Растет преимущественно на глубинах 30—40 см. Предельная глубина — 85 см. Также обилен на Угличском и Рыбинском водохранилищах. На открытых участках мелководий вновь созданных водохранилищ довольно часто встречается круглыми одиночными куртинами, которые, смыкаясь, образуют сплошное поле ситняга. На более поздних этапах сукцессий вытесняется сообществами других растений.

Eleocharis intersita Zinserl. — Ситняг промежуточный. Найден в Федоровском заливе на границе зоны затопления.

Scirpus silvaticus L. — Камыш лесной. Изредка встречается единичными экземплярами по заболоченным заливам в зарослях хвоща приречного, манника водяного, в крупноосочниках. Заходит в воду до 90 см глубины, но чаще растет на переувлажненном грунте, заливаемом лишь в весенний период. На других водохранилищах встречается также рассеянно, редко достигая большого обилия.

Scirpus radicans Schkuhr — Камыш укореняющийся. Редко растет по заливам, группами в зарослях манника, тростника, рогоза и крупноосочников. Довольно часто встречается на вновь созданных водохранилищах, особенно на Горьковском, где он создает большие заросли. Глубинное распространение до 50 см. Предпочитает глубину 10—20 см.

Schoenoplectus lacustris (L.) Palla (*Scirpus lacustris* L.) — Схеноплектус озерный, камыш озерный. Один из обыкновенных видов водохранилища. Его побеги или куртины можно встретить на различных участках водоема. Хорошая приспособленность к перенесению волнобоя позволяет этому растению дальше других продвигаться в открытые плесы (рис. 10).

Растет на илистых и песчаных грунтах на глубинах 50—100 см. Встречается в сообществах хвоща, манника и рдеста блестящего, где иногда доминирует. Появился с первых лет создания водохранилища, с годами продолжает распространяться все больше и больше. Непрерывных зон на Иваньковском водохранилище камыш озерный не образует, а растет круглыми куртинами от 5 до 40 м в диаметре (рис. 11). На Угличском и Рыбинском водохранилищах, в заливах по рекам, встречаются непрерыв-



Рис. 10. Камыш озерный на побережье открытого плеса.

ные полосы камыша озерного, протянувшиеся вдоль русла. Эта особенность строения сообществ объясняется, вероятно, более благоприятными условиями минерального питания в заливах по рекам.

Cyperus fuscus L. — Сыть бурая. Редко растет по иловатым пологим берегам в зарослях манника наплывающего, крупноосочниках и по нарушенным участкам, значительно чаще на вновь созданных водохранилищах, особенно на Куйбышевском и Волгоградском. Растет на глубинах до 10 см.

Carex leporina L. — Осока заячья. Изредка встречается в виде единичных экземпляров в сообществах осоки острой на переувлажненных грунтах. Более обильна на Угличском и Горьковском водохранилищах.

Carex muricata L. — Осока остроконечная. Редко растет по заболоченным лугам, зарослям хвоща приречного, на переувлажненных грунтах и на участках, затопляемых весной.

Carex canescens L. — Осока сероватая. Встречается редко, по лугам и затопленным щучникам, чаще — в прибрежье Горьковского водохранилища, но глубоко в воду не распространяется.

Carex vulpina L. — Осока лисья. Изредка растет по берегам водохранилища, единичными экземплярами в крупноосочниках и на заболоченных лугах. На нарушенных участках иногда создает небольшие по пло-



Рис. 11. Куртины камыша озерного в верховьях Шопинского плеса.

щади самостоятельные заросли. Более обильна на молодых водохранилищах.

Carex spicata Huds. (*C. contigua* Норре) — Осока колосистая. Редко встречается по затопленным смешанным лесам. Обилие этого вида возрастает в зоне подтопления.

Carex flava L. — Осока желтая. Собрана в зоне кратковременного затопления на р. Сози.

Carex pseudocyperus L. — Осока ложносытевая. Изредка встречается единичными экземплярами в сильно заболоченных зарослях тростников и белокрыльника на глубинах 40—50 см и в подтопленных ольшаниках.

Carex vesicaria L. — Осока пузырчатая. Наряду с осокой острой входит в число наиболее широко распространенных видов. На границе затопления и подтопления совместно с первой создает густые заросли. Иногда образует чистые сообщества, но чаще единично вкраплена в сообщества хвоща, манника, вейников и тростника. Предельная глубина распространения 100 см. Этот вид широко распространен на Угличском и Рыбинском водохранилищах. На других искусственных водоемах Волги редок. Заросли осоки пузырчатой, как и осоки острой, появляются на более поздних этапах сукцессии.

Carex inflata Huds. — Осока вздутая. Изредка встречается в зарослях манника водяного, хвоща приречного или в крупноосочниках. Заходит

в воду до 60 см глубины, но тяготеет к границе зоны затопления, к торфянистым сильно увлажненным грунтам. Обыкновенна по болотистым участкам на Угличском, Рыбинском и Горьковском водохранилищах.

Carex hirta L. — Осока мохнатая. Изредка растет на границе зоны затопления в смешанных лесах и подтопленных лугах. Чаще встречается



Рис. 12. Заросли осоки острой.

в зоне подтопления. На вновь созданных водохранилищах вид очень редкий.

Carex juncella Fries — Осока ситничковая. Редко растет по смешанным лесам на границе зоны затопления.

Carex caespitosa L. — Осока дернистая. Встречается редко по лугам на границе затопления и в подтопленных ольшаниках. Изредка известна и на других водохранилищах.

Carex nigra (L.) Reichard (*C. Goodenoughii* Gay, *C. vulgaris* Fries) — Осока черная. Изредка растет по берегам водохранилища как доминант в сообществах манника водяного, щучки. Единичными экземплярами встречается в зарослях осоки острой, на опушках подтопленных лесов,

по дугам. Заходит на глубину до 40 см. Оптимум развития на глубинах около 5 см.

Carex aquatilis Wahlb. — Осока водная. Найдена в районе затопленного оз. Видогощь на глубине 40 см в сообществе хвоща приречного. Ранее для Калининской области не указывалась.

Carex acuta L. (*C. gracilis* Curt.). — Осока острая. Обычный и наиболее распространенный вид осок. Ее постоянно можно встретить на границе зоны затопления и подтопления (рис. 12). Заходит в воду до 50 см, но предпочитает глубины в 5—10 см. Грунт торфянистый, коричневый с многочисленными неразложившимися растительными остатками. Кроме чистых сообществ, встречается как примесь в фитоценозах манника, хвоща, тростника, под пологом ольховых лесов. Этот вид также обилен и на Угличском водохранилище. Изредка встречается на Рыбинском. На мелководьях Горьковского и Куйбышевского водохранилищ осока острая только начала распространяться, вытесняя заросли других менее стойких видов.

Carex panicea L. — Осока просяная. Встречается редко по сырым болотистым дугам на границе зоны затопления.

Кроме вышеописанных осок, на берегах водохранилища встречаются редко *Carex elongata* L. — Осока удлиненная, *C. diandra* Schrank — О. двутычинковая и *C. acutiformis* Ehrh. — О. заостренная.

Gramineae — Злаковые

Leersia oryzoides (L.) Sw. — Леерсия рисовидная. В прибрежье Ивановского водохранилища встречается редко, единичными экземплярами. Не получил этот вид широкого распространения и на других волжских искусственных водоемах. По данным В. Н. Тихомирова (1963), леерсия шире распространена на Учинском водохранилище.

Phragmites communis Trin. — Тростник обыкновенный. Отмечен повсеместно в литорали искусственного моря (рис. 13). Растет как в верховьях заливов, так и на открытых плесах. Глубинное распространение до 120 см. Тяготеет к глубинам 50—70 см. В сообществах обычно является доминантом и эдификатором. Расселяться по водохранилищу начал с первых лет создания. В настоящее время на сильно заболоченных участках вытесняется хвощом. На других водохранилищах является также обычным видом. На Куйбышевском и Волгоградском водохранилищах в первые годы тростник хорошо перенес затопление до 4 м. Участвует в зарастании литорали этих водоемов.

Glyceria fluitans (L.) R. Br. — Манник наплывающий. Встречается довольно часто, больших скоплений обычно не образует, только иногда на нарушенных участках создает пятнистые неустойчивые сообщества. Глубинное распространение до 90 см. Чаще растет на глубинах 30—40 см. Примерно такое же распространение имеет на Угличском водохранилище. Значительно чаще встречается на Рыбинском. Рассеянно отмечен на Горьковском и Куйбышевском водохранилищах. На Горьковском играет некоторую роль в зарастании его прибрежий.

Glyceria aquatica (L.) Wahlb. — Манник водяной. Один из массовых видов водохранилища. Занимает участки мелководий с глубинами до 100 см (рис. 14). Устойчивые сообщества возникают на глубинах 20—80 см. Является хорошим сплавинообразователем (рис. 15). Сообщества его располагаются вдоль открытых участков водохранилища, по устьям и средним частям заливов, в межостровных протоках. Единичными экземплярами встречается на рано обсыхающих участках, в зарослях осок и по заболоченным верховьям заливов в сообществах хвоща приречного и тростника. Манник появился на водохранилище с первых лет (Федоровский залив, Волжский плес), но массовое распространение получил

спустя 10—15 лет, сменив временные заросли земноводных растений. В дальнейшем господство на мелководьях переходит от манника к хвощу приречному. На Угличском водохранилище этот вид также является массовым, на Рыбинском встречается реже. На Горьковском и Куйбышевском водохранилищах заросли манника только начали свое расселение по мелководьям.

Scolochloa festuacea Link — Тростянка овсяничная. Найдена в Ивановском плесе по р. Сози, где образует односоставные заросли. Довольно редкое растение и для всего волжского каскада.



Рис. 13. Тростник в прибрежье водохранилища.

Agropyron repens (L.) Р. В. — Пырей ползучий. Один из распространенных видов литорали водохранилища. Хотя самостоятельных сообществ не образует, но постоянно встречается в зарослях воздушно-водных растений, особенно в первые годы создания искусственного водоема. На более поздних этапах формирования сообществ начинает выпадать, однако и в этом случае он постоянно встречается по нарушенным участкам прибрежий, заходя в воду до 40 см.

Deschampsia caespitosa (L.) Р. В. — Луговик дернистый, щучка. Распространен по границе зоны затопления выше пояса крупноосочников. Иногда отдельными дернинами внедряется в пограничные сообщества прибрежно-водных растений. Хорошо переносит длительное обводнение. Подобное же распространение имеет на Угличском и Горьковском водохранилищах.

Agrostis stolonizans Bess. — Полевица побегообразующая. Встречается довольно редко. Растет единичными экземплярами или небольшими группами по урезу воды. Предельная глубина 60 см. Также редка и на Угличском водохранилище. Большие площади занимает на Рыбинском и Горьковском водохранилищах. На начальных этапах зарастания водоемов



Рис. 14. Сообщества манника водяного.



Рис. 15. Сплавина манника водяного.

имеет значительное распространение, заселяя обнаженные прибрежные грунты и наплывая на водную поверхность.

Alopecurus aequalis Sobol. — Лисохвост равный. Встречается рассеянно в прибрежной зоне водохранилищ на илистых грунтах. Сообщества не образует, растет единично в фитоценозах хвоща приречного, манника, частухи, тростника, сусака и по размывам обрывистых берегов у уреза воды. Такое же распространение имеет на Угличском водохранилище. Значительно чаще встречается на Рыбинском и Горьковском. В первые годы создания искусственных водоемов участвует в зарастании их литорали.



Рис. 16. Рис дальневосточный в заливе Иваньковского водохранилища.

Beckmannia eruciformis (L.) Host — Бекмания обыкновенная. Редкое на Иваньковском водохранилище растение.

Digraphis arundinacea (L.) Trin. — Двуклесточник тростниковидный. В зоне временного затопления водохранилищ встречается редко и единичными экземплярами. Значительно чаще по лугам и ивнякам в зоне подтопления. Большое распространение имеет в некоторых районах Рыбинского водохранилища. Изредка встречается на Горьковском.

Echinochloa crus-galli (L.) Roem. et Schult. — Ежовник, куриное просо. Изредка встречается в зоне затопления, преимущественно по нарушенным участкам. Вид интересен тем, что в массе расселяется на мелководях вновь созданных водоемов. Его заросли буквально господствовали в первые годы в прибрежьях Куйбышевского и Горьковского водохранилищ, заходя в воду до 50 см глубины.

Zizania latifolia Turcz. — Цицания широколистная, рис дальневосточный. Была высажена в нескольких участках прибрежья. В большинстве случаев хорошо прижилась и стала разрастаться, вытесняя сообщества других растений (рис. 16).

Из других злаков в литоральной зоне водохранилища рассеянно встречаются *Festuca rubra* L. — Овсяница красная, *F. pratensis* Huds. — О. луговая, *Poa palustris* L. — Мятлик болотный, *P. trivialis* L. — М. обыкновенный, *Dactylis glomerata* L. — Ежа сборная, *Bromus inermis* Leyss. — Костер безостый, *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth — Вейник тростниковидный, *C. Langsdorfii* Trin. — В. Лангсдорфа, *C. epigeios* (L.) Roth — В. наземный, *C. lanceolata* Roth — В. ланцетный, *Agrostis canina* L. — Полевица собачья, *A. alba* L. — П. белая, *Alopecurus pratensis* L. — Лисохвост луговой, *A. ventricosus* Pers. — Л. вздутый, *A. geniculatus* L. — Л. коленчатый, *Hierochloa odorata* (L.) Wahlb. — Зубровка душистая. Все эти виды растут в верхнем поясе зоны временного затопления, редко поселяясь на продолжительно залитых участках. В условиях обводнения больших скоплений не создают, а встречаются единично в сообществах прибрежно-водных растений. В первые годы создания волжских водохранилищ многие из этих растений играют значительную роль в зарастании литорали.

Из мхов на мелководных водохранилищах изредка можно встретить плавающие слоевища *Ricciocarpus natans* (L.) Corda и одиночные экземпляры *Riccia fluitans* L. В придонном ярусе некоторых заливов были найдены побеги *Fontinalis antipyretica* L.

АНАЛИЗ ФЛОРЫ

Анализируя флору Иваньковского водохранилища в систематическом отношении, можно отметить, что в настоящее время в прибрежье этого водоема зарегистрировано более 220 видов высших растений, относящихся к 53 семействам. Из них наибольшим числом видов представлены 8 семейств: *Cyperaceae* — 31, *Gramineae* — 29, *Ranunculaceae* — 14, *Salicaceae* — 12, *Polygonaceae* — 10, *Potamogetonaceae* — 10, *Scrophulariaceae* — 8, *Juncaceae* — 7. Остальные 45 семейств, т. е. 85 %, представлены во флоре искусственного водоема небольшим числом видов. Однако среди них находятся семейства типично водных растений, такие как *Ceratophyllaceae*, *Nymphaeaceae*, *Callitrichaceae*, *Hyppuridaceae*, *Butomaceae*, *Hydrocharitaceae*, *Alismataceae*, *Lemnaceae*, *Typhaceae* и др. Именно небольшое число видов этих семейств играет основную роль в сложении растительного покрова литорали водохранилища.

Для получения представления о богатстве флоры зоны временного затопления мы сопоставили состав флоры водохранилища со списком видов растений Калининской области, в которой оно расположено. В Калининской области отмечено 935 видов высших растений (Невский, 1947—1952), нами же в литорали водохранилища зарегистрировано около 220 видов, т. е. 25 % состава флоры области оказались способными существовать в зоне временного затопления. Располагая семейства области и водоема последовательно по степени участия видов в составе флор (табл. 1), можно заметить, что виды семейств *Rosaceae*, *Cruciferae*, *Compositae*, наиболее распространенные во флоре области, плохо переносят условия зоны временного затопления и лишь незначительная часть их поселяется в мелководной зоне. С другой стороны, в прибрежье водоема ведущее значение в составе флоры приобретают семейства *Cyperaceae*, *Ranunculaceae*, *Salicaceae*, *Potamogetonaceae*, большинство видов которых относится к гидрофильной группе. К массовым видам на водохранилище относятся *Carex acuta* L., *Equisetum fluviatile* L., *Glyceria aquatica* (L.) Wahlb., *Phragmites communis* Trin., *Schoenoplectus lacustris* (L.) Palla, *Potamogeton lucens* L., *P. perfoliatus* L., *P. natans* L., *P. pectinatus* L., *Myriophyllum spicatum* L., *Sagittaria sagittifolia* L., *Sparganium simplex* Huds. Большинство перечисленных растений является эдификаторами и

Семейства, представленные наибольшим числом видов
на Ивановском водохранилище и в Калининской области

Калининская область	Число видов	Ивановское водохранилище	Число видов
<i>Gramineae</i>	79	<i>Cyperaceae</i>	31
<i>Cyperaceae</i>	71	<i>Gramineae</i>	29
<i>Rosaceae</i>	53	<i>Ranunculaceae</i>	14
<i>Cruciferae</i>	47	<i>Salicaceae</i>	12
<i>Caryophyllaceae</i>	44	<i>Polygonaceae</i>	10
<i>Compositae</i>	43	<i>Potamogetonaceae</i>	10
<i>Polygonaceae</i>	40	<i>Scrophulariaceae</i>	8
<i>Scrophulariaceae</i>	40	<i>Juncaceae</i>	7
<i>Ranunculaceae</i>	39	<i>Onagraceae</i>	6
<i>Papilionaceae</i>	34	<i>Rosaceae</i>	6

доминантами сообществ, занимающих огромные площади мелководий. Число доминантных и содоминантных видов достигает 61, или 27% от общего состава флоры.

Сопоставление водной и прибрежноводной флоры (только гидрофильных растений) Ивановского водохранилища с флорами естественных и искусственных водоемов (Рыбинского и Учинского водохранилищ, Габ-озера, Косинских озер и оз. Селигер) показало (табл. 2), что наибольшее число общих видов флора Ивановского водохранилища имеет с флорами других водохранилищ (Рыбинское — 86%, Учинское — 75%), тогда как число видов, общих с флорой озер плакорных условий, очень невелико (Габ-озеро — 26%, Косинские озера — 34%, Селигер — 40%). Низкий коэффициент общности между флорами искусственных и естественных водоемов объясняется прежде всего бедностью видового состава естественных водоемов. Если на водохранилищах зарегистрировано от 56 до 75 видов водных и прибрежноводных растений, то на озерах число видов колеблется от 26 до 46, т. е. флора мелководий водохранилищ значительно богаче флоры естественных водоемов. Совмещение в водохранилище самых разнообразных условий — реки, озера, болота и пересыхающего водоема — расширяет состав его флоры и делает доступными отдельные участки его мелководий для видов различных экологических групп. Это обеспечило большое богатство не только флоры высших растений, но и, как отмечает Л. Г. Буторина (1961), большое разнообразие флористического состава фитопланктона.

Анализируя флору по экологическому составу (табл. 3), можно отметить, что по числу видов наиболее обширна группа растений влажных местообитаний (гигрофиты), тогда как собственно прибрежноводные и водные растения (гидрофиты и гидатофиты, по Б. А. Келлеру, 1938) составляют всего 32% от флоры водоема. Однако растения, относящиеся к наиболее многочисленной экологической группе гигрофильных видов, не являются господствующими в зоне временного затопления водохранилища. Большей частью гигрофиты вкраплены в сообщества прибрежноводных и водных растений.

Влияние отдельных факторов среды на состав флоры водохранилища бывает различным в зависимости от возраста последнего. Если при заселении водоема в первые годы его существования флористический состав зависит в основном от случайного заноса плодов, семян и корневищ, то при дальнейшем становлении флоры ведущее значение приобретают режим уровня, трофические особенности грунтов и вод, флора бассейна

Сравнение флор Иваньковского водохранилища и других водоемов

Название растений	Водоемы					
	Иваньковское водохранилище	Рыбинское водохранилище (Белая-Ская и Кутова, 1966)	Учинское водохранилище (Тихомиров, 1963)	Габ-озеро (Депилова, 1933)	Косинские озера (Мельнич-Панова, 1930)	оз. Селигер (Успенский, 1912)
<i>Isoetaceae</i>						
<i>Isoetes lacustris</i> L.	—	—	+	+	—	—
<i>I. tenella</i> (Lem.) Desv.	—	—	—	—	—	+
<i>Equisetaceae</i>						
<i>Equisetum fluviatile</i> L.	+	+	+	+	+	+
<i>Ranunculaceae</i>						
<i>Ranunculus circinnatus</i> Sibth.	+	+	+	+	—	+
<i>R. divaricatus</i> Schrank.	+	+	+	—	—	—
<i>R. Kaufmannii</i> Clerc	+	+	—	—	—	—
<i>R. lingua</i> L.	+	+	—	—	—	—
<i>R. trichophyllus</i> Chaix ex Vill.	—	—	—	—	—	+
<i>Ceratophyllaceae</i>						
<i>Ceratophyllum demersum</i> L.	+	+	+	—	+	+
<i>Nymphaeaceae</i>						
<i>Nymphaea candida</i> Presl	+	+	+	+	+	+
<i>N. tetragona</i> Georgi	—	—	—	+	—	—
<i>Nuphar luteum</i> (L.) Smith	+	+	+	+	+	+
<i>N. pumilum</i> Smith	—	—	—	+	—	—
<i>Polygonaceae</i>						
<i>Rumex aquaticus</i> L.	+	+	+	—	—	—
<i>Polygonum amphibium</i> L.	+	+	+	—	—	+
<i>Elatinaceae</i>						
<i>Elatine callitrichoides</i> (Rupr.) Kauffm.	—	—	+	—	—	—
<i>E. hydropiper</i> L.	+	+	+	—	—	—
<i>E. Schkuhriana</i> C. A. Mey.	—	—	—	—	—	+
<i>Cruciferae</i>						
<i>Rorippa amphibia</i> (L.) Bess.	+	+	—	—	—	—
<i>Subularia aquatica</i> L.	—	—	—	—	—	+
<i>Lythraceae</i>						
<i>Lythrum salicaria</i> L.	+	+	+	—	+	—
<i>Trapaceae</i>						
<i>Trapa natans</i> L.	+	—	—	—	—	—
<i>Haloragaceae</i>						
<i>Myriophyllum alterniflorum</i> DC.	—	—	—	+	—	—
<i>M. spicatum</i> L.	+	+	+	+	—	+
<i>M. verticillatum</i> L.	+	—	+	—	—	—
<i>Callitrichaceae</i>						
<i>Callitriche hermaphroditica</i> Juslen. emend. Schinz et Thell	+	+	+	+	—	+
<i>C. palustris</i> L.	+	+	+	—	—	—
<i>Hippuridaceae</i>						
<i>Hippuris vulgaris</i> L.	+	+	—	—	—	—

Название растений	Водоемы					
	Иваньковское водохранилище	Рыбинское водохранилище (Белавская и Кутова, 1966)	Учинское водохранилище (Тихомиров, 1963)	Габ-озеро (Депилова, 1933)	Косинские озера (Менкель-Шапова, 1930)	оз. Селигер (Успенский, 1912)
<i>Umbelliferae</i>						
<i>Cicuta virosa</i> L.	+	+	+	—	+	+
<i>Sium latifolium</i> L.	+	+	—	—	—	+
<i>Oenanthe aquatica</i> (L.) Poir.	+	+	+	—	—	—
<i>Primulaceae</i>						
<i>Hottonia palustris</i> L.	+	—	—	—	—	—
<i>Scrophulariaceae</i>						
<i>Limosella aquatica</i> L.	+	+	+	—	—	—
<i>Veronica anagallis-aquatica</i> L.	+	+	+	—	—	—
<i>Veronica beccabunga</i> L.	+	—	+	—	—	—
<i>V. scutellata</i> L.	+	+	+	—	—	—
<i>Lentibulariaceae</i>						
<i>Utricularia minor</i> L.	—	—	+	—	—	—
<i>U. neglecta</i> Lehm.	+	—	—	—	—	—
<i>U. vulgaris</i> L.	+	+	+	—	+	—
<i>Lobeliaceae</i>						
<i>Lobelia Dortmanna</i> L.	—	—	—	+	—	—
<i>Butomaceae</i>						
<i>Butomus umbellatus</i> L.	+	+	+	—	—	+
<i>Hydrocharitaceae</i>						
<i>Hydrocharis morsus-ranae</i> L.	+	+	+	—	+	—
<i>Stratiotes aloides</i> L.	+	+	—	+	+	+
<i>Elodea canadensis</i> Rich.	+	+	+	—	+	—
<i>Alismataceae</i>						
<i>Alisma Loeseltii</i> Gorski	—	—	+	—	—	—
<i>A. plantago-aquatica</i> L.	+	+	+	—	+	+
<i>Sagittaria sagittifolia</i> L.	+	+	+	+	—	+
<i>Juncaginaceae</i>						
<i>Triglochin palustre</i> L.	—	—	+	—	—	—
<i>Potamogetonaceae</i>						
<i>Potamogeton alpinus</i> Balb.	—	+	—	—	—	—
<i>P. Berchtoldii</i> Fieb.	+	+	+	+	—	—
<i>P. compressus</i> L.	+	+	+	—	—	+
<i>P. crispus</i> L.	+	—	—	—	+	—
<i>P. filiformis</i> Pers.	—	—	—	+	—	—
<i>P. Friesii</i> Rupr.	+	+	+	—	—	—
<i>P. heterophyllus</i> Schreb.	+	+	—	+	—	+
<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. praelongus</i> Wulf.	—	+	+	+	+	+
<i>P. rutilus</i> Wulfg.	—	—	—	+	—	—

Таблица 2 (продолжение)

Название растений	Водоёмы					
	Иваньковское водохранилище	Рыбинское водохранилище (Белая-Ская и Кутава, 1966)	Учинское водохранилище (Тихомиров, 1963)	Таб-озеро (Лепилова, 1933)	Косинские озера (Менкель-Шапова, 1930)	оз. Селигер (Успенский, 1912)
<i>Najadaceae</i>						
<i>Najas flexilis</i> (Willd.) Rostk. et Schmidt	—	—	—	—	—	+
<i>Iridaceae</i>						
<i>Iris pseudacorus</i> L.	+	+	—	—	—	+
<i>Araceae</i>						
<i>Acorus calamus</i> L.	+	+	—	—	+	—
<i>Lemnaceae</i>						
<i>Spirodela polyrrhiza</i> (L.) Schleid.	+	+	+	—	+	—
<i>Lemna minor</i> L.	+	+	+	—	+	—
<i>L. trisulca</i> L.	+	+	+	—	+	+
<i>Sparganicaceae</i>						
<i>Sparganium affine</i> Schnizl.	—	+	—	+	—	—
<i>S. Friesii</i> Beurl.	+	—	—	—	—	—
<i>S. glomeratum</i> Laest.	—	+	—	—	—	—
<i>S. minimum</i> Fries.	—	+	—	—	—	—
<i>S. ramosum</i> Huds.	+	+	+	—	—	—
<i>S. simplex</i> Huds.	+	+	+	+	—	+
<i>Typhaceae</i>						
<i>Typha angustifolia</i> L.	+	+	+	+	—	—
<i>T. latifolia</i> L.	+	+	+	—	+	—
<i>Cyperaceae</i>						
<i>Eleocharis acicularis</i> (L.) Roem. et Schult. .	+	+	+	+	—	+
<i>E. mamillata</i> Lindb. f.	+	—	—	—	—	—
<i>E. ovata</i> (Roth) Roem. et Schult.	—	—	+	—	—	—
<i>E. palustris</i> (L.) R. Br.	+	+	+	+	+	+
<i>E. uniglumis</i> (Link.) Schult.	+	—	—	—	—	—
<i>Schoenoplectus lacustris</i> (L.) Palla	+	+	+	+	+	+
<i>Blysmus compressus</i> (L.) Panz. et Link . .	—	—	+	—	—	—
<i>Carex acuta</i> L.	+	+	+	—	—	—
<i>C. aquatilis</i> Wahlb.	+	+	—	—	—	—
<i>C. vesicaria</i> L.	+	+	+	—	+	—
<i>Gramineae</i>						
<i>Leersia oryzoides</i> (L.) Sw.	+	+	—	—	—	—
<i>Phragmites communis</i> Trin.	+	+	+	+	+	+
<i>Glyceria aquatica</i> (L.) Wahlb.	+	+	+	—	—	+
<i>G. fluitans</i> (L.) R. Br.	+	+	+	—	—	—
<i>Catabrosa aquatica</i> (L.) Beauv.	—	—	+	—	—	—
<i>Scolochloa festucacea</i> Link	+	+	—	—	+	+
<i>Agrostis stolonizans</i> Bess.	+	+	+	—	—	—
<i>Alopecurus aequalis</i> Sobol.	+	+	+	—	—	—
<i>A. geniculatus</i> L.	+	+	+	—	—	—
<i>Digraphis arundinacea</i> (L.) Trin.	+	+	+	—	—	—
<i>Beckmannia eruciformis</i> (L.) Host	+	+	+	—	—	—
Всего видов	72	69	63	28	26	35
Количество общих видов		62	54	19	25	29
Коэффициент общности, в %		86	75	26	34.7	40

водохранилища. В настоящее время флора Ивановского водохранилища прошла первые этапы формирования и случайные заносные растения большей частью исчезли. Большинство видов распределены равномерно по всей площади литорали водохранилища. Но все же можно проследить некоторую приуроченность отдельных экологических групп растений к определенным биотопам. Так, в верховьях заливов и в сильно заросших межостровных мелководьях на органических грунтах встречаются преимущественно болотные растения, такие как *Calla palustris* L., *Equisetum fluvatile* L., *Menyanthes trifoliata* L., *Comarum palustre* L., *Ranunculus lingua* L. Вообще довольно высокий процент болотных растений (23%), входящих в состав флоры водохранилища, свидетельствует о начавшемся процессе заболачивания его мелководий.

В речном участке водохранилища происходит ежегодное обогащение грунтов аллювиальными отложениями, и процесс заболачивания в нем еще не проявляется. По

Таблица 3

Экологический анализ флоры

	Число видов	Процентный состав
Растения, приспособившиеся к условиям избыточного увлажнения	19	8
Растения влажных местообитаний	132	60
Воздушно-водные или полупогруженные растения . .	45	20
Настоящие водные растения	30	12

таким местам преобладают эвтрофные виды. На песчаных грунтах открытых прибрежий встречаются преимущественно такие виды, жизненные формы которых вырабатывались в условиях прибойной зоны или большой проточности: *Potamogeton pectinatus* L., *P. perfoliatus* L., *Schoenoplectus lacustris* (L.) Palla, *Butomus umbellatus* L., *Eleocharis acicularis* (L.) Roem. et Schult.

Флора искусственного во-

доема в огромной степени зависит и от его гидрологического режима, в основном от режима уровня, регулируемого человеком. Незначительное летнее падение уровня создает благоприятные условия как для земноводной растительности, так и для растений влажных местообитаний (гигрофиты). Погруженные и плавающие растения (гидатофиты), занимающие более глубокие участки мелководий, не страдают от такого колебания уровня, так как до окончания вегетации остаются в условиях обводнения. При более значительном летнем падении горизонта вод задерживается развитие всех групп растений. Иногда летняя сработка или позднее весеннее наполнение приводит к выпадению из флоры некоторых массовых видов. Так, в результате позднего заполнения Куйбышевского и Волгоградского водохранилищ в их литорали намечается сокращение группы погруженных растений.

Еще более неблагоприятно для водной растительности непостоянство степени наполнения водохранилища по годам. Чередующиеся годы высокого и низкого уровня резко меняют среду существования гидрофильных и гидатофильных растений и вынуждают их переносить период обсыхания мелководий в виде покоящихся зачатков. Повторение нескольких маловодных лет вызывает гибель целого ряда гидатофитов.

В заключение отметим, что при обследовании мелководий Ивановского водохранилища нами собраны следующие виды, не указанные ранее для Калининской области: *Potamogeton Friesii* Rupr. — Новозавидовский район, правый берег Волги, залив у Городни; *Utricularia neglecta* Lehm. — Конаковский район, залив у дер. Федорово, *Oenothera biennis* L. — Рождественский район, левый берег Волги близ дер. Лисицы. *Trapa natans* L. —

Конаковский район, залив у дер. Новоселье. Кроме того, на мелководьях водохранилища неоднократно были обнаружены *Leersia oryzoides* (L.) Sw. и *Aristolochia clematitis* L., не приводимые для Калининской области М. Л. Невским (1947—1952). В последние годы на ряде участков водохранилища произведены опытные посадки другого нового для области вида — риса многолетнего *Zizania latifolia* Turcz. Из водных растений, обитающих в водоемах Калининской области, не обнаружены на водохранилище *Potamogeton rutilus* Wulf., *P. panormitanus* Biv.-Bern., *P. praelongus* Wulf., *Zannichellia palustris* L., *Najas flexilis* (Willd.) Rostk. et Schmidt, *N. tenuissima* A. Br., *Ceratophyllum submersum* L., *Nymphaea tetragona* Georgi и некоторые другие. В большинстве случаев это редко встречающиеся растения, играющие незначительную роль в сложении фитоценозов.

ЛИТЕРАТУРА

- Белавская А. П. и Т. П. Кутова. 1966. Растительность зоны временного затопления Рыбинского водохранилища. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 12 (15).
- Богачев В. К. 1956. Формирование водной растительности Рыбинского водохранилища. Уч. зап. Яросл. гос. пед. инст., вып. XIV (XXIV).
- Буторин Н. В. 1959. К вопросу о проточности Иваньковского и Угличского водохранилищ. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 3.
- Буторина Л. Г. 1961. Фитопланктон Иваньковского водохранилища в 1954—1956 гг. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 4 (7).
- Гавеман А. В. 1955. Московское море. Калинин.
- Зиминова П. А. 1959. Элементы гидрологического режима в водный баланс Иваньковского водохранилища за 1951—1956 гг. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 2 (5).
- Калинина А. В. 1945. Первые стадии зарастания мелководий Московского моря. Советская ботаника, т. XIII, № 4.
- Келлер Б. А. 1938. Растение и среда. Экологические типы и жизненные формы. В сб.: Растительность СССР, т. 1, М.—Л.
- Крюгер В. А. 1947. К изучению флоры поймы Камы и ее формирование. Уч. зап. Молот. гос. ун-в., т. VI, вып. 1.
- Курдин В. П. 1961а. Основные положения о процессах образования и распределения грунтов в верхневолжских водохранилищах. Тр. Всес. совещ. по биол. основам рыбхоз. освоен. водохр., М.—Л.
- Курдин В. П. 1961б. Грунты Иваньковского водохранилища. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 4 (7).
- Ласточкин Д. А. 1939. Общие сведения о Московском море. Бюлл. Моск. общ. испыт. пр-р., отд. биол., т. XVIII, вып. 4.
- Лепилова Г. К. 1933. Высшая водная растительность озер Кончезерской группы. 1. Растительность Габ-озера. Тр. Бородинск. биол. ст. в Карелии, т. VII, вып. 1.
- Маевский П. Ф. 1954. Флора средней полосы европейской части СССР. 8-е изд., М.—Л.
- Марков М. В. 1955. Флора и растительность пойм рек Волги и Камы в пределах Татарской АССР. Уч. зап. Казанск. гос. ун-в., т. 115, кн. 1.
- Менкель-Щапова Л. В. 1930. Исследование водной и прибрежно-водной растительности Косинских озер. Тр. Косинск. биол. ст. Моск. общ. испыт. природы, вып. 11.
- Невский М. Л. 1947—1952. Флора Калининской области, чч. 1—2. Калинин.
- Потапов А. А. 1954. Распределение водных растений в заливах Иваньковского и Истринского водохранилищ в зависимости от различий химического состава воды и характера донных отложений. В сб.: Строительство водохр. и проблема малярии, М.
- Потапов А. А. 1960. О значении донных отложений при прогнозах зарастания водохранилищ. Тр. Всесоюз. гидробиол. общ., т. X.
- Россолимо Л. Л. 1950. Некоторые данные по илонакоплению в Иваньковском водохранилище (Московском море) системы канала им. Москвы. Тр. Всесоюз. гидробиол. общ., т. II.
- Себеицков Б. М., Д. И. Биск и Е. В. Мейснер. 1940. Режим и рыба Иваньковского водохранилища в первые два года его существования. Тр. Воронежск. отд. Всерос. н.-и. инст. прудово-рыбн. хоз., т. III, вып. 2.

- Тихомиров В. Н. 1963. Очерк флоры Учинского водохранилища. В сб.: Учинское и Можайское водохранилища, М.
- Трифорова Н. А. 1960. О зимнем гидрохимическом режиме Иваньковского водохранилища. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 3 (6).
- Трифорова Н. А. 1961. Гидрохимический режим Иваньковского водохранилища. Тр. Всес. совещ. по биол. основам рыбохоз. освоен. водохр., М.—Л.
- Успенский Е. Е. 1911. Распределение водной растительности в оз. Селигер. Тр. Бологовской биол. ст. Петерб. общ. естествоиспыт., т. III.
- Шенников А. П. 1930. Волжские луга средневолжской области. Л.
- Шмелева Ю. Д. 1954. Зарастание и антропогенность Иваньковского водохранилища. В сб.: Строительство водохр. и проблема малярии, М.
-

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ЛИТОРАЛИ ВОЛГОГРАДСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА НА ТРЕТЬЕМ ГОДУ ЕГО СУЩЕСТВОВАНИЯ

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВОДОХРАНИЛИЩА

Наполнение Волгоградского водохранилища началось осенью 1958 г. и продолжалось в течение трех лет (1959—1961). Весной 1960 г. на короткий период был достигнут проектный уровень, но затем горизонт вод упал на 2 м и оставался таким в течение всего года (рис. 1). И лишь с июня 1961 г.

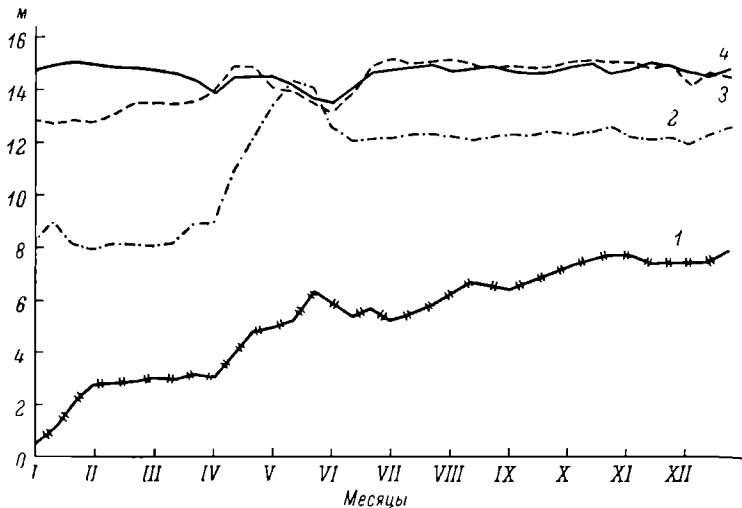


Рис. 1. График изменения уровня (в м) Волгоградского водохранилища.

1 — 1959; 2 — 1960; 3 — 1961; 4 — 1962 г.

этот водоем начал свое существование при нормальном подпорном горизонте (НПГ). В 1958 г. нами было осуществлено маршрутное обследование растительности ложа будущего водохранилища. Затем, в годы наполнения, проводилось рекогносцировочное изучение процесса отмирания затопленной и становления новой растительности водохранилища. Результаты этих исследований опубликованы отдельным сообщением (Экзерцев и Экзерцева, 1962).

В настоящей работе приводятся материалы маршрутного обследования растительности литоральной зоны Волгоградского водохранилища, произведенного летом 1963 г., т. е. на третьем году его существования при НПГ. Изучение растительности проводилось по общепринятой методике, ассоциации описывались на площадках в 100 м^2 , если же участок сообщества занимал меньшую площадь, он описывался целиком. В фитоценозах ярусы выделялись по Катанской (1956), обилие видов оценивалось глазомерно по шкале Друде. Для выяснения продуктивности различных сообществ с площадок в 1 м^2 брались укосы. Растения срезались на высоте 3—5 см над поверхностью грунта. Подземная биомасса не учитывалась.

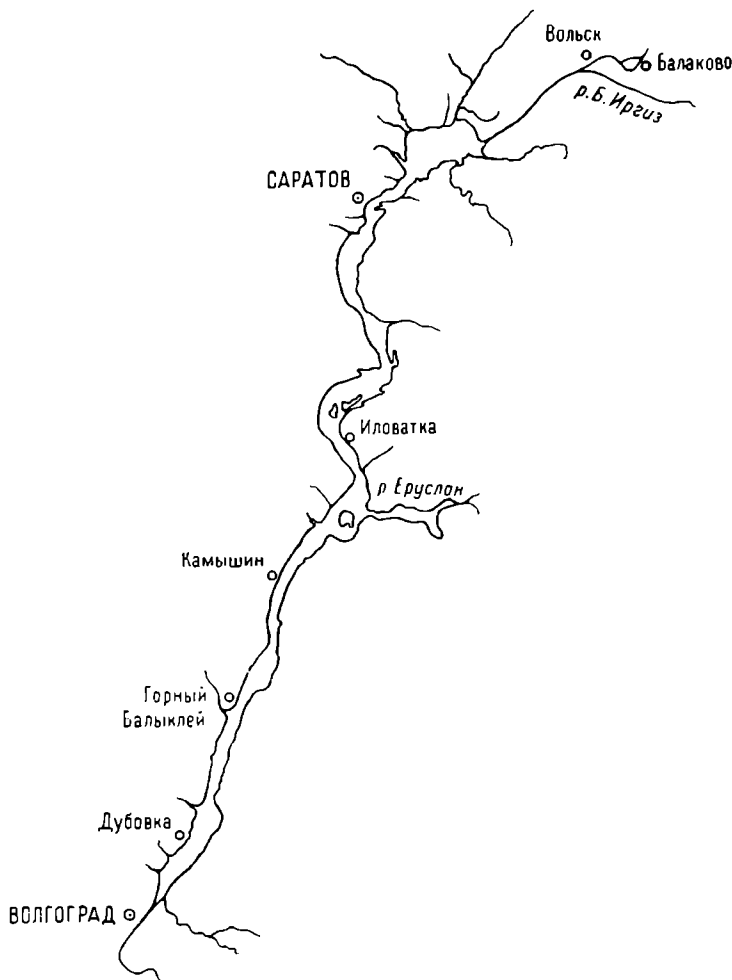


Рис. 2. Схема Волгоградского водохранилища.

Своими очертаниями Волгоградское водохранилище повторяет очертания долины Волги, вытянутой на этом участке с севера на юг (рис. 2). Протяженность водохранилища 627 км при максимальной ширине в предплотинном плесе 14 км. Подпор вод достигает г. Балаково. Площадь Волгоградского водохранилища равна 3470 км^2 , объем 33.5 км^3 , глубина на русле — 41 м. Водоем долинного типа, с незначительно изрезанной береговой линией. Имеются лишь два больших, глубоко вдающихся залива, возникших по притокам Еруслана и Балыкляя. Подпор вод по Еруслану простирается на 130 км. Кроме того, вдоль левого, и особенно правого берега, по балкам образовался ряд небольших заливов.

Рост и развитие водных растений на мелководьях искусственных водоемов в первую очередь зависит от колебаний уровня вод, регулируемого

человеком. Режим уровня рассматриваемого водоема сравнительно благоприятен для существования гидрофильной растительности. В течение летнего периода на большей части водохранилища поддерживается постоянный горизонт вод. На развитие растений отрицательно влияют лишь весеннее падение уровня и позднее (июньское) наполнение водохранилища (рис. 1). В условиях юга СССР к моменту наполнения водохранилища, которое происходит в середине июня, обгаженные мелководья успевают пересохнуть и часть гидрофитов, тронувшихся в рост, погибает.

Наиболее резкие колебания уровня происходят в верхних участках Волгоградского водохранилища. В его верховьях, в области выклинивания



Рис. 3. Правый берег Волгоградского водохранилища.

подпора, как и в верховьях всех волжских водохранилищ, наблюдается весенний паводковый подъем вод. В этот период указанные участки напоминают незарегулированную реку с интенсивной проточностью. Паводок оказывает существенное влияние на ход зарастания литорали, так как в верховьях водохранилища имеются большие площади мелководий.

Своеобразие колебаний уровня наблюдается и на большей части прибрежий этого водоема. Местный паводок проходит намного раньше, чем в Волге, вследствие чего обводнение литорали происходит дважды: за счет вод местного стока (в конце марта) и за счет вод, поступающих с Верхней Волги. Такой весенний режим в условиях засушливого климата не может не повлиять на процессы зарастания.

Другим фактором процесса формирования нового растительного покрова литорали водохранилища является наличие зачатков водных растений. Неоднократно указывалось (Потапов 1955; Распопов, 1960; Экзерцев, 1961, 1963), что на вновь созданных водохранилищах степных и пустынных областей ощущается дефицит семян и органов вегетативного размножения гидрофитов. Процесс зарастания южных искусственных водоемов и его скорость во многом определяются наличием зачатков тех или иных видов водных растений.

В связи с особенностями морфометрии существенное влияние на становление растительности оказывает и волнобой. Большинство прибрежий Волгоградского водохранилища подвержено размыву. Правый берег на всем протяжении обрывистый и крутой (рис. 3). Интенсивный прибой исключает возможность закрепления растений и на левобережье водохранилища. Защищенные участки мелководий имеются в верховьях заливов правого и левого берегов и, кроме того, под защитой некоторых островов.

Скорости течений на большей части водохранилища ничтожны и не могут оказать отрицательного влияния на прибрежную водную растительность. Проточность является одним из ведущих факторов в расселении растительности лишь в верховьях искусственного водоема.

Прозрачность вод всех волжских морей очень мала (1—2 м), поэтому зарастанию подвержена прибрежная зона с глубинами не более 2 м. Группировки водных растений, встречающиеся на больших глубинах, являются реликтами затопленных пойменных водоемов и обречены на отмирание.

Распределение растительности

По значению отдельных факторов и характеру зарастания мелководий Волгоградское водохранилище можно разделить на три участка:

1. Верхний — от Балакова до Саратова. На этом участке Волга осталась или в своем русле или же затопила пониженные участки поймы. Подтопленные мелкие водоемы поставляют зачатки водных растений. Здесь определяющими факторами являются условия, свойственные поймам равнинных рек, т. е. проточность и весенний паводковый режим.

2. Средний — от Саратова до Камышина. На этом участке пойма Волги оказалась затопленной на большую глубину, а урез вод подошел к берегам надпойменных террас. Незалитыми остались лишь наиболее возвышенные места, образовавшие вдоль прежнего русла цепь островов и кос. Пойменные водоемы затоплены на большую глубину и растущие там макрофиты погибли. Эти участки испытывают недостаток зачатков водных растений. Только иногда на месте речек притеррасья и воложек могли сохраняться некоторые водные растения. Течение практически отсутствует, весенний паводок не наблюдается. Большие глубины и ширина плеса создают условия для разгона крупных волн. Мелководья, где способны существовать гидрофиты, имеются только под защитой островов и в заливах.

3. Низовья водохранилища — от Камышина до плотины. Здесь поднятые воды вышли на равнины второй и третьей надпойменных террас. Пойма с ее водоемами оказалась погребенной под толщей вод. Литораль возникла на местах, занятых ранее полупустынной растительностью. Отсутствие островов способствует интенсивному размыву правого и левого берегов водохранилища. Большая часть литорали совершенно лишена растительности. Условия для существования гидрофитов имеются только в верховьях заливов.

Верховье водохранилища. Как уже указывалось, в верховьях водохранилища основными факторами, влияющими на зарастание тех или иных мелководий, являются проточность в весенний и летний периоды, аллювиальные наносы и наличие зачатков водных растений. Близ Балакова Волга находится в своем прежнем русле, затоплению подверглись понижения островов, закосья, побережья рукавов и затонов. На этих участках при наличии пологих берегов и защищенности от паводковых потоков происходит формирование прибрежной и водной растительности. На мелководьях с небольшой проточностью и илистыми вязкими грунтами, отделенных, как правило, от основного русла островами, появляются заросли рогоза узколистного. Группировки этого растения местами занимают довольно значительные площади. Растения распределены неравномерно, более или менее плотные скопления рогоза чередуются с неза занятыми участками грунта, пятнами стрелолиста и куртинами рогоза широколистного. Среди воздушно-водной растительности местами встречаются побеги роголистника. Никакой поясности в размещении растений на таких участках не наблюдается.

Иной характер растительности встречается на мало проточных мелко-водьях, в местах, где в непосредственной близости и ранее были сообщества водных растений, послуживших источником формирования гидрофильных фитоценозов. По берегам таких мелководий, отшнурованных от русла кустарниками и прирусловыми гривами, в течение двух лет произошло формирование растительных сообществ и их зональное (поясное) распределение. В местах, сильно увлажненных в летнее время и продолжительно затопляемых во время паводка, кустовые луга сменяются поясом ситняга. Ширина этого пояса варьирует в зависимости от уклона берега. От края



Рис. 4. Заросли стрелолиста на мелководьях верховий водохранилища.

меженной воды и до глубин 15—20 см расположена зона земноводной растительности, состоящая из ассоциаций стрелолиста. С нарастанием глубин появляются фитоценозы роголистника и рдеста пронзеннолистного, образующие пояс погруженных растений. Однако этот пояс представлен не всегда. Сообщества всех зон хорошо развиты и характеризуются равномерным распределением видов по площади и хорошо выраженной ярусностью (рис. 4).

Открытые берега русловой части верховий подвержены интенсивной проточности, особенно в паводковый период. Они состоят из песчаных наносов, местами заросших ивняками, и ничем не отличаются от прирусловых песчаных валов незарегулированной реки. Иногда вдоль русла сохранилась стена затопленного, но еще живого ивняка. Среди кустов, и в особенности под их защитой, в массе развивается горец земноводный. Заросли этого растения создают плотные скопления на глубинах до 3 м.

Реки, впадающие в Волгу на этом участке водохранилища, также затоплены незначительно и мало изменили свой облик. Залитыми оказались лишь пойменные понижения, тогда как гривы создают целый лабиринт островов и кос. Эти сильно рассеченные мелководья наиболее благоприятны для развития водной растительности. С первых же лет начинается их интенсивное зарастание, и на третьем году в них уже имеется вполне сформировавшийся растительный покров. В распределении растительных груп-

пировок прослеживается зональность. На глубинах 60—80 см доминирует роголистник, выше расположены сообщества стрелолиста с хорошо развитым ярусом элодеи. В местах весеннего затопления среди кустов ив господствует канареечник. Подпор вод значительно снизил скорости течения притоков Волги, и пологие берега начинают зарастать стрелолистом, клубнекамышом морским и ежеголовником ветвистым. Последний вид не создает сплошного пояса, а растет отдельными куртинами, разбросанными вдоль русла реки. Большие площади прибрежий притоков совершенно лишены растительности. Отсутствует растительность и по некоторым заливам, возникшим на месте воложек и прирусловых понижений. Так, в 10 км ниже Вольска на левом берегу образовался зал. Плеханы. Берега его обрывистые, иногда у кромки воды встречается узенькая полоска осоки острой, а в воде — небольшие куртинки рдеста пронзеннолистного и горца земноводного, большинство же прибрежий залива лишено сообществ макрофитов.

Основные площади мелководий в верховьях водохранилища сосредоточены на участке между городами Марксом и Саратовом, на месте бывшей Красноярской поймы. Здесь, в районе слияния рек Терешки, Чардыма, Большого и Малого Карамана, возник целый лабиринт протоков, островов и заливов.

Как и в самых верховьях, на этих мелководьях еще ярко проявляются проточность и влияние весеннего паводка. В зависимости от интенсивности процессов накопления аллювия резко изменяется характер прибрежий. Острова, расположенные близ основного русла, сложены крупнозернистыми песками. Намытые песчаные бугры чередуются с понижениями, заполненными водой. Водная растительность в таких водоемах обычно отсутствует, что объясняется ежегодными весенними смывами и перемещениями аллювия. В центре островов, в отдалении от русла, они забиты массой древесных обломков, принесенных полыми водами. Среди обломков деревьев, сучков и прочих растительных остатков хорошо развивается ряска малая и сальвиния.

С удалением от русла скорость течения падает, пески сменяются разбухшими черными грунтами. Проточность и аллювиальность исчезают. На голом грунте местами встречаются куртины сусака, стрелолиста и небольшие пятна горца земноводного. Несмотря на благоприятные условия, эти мелководья почти не зарастают, что объясняется отсутствием зачатков водных растений. Ранее все эти участки были заняты осокорниками.

В случае затопления лугов характер растительности несколько изменяется. Так, по р. Терешке, в пойме, под затопление попали лишь луга низкого уровня. Наличие в пойме этой реки озер и других водоемов обеспечило мелководья зачатками гидрофитов. Уже сейчас на таких местах хорошо прослеживается зональное расположение зарослей. Луговая растительность в зоне продолжительного весеннего затопления и подтопления сменяется поясом ситняга, за которым следует пояс стрелолиста. Иногда в зоне последнего встречаются куртины рогозов узколистного и широколистного, чередующихся с небольшими скоплениями клубнекамыша морского. На небольших пойменных понижениях, не связанных с основным плесом и заливаемых лишь в весеннее время, господствуют сообщества сусака зонтичного. В верховьях заливов по рекам встречаются одиночные пятна рдеста пронзеннолистного и горца земноводного. Иногда среди затопленных кустов разрастается ежеголовник простой, образующий правильные кольца.

Средний участок. Ниже Саратова пойма Волги затоплена уже на большую глубину. Незалитыми остались лишь возвышения, занятые ранее ксерофильной или древесной растительностью. Пойменные

водоемы погребены под толщей воды. Мелководья ниже Саратова испытывают недостаток в зачатках гидрофитов. Фактор весенней проточности здесь уже не проявляется, но начинает выступать лимитирующая роль прибоя. Большие площади мелководий возникли ниже Саратова в районе Красного Текстильщика. Все они отделены от русла сплошной цепью песчаных островов, сменяемых местами затопленным дубовым лесом (рис. 5).



Рис. 5. Затопленная пойменная дубрава в среднем участке водохранилища. Водная растительность отсутствует.

Огромные площади мелководий совершенно лишены зарослей гидрофитов, и только в русле р. Кривуши встречаются небольшие островки камыша Табернемонтана, рогозов и клубнекамыша. На влажном грунте развиваются побеги ситняга и дербенника.

Другая система мелководий подобного типа возникла в районе селений Привольное—Краснополье. Прибрежья островов, обращенные к основному плесу, не заняты водными растениями. На более же защищенных участках по голому грунту прибрежий разбросаны одиночные кусты рогозов, клубнекамыша морского, ситняга и схеноплектуса Табернемонтана. В центре островов по залитым понижениям господствует ассоциация ро-

гоза узколистного, окаймленная поясом ситняка с пятнами дербенника прутьевидного. На заостровных участках мелководий иногда встречается односоставная ассоциация рогоза узколистного или тростника. Однако большинство таких площадей лишено растительности. Так же чрезвычайно бедны растительностью острова левобережья в районе селений Ровное, Золотое, Н. Банновка, где на местах бывших воложек и водоемов притеррасья появляются чахлые прибрежно-водные заросли.

Небольшие площади мелководий имеются по верховьям заливов правобережья. Однако в большинстве случаев берега заливов обрывистые

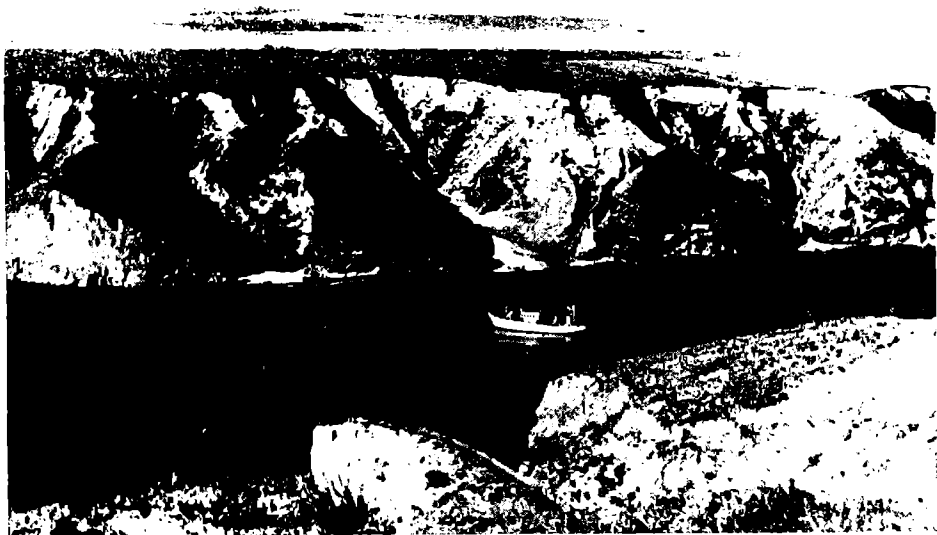


Рис. 6. Залив правого берега водохранилища.

(рис. 6), и очень редко в их прибрежье можно встретить отдельные побеги рогоза узколистного, а в воде иногда попадается рдест курчавый.

В среднем участке водохранилища имеется один большой залив, возникший по долине р. Еруслана. В низовьях Еруслана растительный покров защищенных прибрежий имеет тот же характер, что и в литорали средней части Волгоградского водохранилища. Большая часть прибрежий совершенно лишена растительности, иногда же зарастает рогозом узколистным. Однако площадь его зарослей ничтожна по сравнению с общей площадью мелководий. В средней части залива в месте слияния рек Тургана и Еруслана площадь, занятая водной растительностью, увеличивается в связи с наличием здесь большого количества зачатков. Одновременно на этом же участке уже сказывается весенний паводковый подъем вод (поемность). В распределении растительных группировок можно наметить некоторую закономерность. Прибрежья, залитые в весеннее время и продолжительный период обильно увлажненные, зарастают щавелем узколистным, среди которого разбросаны побеги тростника, ежевника-куриное просо и подорожника. В связи с небольшим уклоном берега площади этих зарослей довольно велики и достигают 500 м ширины. Ближе к воде, на более увлажненных местах травостой имеет пятнистый характер. Куртинки клубнекамыша чередуются с побегами рогоза, тростника и куртинами сор-

ной растительности. В обводненных участках на глубинах от 15 до 50 см и на вязкой размокшей каштановой почве встречаются куртины тростника и рогоза узколистного. Обычно это чистые заросли, но на более мелких местах их флористический состав обогащается прибрежными видами. Иногда среди одиночных куртин можно встретить разреженные побеги рдеста блестящего.

Основная масса растительности сосредоточена в верховьях залива, там, где Еруслан находится в своем русле, а затоплены лишь пойменные понижения, т. е. в этом заливе проявляются те же закономерности, что и в верховьях водохранилища. На таких местах господствуют заросли рогоза узколистного и рогоза Лаксмана. Иногда встречается рогоз широколистный. На более сухих местах господствуют заросли клубнекамыша и сорной растительности, среди которой преобладает щавель узколистный. Почти полностью отсутствуют в верховьях залива группировки погруженных видов.

Н и ж н и й у ч а с т о к. Ниже Камышина долина Волги затоплена на еще большую глубину. Сколько-нибудь значительные острова отсутствуют. Правый берег крутой и обрывистый, левобережье открыто для интенсивного прибоя. В литорали левобережья с небольшим уклоном образовались песчаные отмели и косы. Мелководья, доступные для зарастания, имеются в верховьях заливов правого берега — Балыклей, Оленье, Сестренская балка, по заливам левобережья и на небольших отшнурованных водоемах песчаных отмелей. В большей части водохранилища волнобой исключает возможность укрепления водных растений. В заливах правобережья водная растительность встречается лишь в самых верховьях, где по руслу бывших ручьев имеются небольшие чахлые куртины тростника. Вдоль берега верховий протянулись несформированные группировки череды трехдольной, мяты австрийской, шлемника и дурнишника. Иногда они сменяются куртинками клубнекамыша и камыша Табернемонтана. По затопленным поймам ручьев или рек встречаются фрагменты ассоциации элодеи канадской, роголистника и рдеста курчавого, среди которых разбросаны куртинки схеноплектуса Табернемонтана.



Рис. 7. Мелководья, лишенные растительности в заливе левобережья.

Несколько иной характер растительности в зал. Балыклей. Наиболее богатой является растительность правого отрога залива по р. Ростригине. Берега этого отрога обрывистые, но по их кромке встречаются фрагменты ассоциаций тростника и рогоза, в верховьях же имеется довольно большой массив тростника, занимающий все мелководные участки. В окнах между тростниковыми зарослями господствует роголистник. В верховьях залива по р. Балыклейке растительность бедна. Среди затопленных кустов лоха встречаются пятна горца земноводного и разреженные заросли тростника.

Берега заливов левобережья более пологи и доступны для подной растительности. Однако именно в левобережных заливах водная растительность полностью отсутствует (рис. 7). Лишь в некоторых из них нам удалось отыскать одиночные побеги рдеста гребенчатого, да у кромки воды встречаются куртинки ситняга одночешуйного. В зоне подтопления господствует сорная растительность, преимущественно девясил британский, щавель узколистный или курчавый и дурнишник.

Небольшие очаги растительности имеются в нижней части водохранилища по западинам песчаных отмелей и кос левобережья. В летнее время эти водоемы совершенно изолированы от основного плеса и питаются грунтовыми водами и захлестами волн. Они зарастают рогозом узколистным и рдестом маленьким. По береговой бровке встречаются камыш раскидистый и сыть бурая. Возможно, в дальнейшем эти островки растительности будут очагами ее расселения на другие защищенные мелководья.

ХАРАКТЕРИСТИКА РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Растительность литорали Волгоградского водохранилища представлена четырьмя группами формаций: воздушно-водной, прикрепленной, с плавающими на поверхности воды листьями, свободноплавающей и прикрепленной погруженной. Наибольшее распространение имеет группа формаций воздушно-водной растительности. Она наиболее богата и в фитоценологическом отношении. Сообщества формаций трех остальных групп растений встречаются очень редко.

Строение растительного покрова неодинаково на всем протяжении водохранилища. В его верховьях растительные сообщества уже в основном сформированы, тогда как в средней и нижней частях водохранилища большинство сообществ имеет зарослевый пятнистый характер и лишь фитоценозы рогоза узколистного и тростника иногда представлены односоставными сомкнутыми ассоциациями.

Все группировки прибрежных и водных растений просты по структуре и бедны по флористическому составу. Несколько особняком стоят фитоценозы, расположенные в зоне кратковременного весеннего затопления, которые обогащают набор видов за счет ксерофильных и мезофильных растений. В этой зоне происходит контакт двух экологических типов растительности. Обильное увлажнение и обводнение в весеннее время обеспечивают возможность роста воздушно-водных растений. В период же обсыхания на этих участках разрастаются сорные и степные виды.

Группа формаций воздушно-водной растительности

Сообщества воздушно-водных растений наиболее часто встречаются на мелководьях водохранилища. В его литорали отмечены формации тростника обыкновенного, рогоза узколистного, рогоза Лаксмана, стрелолиста обыкновенного, клубнекамыша морского, ежеголовника скученного, ежеголовника ветвистого, сусака зонтичного, ситняга одночешуйного и др. Распределение формаций по площади мелководий водохранилища не-

равномерно. В его верховьях в растительном покрове господствуют формации стрелолиста, ситника и рогозов, но крайне редко встречаются формации тростника. Последние занимают господствующее положение в нижних участках при зарастании верховий заливов правобережья, а также встречаются на заостровных мелководьях средней части водохранилища. Формации рогоза узколистного отмечены по всему водохранилищу.

Неоднотипна и структура сообществ. В верховьях, где процесс зарастания проходил более быстрыми темпами, сообщества имеют установившийся облик, в других же местах они пятнисты, нарушены, среди сопут-



Рис. 8. Чистые заросли тростника.

ствующих растений много случайных видов. По флористическому составу ассоциации крайне бедны. Часто сообщество, возникшее путем разрастания одного вида, так и остается сложением из одного доминантного растения.

Ф о р м а ц и я т р о с т н и к а о б ы к н о в е н н о г о . Сообществами тростника заняты верховья заливов и заостровные мелководья средних участков водохранилища. Наиболее крупные массивы тростника были встречены в верховьях правого отрога зал. Горный Балыклей, в зал. Еруслан и в протоке близ с. Привольное.

В пределах формации отмечены четыре ассоциации: чистая асс. тростника, асс. тростника с щавелем узколистным, асс. тростника с ряской малой и тростника с роголистником. Наиболее часто встречаются односоставные заросли тростника (рис. 8). Они приурочены к участкам мелководий с глубинами от 15 до 60 см. Травостой сообществ развит хорошо, тростник достигает 3 м высоты, проективное покрытие грунта — 100%. Заросли настолько густы, что через них трудно продвигаться. Несколько другое строение односоставных сообществ тростника отмечено в заливах Сестренки и Горного Балыклея, а также на участках, подверженных прибою, где травостой ассоциации является сильно разреженным и низкорослым. Проективное покрытие грунта едва достигает 60%.

Сообщества тростника со щавелем узколистым встречаются на слегка увлажненных местах, заливаемых лишь в весеннее время. Заросли тростника расположены небольшими куртинами площадью 100 м² среди разросшихся зарослей щавеля, дурнишника, подорожника и другой сорной растительности. Вследствие неблагоприятных экологических условий тростник угнетен, высота его не превышает 150 см, он образует разреженный, первый подъярус. Второй подъярус, составленный щавелем узколистым, частухой подорожниковой, девясилом британским и дербенником прутьевидным, безраздельно господствует в сообществе. Третий подъярус разрежен и состоит в основном из подорожника. Кроме указанных растений, в состав травостоя внедряются преимущественно те виды, среди сообществ которых встречаются участки данной ассоциации.

Ассоциация тростника с ряской малой была встречена только один раз. Сообщество расположено полосой на глубине 60 см вдоль обрывистого берега правого отрога зал. Горный Балыклей. Со стороны водной поверхности она граничит с чистыми зарослями тростника. Травостой развит хорошо, тростник достигает 3 м высоты. Растения равномерно распределены по площади. Второй ярус образован ряской малой, сплошь покрывающей водную поверхность. Общее проективное покрытие — 100%. Флористический состав участка ассоциации крайне беден, на пробной площадке обнаружено всего два вида.

В этом же заливе встречена ассоциация тростника с роголистником темно-зеленым. Сообщество расположено среди центрального массива тростника в месте контакта с зарослями чистого роголистника. На глубинах около 60 см высота тростника достигает 220 см. Проективное покрытие грунта — 90%. Кроме двух доминирующих видов, других растений на пробной площадке не обнаружено.

Говоря о флористическом составе формации тростника в целом, нужно отметить его исключительную бедность. В большинстве случаев это односоставные сообщества. Бедность состава объясняется не только мощностью эдификатора, интенсивно разрастающегося и затеняющего водную поверхность. Основная причина бедности флористического состава состоит в том, что большинство сообществ водных и прибрежно-водных растений возникло путем вегетативного разрастания отдельных небольших куртин, в которые еще не успели внедриться другие виды. Молодость сообществ и отсутствие зачатков водных растений являются основными причинами бедности флористического состава не только сообществ тростника, но и сообществ других водных растений. Смешанные сообщества встречаются лишь на границе соприкосновения ассоциаций двух видов, где доминанты одной из них начинают проникать в состав другой.

Ф о р м а ц и я р о г о з а у з к о л и с т н о г о. Сообщества этого вида встречаются на всем протяжении Волгоградского водохранилища. Обычно они приурочены к обнаженным местам, занятым ранее культурной растительностью. На мелководьях, бедных зачатками, где сообщества только еще возникают, они разрежены и пятнисты. Среди групп рогозы мы находим голый грунт, куртины стрелолиста, частухи подорожниковой, иногда клубникамышья морского. Подобные группировки рогоза имеются и в верховьях водохранилища, и в его нижних участках. В последнем случае они приурочены к небольшим депрессиям на островах, закосьям и небольшим отшнурованным водоемчикам вдоль пологого левого берега.

Более сформированный облик имеют односоставные куртины рогоза узколистного, довольно распространенные в заливе по р. Еруслану и на защищенных мелководьях средней части водохранилища. Они приурочены к местам, где ранее поблизости были сообщества гидрофитов, а в настоящее время поддерживаются глубины 20—40 см. Травостой сообществ сомкнутый, развит очень хорошо (рис. 9). Высота рогоза дости-

гает 220 см, проективное покрытие — 100%. Под его пологом встречаются одиночные побеги тростника, а в погруженном ярусе — рдеста блестящего. Участки ассоциаций имеют форму небольших (100—200 м²) куртин, интенсивно разрастающихся вдоль побережья. Новые молодые группировки и отдельные побеги этого вида продолжают появляться и в настоящее время. Вполне возможно, что они займут главенствующее положение в сложении растительного покрова литорали Волгоградского водохранилища. Флористический состав формации беден, в составе формации зарегистрировано всего 8 видов. На одной пробной площадке встречается от 1 до 4 видов.



Рис. 9. Сообщество рогоза узколистного в побережье Волгоградского водохранилища.

Кроме сообществ рогоза узколистного, неоднократно в верховьях Еруслана были отмечены фитоценозы рогоза Лаксмана. В большинстве случаев это односоставные сообщества, приуроченные к глубинам 20—40 см. Площадь отдельных участков ассоциации рогоза Лаксмана невелика.

Ф о р м а ц и я с т р е л о л и с т а о б ы к н о в е н н о г о. Сообщества стрелолиста обнаружены только в верховьях водохранилища, в местах, где наблюдается весенний паводок. Подобная же приуроченность сообществ стрелолиста к участкам, ежегодно обогащаемым минеральными наносами, отмечена и на Куйбышевском водохранилище, на большинстве мелководий которого (на седьмом году существования), однако, господствуют сообщества рогоза узколистного.

Сообщества стрелолиста в Волгоградском водохранилище приурочены к влажным грунтам или мелководьям с глубинами до 30 см. В составе формации наиболее часто встречаются три ассоциации: асс. стрелолиста с элодеей, асс. стрелолиста с роголистником и асс. стрелолиста с частухой подорожниковой. Травостой ассоциаций развит хорошо. Растения распределены по площади равномерно. Проективное покрытие грунта достигает 100%. Основную массу сообществ составляют два яруса: I ярус — из стрелолиста и III ярус — из побегов роголистника или элодеи. Ярус

погруженных растений развит очень хорошо, и при обсыхании весь грунт между побегами стрелолиста бывает устлан роголистником или элодеей. Несколько отличается по своей структуре ассоциация стрелолиста с частухой подорожниковой. Ее фрагменты располагаются обычно по границе меженного уровня воды между поясами ситняга и стрелолиста. Переходные условия наложили отпечаток на облик этого сообщества. Травостой его пятнист, часто встречаются участки голого грунта или вкрапления куртин рогоза.

Флористический состав формации беден. На пробной площадке встречается от 3 до 6 видов. Из сопутствующих растений наиболее часто отмечены частуха, ситняг и рогоз.

Ф о р м а ц и я ч а с т у х и п о д о р о ж н и к о в о й. В отличие от верхневолжских водохранилищ сообщества частухи имеют неширокое распространение на мелководьях Волгоградского водохранилища. Они отмечены в его верховьях, где встречаются небольшими вкраплениями на границе между луговой растительностью и группировками стрелолиста. Травостой сообществ развит хорошо. Высота его достигает 120 см, проективное покрытие грунта — 80%. Растения распределены по площади неравномерно. Число видов на одной пробной площадке колеблется в широких пределах (2—6).

Ф о р м а ц и я к л у б н е к а м ы ш а м о р с к о г о. Фрагменты ассоциации клубнекамыша морского сравнительно часто встречаются на мелководьях водохранилища. Обычно они приурочены к верховьям заливов, к побережью подтопленных притоков и верховьям водохранилища. Фрагменты ассоциаций представлены небольшими куртинами клубнекамыша, чередующимися с куртинами других растений. Они занимают участки на границе меженного уровня, иногда несколько заходят в воду. Заросли чистые, травостой развит хорошо и достигает высоты 100 см. Проективное покрытие грунта колеблется от 50 до 100%. В случае, когда сообщества располагаются на совершенно ровной поверхности, заливаемой лишь при весеннем подъеме уровня, остальное же время остающейся сухой, структура и состав фитоценоза несколько изменяются. Под пологом первого подъяруса появляются подъярусы ксерофильных и мезофильных растений. В составе травостоя в одинаковом обилии встречаются типично воздушно-водные и сорные виды. Общее число видов, зарегистрированных в данной формации, равно 8, из них постоянным является лишь сам доминант формации. Число видов на площадке колеблется от 2 до 5.

Ф о р м а ц и я с и т н я г а о д н о ч е ш у й н о г о. Сообщество ситняга одночешуйного располагается преимущественно в верховьях водохранилища на границе зоны временного затопления по участкам с влажными грунтами. Выше по профилю они граничат с луговой растительностью зоны подтопления или сорными ксерофильными группировками, ниже сменяются сообществами стрелолиста или рогоза узколистного. В пределах формации отмечена одна ассоциация — чистое сообщество ситняга. Однако отдельные участки этой ассоциации несколько различаются по характеру сопутствующих видов. Можно выделить две группы сообществ: 1) ассоциация ситняга с сопутствующими видами земноводных растений на участках, занятых ранее луговыми фитоценозами, и 2) ассоциация ситняга с сорными растениями по участкам, ранее занятым сообществами ксерофитов. Среди зеленого фона, создаваемого ситнягом, на луговых участках возвышаются одиночные побеги частухи подорожниковой, сусака зонтичного, куриного проса. В сообществах второй группы указанные сопутствующие виды замещаются девясилом, дурнишником, дербенником и другими случайными растениями. Общее число видов, зарегистрированное в травостое данной формации, равно 7, из них по-

стоянным является лишь ситняг. Число видов на одной пробной площадке колеблется от 4 до 6. Травостой сообществ развит хорошо. Проективное покрытие достигает 100%.

Формация ежеголовника ветвистого. Фитоценозы ежеголовника встречаются на побережье залива по р. Б. Иргизу. Куртины этого вида площадью в 3—6 м² разбросаны вдоль русла на глубине 40 см. Травостой в куртинах развит хорошо. Высота его достигает 2 м. Проективное покрытие — 100%. Кроме эдификатора, в составе травостоя этой группировки других видов не обнаружено. Подобное строение имеет данная формация и на других водохранилищах.

Формация ежеголовника скученного. Встречена дважды в верховьях залива по р. Чардыму. Фрагменты ассоциаций пред-



Рис. 10. Куртины камыша Табернемонтана в верховьях залива Сестренки.

ставлены односоставными кольцеобразными куртинами, возникшими путем вегетативного размножения. Сообщество расположено на глубине 60—80 см. Большая часть листьев ежеголовника плавает на поверхности воды. Общее проективное покрытие — 80%. Сопутствующих видов не обнаружено.

Формация сусака зонтичного. Фрагменты ассоциаций сусака зонтичного редко встречаются на мелководьях Волгоградского водохранилища. Лишь в верховьях были отмечены одиночные куртины этого растения. Небольшие по площади участки ассоциации сусака с ситнягом одночешуйным встречаются в затопленной пойме р. Чардыма. Сообщества расположены в пойменных депрессиях, не связанных с основным плесом. Травостой развит хорошо и занимает всю площадь западин. Растения распределены по площади равномерно. Проективное покрытие достигает 100%. Сообщество двухъярусное: первый подъярус первого яруса высотой 100 см образован сусаком, во втором подъярусе (60 см) господствует ситняг, третий ярус погруженных растений представлен пузырчаткой, сплошь застилающей водную поверхность. Число видов на пробной площадке колеблется от 4 до 6.

Кроме перечисленных формаций, на мелководьях водохранилища встречены фрагменты ассоциаций камыша Табернемонтана, осоки острой и канареечника тростниковидного. Все они занимают ничтожные площади. Куртины камыша площадью 1—2 м² встречаются в верховьях заливов Еруслана и Сестренки (рис. 10). Сообщества осоки острой приурочены к крутым берегам подтопленных притоков верховья водохранилища, где они расположены узкой полоской вдоль кромки берега. В этих же условиях встречаются и группировки канареечника. Фрагменты ассоциаций этих трех формаций крайне просты по строению. Они сложены одним видом и имеют куртинообразную форму. Можно предполагать, что в дальнейшем указанные сообщества получат большее распространение в прибрежной зоне Волгоградского водохранилища.

Условно к группе формаций воздушно-водной растительности можно отнести формации щавеля узколистного и ежовника-куриное просо, довольно часто встречающиеся в зоне временного затопления. Заросли этих двух растений занимают большие площади в верховьях залива по р. Еруслану. Сообщества щавеля узколистного приурочены к обсохшим, но слегка увлажненным участкам, с непродолжительным периодом поместности. Благодаря равнинному рельефу заросли протянулись вдоль берега 500-метровой полосой. Травостой развит хорошо. Основной аспект создает щавель, среди которого зеленеют одиночные побеги рогоза узколистного и пятнами выделяются куртины дербенника прутьевидного и девясила британского. Растения распределены по площади равномерно. Проективное покрытие грунта — 70%. В составе сопутствующих видов отмечены зюзник европейский, рогоз узколистный, подорожник большой, череда трехраздельная и поникшая, дербенник прутьевидный, девясил британский, частуха подорожниковая и ряд других. Заросли ежовника-куриное просо занимают более увлажненные участки. В состав доминант наряду с ежовником входят щавель и клубнекамыш морской. Обильно встречается череда трехраздельная. В связи с большим увлажнением травостой пышнее, однако сопутствующие виды те же, что и в предыдущем фитоценозе. Проективное покрытие грунта достигает 100%.

Группа формаций прикрепленных растений с плавающими на поверхности листьями

Эта группа представлена одной лишь формацией горца земноводного, встречающейся рассеянно в верховьях водохранилища и по заливам. Сообщества горца обычно приурочены к местам, где они произрастали раньше и перенесли затопление. Глубина на участках достигает 2.5—3 м. Проективное покрытие колеблется от 40 до 80%. На небольших глубинах, кроме доминанта ассоциаций, в ярусе погруженных растений можно обнаружить одиночные побеги роголистника темно-зеленого. В первые годы существования водохранилища сообщества горца занимали большие площади и даже на глубинах 5—6 м плавающие листья этого растения сплошь покрывали водную поверхность. Однако затопленные заросли обречены на гибель, на новых же площадях горец расселяется довольно медленно. Группа формаций получит более широкое распространение на мелководьях водохранилища на следующих этапах сукцессии растительного покрова, когда начнется расселение сообществ видов нимфейных.

Группа формаций свободноплавающих растений

Сообщества этой группы имели довольно широкое распространение в первые годы существования водохранилищ зоны хвойных лесов. На Волгоградском водохранилище они очень редки и представлены в основном не-

большими скоплениями ряски малой и сальвинии плавающей. Группировки этих растений встречаются по заросшим захламленным участкам и в небольших водоемчиках, заваленных отмершей древесной растительностью. Относимые к этой группе сообщества роголистника и элодеи имеют большее распространение. Но по своему строению они тяготеют к группе формаций погруженных прикрепленных растений.

Ф о р м а ц и я р о г о л и с т н и к а т е м н о - з е л е н о г о . Сообщества роголистника встречаются в верховьях водохранилища по притокам и в верховьях зал. Горный Балыклей. Они расположены на глубинах 40—80 см и образуют третью зону погруженных растений. Роголистник обычно насыщает своими побегами всю водную толщу и достигает ее поверхности. Проективное покрытие в куртинах достигает 100%, растения распределены по площади равномерно. Заросли чистые, и лишь иногда в их состав внедряются небольшие группы элодеи и на границе с другими сообществами вкраплены доминанты контактных ассоциаций.

Ф о р м а ц и я э л о д е и к а н а д с к о й . Сообщества элодеи встречаются в верховьях залива Сестренки и в верховьях водохранилища. Заросли этого растения имеют мозаичный облик. Растения распределены группами, среди которых возвышаются куртины рогоза узколистного и камыша Табернемонтана, в воде встречаются куртины рдеста курчавого. Как над водой, так и в воде разреженные группы растений не образуют сомкнутого яруса. Проективное покрытие грунта в куртинах достигает 90%. Общее проективное покрытие — 20%. Несколько большее распространение имели элодея и роголистник в годы наполнения водохранилища. Их побеги, а иногда и небольшие заросли встречались в верховьях водохранилища, в зоне выклинивания подпора и в верховьях некоторых заливов. Все эти временные группировки существовали не более года и с дальнейшим подъемом уровня полностью исчезали.

Группа формаций погруженных прикрепленных растений

Сообщества этой группы, как и предыдущей, довольно редко встречаются на мелководьях водохранилища. Если на верхневолжских искусственных водоемах на третьем году их существования намечается заметное расселение сообществ рдестов, то на Волгоградском водохранилище нами было встречено лишь несколько небольших и угнетенных куртинок погруженных видов. Это фрагменты ассоциаций рдеста пронзеннолистного, рдеста гребенчатого, рдеста блестящего, рдеста плавающего и рдеста курчавого. Все они имеют вид небольших односоставных групп, не играющих никакой роли в сложении растительности литоральной зоны водохранилища. Лишь в верховьях водоема на защищенных участках с небольшой проточностью начала расселяться ассоциация рдеста пронзеннолистного с роголистником. Но и это сообщество имеет неустановившийся пятнистый облик. Группы рдеста чередуются со скоплениями роголистника и с участками голого грунта.

Продукция растительных формаций

Благоприятные климатические условия, богатые затопленные почвы и отсутствие конкуренции способствуют созданию сообществами прибрежно-водных и водных растений большой продукции. Наибольшую биомассу на единицу площади продуцируют формации тростника, рогоза узколистного, стрелолиста и канареечника (см. таблицу). Высокая урожайность имеется и у погруженных фитоценозов — роголистника, элодеи и рдестов. Обращает на себя внимание большая амплитуда колебания минимальной и максимальной биомасс. Даже в одних и тех же эколо-

**Продукция прибрежно-водной растительности Волгоградского водохранилища
(в г/м²)**

Сообщество	Сырой вес			Воздушно-сухой вес			
	максималь- ный	минималь- ный	средний	максималь- ный	минималь- ный	средний	в влажно- сти
<i>Phragmites communis</i>	5050	1910	3327	1758	599	1168	64.9
<i>Typha angustifolia</i>	6320	1670	3575	1127	376	664	81.4
<i>Sagittaria sagittifolia</i>	6280	2080	3640	720	268	407	88.8
<i>Alisma plantago-aquatica</i>	2000	1880	1940	404	328	366	81.2
<i>Bolboschoenus maritimus</i>	2560	1080	1868	568	292	436	76.7
<i>Eleocharis uniglumis</i>	2920	1000	1549	884	232	455	70.6
<i>Sparganium ramosum</i>	—	—	3180	—	—	296	90.7
<i>S. simplex</i>	4880	2040	3067	352	156	276	91.0
<i>Carex acuta</i>	1280	1040	1160	340	320	330	71.6
<i>Digraphis arundinacea</i>	1880	1720	1800	648	632	640	64.4
<i>Rumex stenophyllus</i>	2040	680	1217	444	150	313	74.3
<i>Polygonum amphibium</i>	2920	1200	1790	520	176	300	83.2
<i>Ceratophyllum demersum</i>	6600	5060	5830	588	427	507	91.3
<i>Elodea</i> — <i>Potamogeton crispus</i>	4200	4000	4100	512	328	420	89.7
<i>E. canadensis</i>	4880	3560	4000	660	412	504	87.4
<i>Potamogeton crispus</i>	—	—	4130	—	—	216	94.8
<i>P. lucens</i>	5420	3000	4210	571	333	452	89.3
<i>P. pectinatus</i>	—	—	5720	—	—	504	91.2
<i>P. perfoliatus</i>	—	—	3600	—	—	520	85.6

гических условиях урожайность сообществ одного и того же вида колеблется в широких пределах. Это еще раз подтверждает неустановившийся характер растительного покрова мелководий Волгоградского водохранилища.

Сравнивая биомассу, создаваемую отдельными сообществами на различных волжских искусственных водоемах, можно отметить более высокую продуктивность растительного покрова Волгоградского водохранилища. Например, урожайность сообществ тростника, стрелолиста, горца земноводного и рдестов на обследованном водоеме в 2 с лишним раза выше, чем на Ивановском и Угличском водохранилищах (Экзерцев, 1958; Экзерцева, 1960). Но, несмотря на высокую продукцию отдельных растительных сообществ, общая годовая продукция высшей водной растительности Волгоградского водохранилища очень мала. Это объясняется небольшим процентом мелководных площадей по сравнению с общей площадью водохранилища (10%) и чрезвычайно слабым зарастанием его мелководий.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. На третьем году существования Волгоградского водохранилища основными факторами зарастания литорали являются морфометрия водоема, режим уровня, проточность и волновой режим и режим зачатков водных растений. Среди всех этих факторов ведущее значение остается за режимом зачатков. В отличие от других волжских водохранилищ на Волгоградском искусственном водоеме ярко проявляется фактор проточности и весенней поемности. Особенно велико их значение в верховьях водохранилища. В связи с особенностями морфометрии в средних и нижних участках водохранилища одним из ведущих факторов в расселении растительности является волновой режим.

2. Распределение растительности на мелководьях водоема крайне неравномерно. Скопления сообществ прибрежных и водных видов сосредоточены в его верховьях. Здесь же прослеживается их поясное распределение. Средний и нижний участки водохранилищ почти совершенно лишены группировок гидрофитов. Как и в годы наполнения, на водохранилище можно выделить следующие типы зарастания прибрежий: 1) мелководья левобережья по балкам и заливам без притоков; 2) мелководья заливов с притоками; 3) верховья водохранилища. В результате выщелачивания грунтов четвертый тип, характерный для зарастания солоноватых водоемов, выпал на третьем году существования водохранилища.

3. Наибольшее распространение в водохранилище имеет группа формаций воздушно-водных видов. В отличие от верхневолжских водохранилищ свободноплавающие и погруженные фитоценозы не играют никакой роли в сложении растительного покрова литорали. Вследствие молодости сообществ и бедности водохранилища зачатками гидрофитов флористический состав ассоциаций и их структуры до крайности бедны и просты. В большинстве случаев это односоставные и одноярусные группировки. Некоторое обогащение состава и усложнение структуры происходят лишь в месте контакта гидрофильной и ксерофильной растительности.

4. Несмотря на благоприятные климатические и гидрологические условия, процесс формирования прибрежно-водной, и особенно водной, растительности Волгоградского водохранилища протекает чрезвычайно медленно. Основным фактором, задерживающим нормальное течение этого процесса, является бедность зачатками гидрофитов. Можно предполагать, что в дальнейшем при большем зарастании мелководий сукцессии на водохранилище пойдут более быстрыми темпами. Для ускорения этого процесса можно рекомендовать искусственное расселение в литорали водохранилища полезных водных растений (рис канадский, рис дальневосточный, бекмания и др.). Отрицательного последствия зарастания мелководных участков Волгоградского водохранилища ожидать не приходится, так как площади мелководий, доступные для роста гидрофитов, составляют ничтожную долю в сравнении с общей акваторией этого водоема.

ЛИТЕРАТУРА

- К а т а н с к а я В. М. 1956. Методика исследования высшей водной растительности. В сб.: Жизнь пресных вод СССР, т. IV, М.—Л.
- П о т а п о в А. А. 1955. Начальные стадии зарастания Цымлянского водохранилища. Мед. паразитол. и паразитар. болезни, № 3.
- Р а с п о п о в И. М. 1960. Водная и прибрежная растительность прудов верхней половины бассейна р. Бузулук. Тр. Лабор. озеровед. АН СССР, т. IX.
- Э к з е р ц е в В. А. 1958. Продукция прибрежно-водной растительности Иваньковского водохранилища. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 1.
- Э к з е р ц е в В. А. 1961. Первые стадии зарастания мелководий волжских водохранилищ. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 10.
- Э к з е р ц е в В. А. 1963. Зарастание волжских водохранилищ. В сб.: Биол. аспекты изуч. водохр., М.—Л.
- Э к з е р ц е в В. А. и В. В. Э к з е р ц е в а. 1962. Зарастание мелководий Волгоградского водохранилища. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 13.
- Э к з е р ц е в а В. В. 1960. Продукция прибрежно-водной растительности Угличского водохранилища. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 11.

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ЗОНЫ ВРЕМЕННОГО ЗАТОПЛЕНИЯ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Изучение прибрежно-водной растительности Рыбинского водохранилища, распространенной в зоне временного затопления, началось с первых лет его существования и продолжалось все последующие годы (Шенников, 1950; Богачев, 1950, 1952; Кутова, 1953, 1956, 1957, 1958, 1961; Буянова, 1954; Леонтьев, 1956; Белавская, 1958; Корелякова, 1958, 1959; Томилина, 1959, 1960).

Занимаясь длительное время изучением растительности зоны временного затопления, авторы настоящей статьи располагают материалом, позволяющим судить о процессах формирования растительности за восемнадцатилетний период и дать общую картину распределения ее по водохранилищу. В работе используются также материалы, любезно предоставленные участниками ботанической съемки растительности зоны затопления 1956 г. — В. К. Богачевым, И. Л. Кореляковой и Т. А. Поповой.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ

Для Рыбинского водохранилища характерно сравнительно слабое развитие прибрежно-водной растительности, что объясняется неблагоприятным действием ряда экологических факторов: чрезвычайно резкими колебаниями уровня, постоянными ветрами и волнениями, малой изрезанностью значительной части береговой линии, преобладанием малопитательных и кислых торфянистых грунтов и малой прозрачностью воды.

Уровень воды. Наполнение водохранилища началось в 1941 г., но только в 1947 г. уровень его достиг нормального проектного горизонта. Как видно на графике (рис. 1), уровень его ежегодно меняется. В одни годы он достигает нормального проектного горизонта, в другие же бывает выше или ниже. Кроме того, неодинаковы сроки максимального подъема, длительности межени и начала осеннего спада воды. Годовой цикл изменений уровня складывается из двух периодов: быстрого весеннего подъема воды (апрель—май) и постепенного длительного понижения. Между ними бывает обычно промежуточный период устойчивого стояния уровня воды, длительность которого зависит от интенсивности и сроков сброса воды через плотину. Так, в 1949, 1951 и 1956 гг. наблюдался затяжной период стояния воды, а в 1955 г. уровень падал очень быстро.

Неустойчивый режим уровня воды привел к образованию на водохранилище своеобразной зоны временного затопления. В годы с высоким стоянием воды часть этой зоны осушается к ледоставу, но в основном вода уходит с нее уже подо льдом. В годы низкого уровня огромные площади остаются незалитыми в течение всего года (1952, 1954, 1960 и 1963 гг.). Размеры обсыхающей площади при различных отметках уровня очень

меняются. Так, при уровне на 1 м ниже НПГ эта площадь равна 310, на 2 м — 850, на 3 м — 1290 и на 4 м — 1750 км² (Белавская, 1958). Непостоянство уровня воды — наиболее неблагоприятный фактор для развития растительности.

Ветры и волнения. Водохранилищу свойственна ветровая погода (число штилевых дней в году не более 10—14%), с чем связан и его волновой режим, оказывающий большое влияние на морфологию берегов и на основные процессы жизни водоема. Достигая 3—3.5 м высоты, волны вызывают разрушение берегов, меняя их очертания. Они же препятствуют развитию зарослей как путем непосредственного повреждения и уничтожения растений, так и косвенно, снижая прозрачность воды, изменяя естественный ход биологических процессов и т. д.

Изрезанность берегов. Наиболее

рассеченной является линия западного берега и центрального полуострова. Весь же восточный берег довольно ровный, открытый господствующим северо-западным ветрам, что почти полностью исключает здесь развитие прибрежно-водной растительности.

Грунты зоны затопления. В прибрежной зоне водохранилища наряду с песчаными, супесчаными и песчано-глинистыми грунтами довольно широко распространены и торфянистые грунты. Как незаиленные песчаные, так и торфянистые грунты содержат очень мало питательных веществ. Кроме того, песчаные грунты очень легко размываются, а торфянистые имеют кислую реакцию. Все это делает их малопригодными для жизни растений, и поэтому растительность развивается на таких грунтах довольно слабо.

Прозрачность воды. Сравнительно низкая прозрачность воды из-за постоянного взмучивания грунтов служит также одним из факторов, ограничивающих расселение растений.

Действие всех вышеперечисленных факторов проявляется в различных частях водохранилища по-разному, что приводит к созданию неодинаковых условий существования, которые в свою очередь вызывают весьма неравномерное распределение растительности по водоему. Характерной и своеобразной чертой Рыбинского водохранилища является существование здесь затопленных лесов и всплывших торфяников. Защищая побережье от действия волн, они тем самым создают убежища для растительности. Однако за последние годы большая часть затопленных лесов уничтожена действием волн, льда, а также лесозаготовками. По сравнению с 1941 г., когда было затоплено свыше 1500 га лесов, к настоящему времени площадь их сократилась почти в 10 раз, что в свою очередь вызвало заметное сокращение площадей, занятых зарослями гидрофитов.

СОСТАВ ФЛОРЫ ЗОНЫ ВРЕМЕННОГО ЗАТОПЛЕНИЯ

Источниками формирования флоры Рыбинского водохранилища явились виды, распространенные ранее в озерах и реках Молого-Шекснинского междуречья (Калинина, 1940). В первые годы наполнения водо-

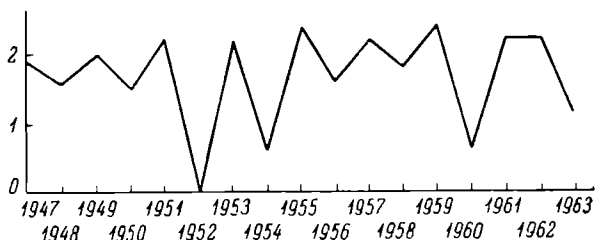


Рис. 1. Наполнение водохранилища по максимальным летним отметкам с 1947 по 1963 г.

На оси ординат изображен уровень воды в м; за нуль принято 100 м.

хранилища состав флоры зоны временного затопления был очень разнообразным, так как там продолжали расти еще многие сухопутные виды и появились водные растения. В. К. Богачев (1952) приводит для тех лет 428 видов растений, из которых на долю гигрофитов приходилось 184, а на гидрофиты — 74 вида. К настоящему времени флора зоны временного затопления состоит из 157 видов высших растений, относящихся к 42 семействам. Преобладают представители семейств *Cyperaceae*, *Gramineae*, *Potamogetonaceae* и *Polygonaceae*. 15 видов приходится на древесно-кустарниковые породы: *Pinus silvestris*, *Betula pendula*, *Alnus glutinosa*, *A. incana*, *Viburnum opulus* и 10 видов *Salix*. Очень редкими являются 19 видов, например такие, как *Potamogeton acutifolius*, *P. Friesii*, *Ranunculus Kaufmannii*, *R. reptans*, *R. divaricatus* и др.

По отношению к условиям обводнения растения зоны затопления делятся на четыре экологические группы (табл. 1).¹

Гидрофиты, или настоящие водные растения. К ним относится 28 видов, или 18% от общего состава флоры. Однако широко распространенными являются лишь несколько видов: *Potamogeton lucens*, *P. perfoliatus*, *P. pectinatus*, *Ceratophyllum demersum*. Большая часть видов встречается далеко не везде и не играет заметной роли в сложении растительного покрова. Так, например, *Stratiotes aloides*, *Nuphar luteum* и *Nymphaea candida* широко распространены только в Изможевском заливе, где они росли и раньше в озерах, а последние два вида встречаются также в устье р. Рени (верховье Моложского плеса). Несколько экземпляров *Nymphaea candida* было найдено в 1955 г. в Югском заливе (Волжский плес).

Гелофиты, или земноводные растения. Они представлены 33 видами, что составляет 21% от всего состава флоры. Это наиболее процветающая группа, о чем говорит тот факт, что в ней нет исчезающих видов и очень мало редких (*Iris pseudacorus*, *Typha angustifolia*). Многие виды этой группы являются ценозообразователями и основными производителями биомассы: *Agrostis stolonizans*, *Polygonum amphibium*, *Sium latifolium*, *Alisma plantago-aquatica*, *Potamogeton heterophyllus* и *Rorippa amphibia*. Они присутствуют почти во всех ценозах и в разные по наполнению водохранилища годы.

Гигрофиты, или растения переувлажненных местобитаний. В годы высокого уровня они могут вегетировать в воде. Эта группа наиболее многочисленна и разнообразна. В нее входит 63 вида (40% от общего числа видов), относящихся к различным семействам и жизненным формам, начиная от крупных осок и кончая мелкими однолетниками. Однако более или менее ведущую роль в травостое играют немногие виды: *Carex acuta*, *C. inflata*, *C. vesicaria*, *Polygonum minus*, *Epilobium palustre*, *Juncus bufonius*, *J. filiformis*. Осоки одинаково типичны для любого по обводнению года, а прочие виды являются ценозообразователями в годы низкого уровня. К этой же весьма сборной группе относятся и ивы, хорошо выносящие длительное затопление. Из 10 отмеченных видов ив наиболее широко распространены *Salix cinerea*, *S. pentandra*, *S. triandra* и *S. mirsinifolia*.

Мезофиты — растения умеренно влажных местобитаний. Они представлены 33 видами (21% от всех видов). Эти виды переносят затопление большей частью в виде семян, корневищ или весьма угнетенных вегетативных побегов. Эта группа растений появляется в зоне затопления в основном в годы низкого уровня. Растения-мезофиты встречаются здесь единично и рассеянно на общем фоне гигро-

¹ Названия растений даны по «Флоре средней полосы европейской части СССР» П. Ф. Маевского (1954).

Список растений зоны временного затопления

Виды растений	Год с высоким уровнем	Год с низким уровнем	Район распространения
Гидрофиты			
<i>Ranunculus circinnatus</i> Sibth. — Лютик жестколистный	++	+	Повсюду.
<i>R. divaricatus</i> Schrank — Лютик расходящийся	+	—	Моложский плес: р-н Дарвинского заповедника, разливы рек Лоши и Мологи.
<i>R. Kauffmannii</i> Clerc — Лютик Кауфмана	++	+	Там же.
<i>Ceratophyllum demersum</i> L. — Роголистник темно-зеленый	++	+	Повсюду.
<i>Nymphaea candida</i> Presl — Кувшинка чисто-белая	+	+	Моложский плес: зал. Изможево, р. Реня.
<i>Nuphar luteum</i> (L.) Smith — Кубышка желтая	+	+	Там же.
<i>Callitriche hermaphroditica</i> Juslen. emend. Schinz. et Thell — Болотник обоеполюй, Водяная звездочка	+	++	Повсюду.
<i>C. palustris</i> L. — Болотник обыкновенный	+	++	»
<i>Hippuris vulgaris</i> L. — Хвостик обыкновенный, Водяная сосенка	++	+	»
<i>Myriophyllum spicatum</i> L. — Уруть колосистая	+	+	»
<i>Utricularia intermedia</i> Hayne — Пузырчатка средняя	+	+	Шексинский плес: устье р. Санжевы.
<i>U. vulgaris</i> L. — Пузырчатка обыкновенная	++	+	Повсюду.
<i>Hydrocharis morsus-ranae</i> L. — Водокрас обыкновенный	++	+	»
<i>Elodea canadensis</i> Rich. — Элодея канадская	++	+	»
<i>Stratiotes aloides</i> L. — Телорез алоевидный	++	+	Моложский плес: зал. Изможево.
<i>Potamogeton acutifolius</i> Link — Рдест остролистный	+	—	Моложский плес: р-н деревни Противье, р-н Центрального Мыса.
<i>P. Berchtoldii</i> Fieb. — Рдест Берхтольда	++	+	Повсюду.
<i>P. Friesii</i> Rupr. — Рдест Фриза	+	—	Моложский плес: р-н Дарвинского заповедника, р-н Центрального Мыса.
<i>P. lucens</i> L. — Рдест блестящий	++	+	Повсюду.
<i>P. natans</i> L. — Рдест плавающий	++	+	»
<i>P. obtusifolius</i> M. et K. — Рдест туполистный	++	+	Моложский плес: р-н Дарвинского заповедника, р-н Центрального Мыса.
<i>P. pectinatus</i> L. — Рдест гребенчатый	++	+	Повсюду.
<i>P. perfoliatus</i> L. — Рдест пронзеннолистный	++	+	»
<i>P. compressus</i> L. — Рдест сплюснутый	++	+	Моложский плес: р-н Дарвинского заповедника. Волжский плес: район Инст. биол. водохр.

Виды растений	Год с высоким уровнем	Год с низким уровнем	Район распространения
<i>Lemna minor</i> L. — Ряска маленькая	++	+	Повсюду.
<i>L. trisulca</i> L. — Ряска трехраздельная	++	+	»
<i>Spirodela polyrrhiza</i> (L.) Scheid. — Многокоренник обыкновенный	++	+	»
<i>Sparganium affine</i> Schnizl. — Ежеголовник сродный	++	+	Моложский плес: устье р. Червой.
Гелофиты			
<i>Equisetum fluviatile</i> L. — Хвощ приречный	++	+	Повсюду.
<i>Ranunculus flammula</i> L. — Лютик жгучий, Прыщинец	+	+	»
<i>R. Gmelinii</i> DC — Лютик Гмелина	+	++	»
<i>R. lingua</i> L. — Лютик длиннолистный	+	++	Моложский плес.
<i>Polygonum amphibium</i> L. — Горец земноводный	++	+	Повсюду.
<i>Elatine hydropiper</i> L. — Повойничек водяной перец	—	+	Моложский плес: р-н Дарвинского заповедника.
<i>Rorippa amphibia</i> (L.) Bess. — Жерушник земноводный	++	+	Повсюду.
<i>Cicuta virosa</i> L. — Вех ядовитый	+	+	»
<i>Oenanthe aquatica</i> (L.) Poig. — Омежник водный	++	+	»
<i>Sium latifolium</i> L. — Поручейник широколистный	++	+	»
<i>Limosella aquatica</i> L. — Лужайник водный	—	+	»
<i>Butomus umbellatus</i> L. — Сусак зонтичный	+	+	»
<i>Alisma plantago-aquatica</i> L. — Частуха подорожниковая	+	+	»
<i>Sagittaria sagittifolia</i> L. — Стрелолист обыкновенный	++	+	»
<i>Potamogeton heterophyllus</i> Schreb. — Рдест разнолистный	++	+	»
<i>Iris pseudacorus</i> L. — Касатик айровидный, К. водный	+	+	Моложский плес: р-н Дарвинского заповедника, р-н Центрального Мыса.
<i>Sparganium glomeratum</i> Laest. — Ежеголовник скученный	+	+	Повсюду.
<i>S. ramosum</i> Huds. — Ежеголовник ветвистый	+	+	»
<i>S. minimum</i> Fries — Ежеголовник малый	+	+	Моложский плес: р-н Дарвинского заповедника, зал. Изаможево, зал. Мшичино.
<i>S. simplex</i> Huds. — Ежеголовник простой	++	+	Повсюду.
<i>Typha latifolia</i> L. — Рогоз широколистный	++	+	»
<i>T. angustifolia</i> L. — Рогоз узколистный	+	+	Моложский плес: р-н Дарвинского заповедника.
<i>Scirpus radicans</i> Schk. — Камыш укореняющийся	+	+	Моложский и Шекснинский плесы: территория Дарвинского заповедника; Моложский плес: р-н Брейтова.
<i>Schoenoplectus lacustris</i> (L.) Palla — Схеноплектус озерный, Камыш озерный	+	+	Повсюду.

Таблица 1 (продолжение)

Виды растений	Год с высоким уровнем	Год с низким уровнем	Район распространения
<i>Eleocharis acicularis</i> (L.) Roem. et Schult. — Ситняг игольчатый	++	+	Повсюду.
<i>E. palustris</i> (L.) R. Br. — Ситняг болотный	++	+	»
<i>Agrostis stolonizans</i> Bess. — Полевица побегообразующая	+	+	»
<i>Alopecurus aequalis</i> Sobol. — Лисохвост равный	+	++	»
<i>Glyceria fluitans</i> (L.) R. Br. — Манник наплавающий	++	+	»
<i>G. plicata</i> Fries — Манник складчатый	++	+	»
<i>G. aquatica</i> (L.) Wahlenb. — Манник водный	+	+	Моложский плес: р-н Дарвинского заповедника, зал. Мшичино.
<i>Phragmites communis</i> Trin. — Тростник обыкновенный	+	+	Повсюду.
<i>Scolochloa festuacea</i> Link. — Тростянка овсяничная	+	+	Моложский плес: зал. Изможево.
Гигрофиты			
<i>Thelypteris palustris</i> (A. Gey) Schott. — Телуптерис болотный	+	++	Там же.
<i>Equisetum palustre</i> L. — Хвощ болотный	—	+	Волжский плес: р-н Перебор (ручей Балобановский), р-н Инст. биол. внутренних вод.
<i>Caltha palustre</i> L. — Калужница болотная	++	+	Повсюду.
<i>Ranunculus reptans</i> L. — Лютик стелющийся	+	++	Моложский плес: зал Мшичино, устье р. Заблудки, урочище Демидиха.
<i>Comarum palustre</i> L. — Сабельник болотный	+	+	Повсюду.
<i>Salix cinerea</i> L. — Ива пепельная	+	+	»
<i>S. mirsinifolia</i> Salisb. — Ива мирзинолистная	+	+	»
<i>S. pentandra</i> L. — Ива пятичичиновая	+	+	»
<i>S. triandra</i> L. — Ива трехчичиновая	+	+	»
<i>S. livida</i> Wahlenb. — Ива сизовато-серая	+	+	»
<i>S. caprea</i> L. — Ива козья	+	+	»
<i>S. phylicifolia</i> L. — Ива филиколистная	+	+	»
<i>S. rossica</i> Nas. — Ива русская	+	+	»
<i>S. dasyclados</i> Wimm. — Ива шерстисто-побеговая	+	+	»
<i>S. acutifolia</i> Willd. — Ива остролистная	+	+	»
<i>Polygonum minus</i> Huds. — Горец малый	+	++	»
<i>P. hydropiper</i> L. — Горец перечный	—	+	»
<i>Rumex hydrolapathum</i> Huds. — Щавель прибрежный	+	+	Моложский плес: зал. Изможево.
<i>R. maritimus</i> L. — Щавель приморский	—	+	Повсюду.
<i>Stellaria palustris</i> Retz. — Звездчатка болотная	+	+	»
<i>Cardamine pratensis</i> L. — Сердечник луговой	—	+	»
<i>Rorippa islandica</i> (Oeder) Bordas. — Жерушник исландский, Ж. болотный	+	++	»

Таблица 1 (продолжение)

Виды растений	Гол с высоким уровнем	Гол с низким уровнем	Район распространения
<i>Lythrum salicaria</i> L. — Дербенник иволистный плакуч	+	++	Повсюду.
<i>Peplis portula</i> L. — Бутерлак портулаковый	—	+	Моложский плес: р-н Дарвинского заповедника.
<i>Epilobium palustre</i> L. — Кипрей болотный	+	++	Повсюду.
<i>E. roseum</i> Schreb. — Кипрей розовый	—	+	»
<i>Lysimachia nummularia</i> L. — Луговой чай	+	++	»
<i>L. vulgaris</i> L. — Вербейник обыкновенный	+	++	»
<i>Naumburgia thyrsoflora</i> (L.) Rihb. — Наумбургия кистецветная	++	+	»
<i>Menyanthes trifoliata</i> L. — Вахта трехлистная	+	+	Моложский плес: зал. Изможево.
<i>Solanum dulcamara</i> L. — Паслен горько-сладкий	—	+	Моложский плес: зал. Мшичино, зал. Изможево.
<i>Veronica anagallis-aquatica</i> L. — Вероника ключевая	++	+	Волжский плес: р-н Ияст. биол. внутренних вод.
<i>V. scutellata</i> L. — Вероника щитковая	++	+	Повсюду.
<i>Myosotis caespitosa</i> Schultz — Незабудка дернистая	++	+	»
<i>M. palustris</i> Lam. — Незабудка болотная	++	+	»
<i>Lycopus europaeus</i> L. — Зюзник европейский	+	+	»
<i>Mentha arvensis</i> L. — Мята полевая	+	+	»
<i>Scutellaria galericulata</i> L. — Шлемник обыкновенный	++	+	»
<i>Stachys palustris</i> L. — Чистец болотный	+	+	»
<i>Galium palustre</i> L. — Подмаренник болотный	++	+	»
<i>G. trifidum</i> L. — Подмаренник трехнадрезный	+	+	»
<i>G. uliginosum</i> L. — Подмаренник топяной	+	+	»
<i>Calla palustris</i> L. — Белокрыльник болотный	+	+	Моложский и Шекснинский плесы: территории Дарвинского заповедника.
<i>Juncus bufonius</i> L. — Ситник лягушачий	—	+	Повсюду.
<i>J. filiformis</i> L. — Ситник нитевидный	+	++	»
<i>J. lampocarpus</i> Ehrh. — Ситник блестящий	+	++	»
<i>Eryophorum polystachium</i> L. — Пушица многоколосковая	—	+	Моложский плес: зал. Мшичино, о. Силов.
<i>Scirpus silvaticus</i> L. — Камыш лесной	+	+	Моложский плес: р-н Дарвинского заповедника.
<i>Carex acuta</i> L. — Осока острая	+	+	Повсюду.
<i>C. aquatilis</i> Wahlb. — Осока водяная	+	+	»
<i>C. inflata</i> Huds. — Осока вздутая	+	+	»
<i>C. vesicaria</i> L. — Осока бутыльчатая	+	+	»
<i>C. pseudocyperus</i> L. — Осока ложносыть	+	+	»
<i>C. nigra</i> (L.) Reichard — Осока черная	+	+	»
<i>C. riparia</i> Curt. — Осока береговая	+	+	Р-н Центрального Мыса (Перекладное).
<i>Bidens cernua</i> L. — Черда поникшая	+	++	Повсюду.
<i>B. tripartita</i> L. — Черда трехраздельная	+	++	»

Виды растений	Год с высоким урожаем	Год с низким урожаем	Район распространения
<i>Alopecurus geniculatus</i> L. — Лисохвост колосчатый	+	+	Повсюду.
<i>Calamagrostis lanceolata</i> Roth. — Вейник ланцетный	+	++	»
<i>C. neglecta</i> P. B. — Вейник незамечаемый	+	++	»
<i>Digraphis arundinacea</i> (L.) Trin. — Двукисточник тростниковидный	+	+	»
<i>Leersia oryzoides</i> (L.) Sw. — Леерсия рисовидная	—	+	Моложский плес; зат. Изможево.
<i>Poa palustris</i> L. — Мятлик болотный	—	+	Повсюду.
Мезофиты			
<i>Ranunculus repens</i> L. — Лютик ползучий	—	+	»
<i>Potentilla anserina</i> L. — Лапчатка гусиная	—	+	»
<i>P. norvegica</i> L. — Лапчатка порвежская	—	+	»
<i>Trifolium pratense</i> L. — Клевер луговой	—	+	»
<i>T. repens</i> L. — Клевер ползучий	—	+	»
<i>Vicia angustifolia</i> L. — Горошек узколистный	—	+	»
<i>V. hirsuta</i> (L.) S. F. Gray — Горошек волосистый	—	+	»
<i>V. sepium</i> L. — Горошек заборный	—	+	»
<i>Betula pendula</i> Roth. — Береза повислая	+	+	»
<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn. — Ольха клейкая	+	+	»
<i>A. incana</i> (L.) Moench. — Ольха серая	+	+	»
<i>Pinus silvestris</i> L. — Сосна обыкновенная	+	+	»
<i>Polygonum aviculare</i> L. — Горец птичий	—	+	»
<i>P. nodosum</i> Pers. — Горец узловатый	—	+	»
<i>P. convolvulus</i> L. — Горец вьюнковый	—	+	»
<i>P. scabrum</i> Moench. — Горец шероховатый	—	+	»
<i>Rumex crispus</i> L. — Щавель курчавый	—	+	»
<i>R. confertus</i> Willd. — Щавель густой	—	+	»
<i>Sagina nodosa</i> (L.) Fenzl. — Мшанка узловатая	—	+	»
<i>Cerastium caespitosum</i> Gilib. — Ясколка дернистая	—	+	»
<i>Stellaria graminea</i> L. — Звездчатка злаковидная	—	+	»
<i>Chenopodium album</i> L. — Марь белая	—	+	»
<i>Peucedanum palustre</i> (L.) Moench. — Горичник болотный	—	+	»
<i>Pedicularis palustris</i> L. — Мытник болотный	+	+	»
<i>Viburnum opulus</i> L. — Калина обыкновенная	+	+	»
<i>Cirsium palustre</i> (L.) Scop. — Бодяк болотный	—	+	»
<i>Gnaphalium uliginosum</i> L. — Сушеница топяная	—	+	»
<i>Hieracium umbellatum</i> L. — Ястребинка зонтичная	—	+	»
<i>Ptarmica vulgaris</i> DC. — Чихотная трава обыкновенная	—	+	»
<i>Matricaria inodora</i> L. — Ромашка непахучая	+	+	»

Виды растений	Гол с вы- шим уровнем	Гол с низ- шим уровнем	Район распространения
<i>Agropyron repens</i> (L.) P. B. — Пырей пол- зучий	—	+	Повсюду.
<i>Phleum pratense</i> L. — Тимофеевка луговая .	—	+	Моложский плес: устье ручья и р-не пос. Брей- това.
<i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth. — Вейник наземный	+	+	Повсюду.

Список исчезнувших видов, отмеченных в 1950—1956 гг.

<i>Ranunculus acer</i> L. — Лютик едкий	—	+	Повсюду.
<i>R. eradicator</i> (Fries) Nevski — Лютик но- укореняющийся	+	—	Моложский плес: р-п Дар- винского заповедника.
<i>Thalictrum simplex</i> L. — Василистник про- стой	—	+	Повсюду, редко.
<i>Parnassia palustris</i> L. — Белозор болотный	—	+	»
<i>Fragaria vesca</i> L. — Земляника лесная . . .	—	+	»
<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim. — Таволга виолистная	—	+	»
<i>Potentilla erecta</i> (L.) Rausch. — Лапчатка прямая	—	+	Повсюду.
<i>Trifolium arvense</i> L. — Клевер пашенный .	—	+	»
<i>Rumex acetosa</i> L. — Щавель обыкновенный	—	+	Повсюду, редко.
<i>R. acetosella</i> L. — Щавель малый, Щавелек	—	+	Повсюду.
<i>Viola arvensis</i> Murr. — Фиалка полевая . .	—	+	»
<i>Pimpinella saxifraga</i> L. — Бедренец камне- ломка	—	+	»
<i>Ledum palustre</i> L. — Багульник болотный .	—	+	»
<i>Chamaedaphne calyculata</i> (L.) Moench. — Бо- лотный мирт	—	+	»
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> L. — Брусника	—	+	»
<i>V. uliginosum</i> L. — Голубика	—	+	»
<i>Oxycoccus quadripetalum</i> Gilib. — Клюква .	—	+	»
<i>Linaria vulgaris</i> Mill. — Льнянка обыкно- венная	—	+	»
<i>Rhinanthus major</i> Ehrh. — Погремок боль- шой	—	+	»
<i>Veronica chamaedrys</i> L. — Вероника дубрав- ная	—	+	»
<i>V. longifolia</i> L. — Вероника длиннолист- ная	—	+	»
<i>V. officinalis</i> L. — Вероника лекарствен- ная	—	+	»
<i>Galeopsis speciosa</i> Mill. — Пикунник кра- сивый	—	+	»
<i>Prunella vulgaris</i> L. — Черноголовка обык- новенная	—	+	»
<i>Plantago lanceolata</i> L. — Подорожник лан- цетолистный	—	+	»
<i>P. major</i> L. — Подорожник большой	—	+	»
<i>Galium mollugo</i> L. — Подмаренник мягкий	—	+	»
<i>G. rubioides</i> L. — Подмаренник мареновид- ный	—	+	»
<i>Achillea millefolium</i> L. — Тысячелистник обыкновенный	—	+	»

Таблица 1 (продолжение)

Виды растений	Год с высоким уровнем	Год с низким уровнем	Район распространения
<i>Centaurea jacea</i> L. — Василек луговой . . .	—	+	Повсюду.
<i>Gnaphalium silvaticum</i> L. — Сушеница лесная . . .	—	++	»
<i>Inula britannica</i> — L. Девясил британский . .	—	++	»
<i>Leontodon autumnalis</i> L. — Кульбаба осенняя .	—	++	»
<i>Potamogeton alpinus</i> Balb. — Рдест альпийский . . .	++	+	Моложский плес; ручей Крутец; Шекснинский плес.
<i>Carex canescens</i> L. — Осока сероватая . . .	+	++	Повсюду.
<i>C. caespitosa</i> L. — Осока дернистая	+	++	»
<i>C. leporina</i> L. — Осока заячья	—	+	»
<i>C. vulpina</i> L. Осока лисья	+	+	»
<i>C. pallescens</i> L. — Осока бледноватая	—	+	»
<i>Agrostis vulgaris</i> With. — Полевица обыкновенная	—	+	»
<i>A. alba</i> L. — Полевица белая	—	+	»

Примечание. (++) — широко распространен, (+) — встречается, (—) — отсутствует.

фитов. Исключение составляет только череда (*Bidens tripartita* и *B. cernua*), семена которой всегда в массе имеются в почве, благодаря чему в годы с низким уровнем она образует большие заросли.

ОСНОВНЫЕ ЭТАПЫ ФОРМИРОВАНИЯ ФЛОРЫ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ

В начале статьи было уже разобрано действие основных факторов, оказывающих влияние на водную растительность, причем на первое место был поставлен уровеньный режим. По изменению растительности в связи с колебаниями уровня все время существования водохранилища (1942—1963 гг.) можно разделить на пять этапов:

I. 1942—1946 гг. Наполнение водохранилища еще очень небольшое, и только в 1946 г. максимальный уровень значительно превысил все предыдущие, хотя и был еще далек от проектной отметки. Именно в этом году сразу на большой территории затопленной суши началась гибель наземной растительности и стали появляться первые представители водной флоры: *Sparganium simplex*, несколько видов *Potamogeton* (*P. heterophyllus*, *P. praelongus*), *Alisma plantago-aquatica*. Всюду наблюдалось массовое появление семенных всходов *Typha latifolia*. Ни о каких новых ценозах нельзя было еще говорить.

II. 1947—1951 гг. (рис. 2, А). Степень наполнения водохранилища ежегодно менялась, но разница между отдельными годами была сравнительно небольшой и не превышала 76 см. Вследствие того что уровень воды 1947 г. намного превысил уровень предыдущего года, растения, появившиеся в зоне затопления в 1946 г., все погибли и лишь единично на глубине 3 м встречались *Potamogeton lucens*, *P. praelongus*, *Polygonum amphibium*. На вновь залитой суше происходило нарушение наземных ценозов и на освобождающихся участках поселялись водные растения. Наибольшее развитие в этот год получили группировки свободноплавающих и погруженных растений: *Hydrocharis morsus-ranae*, *Ceratophyllum demersum*, *Utricularia vulgaris*, *Lemna minor*, *L. trisulca*, *Spirodela poly-*

rhiza, *Potamogeton pusillus*. Произошло это потому, что в затопленных лесах для всех этих растений создались благоприятные затишные условия. Рогоз занял полосу мелководья от границы затопления до глубины 70—80 см. В небольшом количестве стали появляться осоки.

В 1948 г. в результате более низкого стояния воды верхняя часть зоны затопления 1947 г. осталась сухой, а на залитой части глубина воды стала меньше. Началось разрастание зарослей и продвижение их в глубь

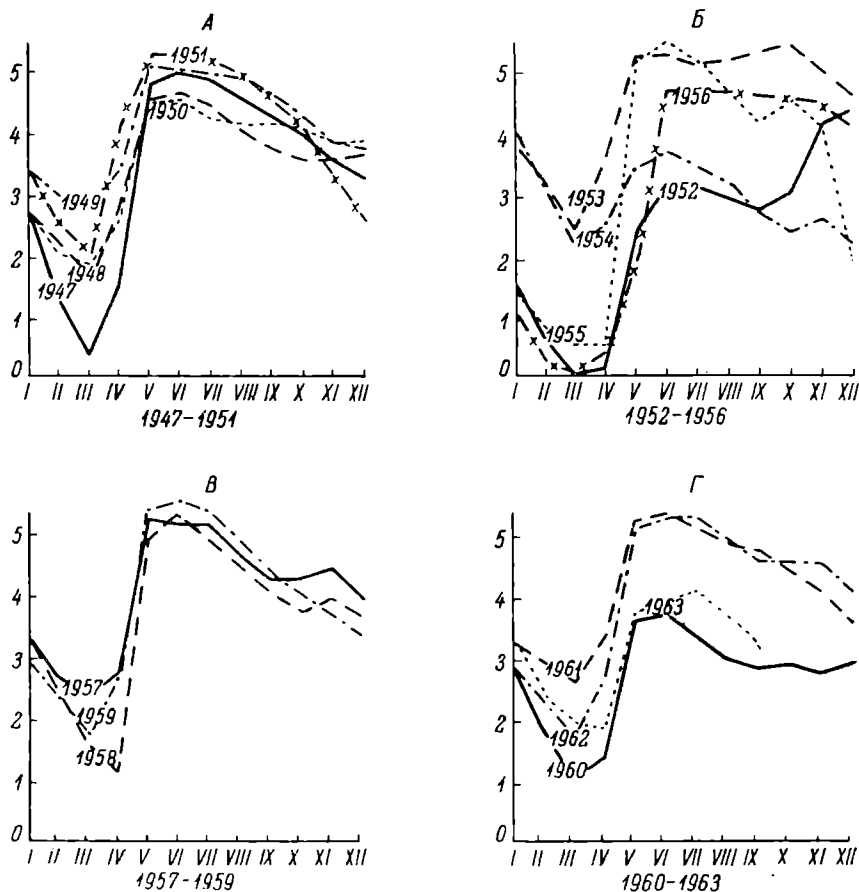


Рис. 2. Колебания уровня водохранилища с 1947 по 1963 г.

На оси ординат изображен уровень воды в м; за нуль принято 97 м.

водоема. Видовой состав фитоценозов стал значительно богаче. Появились новые сообщества из *Agrostis stolonizans*, *Sparganium ramosum*, *S. simplex*, *Polygonum amphibium*, *Elodea canadensis*. Очень большие площади заняли заросли *Alisma plantago-aquatica*. Заросли рогоза стали более густыми. Осенью после спада воды наблюдалось сильное развитие растений-временников. По данным В. К. Богачева (1952), общая площадь под зарослями в 1948 г. по сравнению с 1947 г. возросла в 6 раз.

Подъем воды в 1949 г. не нарушил сложившегося характера растительных группировок. Заросли рогоза достигли максимального развития, формация осок (*Carex vesicaria* и *C. inflata*) имела сомкнутый травостой. Произошло некоторое сокращение зарослей водных растений: водокраса, пузырчатки, рдеста маленького и др. На более глубоких местах продол-

жали расти рдесты (*Potamogeton perfoliatus*, *P. natans*, *P. lucens*, *P. heterophyllus*).

Последующие два года (1950—1951) были неодинаковыми по степени наполнения водохранилища, в связи с чем в зарослях происходили некоторые изменения. В 1950 г. стало меньше гидрофитов и срок их вегетации сократился вследствие раннего спада воды. В 1951 г. благодаря расширению зоны затопления увеличились площади крупноосочников (*Carex vesicaria*, *C. inflata*, *C. acuta*, *C. aquatilis*). Рогоз, оказавшись на глубине 1 м, вегетировал слабо и генеративных побегов не давал. Однако больших нарушений в растительности еще не было, и характер зарослей оставался прежним.

III. 1952—1956 гг. (рис. 2, Б). Продолжительность этого этапа так же, как и предыдущего, пять лет. Он характеризуется чрезвычайно неустойчивым уровнем режимом. Разница уровней в максимальных отметках достигала 246 см, причем годы с низким и высоким уровнем строго чередовались в течение всего периода. Этот необычайно своеобразный этап в жизни растительности водохранилища наиболее полно отражен в печати. Поэтому, отсылая читателей к уже опубликованным материалам (Белавская, 1958; Кутова, 1958, и др.), остановимся лишь на наиболее важных изменениях, происшедших в растительности в эти годы.

В 1952 г. началась гибель рогоза и заросли его перестали существовать почти всюду, встречаясь лишь на небольших площадях в верховьях речек, впадающих в водохранилище, и на островах всплывшего торфа. Крупноосочники распространились еще дальше, в верхние участки зоны затопления, площади их несколько увеличились.

Чередование высокого и низкого стояния уровня воды привело к резкому понижению обилия гидрофитов, особенно из группы свободноплавающих: *Hydrocharis morsus-ranae*, *Lemna minor*, *Spirodela polyrrhiza*, а также и погруженных: *Utricularia vulgaris*, *Ceratophyllum demersum*, *Ranunculus circinnatus*, *Potamogeton pusillus*. Почти полностью исчезая в годы с низким уровнем, эти растения не успевали восстанавливаться за один год с нормальными условиями жизни. В годы с высоким уровнем раньше других начинали вегетацию корневищные растения, главным образом рдесты: *Potamogeton lucens*, *P. perfoliatus*, *P. natans*.

Ежегодная смена условий жизни в зоне временного затопления позволила гелофитам: *Polygonum amphibium*, *Rorippa amphibia*, *Alisma plantago-aquatica*, *Potamogeton heterophyllus*, *Sium latifolium*, *Agrostis stolonizans* — занять ведущее место. Увеличилось обилие растений, для которых в маловодные годы создаются благоприятные условия для прорастания семян: *Schoenoplectus lacustris*, *Sagittaria sagittifolia*, *Digraphis arundinacea*, *Eleocharis palustris*, *Butomus umbellatus*.

Осушенные участки зоны временного затопления при низком уровне заселялись массой однолетних наземных растений: *Bidens tripartita*, *Polygonum scabrum*, *P. hydropiper*, *P. minus*, *Juncus bufonius* и др. (рис. 5, 6).

IV. 1957—1959 гг. (рис 2, В). Все три года этого этапа были одинаковыми по уровенному режиму: максимальный уровень был выше проектной отметки, летне-осенний спад воды очень постепенный. В эти годы произошло формирование растительных группировок из тех растений, которые могут жить при длительном и глубоком затоплении. Процесс переформирования зарослей, существующих до этого в зоне затопления, сопровождался следующими явлениями.

1. Произошло расширение площади под зарослями осок (*Carex vesicaria*, *C. inflata*, *C. acuta*, *C. aquatilis*). Они продвинулись в сторону суши и сократились в более глубоководном поясе (рис. 5).

2. Сократились заросли *Agrostis stolonizans*, которые на предыдущем этапе занимали господствующее положение, встречаясь на глубине до



Рис. 3. Участок зоны временного затопления в районе Дарвинского заповедника в год высокого уровня (1952).



Рис. 4. Тот же участок (см. рис. 3) в год низкого уровня (1954).

1.5 м. В 1957 г. и в последующие годы даже на более мелководных участках полевницы стало меньше, а на глубине 80—100 см, где были сплошные зеленые ковры из полевницы, водная поверхность в течение всего лета оставалась свободной, так как растения все лето находились в толще воды.

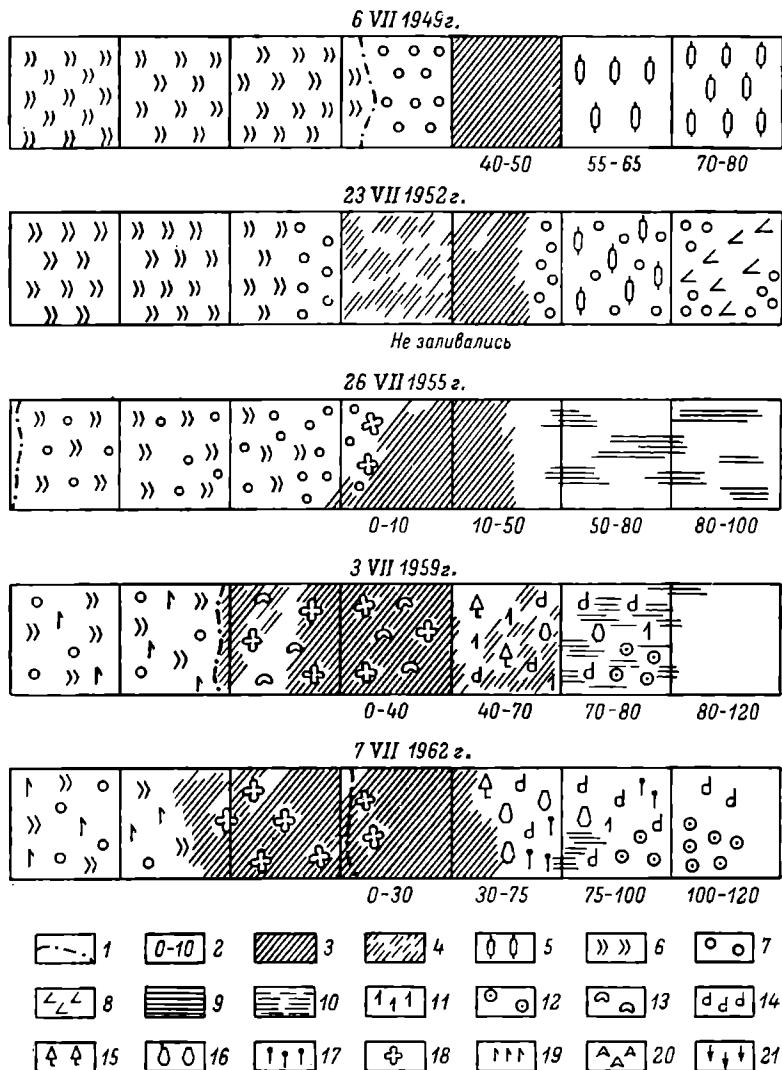


Рис. 5. Изменение растительности в зал. Мшично с 1949 по 1962 г.

1 — границы затопления; 2 — глубина затопления, в см; 3 — осочник; 4 — осочник погруженный; 5 — рогоз; 6 — луговая растительность; 7 — растения-временники; 8 — лисохвост равный; 9 — полевичник; 10 — полевичник погруженный; 11 — хвощ приречный; 12 — ежеголовник простой; 13 — водокрас; 14 — рдест разнолистный; 15 — гречиха земноводная; 16 — частуха; 17 — ситняг болотный; 18 — ивы; 19 — хвощ болотный; 20 — стрелолист; 21 — манник водный.

3. Уменьшилось число видов и обилие гигромезофитов и некоторых гелофитов, тяготеющих к наземному образу жизни: *Polygonum minus*, *Ranunculus flammula*, *R. repens*, *Alopecurus aequalis*, *Galium palustre*, *Eleocharis palustris* и др.

4. В комплексных группировках продолжали доминировать гелофиты *Rorippa amphibia*, *Alisma plantago-aquatica*, *Sparganium simplex*, *Potamogeton heterophyllus*, *Sium latifolium*, *Polygonum amphibium*.

5. В 1958 г. снова возросло обилие гидрофитов в связи с восстановлением для них благоприятных условий. Например, в 1959 г. водокраса было так же много, как в 1949 г.

6. В верхнем поясе зоны затопления (в осочниках и выше их) произошло заметное увеличение представителей болотной флоры: *Naumburgia thyr-siflora*, *Comarum palustre*.

7. Ежегодный высокий уровень воды и поздний спад в эти годы сократили возможность появления осенью в зоне временного затопления зарослей растений-временников.

8. Продолжалось исчезновение гидрофитов на глубоководных участках, где в прежние годы были затопленные леса.

V. 1960—1963 гг. (рис. 2, Г). В эти годы на водохранилище снова нарушился устойчивый уровенный режим и вновь началось чередование лет с низким и высоким уровнями. Последовавшие за этим изменения в растительности имели тот же характер, что и раньше при смене условий обводнения. При низком уровне в 1960 и 1963 гг., так же как это было в 1952 и 1954 гг., гидрофиты подавлялись и в массе развивались наземные однолетники, а также лисохвост равный и полевица побегообразующая. Отличия, связанные с погодными условиями (лето 1960 и 1963 гг. было очень жарким и сухим), выражаются главным образом в сокращении сроков вегетации растений.

Восстановление водных растений начинается в год повторного высокого уровня (1962). В зоне временного затопления снова появляются *Potamogeton lucens*, *P. pectinatus*, *Myriophyllum spicatum*, *Utricularia vulgaris* и другие гидрофиты. Заросли *Agrostis stolonizans* в этот год сокращаются, как и в 1958—1959 гг. (рис. 6). Постоянными ценообразователями остаются гелофиты: *Polygonum amphibium*, *Rorippa amphibia*, *Sparganium simplex*, *Potamogeton heterophyllus*, *Alisma plantago-aquatica*.

Мы подробно разобрали периодичность в становлении растительных ценозов под влиянием изменения уровня водохранилища в течение времени его существования. Однако формирование растительности нельзя рассматривать вне связи с общим процессом формирования водоема, хотя развитие грунтов, береговой линии и дна водоема, влияющее на растительность, в свою очередь также подчинено гидрологическим факторам. Большую роль в формировании водоема играли затопленные леса и всплывшие торфяники. Широкая полоса затопленных лесов вдоль берегов задерживала ход выравнивания береговой линии и процессы формирования дна, а всплывшие торфяники оказывали влияние на формирование грунтов.

Основное направление в развитии прибрежно-водной растительности шло от гидрофитного типа к гелофитному, что вообще характерно для водоемов с неустойчивым уровенным режимом.

Из приведенного выше материала следует, что первыми представителями новой флоры были гидрофиты, для развития которых в те годы создались весьма благоприятные условия среди больших массивов затопленных лесов и множества различных затишных мест между многочисленными островами, косами и всплывшими торфяниками. Позднее в более мелководной зоне по мере разрушения дерновины затопленной наземной растительности стали формироваться сообщества воздушно-водных растений с очень пестрым видовым составом. В период резких межгодовых колебаний уровня происходил отбор видов, наиболее приспособленных к условиям меняющегося обводнения. Такими видами оказались гелофиты, у которых приспособленность к жизни в двух средах является исторически сложившейся. Наиболее приспособленными стали корневищные растения с преобладанием вегетативного способа размножения. Заросли гидрофитов, наоборот, все время сокращались в связи с неблагоприятным действием частых смен высокого и низкого уровней, а также в связи

Постепенно беднеет группа гигрофитов. Сейчас она хорошо представлена только в некоторых биотопах, например в затопляемых на короткий срок березовых молдняках или на участках залитых болот. Из гигрофитов широкое распространение получило лишь несколько видов осок, которые заняли верхний пояс зоны временного затопления, где колебания уровня сказываются не так сильно. Сообщества осок являются, пожалуй, наиболее сформировавшимися ценозами. Тростник медленно занимает новые площади и его большие заросли сосредоточены в немногих районах водохранилища.

28 VII 19552.

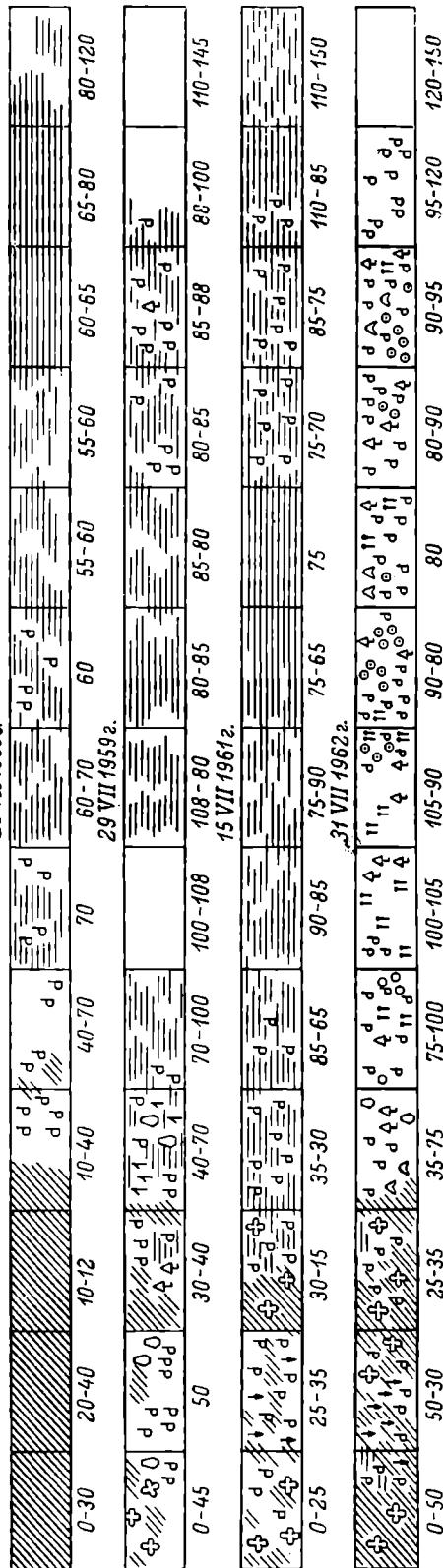


Рис. 6. Изменение растительности в урочище Демидиха с 1955 по 1962 г.

Обозначения те же, что на рис. 5.

Формации *Potamogeton perfoliatus*, *P. lucens* и *P. natans*, каждая из них, включают единственную ассоциацию с доминированием одного из видов рдеста. Ассоциации представлены пятнами различной величины от 4—6 до 60—70 м². Проективное покрытие внутри пятен чаще бывает высоким, порядка 80—100%. Рдестовые ассоциации встречаются в защищенных от действия волн местах с глубиной воды 1.5—2.5 м на различных грунтах. В настоящее время они исчезают в связи с сокращением площади затопленных лесов, где они находили благоприятные условия существования.

Формации свободноплавающих растений *Lemna minor* и *Hydrocharis morsus-ranae* представлены тремя ассоциациями: *Lemna minor purum*, *Hydrocharis morsus-ranae purum* и *H. morsus-ranae*+*Lemna minor*. В зависимости от местообитания характер распределения растений внутри ассоциаций и их проективное покрытие бывают различными. Подобные ассоциации встречаются на водохранилище только в затопленных лесах и лишь в годы с высоким уровнем воды. Они, как и предыдущие формации, относятся к исчезающим.

Формации погруженных растений образованы следующими видами: *Myriophyllum spicatum*, *Utricularia vulgaris*, *Ceratophyllum demersum*, *Potamogeton pusillus*, *P. pectinatus*, *P. Friesii*, *P. compressus*, *Hippuris vulgaris*. Различные ассоциации этих видов распространены главным образом по заливам, особенно на местах залитых лесов. Глубина воды в зарослях бывает не более 70—80 см, реже до 1 м, грунт торфянистый или илистый.

Формация *Potamogeton heterophyllus* включает более десяти ассоциаций, в сложении которых принимают также участие *Polygonum amphibium*, *Sparganium simplex*, *Sagittaria sagittifolia*, *Rorippa amphibia*, *Eleocharis palustris*, *Alopecurus aequalis* и другие виды. Чистая ассоциация рдеста представлена обычно отдельными пятнами. Формация распространена по всему водохранилищу и встречается во всех местообитаниях с глубиной воды от 20 см до 1.5—2 м.

Формация *Polygonum amphibium*. Среди группировок, входящих в эту формацию, наиболее типичны ассоциации гречихи с участием таких видов, как *Agrostis stolonizans*, *Potamogeton heterophyllus*, *Equisetum fluviatile*, *Sium latifolium*, хотя чистая ассоциация гречихи встречается также довольно часто. Проективное покрытие в ассоциациях бывает от 50—60 до 90—95%. Относясь к аборигенам прибрежной полосы водохранилища, *Polygonum amphibium* долгое время играл второстепенную роль в растительности. С 1955 г. его обилие заметно возросло, и в настоящее время формация гречихи занимает одно из первых мест среди других сообществ, встречаясь во всех районах водохранилища на самых различных грунтах и заходя вглубь до 1.5 м.

Формация *Rorippa amphibia* состоит в основном из одной ассоциации *Rorippa amphibia purum*, имеющей сравнительно ограниченное распространение. Так же как ассоциации *Polygonum amphibium*, ассоциация жерушника стала заметна в зоне временного затопления с 1955 г. Она встречается в районе урочища Морозиха, р. Заблудашки, на урочище Средний Двор и у дер. Веретье. Позднее, в 1957—1959 гг. появились заросли жерушника в районе Дарвинского заповедника.

Формация *Sparganium simplex* представлена небольшим числом ассоциаций, в образовании которых принимают участие как содоминанты *Glyceria fluitans*, *Agrostis stolonizans*, *Rorippa amphibia*. Характер зарослей *Sparganium simplex* зависит от глубины воды. На небольших глубинах около берега заросли плотные с проективным покрытием до 80—

90%. На глубине 1.5—2 м *Sparganium simplex* растет пятнами, так же как *Potamogeton perfoliatus* и *P. lucens*. Приуроченности к определенным грунтам нет. Формация ежеголовника простого не имеет повсеместного распространения, хотя и не является столь узко локализованной, как формация жерушника.

Формация *Oenanthe aquatica* состоит из довольно большого числа ассоциаций, из которых наиболее распространены чисто омежниковые и омежниково-частуховые. Кроме них, встречаются омежниково-жерушниковые, омежниково-полевицевые и другие ассоциации. Заросли *Oenanthe aquatica* занимают зону мелководья до 120—160 см с различными грунтами, кроме чисто песчаных. Формация омежника характеризуется тем, что она существует всего один сезон, а затем после нескольких лет отсутствия может вновь возникнуть в годы с высоким уровнем воды. За все время существования водохранилища формация *Oenanthe aquatica* занимала большие площади в 1949, 1951, 1953 и в 1961 гг.

Формация *Alisma plantago-aquatica* разнообразна по составу ассоциаций, количество и видовой состав которых зависят от условий обводнения. В маловодные годы на осушенных участках образуются чистые ассоциации частухи совместно с лисохвостом равным или с временниками. В годы с высоким уровнем частуха образует ассоциации со *Sparganium simplex*, *Sagittaria sagittifolia*, *Agrostis stolonizans*, *Eleocharis palustris*, *Glyceria fluitans*. В 1951, 1953 и 1961 гг. была очень распространена частухово-омежниковая ассоциация. В годы повторных высоких уровней обилие частухи снижается и сокращаются площади ее ассоциаций. В те годы, когда ценозы частухи бывают хорошо выражены, они занимают участки, лежащие ниже осоковых формаций и заходят на глубину до 70—80 см, а иногда и до 1—1.5 м.

Формация *Glyceria fluitans* представлена рядом ассоциаций, в образовании которых совместно с манником принимают участие *Agrostis stolonizans*, *Eleocharis palustris*, *Sium latifolium*, *Alisma plantago-aquatica*, *Sparganium simplex*. Наиболее характерна приуроченность зарослей манника к бывшим луговым почвам с разной степенью заиленности. При высоком уровне глубина воды в ассоциациях не превышает 80—100 см.

На водохранилище формация *Glyceria fluitans* имеет довольно ограниченное распространение. Наибольшие площади ее имеются по юго-западному берегу между дер. Дуброво и Институтом биологии внутренних вод и в устье р. Уломки. Встречаются ассоциации манника также в заливах Изможево и Средний Двор, по рекам Искре и Горловке.

Формация *Agrostis stolonizans* представлена различными ассоциациями, из которых наиболее часто встречаются *Agrostis stolonizans purum*, *A. stolonizans*+*Potamogeton heterophyllus*, *A. stolonizans*+*Sparganium simplex*, *A. stolonizans*+*Polygonum amphibium*. Всего отмечено 25 ассоциаций. Проективное покрытие может быть очень разным — от 30—40 до 100%. Ассоциации полевицы в зоне временного затопления были уже в 1947 г., но наибольшее развитие получили в 1953 г. Вплоть до 1957 г. площади, занятые полевицами, были очень велики и распространялись на глубину до 1.5—1.7 м. В период высоких уровней 1957—1959 гг. произошло резкое сокращение полевичников, и в настоящее время они не занимают первого места среди других формаций, как раньше.

Формация *Alopecurus aequalis* наибольшего развития достигала в годы третьего периода (1952—1955) и была представлена рядом ассоциаций: *Alopecurus aequalis purum*, *A. aequalis*+*Agrostis stolonizans*, *A. aequalis*+*Alisma plantago-aquatica*, *A. aequalis*+*A. plantago-aquatica*+*Glyceria fluitans*, *A. aequalis*+*Bidens tripartita*+*Polygonum scabrum*, *A. aequalis*+*Potentilla norvegica* и др. Четыре первые ассоциации характерны для лет с высоким уровнем, а остальные широко распространены обычно на осу-

пешенных участках зоны затопления. Для песчаных отмелей характерен очень разреженный ценоз лисохвоста, в котором растения растут далеко друг от друга, не образуя сомкнутого травостоя. Формация лисохвоста развивается чаще на песчаных и илистых грунтах, но встречается также и на торфянистых. На водохранилище имеет широкое распространение.

Формация *Digraphis arundinacea* чаще всего представлена чистыми зарослями двукисточника и осоково-двукисточниковой ассоциацией, реже полевицево-двукисточниковой и ситнягово-двукисточниковой. Заросли *Digraphis arundinacea* занимают участки бывших луговых угодий с заиленным грунтом и глубиной воды не более 80—100 см. Большие площади этой формации имеются только на урочищах Морозиха и Средний Двор, в районе бывшей дер. Перекладное и в устье р. Горловки.

Формация *Phragmites communis* представлена чаще всего чистой ассоциацией тростника, которая характерна тем, что в ней всегда бывает очень мало других видов. Редко тростник образует смешанные ассоциации с осокой или с хвощом. Предельная глубина, на которой растет тростник, 2 м, но обычно заросли его не идут глубже 1 м. Небольшие участки ассоциации *Phragmites communis* встречаются часто, а большие площади тростника имеются в районе бывшей дер. Перекладное, в Изможевском заливе, в урочище Средний Двор и около дер. Дуброво. Тростник очень характерен для растительного покрова всплывших тофяников, где он образует большие заросли.

Формация *Scolochloa festucacea* представлена главным образом чистой ассоциацией тростянки. При высоком уровне воды растет на глубине 80—100 см. На водохранилище эта формация имеет очень ограниченное распространение (только в Изможевском заливе).

Формация *Scirpus radicans* очень редкая и встречается только в Изможевском заливе, на урочище Морозиха и по р. Искре. Ассоциации камыша укореняющегося обычно чистые и редко с другими растениями (хвощ, частуха).

Формация *Equisetum fluviatile* представлена несколькими ассоциациями: *Equisetum fluviatile purum*, *E. fluviatile*+*Comarum palustre*, *E. fluviatile*+*Scirpus radicans*, *E. fluviatile*+*Carex* sp., *E. fluviatile*+*Alisma plantago-aquatica*. Большая часть зарослей хвоща приурочена к торфянистым грунтам. Плотность зарослей зависит от степени обводнения и обычно к концу лета, когда глубина воды значительно снижается, происходит гущение зарослей за счет сильного ветвления стеблей. Формация хвоща не относится к широко распространенным ценозам на водохранилище. Пожалуй, самым характерным местонахождением можно считать Изможевский залив и в меньшей степени район бывшей дер. Перекладное и урочища Морозиха.

Формации *Carex inflata*, *C. vesicaria*, *C. acuta* и *C. aquatilis* представлены весьма многочисленными ассоциациями, число которых, вероятно, не менее 30—35. В сложившихся ценозах, где проективное покрытие достигает 80—100%, видовой состав ассоциаций очень бедный и часто встречаются чистые осочки, сложенные одним или двумя видами осок, при этом число сопутствующих видов значительно увеличивается. При высоком уровне между куртинами осоки растут *Agrostis stolonizans*, *Potamogeton heterophyllus*, *Polygonum amphibium*, *Alisma plantago-aquatica*, *Galium palustre*, а при осушении их дополняют, а иногда и полностью заменяют растения-временники: *Rorippa islandica*, *Epilobium palustre*, *Potentilla norvegica*, *Bidens tripartita* и др. Формации этих четырех видов осочки, пожалуй, можно считать самыми распространенными растительными ценозами. На водохранилище они занимают всегда верхний пояс зоны временного затопления с глубиной воды до 50—60 см при максимальном

Распространение и встречаемость формаций по водохранилищу

Формации	Встречаемость при разных уровнях		Распространение
	высокий	низкий	
<i>Potamogeton perfoliatus</i> , <i>P. lucens</i> , <i>P. natans</i>	+	—	Ограниченное.
<i>Lemna minor</i> , <i>Hydrocharis morsus-ranae</i>	+	—	»
<i>Myriophyllum spicatum</i> , <i>Utricularia vulgaris</i> , <i>Ceratophyllum demersum</i> , <i>Potamogeton</i> <i>pusillus</i> , <i>P. pectinatus</i>	+	—	»
<i>Potamogeton heterophyllus</i>	+	—	Широкое.
<i>Rorippa amphibia</i>	+	—	Ограниченное.
<i>Sparganium simplex</i>	+	—	»
<i>Oenanthe aquatica</i>	+	—	»
<i>Glyceria fluitans</i>	+	—	»
<i>Polygonum amphibium</i>	+	+	Широкое.
<i>Alisma plantago-aquatica</i>	+	+	»
<i>Agrostis stolonizans</i>	+	+	»
<i>Alopecurus aequalis</i>	+	+	»
<i>Digraphis arundinacea</i>	+	+	Ограниченное.
<i>Scolochloa festucacea</i>	+	+	»
<i>Phragmites communis</i>	+	+	»
<i>Scirpus radicans</i>	+	+	»
<i>Equisetum fluviatile</i>	+	+	»
<i>Carex vesicaria</i> , <i>C. inflata</i> , <i>C. gracilis</i> , <i>C. aquatilis</i>	+	+	Широкое.
<i>Bidens tripartita</i>	—	+	»
<i>Polygonum scabrum</i>	—	+	»
<i>Epilobium palustre</i>	—	+	»
<i>Juncus bufonius</i>	—	+	»
<i>Rorippa islandica</i>	—	+	»
Комплексные группировки	+	—	»

Таблица 3

Продуктивность основных формаций

Формации	Год	Глубина воды, в м	Вес г/м²	
			сырой	сухой
<i>Potamogeton heterophyllus purum</i> . . . {	1955	1.3—1.4	3650	428
»	»	0.4	1446	167
<i>Agrostis stolonizans purum</i> {	»	0.2—0.6	3366	350
»	1960	0	640	211
<i>A. stolonizans</i> + <i>Potamogeton hetero-</i> <i>phyllus</i>	»	0.6	3138	351
<i>Rorippa amphibia</i> + <i>Agrostis stolonizans</i> + <i>Polygonum amphibium</i>	»	0.8	1500	205
»	»	2.5	1400	260
<i>Polygonum amphibium purum</i> {	»	0.9	2930	432
»	»	0	466	120
<i>Scolochloa festucacea purum</i> {	1959	0	1308	588
»	1960	0	557	263
<i>Phragmites communis purum</i>	»	0—0.1	1388	700
<i>Carex aquatilis purum</i>	»	0—0.1	1208	482
<i>Stratiotes aloides purum</i>	»	1.0	7140	546
<i>Menyanthes trifoliata purum</i>	»	0	7150	1020
<i>Equisetum fluviatile purum</i> {	»	1.0	276	60
»	»	0	760	243

Таблица 3 (продолжение)

Формация	Год	Глубина воды, в м	Вес г/м²	
			сырой	сухой
<i>Scirpus radicans purum</i>	1960	0	870	473
<i>Juncus filiformis purum</i>	»	0	941	413
<i>Carex vesticaria</i>	»	0	700	305
<i>Sparganium simplex</i>	1956	0,7	3456	568
<i>Alisma plantago-aquatica</i>	»	0,5	3370	435
<i>Eleocharis palustris</i>	»	0,5—0,8	603	91
<i>Myriophyllum spicatum</i>	»	1,9	2449	229
<i>Ceratophyllum demersum</i>	»	1,4	2036	204
<i>Elodea canadensis</i>	»	1,1	933	116
<i>Typha latifolia</i>	»	0	2051	623
<i>Alopecurus aequalis</i> + Временники . . .	1960	0	506	126

уровне. Гораздо реже встречаются формации других видов осоки, например *Carex pseudocyperus*, *C. nigra*.

Очень типичны для мелководья водохранилища в годы с высоким уровнем воды «комплексные» группировки. Они характерны тем, что в них невозможно выделить доминантные виды, а можно говорить сразу о целой группе ведущих видов с одинаковой степенью обилия: *Polygonum amphibium*, *Agrostis stolonizans*, *Sium latifolium*, *Sparganium simplex*, *Potamogeton heterophyllus*, *Eleocharis palustris*, *Veronica scutellata*, *Galium palustre*, *Mentha austriaca*, *Ceratophyllum demersum* и др. Этот тип ценоза встречается во всех местообитаниях, но главным образом в более защищенных от ветра местах с глубиной воды 30—80 см.

Нередки на водохранилище и «открытые» ценозы, в которых растения не образуют сомкнутого травостоя, а растут группами или одиночно на большом расстоянии друг от друга. Такие сообщества встречаются на мелководье с глубиной воды до 50—70 см с участием в них *Alisma plantago-aquatica*, *Sagittaria sagittifolia*, *Sparganium simplex*, *Agrostis stolonizans*, *Glyceria fluitans*. Такой же тип ценоза, но представленный *Phragmites communis*, *Typha latifolia* и видами *Carex*, характерен для некоторых участков затопленных лесов.

В годы с низким уровнем воды на осушенной части зоны временного затопления появляются формации растений-временников: *Bidens tripartita*, *Juncus filiformis*, *J. bufonius*, *Rorippa islandica*, *Epilobium palustre*, *Polygonum scabrum*, *Potentilla norvegica*. Эти формации могут быть представлены рядом ассоциаций в зависимости от степени участия в них перечисленных видов и сопутствующих им растений.

Кроме разобранных основных формаций, на водохранилище встречается еще, вероятно, не менее 20 формаций, имеющих очень узкое распространение и не являющихся типичными для растительности зоны временного затопления, например формации: *Menyanthes trifoliata*, *Sagittaria sagittifolia*, *Stratiotes aloides*, *Scirpus lacustris*, *Hippuris vulgaris*, *Butomus umbellatus*, *Sparganium ramosum*, *Typha latifolia*. Две последние формации были широко распространены в первые годы жизни водохранилища, но затем почти полностью исчезли и теперь встречаются редко.

В настоящей работе не рассматривается растительность всплывших торфяников, так как имеется специальная работа, к которой мы и отсылаем читателей (Калецкая и др., 1959). Данные по распространению отдельных формаций на водохранилище приведены в табл. 2. Продуктивность основных ассоциаций дается в табл. 3.

Распределение растительности на протяжении всей зоны затопления весьма неравномерно — она не образует сплошной полосы зарастания, а сконцентрирована главным образом в заливах, устьях рек и массивах

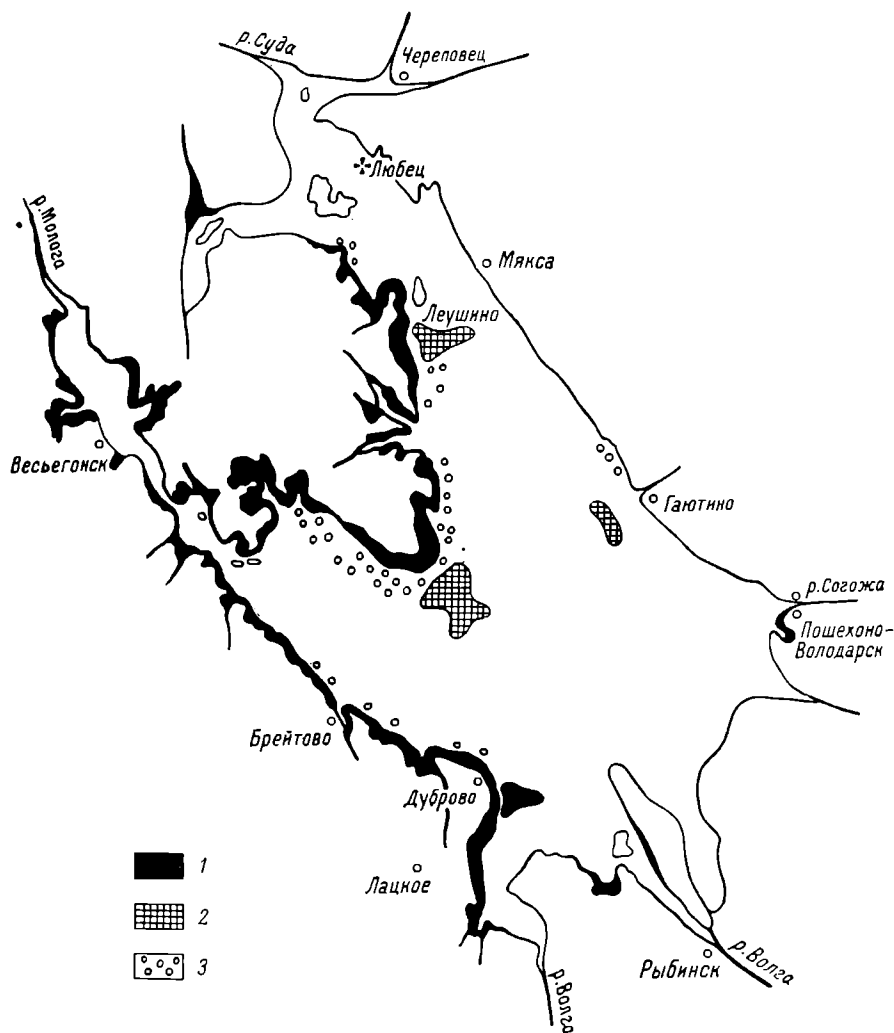


Рис. 7. Схема распределения растительности по Рыбинскому водохранилищу.

1 — растительность зоны временного затопления; 2 — всплывшие торфяники;
3 — затопленные леса.

еще сохранившегося сухостоя (рис. 7). По особенностям прибрежной, т. е. затопляемой, зоны и самой растительности мы выделяем на водохранилище 5 районов: 1) Западный район, 2) Центральный, 3) Верхнешексинский, 4) Восточный и 5) Южный.

1. Западный район

В этот район входит полоса побережья, которая тянется от Центральной усадьбы Дарвинского заповедника по левому берегу Моложского

² Раздел написан в основном по материалам 1956 г.

плеса вверх до сел. Харламовского, а оттуда по противоположному берегу плеса вниз до Института биологии внутренних вод АН СССР. Для этого района типично обилие заливов, а также устьев рек и ручьев, впадающих в водохранилище. Сухостоя почти нигде нет и лишь кое-где остались небольшие скопления сухих стволов и пней (около дер. Гридино). Максимальная ширина зоны временного затопления до 7 км (у дер. Дуброво). Грунты очень разнообразны, хотя преобладает слегка заиленный песок и еще мало изменившаяся почва (Курдин, 1959). Преобладающими формациями этого района являются ползучеполевцевая, осоковая и манниковая. По отдельным формациям площадь растительности распределяется следующим образом:

Формация	га	%
осоковая	750,	25
» ползучеполевцевая	1050,	34
» наплывающе-манниковая	800,	26
» простоежеголовниковая	147,	5
» тростниковая	100,	3
»	1000 ³	
» стрелолистная	63,	1,5
» широколистно-рогозовая	34,	1
» земноводногречиновая	37,	1
» разнолистно-рдестовая	79,	2
» плавающе-рдестовая	10,	0,5
» частуховая	16,	0,5
» элодейная и пузырчатковая	8,	0,3
» поручейниковая	6,	0,2
	3100	100
	+1000	
	4100	

По характеру местообитаний Западный район делится на 3 части: 1) северо-западную, 2) западную и 3) юго-западную.

1) Северо-западная часть включает верхний участок Моложского плеса: от Дарвинского заповедника (Борок Заповедный) вверх до хутора Топорищенского и затем по противоположному берегу вниз до устья р. Ламы. Ширина зоны затопления на этом участке 2—4 км. Наиболее крупные заросли сосредоточены в заливах у деревень Плинишник, Красный Двор, Мышкино и в устье р. Званы. В устье р. Рени обнаружены очень редкие на водохранилище кувшинка и кубышка.

Кувшинка вместе с другими видами водных растений была найдена в 1963 г. на р. Мологе, в 11 км выше от сел. Харламовского. Здесь, в устье небольшого ручья, водная поверхность была на 30—40% покрыта зарослями с преобладанием *Polygonum amphibium*, *Schoenoplectus lacustris*, *Nymphaea candida* и *Butomus umbellatus*. Дно было покрыто ковром из *Elodea canadensis*, *Potamogeton pusillus*, *P. pectinatus* и единично *Stratiotes aloides*. На берегу найдены кусты *Scolochloa festucacea*.

По всей зоне затопления на данном участке в связи с низким уровнем воды в 1963 г. господствовали группировки временников, главным образом гречихи и лисохвоста. В глубоких заливах сохранялись пятна *Potamogeton heterophyllus*, *P. perfoliatus* и *Sparganium simplex*. В небольших лужах (у г. Весьегонска) были обильны некоторые виды *Callitriche* и *Lemna*.

2) Собственно западная часть — от устья р. Ламы до дер. Гридино — примыкает к широкому плесу водохранилища. Заливов меньше, чем в предыдущей части, но берега изрезаны массой впадающих в водохра-

³ 1000 га тростниковой формации выделяется особо, так как, образуя большой массив близ дер. Дуброво, в целом для района она не типична.

илище рек и ручьев. На большом протяжении тянется очень узкая полоска сухостоя. Растительность сосредоточена в устьях рек. Так, в устье р. Сёблы в 1956 г. господствовала частуховополевицевая ассоциация, которая сохранилась и в 1963 г., но уже с большим участием мелкого разнотравья (гречишки, ситник лягушачий). В устье р. Чертольи в 1956 г. наиболее типичной была формация *Sparganium simplex*, в устье р. Черной — *Potamogeton heterophyllus* и *Glyceria fluitans*, а в 1963 г., как и всюду, — разнотравнолисохвостная ассоциация.

3) Юго-западная часть — от дер. Гридино до Института биологии внутренних вод АН СССР (Борок Академический). Береговая линия изрезана мало, сухостоя почти нет, зона затопления очень широкая — до 7 км. В 1956 г. здесь преобладали очень пестрые по составу ассоциации с доминированием *Glyceria fluitans*. Помимо манниковых группировок, были широко распространены осочники и полевичники. В районе дер. Дуброво расположен большой массив тростника (около 1000 га).

II. Центральный район

В Центральный район входит побережье от Дарвинского заповедника до зал. Леушино включительно. Для него характерны низкие заболоченные берега, скрытые все еще существующими здесь массивами сухостоя и торфяными островами. Многочисленные в прошлом реки и озера образовали заливы, весьма различные по размерам и степени отчлененности. Цепи островов создали спокойные закрытые мелководья. На месте затопления сфагновых болот появились архипелаги плавающих торфяных островов. Наибольший архипелаг находится в районе Центрального мыса, меньшие — в районах Леушина и зал. Изможево. Общая площадь всплывших торфяников, покрытых теперь богатой растительностью, составляет 2600 га (Калецкая и др., 1959).

Благодаря наличию больших заливов, сухостоя и торфяных островов в этом районе сконцентрированы наиболее крупные массивы растительности, общей площадью 2500 га. Район из-за сложной конфигурации береговой линии делится на 10 участков, по которым и дается ниже характеристика растительности.

1) Дарвинский заповедник — зал. Мшичино. Растительность сосредоточена в небольших заливчиках. Большей частью хорошо выражена ее поясность: а) крупноосочники, б) полевица побегообразующая, частуха и гречиха земноводная, в) рдесты. Площадь зарослей около 70 га.

2) Зал. Мшичино. Заросли занимают лишь неширокую прибрежную полосу, а основная, открытая часть мелководья не зарастает. Преобладают осочники и полевичники, составляющие вместе с другими формациями не более 30 га. В мелководном 1963 г. в зал. Мшичино, как и всюду, широко распространились виды *Polygonum* и *Juncus bufonius*.

3) Урочище Морозиха не имеет точных границ. Оно занято мелководьем, протяженностью 2—3 км, расположенным за цепью мелких островов при выходе из зал. Мшичино (в сторону Центрального Мыса). Растительные группировки настолько пестры, что нельзя говорить о сложившихся ассоциациях. Общая площадь зарослей около 50 га, из них 4 га приходится на *Digraphis arundinacea*.

4) Урочище Морозиха — зал. Изможево. Берег скрыт сухостоем и торфяными островами. Среди сухостоя довольно обильно группировки погруженных растений: *Ceratophyllum demersum*, *Myriophyllum spicatum*, *Utricularia vulgaris*, виды рода *Potamogeton* и др. Площадь, занятая растительностью, не менее 120 га.

5) Зал. Изможево — большой залив, образовавшийся на месте слияния двух рек — Яны и Ветки — и ряда озер. Отчлененность от основ-

ного водоема, влияние прежней растительности и грунтов (главным образом торфянистых) создали здесь своеобразный, пожалуй единственный на всем водохранилище, комплекс растительности. Заросшие торфяные островки, чередуясь с пятнами воздушно-водных растений, создают сложную мозаику. Основными ценозообразователями являются осоки (*Carex vesicaria*, *C. inflata* и *C. acuta*), хвощ (*Equisetum fluviatile*), тростник (*Phragmites communis*) и тростянка (*Scolochloa festucacea*). В разливе бывшего Изможевского озера широко распространены *Nuphar luteum*, *Nymphaea candida* и *Stratiotes aloides*. Общая площадь растительности около 800 га.

6) Зал. Изможево—Центральный Мыс. На всем протяжении участка тянется сухостой. Среди сухостоя обычны пятна рдестов (*Potamogeton perfoliatus*, *P. lucens* и *P. heterophyllus*), гречихи земноводной и погруженных растений (*Utricularia vulgaris* и др.). В устье ручья Ивановского много осочников, есть заросли рогоза и частухи, а в устье р. Заблудашки — полевичники и осочники. В районе Перекладного имеется крупный массив тростника — около 600 га, вместе с которым все заросли занимают не более 700 га.

7) Урочище Средний Двор — обширный залив, обрамленный широкой полосой сухостоя (не менее 3 км) и разделенный на несколько частей (устье ручья Осиновского, р. Шуйги и др.). Заросли отличаются большой пятнистостью и неравномерностью распределения. Преобладают ассоциации: поручейниковая, поручейниково-ежеголовниково-манниковая, дербенниково-жерушниковая и осоковые. Большей частью, однако, ассоциации выделить невозможно, так как заросли представляют собой пестрый набор многих видов: *Agrostis stolonizans*, *Sium latifolium*, *Sparganium simplex* и *S. ramosum*, *Glyceria fluitans*, *Oenanthe aquatica*, *Rorippa amphibia* и др. Заросли Среднего Двора занимают около 200 га, причем почти 50% приходится на комплексные группировки вышеуказанного типа. В 1963 г. среди сухостоя господствовали полевичники и осоки, а на открытых местах — чередово-гречишково-лисохвостная ассоциация.

Вторая характерная черта участка Средний Двор — наличие самой крупной на водохранилище заросли двукисточника (*Digraphis arundinacea*) — около 30 га. Двукисточник растет здесь или в воде на очень малой глубине (5—7 см), или на суше (1963 г.). В обоих случаях он дает мощные стебли высотой до 1.5—1.7 м. Проективное покрытие — 100%. Помимо чистого двукисточника, здесь были описаны и смешанные группировки: полевичево-двукисточниковая, осоково-двукисточниковая, ситнягово-двукисточниковая и двукисточниково-стройноосоковая.

8) Устья рек Санжевы и Искры (район дер. Захарьино). Этот небольшой участок выделяется из-за своеобразия растительности, в сложении которой заметное участие принимает *Scirpus radicans* — камыш укореняющийся, вообще не типичный для водохранилища. Площадь зарослей около 50 га, причем основная часть их образована осочниками (*Carex inflata*, *C. vesicaria*) и смешанными группировками с участием *Scirpus radicans*.

9) Урочище Средний Двор (район бывшей дер. Леушино). Почти на всем протяжении участка тянется полоса сухостоя шириной 3—4 км. Сухостой редкий, промываемый, почти без растительности. Заросли встречаются только в заливах, где они занимают площадь около 300 га. Преобладает формация *Agrostis stolonizans* и пестрые мозаичные группировки с доминированием ряда видов: *Rorippa amphibia*, *Sparganium simplex*, *Sium latifolium* и др.

10) Участок Леушино (район бывшей дер. Леушино). Береговая линия очень изрезана, много островов, полоса затопления шириной до нескольких километров. Растительность сосредоточена в глубине сухо-

стоя. Здесь встречаются пятнами флоры *Agrostis stolonizans*, *Carex inflata*, *C. vesicaria*, *Digraphis arundinacea*. Особенно типичны здесь полевичники и сложная группировка: *Agrostis stolonizans*+*Alopecurus aequalis*+*Galium palustre*+*Scutellaria galericulata*+*Carex vesicaria*. Из 150 га зарослей около 40% приходится на полевичники и около 30% на эту группировку.

III. Верхнешекспинский район

К этому району мы относим побережье от устья р. Горловки до г. Череповца, включая обширный Коротовский залив и устье р. Суды. Район характеризуется сильной изрезанностью береговой линии, преобладанием высоких берегов и почти полным отсутствием сухостоя. Крупных массивов растительности нет, за исключением устья р. Уломки (Коротовский залив). Район делится на 2 участка.

1) Устье р. Горловки—Любецкий залив. Растительность сосредоточена в устье р. Горловки, но и здесь занимает не более 10 га. Преобладают флоры *Agrostis stolonizans*.

2) Коротовский залив. Залив этот очень велик, и в нем хорошо выделяются 3 части: а) нижняя часть, с пестрой пятнистой растительностью среди сухостоя, где преобладают осоки, ежеголовники и поручейник (*Sium latifolium*); б) основная часть залива с высокими песчаными берегами, лишенная растительности; в) устье р. Уломки, где площадь зарослей составляет около 200 га. Преобладает ассоциация поручейниково-полевичково-манниковая с явным доминированием манника (*Glyceria fluitans*). Рассеянно отмечен *Digraphis arundinacea*, а в самой речке — *Butomus umbellatus* и единично *Nymphaea candida*.

IV. Восточный район

К Восточному району относится полоса побережья от г. Череповца до г. Рыбинска. Берега отлого или круто поднимающиеся, резко очерченные, облесенные. Береговая линия изрезана мало, благодаря чему зарослей почти нет. Грунты песчаные, песчано-илистые и каменистые (пос. Мякса). Вдоль берегов часто тянется полоска наносного торфа (1—5 м шириной). По урезу воды попадаются мелкие пятна временников: *Bidens tripartita*, *Alopecurus aequalis*, *Epilobium palustre* и др. Основная масса растительности сосредоточена в устьях рек Согожи и Ухры (общая площадь зарослей по району 400 га). Преобладают осочники и пестрые смешанные группировки (*Sparganium simplex*, *Polygonum amphibium*, *Agrostis stolonizans* и др.). Заросли частухи (*Alisma plantago-aquatica*) имеются на побережье Каменниковского острова.

V. Южный район

Район включает побережье от г. Рыбинска до дер. Коприно, а также отрезок Волги до Углича. На участке до дер. Коприно берега большей частью крутые, открытые и почти все заросли сосредоточены в Южном заливе. В этом районе выделено два участка.

1) Южный залив. Он образовался на месте впадения в Волгу двух рек — Белой и Черной Юги — и имеет широкую полосу затопления (до 4 км) и низкие заболоченные берега. Основная масса зарослей находится на торфяной сплавине, которая смыкается с берегом. Преобладают сложившиеся группировки болотного типа (*Typha latifolia*, *Phragmites communis*, *Equisetum fluviatile*, виды *Carex*). В воде разбросаны пятна *Alisma plantago-aquatica* и *Sparganium simplex*. Общая площадь зарослей

около 400 га, из них более половины приходится на две последние формации.

2) Участок р. Волги. Этот участок имеет обычную речную форму. Береговая линия довольно ровная, грунт песчаный или же представлен слегка заиленной затопленной почвой. Растительность сосредоточена в заливах, особенно на участке от ст. Волга до г. Мышкина. Почти все заросшие заливы отделены от русла цепью островов, часто покрытых лесом. Общая площадь растительности — 500 га, из которых более 200 га приходится на формации *Sagittaria sagittifolia* и *Glyceria aquatica*, не типичные для водохранилища, и 130 га — на формацию *Alisma plantago-aquatica*.

Общая площадь растительности зоны временного затопления Рыбинского водохранилища составляет 7600 га.⁴ Это составляет от всей площади этой зоны (1290 км²) не более 6%. Если же взять площадь всего водохранилища, то площадь зарослей составляет от нее всего лишь 1.3%. Это очень малая величина по сравнению с крупными, сильно заросшими водохранилищами, как например Ивановское — 16.7% (Экзерцев, 1958).

Наиболее распространены в зоне затопления следующие формации: *Agrostis stolonizans*, занимающая около 1600 га, крупноосочники (*Carex inflata*, *C. acuta* и *C. vesicaria*), с общей площадью около 1000 га, и пестрые неопределенные группировки с господством *Sparganium simplex*, *Alisma plantago-aquatica* и ряда других видов, площадью 800 га. Формация *Glyceria fluitans*, не типичная для водохранилища в целом, занимает очень большие площади в юго-западной части водохранилища с широкой полосой зоны затопления (до 5—7 км) — 1100 га. И, наконец, формация *Phragmites communis*, занимающая большую площадь только в районе бывшей дер. Перекладное (600 га) и в юго-западной части водохранилища в районе дер. Дуброво (1000 га), где она образует сплошной огромный массив.

На основании продуктивности и площадей основных группировок (были взяты 10 формаций, занимающих наибольшие площади) нами была вычислена общая масса растительности зоны затопления Рыбинского водохранилища. Она составляет 146 000 т сырого или 32 500 т воздушно-сухого веса. На участке Волги до г. Углича биомасса растительности составила соответственно 12 600 т и 2180 т. При переводе на всю площадь и объем водохранилища это дает 8 г/м² воздушно-сухой массы, или 1.3 мг/л, что говорит о крайне незначительной роли высших растений в обогащении органикой огромного водоема, каким является Рыбинское водохранилище.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Рыбинское водохранилище, помимо размеров, отличается от прочих волжских водохранилищ рядом особенностей. Так, наполнение его было растянуто на многие годы, и уровеньный режим все время очень неустойчив, колебания его в течение сезона достигают 3.7 м, а в отдельные годы (1947, 1955, 1956) — 4.6—4.9 м. По годам колебания уровня водохранилища (по максимальным отметкам) составляют 2.4 м. Никакой закономерности в чередовании лет высокого и низкого уровня не существует.

Для Рыбинского водохранилища с его специфическим развитием характерен длительный процесс формирования прибрежно-водной растительности, идущий от гидрофильного к гелофильному типу растительных сообществ. На протяжении многих лет шло обеднение видового состава фитоценозов за счет выпадения представителей некоторых экологических

⁴ Растительность Волжского участка (500 га) сюда не входит, так как это собственно уже не водохранилище.

групп. Для растительности водохранилища характерно слабое развитие высоких воздушно-водных растений, таких как тростник, рогоз, камыш озерный. Не получили развития и глубоководные растения. Заросли прибрежно-водных растений не развиваются глубже 1 м. На водохранилище монотипные сообщества с доминированием одного вида распространены нешироко. Растительность не имеет сплошного распространения и есть большие участки прибрежья, совершенно лишенные зарослей.

В 1956 г. площадь зарослей зоны временного затопления составляла не более 2% от площади всего водоема. В связи с этим заросли высших растений вряд ли существенно влияли на весь водоем. Тем не менее для зоны временного затопления они играли положительную роль, обогащая ее детритом и создавая благоприятные условия для жизни беспозвоночных, а также для нереста и нагула молоди рыб. Заросли водных растений были основными местами кормления водоплавающей птицы.

После 1956 г. начинается постепенное сокращение зарослей в связи с уменьшением закрытых местообитаний (размыв островов, береговых кос и исчезновение затопленных лесов). Можно полагать, что если в дальнейшем уровень водохранилища останется таким же низким, то на новых мелководьях процесс формирования фитоценозов водных растений должен начаться заново.

ЛИТЕРАТУРА

- Белавская А. П. 1958. Изменение высшей растительности Рыбинского водохранилища в связи с колебаниями его уровня (1954—1955 гг.). Тр. биол. ст. «Борок» АН СССР, вып. 3.
- Богачев В. К. 1950. О развитии водной растительности в Рыбинском водохранилище. Тр. биол. ст. «Борок» АН СССР, вып. 1.
- Богачев В. К. 1952. Формирование водной растительности Рыбинского водохранилища. Уч. зап. Ярославск. пед. инст., вып. 14 (24).
- Буйнов О. Ф. 1954. Зарастание Рыбинского водохранилища и его антропогенность в первые годы существования. В кн.: Строительство водохранилищ и проблема малярии. М.
- Калеская М. Л., Т. Н. Кутова и В. В. Немцев. 1959. Всплывшие торфяники северной части Рыбинского водохранилища. Тр. Дарвинск. заповед., вып. V.
- Калинина А. В. 1940. Некоторые закономерности распределения группировок в водоемах Молого-Шекснинского междуречья. Тр. БИН, Геоботаника, сер. III, вып. IV.
- Корелкова И. Л. 1958. Некоторые наблюдения над распадом перезимовавшей прибрежно-водной растительности Рыбинского водохранилища. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 1.
- Корелкова И. Л. 1959. О распаде прибрежно-водной растительности. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 3.
- Курдин В. П. 1959. Классификация и распределение грунтов Рыбинского водохранилища. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 1 (4).
- Кутова Т. Н. 1953. Формирование водной и прибрежной растительности на Рыбинском водохранилище. В кн.: Рыбинское водохранилище, ч. 1, М.
- Кутова Т. Н. 1956. Роль гидрологического режима водохранилища в жизни растений зоны временного затопления. Тр. научн. конф. по изуч. Вологодской обл. Вологда.
- Кутова Т. Н. 1957. Экологическая характеристика растений зоны временного затопления Рыбинского водохранилища. Тр. Дарвинск. гос. заповед., вып. 4.
- Кутова Т. Н. 1958. Растительность зоны временного затопления. В кн.: Дарвинский заповедник, Вологда.
- Кутова Т. Н. 1961. Опыт изучения и разведения дальневосточного риса (*Zizania latifolia* Turcz.) на Рыбинском водохранилище. Тр. Дарвинск. гос. заповедника, вып. 7.
- Леонтьев А. М. 1956. Об изменениях растительности под влиянием первых лет затопления и подтопления Рыбинского водохранилища. Тр. Дарвинск. гос. заповед., вып. 3.
- Томплина Т. Б. 1959. Динамика растительности зоны временного затопления Рыбинского водохранилища в районе стационара «Борок». Бот. журн., т. 44, № 2.
- Томплина Т. Б. 1960. Растительность зоны временного затопления Рыбинского водохранилища в районе поселка «Борок». Бот. журн., т. 45, № 1.
- Шенников А. П. 1950. Обзор ботанических исследований в Борок в 1938—1947 гг. Тр. биол. ст. «Борок» АН СССР, вып. 1.
- Экзрцев В. А. 1958. Продукция прибрежно-водной растительности Иваньковского водохранилища. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 1.

ПРОДУКЦИЯ ПРИБРЕЖНОЙ И ВОДНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ГОРЬКОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Изучение прибрежной и водной растительности Горьковского водохранилища производилось нами в 1959—1960 гг., т. е. на третьем и четвертом году существования этого водоема при нормальном подпорном горизонте. Одновременно с описанием сообществ брались укосы зеленой массы для определения их продуктивности. Растения срезались с 1 м^2 на высоте 2—3 см над поверхностью грунта. Биомасса подземных органов не учитывалась. Образцы высушивались до воздушно-сухого состояния, после чего взвешивались с точностью до 1 г. Большинство укосов было взято в середине июля, т. е. в разгар фенологического лета, когда надземная биомасса макрофитов близка к их общей годовой продукции. Пробы отбирались в зарослях различной густоты и степени их сформированности, что позволило вычислить среднюю продуктивность наиболее распространенных растительных группировок.

Как отмечалось нами ранее (Экзерцев, 1962), растительность Горьковского водохранилища находится в начальной стадии формирования. Довольно обширные площади зарослей макрофитов имеются лишь на мелководьях верховий заливов и на затопленных участках Костромской впадины. Заросли гидрофитов занимают не все доступные для них площади и ежегодно распространяются на новые участки.

Ниже мы рассматриваем биомассу, продуцируемую сообществами трех групп растительных формаций, отмеченных на водохранилище: а) воздушно-водной, б) с плавающими на поверхности воды листьями и в) погруженной растительности.

Воздушно-водная растительность является наиболее распространенной на Горьковском водохранилище. Она представлена гидрофитными группировками, существовавшими до создания водохранилища, приспособившимися к неглубокому затоплению, и вновь возникшими зарослями прибрежно-водных видов. К сообществам, ранее существовавшим, отмеченным на мелководьях водохранилища, относятся ассоциации: *Carex canescens*, *C. inflata*, *C. nigra*, *Deschampsia caespitosa*, *Alopecurus pratensis*, *Calamagrostis epigeios*, *C. epigeios*+*Calluna vulgaris*, *Polygonum amphibium*.

Сообщества осоки черной встречены в верховьях заливов, по долинам затопленных ручьев и рек. Они занимают прибрежные участки с глубинами 20—25 см. Высота первого яруса, составленного в основном побегами осоки, 60 см. Затопление положительно отразилось на продукции данной ассоциации. Густота и высота травостоя значительно больше в сравнении с незатопленными участками. Однако уже на глубине 30 см обилие доминанта резко падает. Если на глубинах 20 см продуктивность осочника равна 222 г/м^2 (табл. 1), то на глубине 30 см она снижается до 168 г (в воздушно-сухом весе). Угнетающее влияние глубины затопления на урожайность проявилось на луговых сообществах, в которых господствовала щучка дернистая. На глубинах от 0 до 20 см продукция

**Продуктивность основных растительных группировок
Горьковского водохранилища (1959)**

Растительные группировки	Глубина, в см	Воздушно-сухой вес, в г/м ²		
		мини- мальный	макси- мальный	средний
<i>Carex canescens</i>	5	36	138	84
<i>C. inflata</i>	15	496	622	559
<i>C. nigra</i>	20—30	168	222	195
<i>C. acuta</i>	40	127	258	189
<i>Deschampsia caespitosa</i> {	0	—	—	100
	20	—	—	100
	30	—	—	61
<i>Alopecurus pratensis</i> {	0	296	472	406
	15	408	576	478
<i>Calamagrostis epigeios</i> {	10	292	464	393
	10	249	482	330
<i>Calamagrostis epigeios</i> + <i>Calluna vulgaris</i> . .	0	200	272	226
<i>Calamagrostis epigeios</i> + <i>Calluna vulgaris</i> + <i>Carex canescens</i>	5	140	308	204
<i>Alisma plantago-aquatica</i> {	30	152	304	230
	40	248	543	352
<i>Alisma plantago-aquatica</i> + <i>Glyceria aquatica</i> + <i>Carex acuta</i>	10	266	530	341
<i>Oenanthe aquatica</i>	35	431	572	497
<i>Schoenoplectus lacustris</i>	40	42	336	143
<i>Glyceria aquatica</i> + <i>Galium palustre</i>	0	476	1376	705
<i>Glyceria aquatica</i>	10	592	1100	918
<i>Butomus umbellatus</i>	20	149	334	225
<i>Sparganium simplex</i>	65	305	355	330
<i>Scirpus radicans</i> + <i>Juncus conglomeratus</i> . .	10	277	400	336
<i>Typha latifolia</i> {	40	446	820	638
	—	112	348	222
	30	—	—	416
<i>Typha latifolia</i> + <i>Juncus conglomeratus</i> + <i>Hydrocharis morsus-ranae</i>	35	258	310	284
<i>Typha latifolia</i> + <i>Comarum palustre</i> + <i>Sphag-</i> <i>num</i> sp.	Сплä- вина.	131	249	192
<i>Menyanthes trifoliata</i> + <i>Equisetum fluvia-</i> <i>tile</i> + <i>Carex acuta</i>	Сплä- вина.	352	460	406
<i>Polygonum amphibium</i> {	160	260	776	458
	220	—	—	183
	270	102	182	132
<i>Potamogeton perfoliatus</i>	50	264	268	266
<i>Potamogeton perfoliatus</i>	40	200	378	297
<i>Elodea canadensis</i> {	20	286	330	308
	60	306	726	476
	30	228	336	265
	90	432	676	536

пучника не изменяется, при затоплении более 20 см травостой становится разреженным и его продуктивность уменьшается почти в 2 раза.

Большие площади мелководий Горьковского водохранилища на третьем году его существования были заняты лисохвостными лугами. Сообщества лисохвоста оказались способными переносить длительные обводнения до 20 см глубины и создавать довольно высокую продукцию (в среднем 43 ц га). Также хорошо приспособился к полупогруженным условиям вейник наземный. Вересково-вейниковая ассоциация на сухих местах продуцирует 226 г/м² воздушно-сухого вещества, а при глубинах до 10 см то же сообщество, но с несколько большим обилием осоки сероватой, создает 204 г/м². Продукция чистых зарослей вейника на месте затопленных вейниковых боров достигает 361 г/м².

Из вновь возникших прибрежно-водных сообществ большое распространение на мелководьях водохранилища получили заросли частухи по дорожниковой. Сообщества частухи обычно расположены ниже пояса осок или зоны затопленных лугов. Частуха создает как односоставные заросли, так и смешанные многоярусные сообщества. Часто в состав доминант входят растения близлежащих зон. Число экземпляров частухи на единице площади невелико, но благодаря пышному росту отдельных особей общая биомасса сообщества этого вида высокая.

Еще большую биомассу создают фитоценозы другого довольно распространенного вида — омежника водяного. Это растение образует густые заросли в тех же заливах, что и частуха, только на участках с большими глубинами. Максимальную биомассу группировки омежника образуют на глубинах 30—40 см. В этой же зоне можно встретить куртины камыша озерного. Фрагменты ассоциации камыша малы по площади, сильно разрежены и характеризуются очень низкой продукцией. В одном и том же биотопе урожайность камыша сильно колеблется.

Сообщества манника водяного редко встречаются на мелководьях Горьковского водохранилища. Они начинают распространяться в речном участке водохранилища на месте затопленных лугов, где находят наиболее благоприятные условия для развития. Фитоценозы разрастаются полосой вдоль уреза воды, распространяясь до глубины в 30 см. Как на затопленных участках, так и при затоплении манник создает густые заросли высотой до 2 м. Благоприятные трофические условия и отсутствие конкуренции позволяют ему создавать ежегодно самую большую биомассу.

Сообщества рогоза широколистного представлены небольшими группами, занимающими защищенные участки. Густота и высота зарослей колеблется в широких пределах, но средняя продуктивность рогозовой формации мало отличается от ее продуктивности на естественных водоемах лесной зоны. Рогоз встречается не только по мелководным местам, но совместно с сабельником участвует в образовании сплавиц, однако здесь продуктивность его невелика.

В образовании сплавиц принимает участие и вахтово-осоково-хвощевая ассоциация. В большинстве случаев вахтово-хвощевые сплавины возникли еще до создания водохранилища. Они поднимались вместе с подъемом вод и в заливах искусственного водоема нашли для себя благоприятную среду. В настоящее время по защищенным участкам плавающие острова интенсивно разрастаются, наполняя на открытую поверхность водоема. Растительный покров сплавиц сформирован и хорошо развит. Годовая продукция зеленой массы достигает 460 г/м².

Группировки с плавающими на поверхности воды листьями занимают на водохранилище ничтожные площади. Этот тип растительности представлен лишь зарослями горца земноводного. В большинстве случаев сообщества горца встречаются по участкам, где они существовали ранее.

Горец земноводный является одним из немногих видов водных растений, способных переносить затопление до 3 м и создавать на таких глубинах сравнительно густые сообщества. Максимальная продуктивность у сообществ горца на глубинах до 160 см.

Группа погруженной растительности представлена на водохранилище зарослями рдестов и элодеи. Из рдестов наиболее часто встречаются круглые куртины рдеста пронзеннолистного, возникшие путем вегетативного разрастания одной особи. Фрагменты ассоциации рдеста односоставные с высоким проективным покрытием грунта. Ввиду равномерного распределения побегов рдеста по занятой им площади, продукция его колеблется в небольших пределах.

В верховьях заливов по рекам, на местах затопленных лесов, в зоне погруженных растений обильно разраслась элодея. Сообщества этого растения на благоприятных по трофическому режиму участках и при отсутствии волнения обладают очень высокой продуктивностью. Побеги элодеи пронизывают всю водную толщу, достигая ее поверхности. На участках даже с незначительным волнением продукция сообществ резко падает.

При рассмотрении средней урожайности часто встречающихся группировок макрофитов обращает на себя внимание, что наибольшую биомассу на единицу площади создают сообщества манника водяного. Этот сравнительно ценный кормовой вид способен хорошо переносить своеобразный уровенный режим водохранилищ. На мелководьях Иваньковского и Угличского водохранилищ сообщества манника являются самыми распространенными. Однако, к сожалению, в настоящее время площади сообществ манника на Горьковском водохранилище еще невелики. Из других воздушно-водных видов высокую ежегодную продукцию создают заросли рогоза широколистного, омежника, частухи и лисохвоста. Много органического вещества в верховья заливов поставляет элодея, самую низкую биомассу образуют затопленные мелкоосочники и пучники.

В табл. 2 приведены данные по урожайности основных растительных формаций на ряде волжских водохранилищ и на озерах Карелии. По волж-

Таблица 2

Продукция основных растительных формаций различных водоемов

Формация	Водохранилища							Озера Карельского перешейка
	Горьковское			Рыбинское	Угличское	Иваньковское	Куйбышевское	
	воздушно-сухой вес, в г/м ²							
	мини- малый	макси- малый	средний					
<i>Carex acuta</i>	127	258	189	272	404	716	—	—
<i>C. inflata</i>	496	622	559	—	272	620	—	—
<i>Glyceria aquatica</i>	476	1376	912	—	336	719	—	—
<i>Typha latifolia</i>	112	820	428	700	242	—	600	782
<i>Schoenoplectus lacustris</i>	42	336	143	252	421	711	—	570
<i>Alisma plantago-aquatica</i>	152	543	308	400	205	392	—	497
<i>Oenanthe aquatica</i>	431	572	497	300	—	520	—	—
<i>Sparganium simplex</i>	305	355	330	—	—	216	—	550
<i>Butomus umbellatus</i>	134	334	225	—	—	236	—	—
<i>Polygonum amphibium</i>	102	776	300	300	—	187	143	—
<i>Elodea canadensis</i>	228	726	405	500	340	—	—	320
<i>Potamogeton perfoliatus</i>	200	378	289	—	167	223	230	185

ским водохранилищам мы использовали материалы В. К. Богачева (1952), А. П. Белавской и результаты наших наблюдений. Урожайность макрофитов карельских озер взята из работы В. М. Катанской (1954).

Как видно из табл. 2, продуктивность формирующихся растительных группировок Горьковского водохранилища близка к продукции, создаваемой аналогичными сообществами на других водоемах лесной зоны. Однако, хотя эта продуктивность достаточно высокая, первичная продукция высшей растительности может повлиять лишь на круговорот веществ в верховьях заливов и отшнурованных заросших мелководьях Горьковского водохранилища. Вследствие небольших площадей зарастания в сравнении с общей площадью водохранилища значение прибрежной и водной растительности в круговороте веществ этого водоема ничтожно.

ЛИТЕРАТУРА

- Богачев В. К. 1952. Формирование водной растительности Рыбинского водохранилища. Уч. зап. Яросл. пед. инст., вып. XIV.
- Катанская В. М. 1954. Биомасса высшей водной растительности Карельского перешейка. Тр. Лабор. озеровед. АН СССР, т. III.
- Экзерцев В. А. 1962. Растительность литорали Горьковского водохранилища. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 12.
-

ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ ЗОЛЫ ВОДНО-ПРИБРЕЖНЫХ РАСТЕНИЙ
ПО ДАННЫМ СПЕКТРАЛЬНОГО АНАЛИЗА

Настоящее исследование предпринято с целью дальнейшего изучения химического состава пресноводных растений и изыскания путей для более широкого их использования в народном хозяйстве. В частности, важно было определить содержание микроэлементов в золе растений, что позволило бы дать им всестороннюю кормовую оценку.

Продуктивность водных зарослей достаточно велика и часто даже превосходит те урожаи, которые приносят луговые травы. О ней можно судить по данным, полученным В. А. Экзерцевым (1958) на Ивановском водохранилище, а также нами — на Истринском бассейне (Потапов, 1958). Удаление излишков растительности явилось бы одним из методов борьбы с выплодом кровососущих насекомых и позволило бы улучшить общее санитарное состояние мелководных участков водохранилищ.

В 1958 г. на Ивановском водохранилище нами было собрано для анализов 52 вида водных и прибрежных растений в фазе, предшествующей цветению (или во время цветения), в том числе водяной рис (*Zizania aquatica*) с Учинского водохранилища и широколистный рис (*Z. latifolia*) с Карповского. После высушивания в тени образцы перемалывались и подвергались осторожному озолению в муфельной печи без добавления окислителей. Зола растений анализировалась полуквантитативным спектральным методом в лаборатории Института геохимии и аналитической химии имени В. И. Вернадского АН СССР. Таким же путем было обработано 7 образцов из донных отложений, взятых в тех же местах, где и растения.

Спектральный метод основан на визуальной оценке интенсивности аналитической линии элемента в испытуемой пробе путем сравнения с серией приготовленных эталонов, содержащих от 0.0001 до 1.0% искомого вещества. Для работы используются кварцевые спектрографы средней дисперсии QU-24, ИСП-22 или ИСП-28. Точность разработанного в лаборатории метода равнялась в среднем $\pm 50\%$, причем при малых концентрациях вещества ошибка уменьшалась, а при больших увеличивалась.

Несмотря на значительные погрешности в количественных выражениях, мы все же считаем нужным дать им короткий сравнительный анализ. Табл. 1 показывает, что в золе растений обнаружено 24 элемента, из них в относительно большом количестве калий, фосфор, марганец и магний. Максимальным содержанием фосфора (10% и более) отличались почти все рдесты, элодея и некоторые прибрежные растения, всего около 10 видов. Во многих растениях определены олово, цинк, молибден, серебро и другие элементы, которые в донных отложениях не найдены. Правда, почва оказалась значительно богаче алюминием и титаном и содержала во всех пробах ванадий.

Названные выше водохранилища (за исключением Карповского) находятся в биогеохимической провинции, характеризующейся, по

Содержание минеральных удобрений в золе (в ‰)

Названия элементов	В золе донных отложений (в 7 образцах)	В золе растений	Количество видов растений, в которых обнаружен элемент
Калий	—	2— \gg 10	45
Кальций	1—10	3— \gg 10	46
Кремний	\gg 10	2— \gg 10	51
Магний	0.2—1	3— \gg 10	51
Натрий	1—3	0.8— \gg 10	50
Фосфор	—	1— \gg 10	51
Марганец	0.05—1	0.3— \gg 10	51
Железо	3—5	0.05—10	51
Алюминий	\gg 10	0.1—3	51
Барий	0.08—0.2	0.008—0.7	51
Олово	—	0.0003—0.3	34
Цинк	—	0.005—0.1	35
Стронций	0.06	0.003—0.1	51
Титан	2—7	0.001—0.07	44
Свинец	0.002—0.004	0.0006—0.05	40
Никель	0.001—0.007	0.001—0.03	22
Медь	0.0005—0.003	0.0002—0.01	51
Молибден	—	0.0001—0.005	28
Хром	0.005	0.0005—0.005	44
Бериллий	0.0002	0.005	1
Кобальт	—	0.002	1
Цирконий	0.04—0.05	0.001	1
Галлий	0.002—0.006	0.0007—0.001	2
Серебро	—	0.0001—0.001	42
Ванадий	0.01—0.05	—	—

Таблица 2

Растения с относительно высоким содержанием некоторых микроэлементов
в золе (в ‰)

Названия растений	Названия элементов	Максимальное содер- жание в золе растений
<i>Stratiotes aloides</i>	Марганец.	10
<i>Galium palustre</i>	»	—
<i>Butomus umbellatus</i>	Алюминий.	3
<i>Caltha palustris</i>	Барий.	0.7
<i>Scirpus lacustris</i>	Олово.	0.3
<i>Scirpus silvaticus</i>	Цинк.	0.1
<i>Naumburgia thyrsiflora</i>	»	—
<i>Caltha palustris</i>	Стронций.	0.1
<i>Zizania aquatica</i>	Титан.	0.07
<i>Scirpus silvaticus</i>	Свинец.	0.05
<i>Stratiotes aloides</i>	Никель.	0.03
<i>Acorus calamus</i>	Медь.	0.01
<i>Stum latifolium</i>	Молибден.	0.005
<i>Scirpus lacustris</i>	»	—
	Хром.	0.005
<i>Hippuris vulgaris</i>	»	—
<i>Zizania aquatica</i>	Бериллий.	0.005
<i>Stratiotes aloides</i>	Кобальт.	0.002
<i>Potamogeton lucens</i>	Цирконий.	0.001
<i>Stratiotes aloides</i>	Галлий.	0.001
<i>Galium palustre</i>	Серебро.	0.001
<i>Typha latifolia</i>	»	—

А. П. Виноградову, недостатком в почвах кобальта, меди, йода и избытком марганца, железа и алюминия. К сожалению, мы не располагаем данными о количестве йода в растениях, но в остальном особенности провинции нашли отражение и в наших анализах. Медь, например, найдена во всех пробах, но в очень малых дозах. Богаче ею оказался аир (*Acorus calamus*). Присутствие кобальта установлено только один раз в телорезе (*Stratiotes aloides*). Из других микроэлементов, большое значение которых для роста и развития животных вполне доказано, обнаруживались марганец, молибден и цинк, причем первый в довольно значительных количествах, особенно в телорезе, подмареннике (*Galium palustre*), роголистнике (*Ceratophyllum demersum*) и др. (табл. 2).

Как видно из табл. 2, телорез и камыш по содержанию микроэлементов являются наиболее ценными кормовыми растениями. В зеленых частях водяного риса с Учинского водохранилища был обнаружен бериллий и высокий процент титана. Однако в нем совершенно не оказалось Pb, Sn, Ag, Zn, Ni и гораздо меньше, чем в других гидрофитах, определено магния, фосфора и кальция. Правда, в семенах их содержание значительно выше (фосфор > 10 %, цинк 0.2 % и т. д.).

Для сравнения укажем, что в золе риса широколистного, взятого с Карповского водохранилища Волгоградской области и поэтому не включенного нами в таблицы, определено еще больше титана (0.1 %). Кроме того, это было второе растение (после рдеста блестящего с Иваньковского бассейна), в котором присутствовал цирконий. Влияние почвенных условий степной полосы сказалось главным образом в том, что рис содержал в очень малых количествах марганец, железо и магний.

Хотя тот или иной элементарный химический состав растений и носит на себе отпечаток местных условий произрастания (и фазы развития), но нельзя отрицать того, что у некоторых видов индивидуальные черты проявляются все же достаточно сильно. Для практики сельского хозяйства очень важно знать, какие элементы в них накапливаются или, наоборот, обычно отсутствуют. Необходимо, например, изыскать более простые методы качественного и количественного определений йода, брома и ряда других элементов, недостаток которых в пище животных нередко вызывает тяжелые эпизоотические заболевания.

ЛИТЕРАТУРА

- Потопов А. А. 1958. Значение водной и прибрежной растительности как источника кормов. Вестн. с.-х. наук, № 6.
Экзерцев В. А. 1958. Продукция прибрежно-водной растительности Иваньковского водохранилища. Бюлл. Инст. биол. водохр., № 1.

О МЕТОДЕ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ХЛОРОФИЛЛА В КЛЕТКАХ ВОДОРОСЛЕЙ, СОБРАННЫХ НА МЕМБРАННОМ ФИЛЬТРЕ

Предложенный Йенчем (Yentsch, 1957) оригинальный метод определения хлорофилла непосредственно в клетках водорослей привлекает внимание своей простотой (Винберг, 1960; Винберг, Сивко, Ковалевская, 1961; Иванова, 1961). Чтобы измерить содержание хлорофилла этим методом, определенный объем суспензии водорослей фильтруется через мембранный фильтр. Последний подсушивается, просветляется иммерсионным маслом, зажимается между двумя стеклами и спектрофотометрируется. Экстинкция отсчитывается при длинах волн, равных 670 мкм (около максимума поглощения хлорофилла «а» в клетке) и 750 мкм (поправка на неспецифическое поглощение и рассеяние света частицами препарата). Концентрация хлорофилла вычисляется по формуле:

$$C \text{ мг/л} = \frac{D_{670} - D_{750}}{V} K,$$

где $D_{670} - D_{750}$ — погашение света препаратом; V — объем профильтрованной суспензии, в л; K — коэффициент, отражающий отношение хлорофилла «а» (в мг) к его экстинкции в водорослях на фильтре.

При разработке метода путем параллельных измерений экстинкции различных водорослей на фильтре и количества хлорофилла «а» по Ричардсу и Томпсону (Richards a. Thompson, 1952) в эквивалентном объеме суспензий Йенч устанавливал коэффициент K . Им были получены близкие значения коэффициента для семи морских диатомей. На основании своих данных Йенч пришел к выводу, что K не зависит от оптических свойств исследуемого материала и меняется лишь с изменением площади фильтра.

Методика Йенча была нами применена для определения хлорофилла «а» в пробах фитопланктона. Измеренная таким путем концентрация этого пигмента оказалась ниже ожидаемой. Было отмечено, что ошибка растет с увеличением рассеяния и неспецифического поглощения света препаратом (D_{750}).

Чтобы установить причину расхождения, были проведены специальные исследования, заключающиеся в параллельном определении экстинкции клеток на фильтре и приготовленного из них экстракта пигментов. Испытывались пробы фитопланктона, экстинкция которых отсчитывалась в красном максимуме поглощения хлорофилла и при $\lambda = 750$ мкм, а также культуры диатомовых (*Nitzshia* sp., *Fragilaria* sp., *Navicula* sp.), зеленых (*Ankistrodesmus* sp., *Dictyosphaerium pulchellum*, *Chlorella pyrenoidosa*,

Chlamydomonas sp.) и синезеленых (*Coelosphaerium dubium*, *Microcystis aeruginosa*), бóльшая часть которых спектрофотометрировалась в диапазоне 400—750 мкм. Исходя из экстинкций экстракта при $\lambda=750$, 665, 645 мкм, с помощью уравнений Ричардса и Томпсона вычислялась концентрация хлорофилла «а», по которой затем рассчитывался коэффициент K .

Методика определений заключалась в следующем. Одинаковые объемы воды с фитопланктоном (0.5—1 л) или суспензии водорослей (10—20 мл) филь-

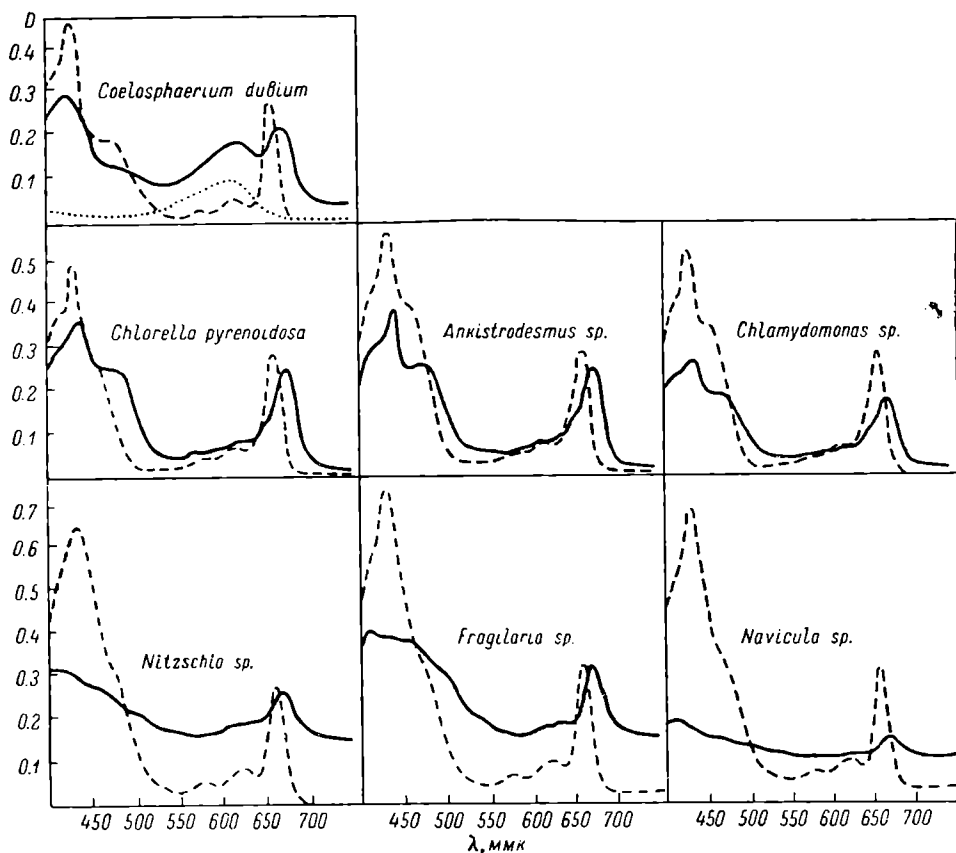


Рис. 1. Спектры поглощения экстрагированных пигментов и целых клеток на фильтре. Экстинкция (D) рассчитана на одинаковую площадь и равное количество пигментов, соответствующее 0.0201 мг хлорофилла «а».

Точками обозначен водный экстракт; пунктиром — ацетоновый; сплошной линией — спектр поглощения целых клеток на фильтре.

тровались через мембранные фильтры № 6 (фитопланктон) или № 5 (культуры). В каждой паре на один из фильтров наносился порошкообразный слой из толченого стекла и углекислого магния, в котором задерживались клетки водорослей. Порошок с водорослями тщательно соскабливался и обрабатывался 90%-м ацетоном. Полученный экстракт пигментов спектрофотометрировался при указанных длинах волн. Пробы фильтровались в трехкратной повторности. Чтобы избежать ошибки за счет неравномерного распределения водорослей на фильтре, последний делился на три части, каждая из которых спектрофотометрировалась отдельно. Экстинкции экстракта и фильтра пересчитывались на равное количество водорослей или хлорофилла «а» (равные объемы профильтрованной суспензии) и

приводились к одинаковой площади (площадь кювет спектрофотометра). Таким образом, приведенная к площади кювет экстинкция фильтра равнялась

Таблица 1

Влияние неспецифического поглощения света на экстинкцию хлорофилла в препаратах из культур водорослей

Культура	$\frac{D_{750}}{D_r}$	$\frac{D_e}{D_r}$	K
<i>Dictyosphaerium pulchellum</i>	0.10	0.62	0.147
<i>Chlorella pyrenoidosa</i>	0.05	0.84	0.108
<i>Ankistrodesmus</i> sp., I	0.04	0.87	0.103
<i>Ankistrodesmus</i> sp., II	0.02	0.78	0.114
<i>Chlamydomonas</i> sp.	0.08	0.59	0.151
<i>Coelosphaerium dubium</i>	0.26	0.66	0.141
<i>Microcystis aeruginosa</i>	3.07	0.61	0.152
<i>Nitzschia</i> sp., I	1.40	0.39	0.234
<i>Nitzschia</i> sp., II	0.08	0.89	0.104
<i>Fragilaria</i> sp., I	0.83	0.59	0.155
<i>Fragilaria</i> sp., II	0.21	0.82	0.111

Примечание. I и II — культуры, выращенные в разное время.

Таблица 2

Влияние неспецифического поглощения света на экстинкцию хлорофилла в препаратах планктона

Планктон	$\frac{D_{750}}{D_e}$	$\frac{D_e}{D_r}$	K
Диатомовый.	2.86	0.53	0.173
	4.39	0.45	0.195
	4.50	0.29	0.312
	4.90	0.33	0.275
	5.16	0.33	0.277
Синезеленый.	1.90	0.47	0.193
	2.71	0.55	0.163
	2.75	0.53	0.174
	3.25	0.37	0.186
	4.45	0.45	0.206
	5.03	0.26	0.349
	5.56	0.30	0.313
	5.92	0.27	0.332
	6.27	0.26	0.347
	6.33	0.21	0.433
	6.46	0.22	0.385
Смешанный.	7.51	0.29	0.321
	10.57	0.23	0.406
	2.94	0.25	0.357
	2.96	0.56	0.164
	3.18	0.51	0.178
	3.27	0.48	0.192
	3.37	0.61	0.151
	4.53	0.33	0.280
	6.67	0.21	0.439

сп., II), то отношение $\frac{D_e}{D_r}$, как и у представителей других групп, близко к единице.

$$(D_{670} - D_{750}) \cdot \frac{S_{\text{фильтр.}}}{S_{\text{кюв.}}},$$

а экстинкция экстракта, приведенная к объему всей суспензии, была равна

$$(D_{665} - D_{750}) \cdot \frac{V_{\text{сусп.}}}{V_{\text{кюв.}}}.$$

При анализе результатов (табл. 1 и 2) выяснилось, что погашение света хлорофиллом в клетках на фильтре (D_e — по Йенчу; $D_e = D_{670} - D_{750}$) ниже, чем в экстракте (D_r — по Ричардсу и Томпсону; $D_r = D_{665} - D_{750}$). Кроме того, соотношение

между ними непостоянно. Оно находится в обратной зависимости от относительной величины поправки на неспецифическое поглощение и рассеяние света $\frac{D_{750}}{D_e}$. В планк-

тоне, где относительное значение этой поправки колеблется в пределах 1.90—10.57, отношение $\frac{D_e}{D_r}$ равно 0.61—

0.21. В культурах водорослей $\frac{D_{750}}{D_r}$ ниже (0.04—3.07),

а отношение $\frac{D_e}{D_r}$ повышается до 0.89—0.39. У диатомовых, створки которых, по-видимому, рассеивают значительную часть света, относительная величина поправки на неспецифическое поглощение в большинстве случаев несколько выше, а отношение $\frac{D_e}{D_r}$ соответственно снижено.

Однако, если неспецифическое поглощение у этих же водорослей незначительно (*Nitzschia* sp., II; *Fragilaria*

По спектральным кривым, полученным для культур водорослей (рис. 1), также видно, что погашение света в клетках на фильтре ниже, чем в экстракте. Наибольшее расхождение наблюдается у диатомовых. Максимумы кривых, относящихся к клеткам этих водорослей, сглажены, а в области минимального погашения за счет рассеяния и неспецифического поглощения света кривые, наоборот, идут выше. Этим в значительной мере и обусловлено снижение фактической экстинкции в клетках на фильтре. Несколько выделяется *Fragilaria* sp., спектр клеток которой искажен

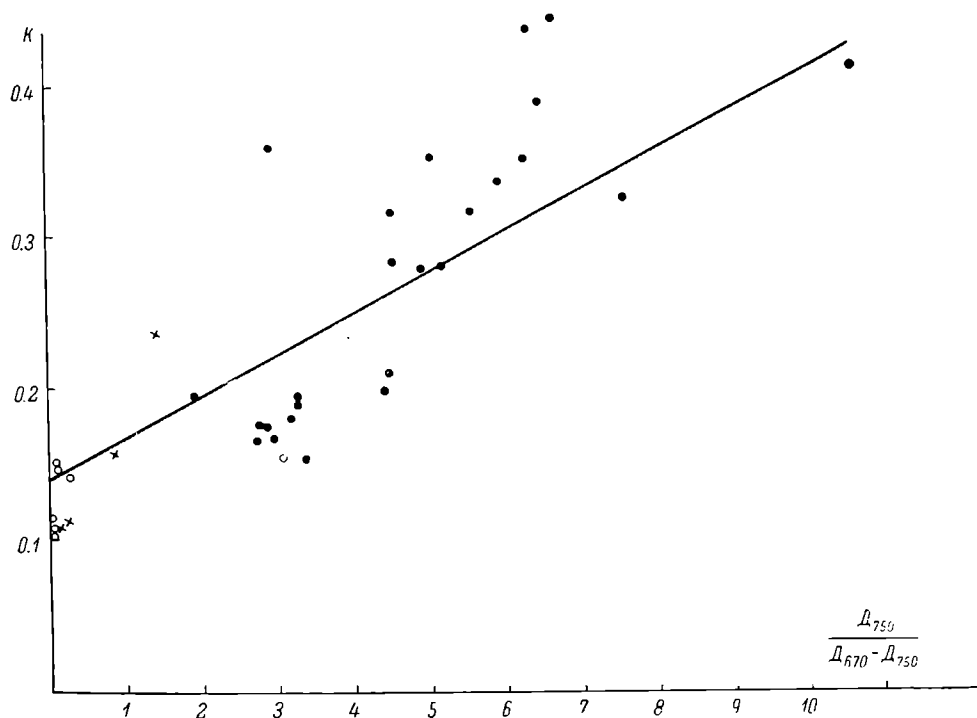


Рис. 2. Зависимость коэффициента K от относительной величины неспецифического поглощения света клетками водорослей в культуре и частицами планктона ($a=0.139$; $s=0.0268$).

Кружком обозначены данные для зеленых и синезеленых водорослей в культуре, крестиком — для диатомовых в культуре, точкой — для фитопланктона.

меньше. Почти неизменную спектральную кривую получил Йенч (Yentsch, 1960) для клеток диатомеи *Cyclotella* sp. По-видимому, не все диатомовые в одинаковой мере способны рассеивать световые лучи. Возможно, рассеивающие свойства препаратов из диатомовых зависят от состояния культуры или от толщины слоя клеток на фильтре. Как уже упоминалось, в другой серии препаратов из *Fragilaria* sp., II и *Nitzschia* sp., II неспецифическое поглощение и рассеяние света было значительно ниже (табл. 1). В меньшей степени видоизменен спектр пигментов в клетках синезеленой водоросли *Coelosphaerium dubium*, у которой общая кривая довольно точно отражает сумму экстинкций ацетонового и водного экстрактов. Наибольшее совпадение кривых наблюдается у зеленых водорослей. У протококковых они почти повторяют друг друга, если не считать смещения максимумов, что согласуется с литературными данными.

Непостоянной величиной отношения экстинкций хлорофилла клеток и экстракта из них обусловлено и расхождение коэффициента K , полученного на разном материале (табл. 1 и 2). Коэффициент K возрастает

с уменьшением этого отношения или с увеличением доли неспецифического поглощения света препаратом. Между последним показателем и коэффициентом K намечается прямая зависимость (рис. 2).

Для анализа этой связи было применено уравнение прямолинейной регрессии: $y = a + bx$, где y — значение коэффициента K , x — относительная величина поправки на неспецифическое поглощение и рассеяние света. Параметры a и b находились по методу наименьших квадратов. Как видно, с повышением относительной величины неспецифического

поглощения света $\left(\frac{D_{750}}{D_e}\right)$ на 1 коэффициент K возрастает на 0.027, т. е. на 17% исходной величины, когда экстинкция при $\lambda = 750$ мкм имеет нулевое значение.

Приведенные данные указывают на то, что метод Йенча, несмотря на простоту и удобство определений, следует применять довольно осторожно. Этот метод, как и указывалось автором, более пригоден для анализа культур водорослей, где неспецифическое поглощение света незначительно. При оценке количества хлорофилла в планктоне, где много посторонних частиц, поглощающих и рассеивающих часть света, необходимо следить за изменением относительной величины экстинкции при 750 мкм, которая обуславливает постоянство коэффициента K . По-видимому, анализируя определенную серию проб, следует применять соответствующее значение этого коэффициента. Установленная зависимость коэффициента K от относительной величины неспецифического поглощения света исследуемым материалом позволяет надеяться, что более детальный анализ этой связи даст возможность увереннее применять методу Йенча для определения хлорофилла в природных водах.

ЛИТЕРАТУРА

- В и н б е р г Г. Г. 1960. Первичная продукция водоемов. Минск.
В и н б е р г Г. Г., Т. Н. С и в к о, Р. З. К о в а л е в с к а я. 1961. Методы определения содержания хлорофилла в планктоне и некоторые итоги их применения. В сб.: Первичная продукция морей и внутренних вод, Минск.
И н а н о в а М. Б. 1961. Применение хлорофильного метода при изучении первичной продуктивности дистрофного озера. В сб.: Первичная продукция морей и внутренних вод, Минск.
R i c h a r d s F. A. a. T. G. T h o m p s o n. 1952. The estimation and characterization of plankton populations by pigment analyses. II. A spectrophotometric method for the estimation of plankton pigments. J. Marine Res., № 11.
Y e n t s c h C. S. 1957. A non-extractive method for the quantitative estimation of chlorophyll in algal culture. Nature, vol. 179, № 4573.
Y e n t s c h C. S. 1960. The influence of phytoplankton pigments on the colour of sea water. Deep-Sea Res., vol. 7, № 1.
-

ПОРТАТИВНЫЙ ПРИБОР ДЛЯ ФИЛЬТРАЦИИ ПОД ДАВЛЕНИЕМ

Метод концентрирования планктона фильтрованием пробы воды через мембранные фильтры получил в настоящее время широкое распространение и почти вытеснил отстойный метод. Фильтрация осуществляется под вакуумом в специальной воронке, укрепленной на колбе Бунзена, которая соединяется с насосом Комовского (Гусева, 1956). К неоспоримым преимуществам этого метода относятся его простота и возможность концентрирования пробы в 200 и более раз. Кроме того, этот метод обладает достаточной точностью и в отличие от отстойного позволяет подсчитывать пробу без фиксации (Гусева, 1959). Но существенным недостатком, ограничивающим применение этого метода при полевых исследованиях, особенно связанных с пешими переходами, является громоздкость и большой вес всей установки.

Предлагаемый нами прибор более легок (2.5 кг), портативен и удобен в работе. Он состоит из чемодана ($30 \times 20 \times 10$ см) из винипласта или 2 мм дюралюминия, обтянутого дерматином (рис. 1). Внутри чемодана помещается цилиндрическая фильтровальная воронка объемом 0.5 л (В, 7), насос (В, 10) и мерный цилиндр (В, 11).

Цилиндрическая воронка (рис. 1, А), представляющая несколько модифицированную коническую воронку, используемую при фильтрации через мембранные фильтры диаметром 36 мм, изготовлена из прозрачного плексигласа толщиной 3 мм. В верхней части воронки находится трехходовой кран (А, 5), в нижней расположены зажимная гайка (А, 2) и патрубок (А, 1) с пористой стеклянной пластинкой (А, 3) диаметром 34 мм и толщиной 2 мм. Стеклянная пластинка берется от разбитого шоттовского фильтра № 1 или № 2. Она хорошо обрабатывается на наждачном круге, имеет равномерное распределение пор, и после засорения ее можно промыть в серной кислоте для удаления органических частиц. Насос прибора (рис. 1, В, 10) нагнетающего действия с шариковым клапаном выполнен из дюралюминия. Стеклянный мерный цилиндр (В, 11) можно заменить менее хрупким — плексигласовым.

Монтировка прибора для работы проста и занимает мало времени. Стойка (В, 9) вместе с прикрепленной к ней воронкой извлекается из чемодана, вставляется в гнездо (В, 8) и зажимается болтом. С помощью шарнирного устройства (В, 12) и вращением стойки в гнезде (В, 8) можно ориентировать воронку отвесно при любом наклоне чемодана. Насос (В, 10) каучуковой трубкой соединяется с трехходовым краном (А, 5), который перед началом работы ставится в положение «закрыто». Воронка перевертывается крышкой (А, 6) вниз, гайка отвертывается и снимается патрубок (А, 1). В отверстие воронки заливается проба воды в количестве 0.5 л. На пористую стеклянную подкладку патрубка, предварительно смоченную 2—3 каплями воды, накладывается мембранный фильтр. Патрубок вставляется в воронку и зажимается гайкой. Возвратив воронку

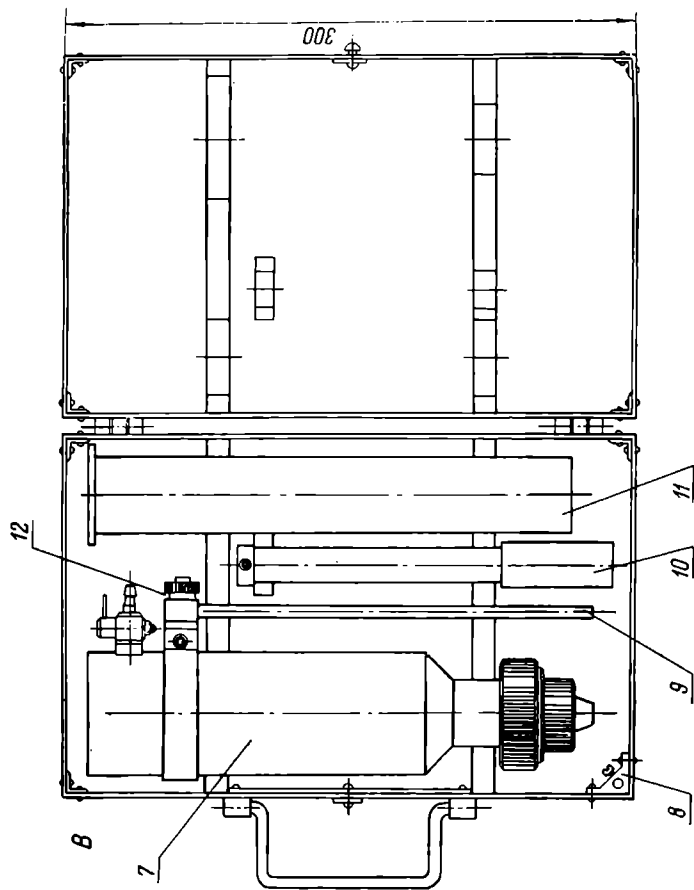
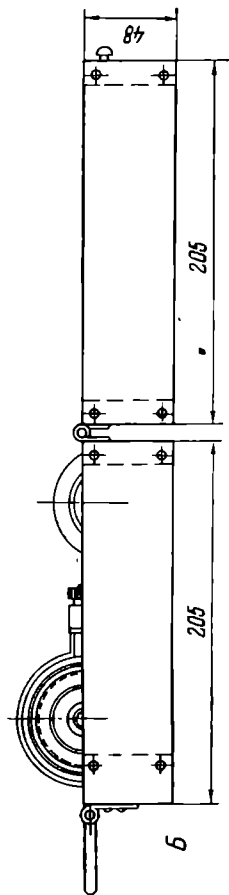
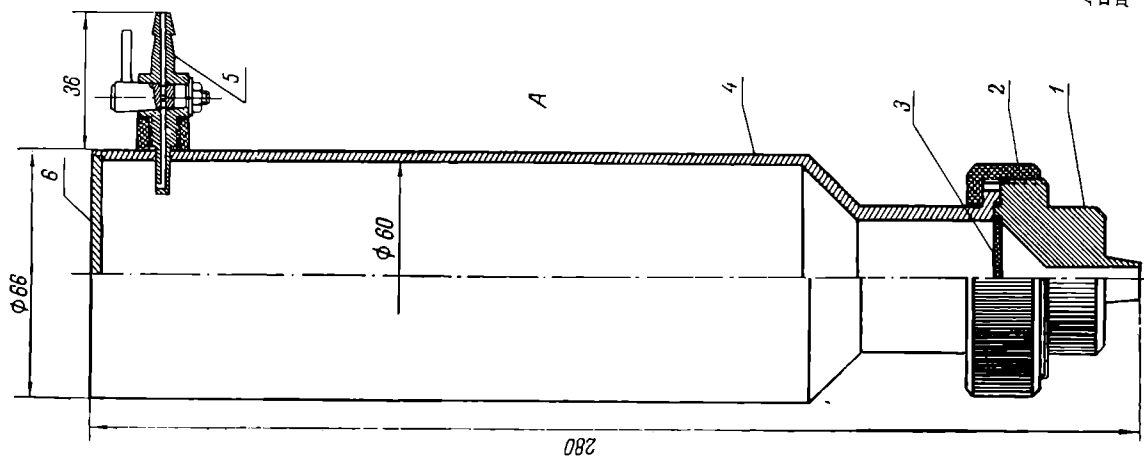


Рис. 1. Прибор для фильтрации под давлением.

А — общий вид фильтровальной воронки; 1 — патрубок; 2 — зажимная гайка; 3 — пористая стеклянная подкладка; 4 — корпус воронки; 5 — трехходовый кран; 6 — крышка корпуса воронки; Б — вид чехол-дана сбоку. В — общий вид чехол-дана сверху; 7 — фильтрующая воронка; 8 — гнездо для стойки; 9 — стойка-подставка для воронки; 10 — насос; 11 — мерный цилиндр; 12 — шарнирное устройство.

в первоначальное положение, открывают трехходовый кран так, чтоб он пропускал воздух из насоса и фильтруют под давлением. По окончании фильтрации излишек давления сбрасывается краном. Не перевертывая воронки, откручивают зажимную гайку и вынимают патрубок. Фильтр с осадком осторожно снимают пинцетом и помещают в пенициллиновую склянку, куда добавляют 5—10 см³ фильтрата и 2—3 капли 40%-го формалина. При фильтрации воды с небольшим количеством

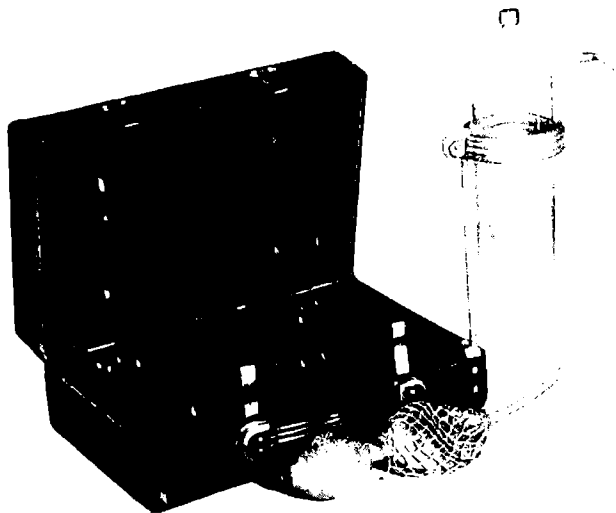


Рис. 2. Внешний вид второго варианта прибора.

взвешенных частиц через мембранный фильтр № 6 надобность в насосе почти отпадает. Кран при этом ставят в положение, открывающее доступ воздуха снаружи в полость воронки.

Если необходимо профильтровать больший, чем 0.5 л, объем пробы, то фильтр с осадком с патрубка не снимается. В воронку заливается новый объем воды, и фильтрация продолжается через тот же фильтр.

Мембранные фильтры перед работой необходимо прокипятить в дистиллированной воде и высушить. Скрутившиеся фильтры не используются. Кипячение увеличивает скорость фильтрации и способствует равномерному распределению осадка на поверхности фильтра.

На рис. 2 приведен второй вариант воронки, у которой верхняя крышка с клапаном для сброса давления сделана съемной. Воронка не перевертывается, и проба заливается сверху. Такой воронкой, приспособив к ней пульверизаторную грушу, можно пользоваться без чемодана. При этом стойка втыкается в землю. Вес воронки с грушей не превышает 500 г.

Портативный прибор для фильтрации под давлением испытывался в Институте биологии внутренних вод АН СССР и показал хорошие рабочие качества как в лабораторных, так и в экспедиционных условиях.

ЛИТЕРАТУРА

- Гусева К. А. 1956. Методы эколого-физиологического исследования водорослей. Сб.: Жизнь пресных вод СССР, т. IV, М.—Л.
Гусева К. А. 1959. К методике учета фитопланктона. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 2 (5).

УСОВЕРШЕНСТВОВАННЫЙ ПРИБОР ДЛЯ СЧЕТА ВОДОРΟΣЛЕЙ

При микроскопических работах, связанных с подсчетом объектов, относящихся к разным видам или имеющих разные размеры, приходится часто отрываться для записи, что снижает интенсивность работы и сильно утомляет. В связи с этим простые приборы, позволяющие механически регистрировать сосчитанные объекты, представляют определенный ин-

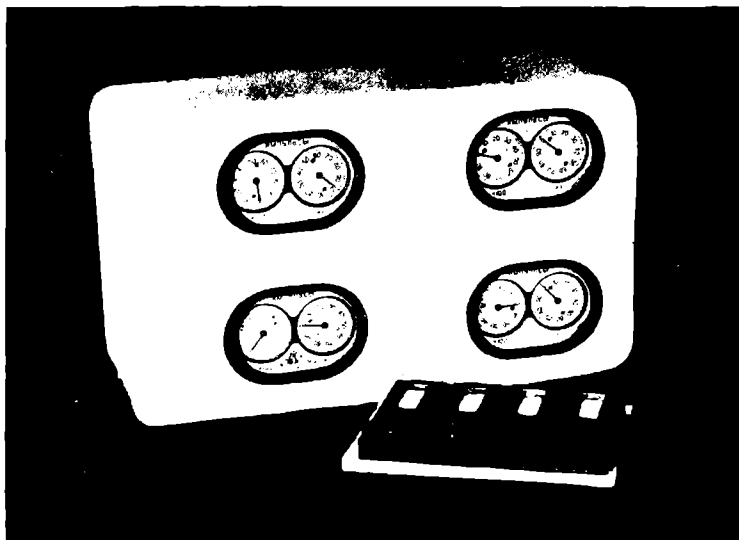


Рис. 1. Внешний вид прибора.

терес. Принцип их работы заключается в следующем: исследователь, не отрываясь от микроскопа, нажимает на кнопки, каждая из которых соответствует определенному виду или размеру объекта. Кнопки механической тягой соединяются со счетчиками. К существенным недостаткам многих счетчиков с механической тягой относятся погрешности в отсчете (за счет проскоков), тугой ход кнопок и малый срок службы.

Предлагаемый нами прибор лишен указанных недостатков, прост в изготовлении, не содержит дефицитных деталей и легко может быть повторен в любой лаборатории. В нем используются электромагнитные счетчики типа СБ=1 м/100, выпускаемые заводом им. Масленникова (г. Куйбышев). Применение этих счетчиков позволяет полностью изба-

виться от погрешности в отсчете, а наличие ручек установки нулевых значений шкал перед работой и возможность исправления ошибок при случайном нажатии на кнопку делают прибор очень удобным.

В первом (упрощенном) варианте счетчики крепятся непосредственно к передней панели прибора (рис. 1). Второй вариант требует незначительной переделки: счетчики вынимаются из заводского корпуса, тумблер выпаивается, декоративная передняя панель, прикрывающая шкалы, снимается, и счетчики крепятся на шасси из листового дюралюминия толщиной 2 мм четырьмя болтами через резиновые прокладки. (В шасси предварительно выпиливаются отверстия по диаметру шкал). Для удобства пользования ручками установки нулевых значений их можно вывести на переднюю панель прибора. Для этого необходимо сбить ведущую шестерню с вала.

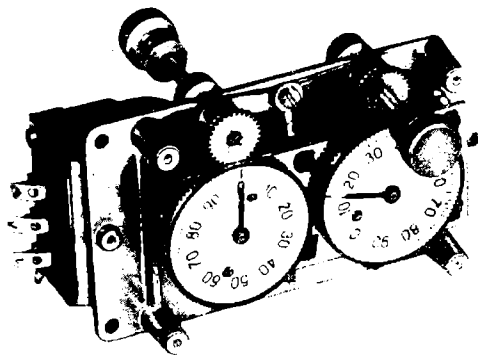


Рис. 2. Внешний вид счетчика (передняя панель снята, ручка установки нулевого значения правой шкалы выведена вперед).

В шестерне и по валу нарезать резьбу М 3.5. Шестерня заворачивается на вал и стопорится гайкой (рис. 2, правая шкала). Лишний конец вала отпиливается после монтажа. Собранные на шасси счетчики помещаются в ящик из дерева или молочного органического стекла.

Питаются приборы обоих вариантов от 4—5 последовательно соединенных батарей для карманного фонаря (КБС-Л-0.50) или от сети переменного тока через выпрямитель (рис. 3). Батареи или выпрямитель размещаются в одном корпусе со счетчиками. Количество счетчиков (и кнопок) зависит от рода работы.

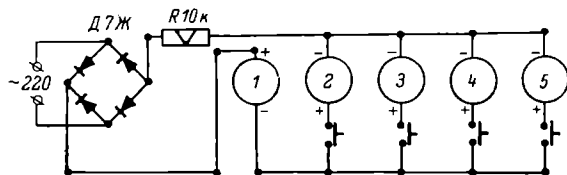


Рис. 3. Электрическая схема прибора.

1—5 — счетчики, первый из которых суммирует показания остальных.

Так, для подсчета monocультуры водорослей, имеющих разные размеры, достаточно иметь 3—4, а для фитопланктона 10—15 счетчиков. В качестве кнопочного пульта удобно использовать колодки квартирных звонков.

Прибор ставится в любое удобное для исследователя место. Слева от микроскопа помещается кнопочный пульт, соединенный со счетчиками гибким многожильным кабелем. При нажатии на кнопку срабатывает соединенный с ней счетчик и раздается характерный щелчок, по которому легко контролировать правильность отсчета на слух. Показания всех счетчиков автоматически суммируются счетчиком № 1 (рис. 3).

Этот же прибор может быть использован при подсчете бактерий и форменных элементов крови.

	Стр.
А. Д. Приймаченко. Фитопланктон Волги от Ярославля до Волгограда в первые годы после сооружения Горьковской и Куйбышевской плотин	3
Л. Г. Буторина. Фитопланктон Угличского водохранилища в 1954—1956 гг.	36
Г. В. Кузьмин. Фитопланктон Череповецкого водохранилища в первый год его наполнения	43
Б. А. Скопинцев и А. Г. Бакулина. Органическое вещество в водах Череповецкого водохранилища	53
К. А. Гусева. Мутность и цветность воды Рыбинского водохранилища как химические факторы в развитии фитопланктона	64
А. Л. Ильинский. Влияние цветности и мутности воды на фотосинтез водорослей	77
К. А. Гусева и С. П. Гончарова. Действие ультрафиолетовых лучей на развитие синезеленых водорослей	81
И. В. Потоцкая. Об эффективности использования солнечной радиации планктоном Цимлянского водохранилища	87
Н. В. Трушин. Продуктивность термофильных штаммов <i>Chlorella</i> , выделенных из водоемов различных географических районов	89
Н. В. Трушин. Влияние температуры культивирования на положение температурного оптимума <i>Chlorella pyrenoidosa</i>	93
В. А. Экзерцев. Флора Иваньковского водохранилища	104
В. А. Экзерцев. Растительность литорали Волгоградского водохранилища на третьем году его существования	143
А. П. Белавская и Т. Н. Кутова. Растительность зоны временного затопления Рыбинского водохранилища	162
В. А. Экзерцев и В. В. Экзерцева. Продукция прибрежной и водной растительности Горьковского водохранилища	190
А. А. Потапов. Химический состав золы водно-прибрежных растений по данным спектрального анализа	195
И. Л. Пырина и Н. П. Мокеева. О методе определения хлорофилла в клетках водорослей, собранных на мембранном фильтре	198
Г. В. Кузьмин. Портативный прибор для фильтрации под давлением	203
Г. В. Кузьмин и Ю. А. Ривьер. Усовершенствованный прибор для счета водорослей	206

	Page
<i>A. D. Prijmatchenko</i> . Phytoplankton in the Volga river from Jaroslavl up to Volgograd in the first years after the Gorkij and Kujbishev dams construction	3
<i>L. G. Butorina</i> . Phytoplankton in the Uglitch reservoir in 1954—1956	36
<i>G. V. Kuzmin</i> . Phytoplankton in the Tcherepovetz reservoir during the first year of its filling	43
<i>B. A. Scopintzev</i> a. <i>A. G. Baculina</i> . Organic matter in waters of the Tcherepovetz reservoir	53
<i>K. A. Guseva</i> . Turbidity and colour of waters of the Rybinsk reservoir as chemical factors in development of phytoplankton	64
<i>A. L. Iljinski</i> . On the influence of colour and turbidity of water upon the photosynthesis of algae	77
<i>K. A. Guseva</i> a. <i>S. P. Gontcharova</i> . Influence of ultraviolet light on the growth of blue-green algae	81
<i>I. W. Potozkaya</i> . On the effectiveness of utilisation of solar radiation by plankton in the Tsimlyanskoye reservoir	87
<i>N. W. Truhin</i> . Productivity of thermophilic isolates of <i>Chlorella</i> , isolated from water bodies in different geographical zones	89
<i>N. W. Truhin</i> . Influence of temperature of cultivation upon the level of the temperature optimum of <i>Chlorella pyrenoidosa</i>	93
<i>W. A. Ezertsev</i> . Flora in the Iwankovskoye reservoir	104
<i>W. A. Ezertsev</i> . Flora in the littoral of the Volgogradskoye reservoir three years after its construction	143
<i>A. P. Belavskaya</i> a. <i>T. N. Kutova</i> . Flora in the zone of temporal inflowing of the Rybinskoye reservoir	162
<i>W. A. Ezertsev</i> a. <i>V. V. Ezertseva</i> . Productivity of the neashore and higher aquatic flora in Gorkovskoye reservoir	190
<i>A. A. Potapov</i> . Chemical analysis of the ash of nearshore aquatic plants from the data of spectral analysis	195
<i>I. L. Pyrina</i> a. <i>N. P. Mokeeva</i> . On the method of chlorophyll estimation on the celles of algae, collected of the millipore filters	198
<i>G. W. Kuzmin</i> . Portable apparatus for the filtration under the pression	203
<i>G. W. Kuzmin</i> a. <i>Ju. A. Rivjer</i> . Improved apparatus for the count of algae	206

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ВОЛЖСКИХ ВОДОХРАНИЛИЩ

*Утверждено к печати
Институтом биологии внутренних вод
Академии наук СССР*

Редактор издательства *Н. С. Смигиревская*
Художник *Д. А. Андреев*
Технический редактор *Л. М. Семенова*
Корректоры *К. И. Видре, Л. Я. Копп и А. Х. Салтанова*

Сдано в набор 27 VI 1966 г. Подписано к печати 8/X 1966 г.
РИСО АН СССР № 31-94В. Формат бумаги $70 \times 108^{1/16}$.
Бум. л. $7^{1/16}$. Печ. л. $13^{1/4} + 3$ вкл. ($7/8$ печ. л.) = 19.77 усл. печ. л.
Уч.-изд. л. 19.33. Изд. № 2798. Тип. зак. № 1039. М-27834.
Тираж 1200. Бумага типографская № 1.
Цена 1 р. 35 к.

Ленинградское отделение издательства «Наука»
Ленинград, В-164, Менделеевская лин., д. 1

1-я тип. издательства «Наука». Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

*В магазинах конторы «Академкнига»
имеются в продаже книги:*

Барашков Г. К. Химия водорослей. 1963. 143 стр. Цена 67 к.

**Биологические аспекты изучения водохранилищ. Труды
Института биологии внутренних вод. Вып. 6 (9). 1963. 317 стр.
Цена 2 р. 17 к.**

**Биология внутренних водоемов Прибалтики. Труды Седьмой
конференции по изучению внутренних водоемов Прибалтики.
1962. 228 стр. Цена 1 р. 72 к.**

Вотинцев К. К. и др. Физико-химический режим и жизнь
планктона Селенгинского района оз. Байкал. Труды Лимноло-
гического института. Том 7 (27). 1963. 322 стр. Цена 2 р. 03 к.

**Гидробиологические работы на водоемах Советского Союза.
Труды Всесоюзного гидробиологического общества. Том 13.
1963. 287 стр. Цена 1 р. 72 к.**

Зенкевич Л. А. Биология морей СССР. 1963. 739 стр.
303 рис. 280 табл. Цена 4 р. 70 к.

Кожов М. М. Биология оз. Байкал. 1962. 315 стр.
Цена 2 р. 05 к.

Козлова О. Г. Диатомовые водоросли Индийского и Тихо-
океанского секторов Антарктики. 1964. 168 стр., 65 табл.
Цена 1 р. 07 к.

Прошкина-Лавренко А. И. Диатомовые водоросли
планктона Азовского моря. 1963. 190 стр. Цена 1 р. 32 к.

Прошкина-Лавренко А. И. Диатомовые водоросли бен-
тоса Черного моря. 1963. 241 стр. Цена 1 р. 68 к.

Труды института биологии водохранилищ

Вып. 1 (4). 1959. 358 стр. Цена 80 к.

Вып. 2 (5). 1959. 359 стр. Цена 2 р. 26 к.

Вып. 3 (6). 1960. 315 стр. Цена 1 р. 90 к.

Вып. 4 (7). 1961. 347 стр. Цена 2 р. 19 к.

Вып. 5 (8). 1963. 352 стр. Цена 2 р. 25 к.

**ИНОГОРОДНИМ ЗАКАЗЧИКАМ КНИГИ ВЫСЫЛАЮТСЯ НАЛОЖЕННЫМ
ПЛАТЕЖОМ ЧЕРЕЗ МАГАЗИНЫ «КНИГА — ПОЧТОЙ»**

**ЗАКАЗЫВАЙТЕ КНИГИ ИЗДАТЕЛЬСТВА «НАУКА»
ЧЕРЕЗ КОНТОРУ «АКАДЕМКНИГА»**

Система предварительных заказов гарантирует приобретение книг и помогает издательству правильно определять их тираж.

Не откладывайте заказы на необходимые Вам книги!

Контора «Академкнига», ее отделения и магазины рассылают заинтересованным организациям и отдельным лицам информационный материал о книгах, готовящихся к изданию, принимают предварительные заказы на эти книги и по мере выхода их из печати информируют об этом заказчиков.

Направляйте заказы в ближайшие к месту Вашего жительства магазины «Академкнига» по указанным адресам:

Москва, В-463, Мичуринский пр., 12 (магазин «Книга — почтой»);

Ленинград, Д-120, Литейный пр., 57 (магазин «Книга — почтой»);

Москва, К-9, ул. Горького, 8;

Москва, В-333, ул. Вавилова, 55/5;

Ленинград, Д-120, Литейный пр., 57;

Ленинград, В-164, Менделеевская линия, 1;

Свердловск, ул. Белинского, 71-в;

Новосибирск, Красный пр., 51;

Уфа, 55, пр. Октября, 129;

Киев, ул. Ленина, 42;

Харьков, Уфимский пер., 4/6;

Алма-Ата, ул. Фурманова, 139;

Ташкент, ул. К. Маркса, 29;

Ташкент, ул. Шота Руставели, 43;

Баку, ул. Джапаридзе, 13;

Фрунзе, ул. Дзержинского, 41.

«АКАДЕМКНИГА»