

АКАДЕМИЯ НАУК СССР  
ИНСТИТУТ ОЗЕРОВЕДЕНИЯ

И. М. РАСПОПОВ

# Высшая водная растительность больших озер Северо-Запада СССР

Ответственный редактор  
В.М. КАТАНСКАЯ



к 7035450

ЛЕНИНГРАД  
ИЗДАТЕЛЬСТВО „НАУКА”  
Ленинградское отделение  
1985

На Северо-Западе европейской части СССР расположена группа больших озер. Это прежде всего относящиеся к бассейну Балтийского моря крупнейшие в Европе глубоководные Ладожское и Онежское озера. Они играют огромную роль в народном хозяйстве. На берегах Онежского озера сосредоточено до 40% населения Карельской АССР. Интенсивно развиваются сельское хозяйство и промышленность на территориях, прилегающих к Ладожскому озеру и к расположенному на Ладожском водосборе оз. Ильмень. Большое народнохозяйственное значение имеет оз. Белое, вошедшее в систему Волго-Балтийского водного пути и интенсивно используемое для судоходства. Включение этого озера в систему Волго-Балта 20 лет назад резко изменило его водный режим и биологию (Малинина, Распопов, 1982).

В меньшей степени влияние деятельности человека сказывается на больших мелководных озерах, относящихся к бассейну Белого моря: Лача, Воже, Кубенское. Однако хозяйственное значение больших озер неуклонно возрастает. Директивными документами предусматривается рациональное использование водных ресурсов этих водоемов и вовлечение их в территориальное перераспределение стока в пределах европейской части СССР. Вместе с тем большое внимание уделяется охране бесценного дара этих озер — чистой пресной воды, а также сохранению их естественных экосистем и рациональному использованию последних.

Для создания научной основы охраны и преобразования природы больших озер Северо-Запада Институт озероведения АН СССР более 25 лет тому назад начал широкие комплексные исследования, которые включали в себя и изучение высшей водной растительности. Ранее подобных работ на перечисленных выше озерах, за исключением оз. Белого, не проводилось. В трудах, посвященных Ладожскому озеру, о водной растительности упоминается лишь вскользь. Только в работе Пальмена (Palmen, 1943) подробно описана растительность, включая и водную, небольшого участка побережья Ладожского озера от пос. Гумбарицы до устья р. Свири.

А.К. Гюнтер (1880), изучавший флору побережий Онежского озера, сообщал о видах гидрорифтов, собранных в этом и некоторых других водоемах Карелии. Э.С. Безайс (1911) в статье, которая посвящена в основном ботаническим наблюдениям над наземной растительностью, приводит краткие сведения о зарастании макрофитами отдельных участков в Унишской и Челмужской губах, Кижском шхерном районе и Повенецком заливе Онежского озера, причем он

необоснованно подчеркивает интенсивность процесса зарастания мелководных заливов. Этот автор обращает внимание на роль волнения в развитии растительности. И. Ермилов с соавторами (1925) сообщает о чередовании поясов водной растительности у берегов Климешких островов. В.Н. Чернов и Е.П. Чернова (1949) приводят описание ареалов некоторых водных растений, в том числе и на литорали Онежского озера. Высшей водной растительности районов Онежского озера, подвергшихся антропогенному воздействию, посвятила свои работы Е.А. Клюкина (1972), сообщившая данные по фитомассе и химическому составу растений.

Гидробиологические исследования на оз. Ильмень были связаны с рыбохозяйственными проблемами (Николаев, 1981) и не затрагивали изучения высшей водной растительности.

Сведений о зарастании оз. Белого до его включения в систему Волго-Балтийского водного пути очень мало. Высшая водная растительность, как указывал И.Н. Арнольд (1923), была довольно обильной. В 1969 г., на шестом году существования Шекснинского водохранилища, маршрутное обследование мелководий проводилось В.А. Экзерцевым и А.П. Белавской (1970, 1975). Они опубликовали списки видового состава макрофитов и краткие сведения ценоотического характера. Авторы подчеркнули, что растительность находится на начальных стадиях формирования и что внутривидовые отношения еще не сложились, за исключением хорошо развитых фитоценозов тростника обыкновенного. Краткие сведения о зарастании оз. Белого приведены в книге „Водохранилища Верхней Волги“ (1975).

До 1972 г. не проводилось исследований водной растительности озер Воже и Кубенского. Однако благодаря неоднократному геоботаническому изучению лугов Вологодской области (Шенников, 1914, 1925; Ильинский, 1916, 1922; Бобровский, 1959; Козлова, 1963) хорошо обследованными оказались длительно поемные осоковые луга в окрестностях оз. Кубенского, главным образом в дельте р. Кубены. Была определена фитомасса растений.

В 40-х годах, при рыбохозяйственном обследовании оз. Лача, проведенном экспедицией Карельского отделения НИИ озерного и речного рыбного хозяйства (ГосНИОРХ), была оценена площадь зарастания макрофитами. Она оказалась равной 40% от общей площади водоема. В 1967–1971 гг. исследования на оз. Лача были продолжены в рыбопромысловом плане; бентолог Г.Е. Новосельцев определил площадь зарослей макрофитов в 120 км<sup>2</sup> (около 40%). Таким образом, данные 40-х и 60-х годов о степени зарастания оз. Лача совпадают, однако они на 35% ниже наших данных (Распопов, 1978а), основой для которых послужили карты-схемы водной растительности озер, составленные на основании аэровизуальных наблюдений.

К большим озерам Северо-Запада СССР относится и Псковско-Чудское. Однако Институт озероведения его изучением не занимался. Высшая водная растительность Псковско-Чудского озера исследовалась учеными Прибалтийских республик и Псковского педагогиче-

ческого института (Тувикене, 1966; Недоспасова, 1969, 1974). Х.М. Тувикене приводит список видового состава водных растений и кратко характеризует зарастание озера. Наиболее полные работы проведены исследователями Псковского педагогического института в 70-х годах под руководством Г.В. Недоспасовой (1974), во время которых был выявлен видовой состав макрофитов, описаны 39 ассоциаций высших водных растений, сделана геоботаническая съемка и дана продукционная характеристика водоема. Г.В. Недоспасова отмечает увеличивающуюся степень зарастания этого озера по сравнению с данными, относящимися к началу 50-х годов.

Таким образом, к моменту создания Ладужской экспедиции Лабораторией озероведения АН СССР (ныне Институт озероведения) в 1956 г., о водной растительности больших озер имелись лишь отрывочные сведения. Нами гидроботанические работы проводились в 1956-1962 и в 1980-1983 гг. на Ладужском озере. Затем они были продолжены на Онежском озере в 1964-1968 и в 1981-1983 гг. В дальнейшем, в 1972-1974 гг. высшая водная растительность обследовалась на озерах Кубенском, Воже и Лача, в 1974-1977 гг. - на оз. Белом в Вологодской области и в 1979 г. - на оз. Ильмень. В течение всех лет начиная с конца 50-х годов в двух заливах в шхерной части Ладоги осуществлялись наблюдения над межгодовой динамикой сообществ макрофитов.

В исследовании высшей водной растительности мне постоянно, на протяжении 25 лет, помогали сотрудники Института озероведения. Всем им, а также участникам экспедиций, с которыми доводилось трудиться, приношу глубокую благодарность.

## 1. ЛИТОРАЛЬНАЯ ЗОНА ОЗЕР КАК СРЕДА ОБИТАНИЯ ВЫСШИХ ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ

В соответствии с классическими лимнологическими работами начала XX в. (Forel, 1901; Thienemann, 1925, и др.) в водоеме различаются две области: толща воды — пелагиаль и дно водоема — бенталь. Понятно, что ни пелагиаль, ни бенталь в пределах крупного водоема не представляют собой единого и неделимого целого. Рассмотрим вертикальное подразделение бентали на области (Thienemann, 1925), или зоны (Зернов, 1934). Последний термин более удачный, и он будет употребляться в дальнейшем.

Большинство авторов подразделяют бенталь (от уреза воды в глубь озера) на литораль, sublитораль и профундаль. Эти термины пришли в озероведение из морской гидробиологии. Но если морские гидробиологи в 1928 г. приняли решение о разграничении и наименовании зон бентали в морях, то в лимнологии до настоящего времени, к сожалению, еще нет твердых критериев зональности бентали и не принята единая система подразделения ее на зоны. Это привело к большому разнообразию в соответствующих понятиях. Попытка перенести морскую терминологию в озероведение (Литинский, 1960) оказалась несостоятельной. Наиболее часто встречающиеся обозначения приведены на схеме, опубликованной в книге С.А. Зернова (1934). Основываясь на положениях Тинеманна (Thienemann, 1925) и С.А. Зернова (1934), мы принимаем следующее подразделение прибрежной части континентальных водоемов замедленного водообмена: берег, увлажняемое побережье, литоральная зона; далее идет лимническая зона (рис. 1).

Под литоральной зоной мы понимаем прибрежную часть водоема, простирающуюся от уреза воды до нижней границы распространения водных макрофитов и включающую в себя как дно водоема, т.е. собственно литораль, так и водную массу, расположенную над ним. В тех случаях, когда по различным причинам водные макрофиты в прибрежных частях водоемов отсутствуют, нижнюю границу литоральной зоны следует определять по нижней границе трофогенного слоя. Литоральная зона соответствует трофогенному слою пелагиали (Ruttner, 1962). Ю.Одум (1975) трофический слой называет лимнической зоной, ниже которой располагается профундальная зона.

В основу выделения литоральной зоны положены прежде всего биологические критерии, а также обуславливающие их оптические характеристики водной массы. Вместе с тем Н.А. Лабзовский (1977) показал роль гидрологических факторов, а также материала,

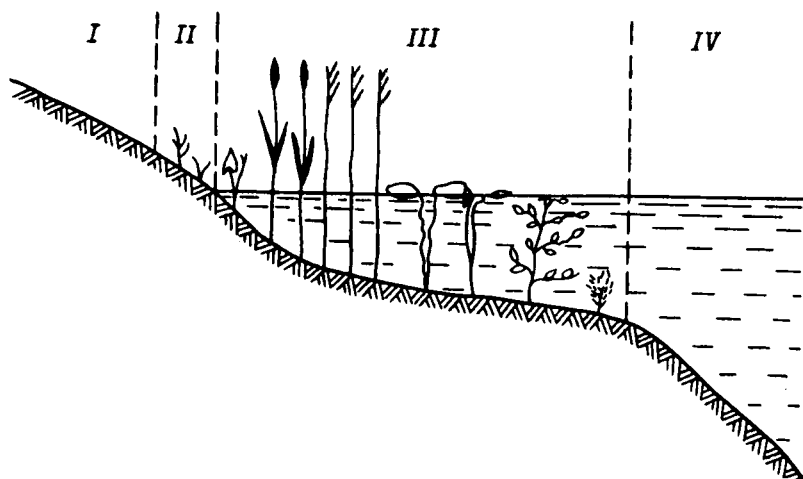


Рис. 1. Подразделение прибрежной части континентальных водоемов.

I — берег; II — увлажняемое побережье; III — литоральная зона; IV — лимническая зона.

из которого сложены берег и прибрежная зона, в формировании литоральной зоны внутриконтинентальных водоемов. На основании предложенных формул и выполненных по ним расчетов автор сделал вывод о том, что у берегов, находящихся под непрерывным воздействием волн с обеспеченностью от 10 до 90%, образуется слабо изогнутая отмель, угол наклона которой к центральной части водоема зависит от размеров частиц грунта. Глубина нижней границы пологой части отмели, которая по существу является нижней границей литорали, обусловлена динамическими факторами и примерно совпадает с длиной волны.

В сравнении с другими литоральная зона озера обладает рядом особенностей.

1. Литоральная зона больше, чем какая-либо другая, испытывает динамическое воздействие водной массы (волнобой); постоянное турбулентное и конвективное перемешивание вод исключает их устойчивость и длительную стратификацию, что отражается на протекании физических, химических и биологических процессов в водоеме. Очевидно, различные участки литоральной зоны испытывают неодинаковое по силе динамическое воздействие водной массы: наветренные (по отношению к преобладающим ветрам) можно назвать прибойными, а укрытые от волнения или подверженные волнению не выше 1 балла (т.е. с высотой волны до 0.25 м)<sup>1</sup> — затишными.

<sup>1</sup> Деление на баллы приводится по шкале степени волнения, употребляемой сетевыми станциями (Наставление гидрометеорологическим станциям и постам, 1979).

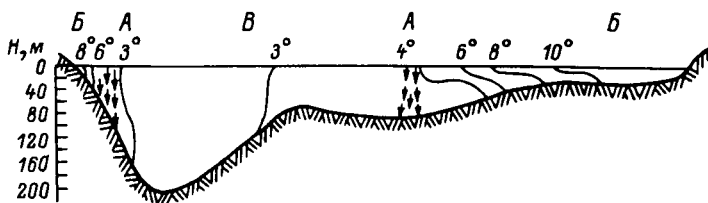


Рис. 2. Продольный температурный разрез Ладожского озера 22-25 июня 1962 г. (по: Тихомиров, 1982).

А – термический бар; Б – теплоактивная зона; В – теплоинертная зона. По вертикали – глубина (Н), м; по горизонтали – температура, °С.

2. В литоральной зоне создаются своеобразные термические условия, выражающиеся в широкой суточной и сезонной амплитуде колебаний температуры воды.

В глубоководных водоемах, таких как Ладожское и Онежское озера, вскоре после таяния льда в прибрежной зоне, возникает вертикальная термическая циркуляция вод – термический бар (Тихомиров, 1963, 1964, 1973а, 1973б, 1982), который делит водную массу озера на теплоактивную и теплоинертную области. Температура воды в теплоактивной области (в которую попадает литораль) довольно быстро растет, и в литоральной зоне создаются благоприятные условия для развития водных организмов, чему способствует и поступление биогенных веществ с водой притоков (рис. 2). Для примера в табл. 1 приведены средние месячные температуры воды в мелководных губах (литоральная зона) и открытом плесе (лимническая зона) Онежского озера (Тихомиров, 1971). Из табл. 1 видно, что в весенний и летний периоды температура воды в литоральной зоне значительно выше, чем в лимнической, что определяет богатство форм и организмов в литорали. Разница в температуре поверхности воды между прибрежными районами и центральной акваторией может достигать 20 °С (Тихомиров, 1973а).

Осенью наблюдается обратная картина – прибрежная зона быстрее остывает, и осенний термобар еще более ускоряет процесс охлаждения, так как затрудняет водообмен прибрежной и центральной водных масс. В зимний период температура воды в литоральной зоне близка к 0 °С, тогда как в лимнической области глубоких озер она около 4 °С. В пределах литоральной зоны значительны суточные колебания температуры. В тихие солнечные дни температура поверхности воды может достигать 25 °С и более, резко понижаясь в ночные часы. Большая амплитуда колебаний температуры воды делает невозможным существование в литоральной зоне stenothermic организмов – все обитающие здесь виды эвритермны.

Термический режим крупных мелководных водоемов (Тихомиров, Егоров, 1974, 1975) в силу их малой тепловой энергии очень на-

Средние месячные температуры поверхности воды  
Онежского озера (1948–1967 гг.)

Район	Средняя глубина, м	Температура, °С						
		V	VI	VII	VIII	IX	X	XI
Л и т о р а л ь н а я    з о н а								
Кефтьгуба и губа Святуха	2.4	6.8	14.3	18.0	17.2	12.2	5.9	1.6
Великая и Унишкая губы	7.2	5.6	12.2	16.7	16.9	12.4	6.6	2.5
Л и м н и ч е с к а я    з о н а								
Основной плес	34.9	1.4	5.8	13.5	15.0	11.8	7.5	4.4

поминает термические особенности литоральной зоны крупных глубоководных озер: для них характерно быстрое прогревание весной и значительное колебание температуры воды в течение всего периода открытой воды (в зависимости от хода температуры воздуха).

3. Лимнологические показатели в литоральной зоне довольно сильно различаются как в вертикальном (т.е. по глубине), так и в горизонтальном (т.е. вдоль береговой линии) направлениях. Интегральным показателем взаимодействия различных компонентов среды является распределение донных отложений. От уреза воды в глубь водоема обычно увеличивается значение мелкоразмерной фракции грунтов, что сказывается на формировании по профилю разнотипных биоценозов. Вертикальные различия приводят к подразделению литорали на верхнюю и нижнюю (для больших озер Карелии см. по: Герд, 1979) или верхнюю, среднюю и нижнюю (Hutchinson, 1967; Wetzel, 1975). Горизонтальные различия литоральной зоны обусловлены прежде всего геологическим строением прибрежной части озер и степенью динамического воздействия водных масс. Крупнозернистые донные отложения – галька, камни, валуны, скалы – увеличивают поверхность субстрата, пригодного для формирования биоценозов прикрепляющихся организмов. Таким образом, литоральная зона расчленяется в горизонтальном плане на ряд биотопов, которым свойственны соответствующие сообщества растений и животных.

4. Литоральная зона – очень динамичная система, изменяющая свое положение и нередко размеры в зависимости от изменения уровня воды в озере. Высказывания о том, что при понижении уровня воды размеры озерной литоральной зоны сокращаются, необоснованны: при изменении уровня эта зона смещается, а ее размеры могут оставаться прежними, уменьшаться или увеличиваться в зависимости от существующего профиля котловины (рис. 3). Однако даже при постоянном уровне воды величина литоральной зоны может меняться при изменении гидрофизических параметров, в особенности прозрачности воды.





Рис. 3. Изменение размеров литоральной зоны при понижении уровня воды в зависимости от морфологии котловины озера.

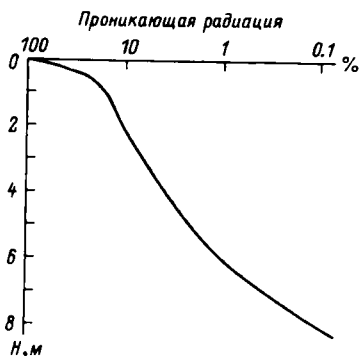
АВС — литоральная зона при уровне АВ; А<sub>1</sub>В<sub>1</sub>С<sub>1</sub> — литоральная зона при уровне А<sub>1</sub>В<sub>1</sub>. Размеры литоральной зоны: I — не изменились, II — уменьшились, III — увеличились.

5. Из принятого выше определения литоральной зоны вытекает, что она не испытывает недостатка в лучистой энергии, необходимой для развития автотрофных растений, хотя, конечно, основная масса проникающей радиации интенсивно поглощается верхним метровым слоем воды (рис. 4). Именно здесь (наряду с трофогенным слоем лимнической зоны) продуцируется значительное количество органического вещества, в особенности в тех районах, где развита высшая водная растительность. Интенсивность продукционно-деструкционных процессов в литоральной зоне очень высока.

6. Литоральная зона, являясь зоной интенсивного протекания продукционно-деструкционных процессов и местом активного смешения вод различного происхождения (речной и склоновый стоки, собственно озерные воды), может отличаться от лимнической зоны по общей минерализации и ионному составу воды и особенно по содержанию растворенных газов и органических веществ. Даже в таком большом и динамичном озере как Онежское в прибрежной зоне основного плеса отмечены большая пестрота и изменчивость химического состава вод (Шерман, 1975). Еще большие различия отмечаются для затишных участков литоральной зоны.

7. Литоральная зона расположена в полосе контакта двух природных комплексов — наземного и водного. В эту зону попадают приносимые с водосбора органические и неорганические соединения, а также разного типа загрязняющие вещества, которые именно здесь включаются в систему химических и биохимических процессов, протекающих в озере. На роль прибрежных мелководий в трансформации поступающих с водосбора веществ указывают некоторые советские и зарубежные ученые (Шилькрот, 1967, 1973, 1976;

Рис. 4. Ослабление проникающей солнечной радиации с глубиной (H) (по: Мокиевский, 1973).



Россолимо, 1971; Киевское водохранилище, 1972; Beeton, Edmondson, 1972; Pieczyńska, 1972; Schröder, 1973, и др.). Особое значение имеет зарастающая водными растениями литоральная зона в качестве барьера, препятствующего распространению веществ антропогенного происхождения в

озере (Россолимо, 1971; Россолимо, Шилькрот, 1972; Мережко, 1973, 1978а, 1978б; Миронова, 1976; Федорова, 1976, и др.).

Л.П. Россолимо (1971) писал, что „в изучении эвтрофирования, его развития, в поисках принципов его регулирования особое внимание должно быть уделено процессам превращения эвтрофирующих веществ в зоне контакта двух природных комплексов — озерной литорали“ (с. 43).

Как сказано выше, выделение литоральной зоны проводится в основном по биологическим признакам, однако в силу того что распределение гидробионтов внутри зоны зависит от сочетания геологических, географических, физико-химических особенностей, литоральная зона является функциональной экологической системой, при изучении которой требуется комплексный подход.

Для познания экосистем озера прежде всего следует установить его основные биотопы. Конечно, не все экологические факторы равноценны при формировании биоценозов. Для биоценозов литоральной зоны больших озер Северо-Запада СССР определяющими факторами среды являются динамичность водной массы и характер донных отложений.

Общую схему подразделения литоральной зоны можно представить следующим образом: она делится на затишные и прибойные участки, которые в зависимости от наличия или отсутствия сообществ макрофитов и массового развития водорослей обрастания, или перифитона, подразделяются на зарастающие (развита высшая водная растительность), обрастающие (развит перифитон) и незарастающие. Надо только иметь в виду, что в строгом смысле незарастающих биотопов нет. Как показали Мидоус и Андерсон (Meadows, Anderson, 1966), даже на песчинках обнаруживаются диатомовые и синезеленые водоросли и колонии бактерий, однако их количество невелико. По преобладающему субстрату в литоральной зоне могут быть выделены различные типы донных отложений: скалисто-глыбовый, каменистый (валунно-галечно-гравийный), песчаный, илистый и глинистый (Семенович, 1966, 1973; Курочкина, 1977, 1981). На основании сказанного выше расчленение литоральной зоны на основные типы можно представить в виде схемы (рис. 5).

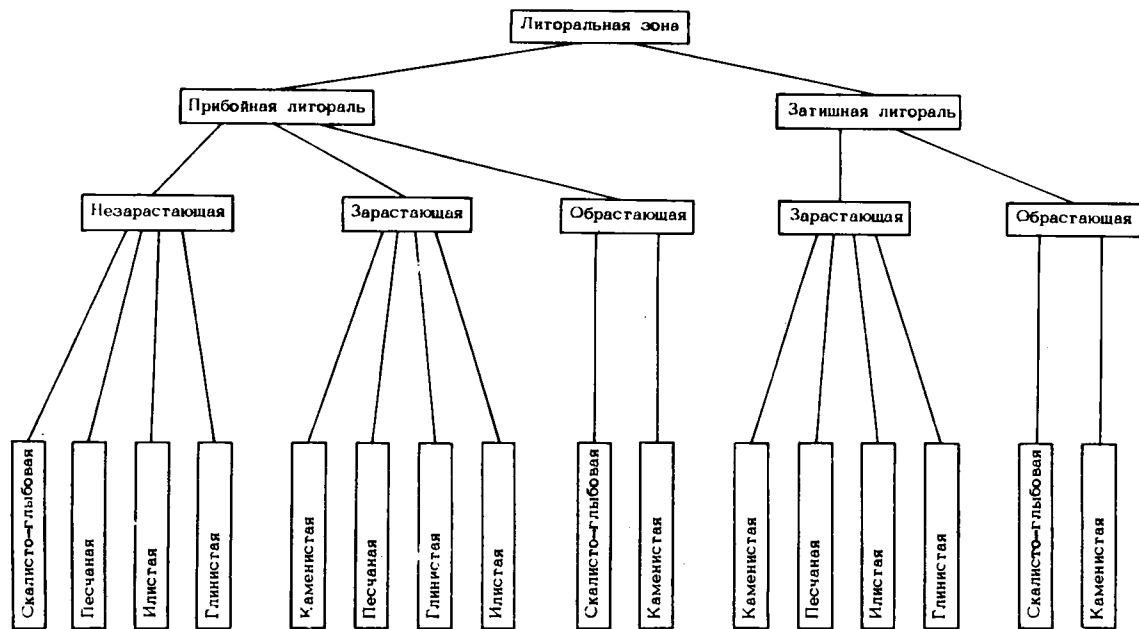


Рис. 5. Схема типов литорали.

Типы литорали в зависимости от более детального подразделения донных отложений по их фракционному составу, от степени воздействия волнения, характера высшей водной растительности и степени ее развития могут быть разделены на более мелкие единицы.

Вполне естественно, что в различных озерах те или иные отличительные признаки литоральной зоны могут выходить на первый план или, наоборот, иметь подчиненное значение. Озера, в которых признаки, определяющие литоральную зону, действуют по всей акватории водоема, отнесены нами к типу **л и т о р а л ь н ы х** (или монозональных). Из крупных озер, о которых пойдет речь дальше, к этому типу относятся мелководные озера Вологодской и Архангельской областей — Кубенское, Воже и Лача.

Глубоководные озера с четким разграничением на несколько зон могут быть отнесены к типу **п о л и з о н а л ь н ы х**. Таковы Ладожское и Онежское озера.

Кроме того, существует переходный, или **б и з о н а л ь н ы й**, тип крупных озер, в которых, несмотря на их сравнительную мелководность, существуют литоральная и лимническая водные массы, которые можно оконтурить, применяя точные методы гидрохимического и гидрофизического анализов. Из наших водоемов к ним относятся озера Белое и Ильмень.

## 2. ФЛОРИСТИЧЕСКИЙ СОСТАВ. РАСТИТЕЛЬНЫЕ СООБЩЕСТВА

### 2.1. Некоторые понятия

Приступая к изучению биологии водоема, исследователь прежде всего сталкивается с макроскопическими растениями, которые получили название „макрофиты“. Термин „макрофиты“ часто служит синонимом понятия „высшие водные растения“, о чем свидетельствует многочисленная литература. Однако такое толкование все же неточно, и, несомненно, надо согласиться с учеными, понимающими под термином „макрофиты“ растительные организмы вне зависимости от их организации и систематического положения, но доступные наблюдению невооруженным глазом (Шаркинене, 1964, и др.). Эта тенденция особенно ярко проявилась у гидробиологов, изучавших органический мир оз. Байкал (Кожов, 1947, 1962, 1972; Кожов и др., 1965а, 1965б; Ижболдина, 1970, 1971, 1975; Линевич и др., 1970, и др.).

Советские и зарубежные авторы к категории макрофитов наряду с цветковыми и высшими споровыми растениями относят харовые водоросли (Cook, 1974; Белавская, 1975; Трайнаускайте, 1975; Westlake, 1975; Якушко и др., 1976, и др.). Спенс (Spence, 1982) большие скопления нитчатых водорослей, таких как *Cladophora* и *Rhizoclonium*, полагает возможным отнести к макрофитам. К.А. Кокин (1982) считает термин „макрофиты“ малоудачным, однако это понятие широко используется в лимнологии, и вряд ли стоит от него отказываться.

Под термином „макрофиты“ целесообразно понимать макроскопические растительные организмы вне зависимости от их систематического положения, установление родовой (видовой) принадлежности которых не требует применения оптических приборов с большим увеличением.

В советской литературе широко распространено понятие „высшие водные растения“, а в зарубежной – соответствующие ему „aquatic vascular plants“, „aquatic angiosperms“, „höhere Wasserpflanzen“, которые включают высшие споровые и цветковые растения, произрастающие в водной среде.

Водные растения издавна привлекали к себе внимание исследователей. В начале XIX в. для водных растений был предложен термин „гидрофиты“ (Schouw, 1822, цит. по: Gessner, 1955). В дальнейшем предлагались другие названия и различные толкования понятия „водные растения“.

В советской литературе пока нет единого понимания объема понятий, касающихся растений, произрастающих в воде. Наиболее час-

то используются классификации Г.И. Поплавской (1948) и А.П. Шенникова (1950). Поплавская выделяет две группы водных растений: гидрофиты – растения, меньшей своей частью погруженные в воду, и гидатофиты – растения, полностью или большей частью погруженные в воду. Гидатофиты в свою очередь ею разделяются на три группы: гидатофиты настоящие, аэрогидатофиты погруженные и аэрогидатофиты плавающие. Шенников к группе гидрофитов относит погруженные в воду растения и растения с плавающими листьями или листовидными стеблями. Воздушно-водные растения отнесены им к гелофитам.

Эту же терминологию употребляют А.П. Белавская, Т.Н. Кутова (1966) и В.М. Катанская (1971, 1981). Однако В.М. Катанская (1981) гелофиты (гидрогигрофиты) приравнивает к водно-болотным растениям, что вряд ли целесообразно делать. Кроме того, водным растениям близки гигрофиты – сухопутные растения, в процессе онтогенеза требующие всегда большой влажности среды. „Название гигрофит обозначает именно приуроченность к воздуху, насыщенному водными парами” (Шенников, 1950, с. 135–136). Так же как и гидрофиты, многие виды гигрофитов имеют гигроморфное строение стебля и листьев, поэтому между гидро- и гигрофитами трудно провести границу. В результате разные исследователи подсчитали различное количество видов высших водных растений во флоре СССР (Федченко, 1949; Кутова, 1977).

В ряде гидрботанических работ гигрофиты рассматриваются как растения влажных или переувлажненных местообитаний, что несколько отлично от определения А.П. Шенникова, однако и такое толкование понятия „гигрофиты” все больше входит в гидрботаническую литературу (Белавская, Кутова, 1966; Экзерцев, 1966, 1975; Лисицына, 1972; Agami et al., 1976, и др.).

По-видимому, высшими водными растениями следует считать травянистые растения, анатомически и морфологически приспособленные к жизни в водной среде в погруженном, плавающем на поверхности воды или полупогруженном состоянии, и за ними целесообразно сохранить название „гидрофиты” (Распопов, 1958, 1971, 1977, 1978). Как следует из сказанного, гидрофиты не представляют собой единого целого. Многие ученые в своих работах приводили классификации макрофитов: экологические, по жизненным формам и ряд других (Иванов, 1901; Gams, 1918, 1926; Du Rietz, 1921, 1931; Vaarama, 1938; Поплавская, 1948; Luther, 1949, 1950, 1951; Богдановская-Гиенэф, 1950, 1974; Шенников, 1950; Hejný, 1957, 1960, 1971; Сукачев, 1972, 1973; Hejný, Květ, 1978; Барсегян, 1982, и др.).

Нам представляется целесообразным подразделить гидрофиты прежде всего на три большие группы, как это сделали Пенфонд и Скалторп (Penfond, 1952; Sculthorpe, 1971), и предложить для них соответствующие названия.

1. Погруженные растения, или г и д а т о ф и т ы (submerged plants, submerse Pflanzen), – растения, весь жизненный цикл которых проходит под водой, и растения, у которых

генеративные побеги возвышаются над поверхностью или плавают на поверхности воды, но основная растительная масса находится в толще воды.

2. Растения с плавающими ассимиляционными органами, или п л е й с т о ф и т ы (floating-leaf plants, Schwimmblattpflanzen), — растения, большая часть вегетативных побегов и листьев которых плавают на поверхности воды (в литературе эту группу часто называют нимфеидами, или плавающими).

3. Воздушно-водные растения, или г е л о ф и т ы (emerged plants, emerse Pflanzen), — растения с побегами, часть которых находится в водной среде, а часть возвышается над поверхностью воды.

Виды водных растений в зависимости от экологических условий произрастания могут принимать различную форму, например плавающую или возвышающуюся над поверхностью воды. Таким образом, некоторые растения могут относиться то к одной, то к другой группе гидрофитов.

Деление гидрофитов на три группы не всегда бывает достаточным. В таком случае приходится применять более дробные классификации.

## 2.2. М а т е р и а л и м е т о д и к а и с с л е д о в а н и й

Геоботаническое изучение крупных озер производилось нами по общепринятой методике (Катанская, 1956, 1981). Однако большие размеры озер и новые технические средства внесли дополнения в традиционные методы исследования водной растительности.

Прежде всего мы обратились к аэрометодам. Начиная с 1957 г., прежде чем наметать рейсы судов и моторных лодок, мы производили аэровизуальные наблюдения, а также использовали материалы аэрофотосъемки. Облеты Ладожского и Онежского озер совершались на самолетах ЯК-12, обладавших небольшой скоростью и небольшой минимально допустимой высотой полета. Хорошая маневренность самолета и возможность широкого обзора объекта исследования из его кабины позволяли проводить подробное картирование группировок и, при необходимости, их фотографирование. Облеты озер Кубенского, Воже, Лача, Белого и Ильмень осуществлялись на самолетах АН-2. Удобен для аэровизуальных гидробиотанических наблюдений и вертолет, который может зависать над интересующим исследователя объектом, что позволяет детально рассмотреть особенности водной растительности в данном месте (Фортунов, 1958, 1959; Белавская, 1961). Однако нами по техническим причинам вертолет не использовался.

Аэровизуальные наблюдения позволяли отчетливо выделять формации гидрофитов, а нередко различать и их ассоциации. С воздуха были хорошо видны закономерности распределения сообществ макрофитов по площади (поясное или мозаичное распространение), грани-

цы формаций и структура зарослей. Были составлены карты-схемы зарастания литоральной зоны озер, дальнейшая обработка которых привела к вычислению площади, занятой гидрофитами. С самолета были намечены ключевые участки для последующего детального обследования и описания группировок макрофитов с лодок. Кроме того, облеты дали возможность установить морфологические особенности берегов и характер донных отложений в прибрежной зоне, являющихся субстратом для произрастания растений, а также степень антропогенного влияния на водную растительность (Распопов, 1965; Распопов, Белавская, 1973).

Большие возможности перед исследователями погруженных макрофитов открывает легководолазное снаряжение. Применялась аппаратура двух типов — кислородная и воздушно-баллонная (акваланги). Кислородные аппараты имеют небольшую массу и создают возможность длительного пребывания под водой. Преимущество аквалангов состоит в том, что они предоставляют большую автономию исследователю. Подводные работы позволили уточнить видовой состав фитоценозов, выявить характер распределения гидрофитов по площади, установить экологические особенности некоторых растений (Распопов, 1959; Wood, 1963). Большое значение приобретают подводные работы при проведении продукционных исследований, так как позволяют полностью собрать фитомассу всех групп макрофитов (в особенности придонных) с пробной площади даже на глубине, предельной для их произрастания, что практически невозможно сделать другими инструментами для сбора фитомассы водных растений (Распопов, 1961, 1962; Гамбарян, 1979).

За время исследований на крупных озерах Северо-Запада СССР было сделано более 2000 описаний фитоценозов и собрано свыше 500 укосов макрофитов.

### 2.3. Флористический состав

Гигрофильная флора исследованных нами озер, включающая в себя гидрофиты, гигрофиты и отчасти болотные растения, насчитывает 122 вида без учета погруженных мхов и харовых водорослей. Кроме того, по данным Х.М. Тувикене (1966) и Г.В. Недоспасовой (1969, 1974), в Псковско-Чудском озере произрастают еще 14 видов высших растений, не отмеченных нами. Таким образом, во всех восьми больших озерах Северо-Запада СССР обнаружено 136 видов высших растений. В это число не включены виды гигромезофитов и мезофитов, единично встречающиеся при понижении уровня воды озер в фитоценозах водных растений. Исключены из подсчета и некоторые виды болотных растений. Хотя, конечно, все эти виды вошли в конкретные описания фитоценозов. Указанное выше число видов обнаружено в процессе геоботанического и эколого-продукционного изучения водоемов. Флористических исследований не проводилось, поэтому общий список видов растений, приведенных в табл. 2, может быть неполным; в ней также дано число ассоциаций, в строе-



## Макрофиты и их участие в составе ассоциаций

Семейство, вид	Число ассоциаций, в которых отмечено растение, в озерах							
	Ладожское	Онежское	Ильмень	Белое	Кубенское	Воже	Лача	Псковско- Чудское
<u>Гидрофиты</u>								
Гидатофиты								
Isoëtaceae								
Isoëtes echinospora Durieu	-	1	-	-	-	-	-	-
I. lacustris L.	15	24	-	1	-	-	-	-
Ceratophyllaceae								
Ceratophyllum demersum L.	4	1	-	2	-	-	-	+
Ranunculaceae								
Batrachium aquatile (L.) Dumont.	4	11	-	-	-	-	-	-
B. circinatum (Sibth.) Spach.	+	2	-	-	-	-	2	+
B. eradicatum (Laest.) Fries	-	5	-	-	-	-	-	+
B. peltatum (Schrank) C. Presl	15	5	-	-	-	-	-	-
Ranunculus reptans L.	13	16	-	-	11	1	3	+
Elatinaceae								
Elatine hydropiper L.	10	4	-	-	7	-	-	+
Brassicaceae								
Subularia aquatica L.	20	13	-	-	1	-	-	+
Haloragaceae								
Myriophyllum alterniflorum DC.	7	17	-	-	-	-	3	-
M. spicatum L.	33	23	-	-	1	11	15	+
M. verticillatum L.	-	7	-	-	-	-	-	-
Callitrichaceae								
Callitriche hermaphrodita L.	3	3	-	-	-	-	1	-
C. verna L.	+	1	-	-	-	-	1	-
Lentibulariaceae								
Utricularia intermedia Hayne.	5	3	-	-	-	-	-	-
U. minor L.	-	5	-	-	-	-	-	-
U. neglecta Lehm.	2	1	-	-	-	-	-	-
U. vulgaris L.	30	9	-	-	-	-	1	-
Campanulaceae								
Lobelia dortmanna L.	1	8	-	-	-	-	-	-

Т а б л и ц а 2 (продолжение)

Семейство, вид	Число ассоциаций, в которых отмечено растение, в озерах							
	Лапжское	Онежское	Ильмень	Белое	Кубенское	Воже	Лача	Псковско- Чудское
Hydrocharitaceae								
Elodea canadensis Michx.	41	32	-	-	2	1	14	+
Potamogetonaceae								
Potamogeton berchtoldii Fieb.	1	-	-	-	-	-	-	+
P. compressus L.	22	6	1	2	-	-	-	+
P. crispus L.	+	-	-	-	-	-	-	-
P. filiformis Pers.	+	-	-	-	-	-	-	-
P. friesii Rupr.	-	1	-	-	-	-	-	+
P. gramineus L.	42	36	7	7	15	6	4	+
P. lucens L.	3	23	1	4	2	6	1	+
P. pectinatus L.	1	1	1	-	2	-	3	+
P. perfoliatus L.	41	45	14	13	10	12	18	+
P. praelongus Wulf.	5	1	-	-	-	-	-	-
P. pusillus L.	+	3	-	1	4	2	4	-
P. rutilus Wulf.	-	-	-	-	-	-	1	-
Lemnaceae								
Lemna trisulca L.	21	4	3	12	8	+	15	+
П л е й с т о ф и т ы								
Ricciaceae								
Riccia fluitans L.	3	-	1	-	3	-	-	-
Ricciocarpus natans (L.)	7	-	-	-	-	-	-	-
Corda								
Nymphaeaceae								
Nuphar lutea (L.) Smith.	32	35	1	1	1	5	8	+
N. pumila (Timm.) DC.	15	5	-	-	-	-	2	+
Nymphaea alba L.	2	1	-	-	-	-	-	+
N. candida J. et C. Presl.	15	26	1	-	2	3	2	+
N. tetragona Georgi	8	7	1	-	2	-	-	-
Polygonaceae								
Polygonum amphibium L.	44	38	10	16	20	3	5	+
Alismataceae								
Sagittaria natans Pall.	5	7	-	-	-	-	-	-
S. sagittifolia L.	35	18	11	11	12	7	12	+

Т а б л и ц а 2 (продолжение)

Семейство, вид	Число ассоциаций, в которых отмечено растение, в озерах							
	Ладжское	Онежское	Ильмень	Белое	Кубенское	Воже	Лача	Псковско- Чудское
Hydrocharitaceae								
Hydrocharis morsus ranae L.	22	10	-	7	-	-	-	+
Stratiotes aloides L.	26	5	6	-	3	-	2	+
Potamogetonaceae								
Potamogeton alpinus Balb.	1	9	-	-	-	-	-	-
P. natans L.	33	24	-	4	-	1	-	+
Lemnaceae								
Lemna minor L.	16	2	-	12	-	-	2	-
Spirodela polyrrhiza (L.) Schleid.	4	-	-	9	-	-	-	+
Sparganiaceae								
Sparganium angustifolium Michx.	27	14	-	-	1	1	-	-
S. emersum Rehm.	27	14	10	6	1	3	4	+
S. gramineum Georgi	3	11	-	-	-	-	2	-
Г е л о ф и т ы								
Equisetaceae								
Equisetum fluviatile L.	44	47	11	3	11	2	2	+
Primulaceae								
Naumburgia thyrsiflora (L.) Reichenb.	27	25	2	1	4	-	-	-
Hippuridaceae								
Hippuris vulgaris L.	-	-	-	-	-	1	2	-
Butomaceae								
Butomus umbellatus L.	14	6	12	10	13	5	3	+
Alismataceae								
Alisma plantago-aquatica L.	29	27	3	4	7	5	3	+
Cyperaceae								
Carex acuta L.	12	11	7	5	7	2	1	+
C. aquatilis Wahlenb.	2	5	-	1	1	-	-	+
C. nigra (L.) Reichard	6	10	2	1	1	-	-	-
C. rostrata Stokes	4	12	-	-	-	-	1	+
C. vesicaria L.	11	12	-	2	1	-	-	+
Eleocharis acicularis (L.) Roem. et Schult.	11	10	4	-	15	5	8	+

Т а б л и ц а 2 (продолжение)

Семейство, вид	Число асоциаций, в которых отмечено растение, в озерах							
	Ладожское	Онежское	Ильмень	Белое	Кубенское	Воже	Лача	Псковско- Чудское
<i>E. palustris</i> (L.) Roem. et Schult.	28	24	11	+	13	2	3	+
<i>Scirpus lacustris</i> L.	23	31	13	2	3	9	11	+
Poaceae								
<i>Glyceria maxima</i> (C. Hartm.) Holmt.	21	2	-	5	3	4	1	+
<i>G. fluitans</i> (L.) R. Br.	4	1	-	-	-	-	-	+
<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steud.	49	51	-	11	6	11	10	+
<i>Scolochloa festucaceae</i> (Willd) Link.	26	7	-	9	-	3	2	+
Sparganiaceae								
<i>Sparganium erectum</i> L.	1	8	3	4	7	2	1	+
<i>S. minimum</i> Wallr.	9	5	-	-	-	-	-	-
Typhaceae								
<i>Typha angustifolia</i> L.	9	13	-	4	-	4	-	+
<i>T. latifolia</i> L.	1	1	-	3	-	-	-	+
<u>Г и г р о ф и т ы</u>								
Ranunculaceae								
<i>Caltha palustris</i> L.	9	5	1	+	6	1	1	+
<i>Ranunculus lingua</i> L.	4	7	-	-	3	-	1	+
<i>R. sceleratus</i> L.	6	-	-	1	-	-	-	-
Polygonaceae								
<i>Rumex maritimus</i> L.	4	1	-	-	-	-	-	-
Brassicaceae								
<i>Rorippa amphibia</i> (L.) Bess.	2	2	5	2	10	2	3	+
<i>R. palustris</i> (L.) Bess.	+	+	+	-	+	-	-	-
Primulaceae								
<i>Lysimachia vulgaris</i> L.	7	5	+	2	3	-	1	+
Lythraceae								
<i>Lythrum salicaria</i> L.	11	7	2	1	3	2	-	+
Onagraceae								
<i>Epilobium palustre</i> L.	8	1	+	1	1	-	-	-
Araceae								
<i>Calla palustris</i> L.	-	2	-	2	-	-	-	-

Т а б л и ц а 2 (продолжение)

Семейство, вид	Число ассоциаций, в которых отмечено растение, в озерах							
	Ладожское	Онежское	Ильмень	Белое	Кубенское	Воже	Лача	Псковско- Чудское
Apiaceae (Umbelliferae)								
<i>Calestania palustris</i> (L.) K.-Pol.	+	+	-	-	-	-	-	-
<i>Cicuta virosa</i> L.	1	1	-	1	-	-	-	+
<i>Oenanthe aquatica</i> (L.) Poir.	3	2	-	1	-	-	-	+
<i>Sium latifolium</i> L.	27	6	8	5	11	5	3	+
Rubiaceae								
<i>Galium palustre</i> L.	8	4	-	-	3	-	-	-
<i>G. uliginosum</i> L.	3	2	-	-	-	-	1	-
Boraginaceae								
<i>Myosotis palustris</i> L.	11	7	-	-	7	1	1	-
Lamiaceae								
<i>Mentha aquatica</i> L.	-	2	+	-	-	-	-	-
<i>Lycopus europaeus</i> L.	5	-	-	-	-	-	-	-
<i>Stachys palustris</i> L.	11	6	-	2	-	-	-	-
<i>Scutellaria galericulata</i> L.	3	3	-	-	-	-	-	-
Scrophulariaceae								
<i>Pedicularis palustris</i> L.	3	5	-	-	-	-	-	-
Plantaginaceae								
<i>Littorella uniflora</i> (L.) Aschers.	13	1	-	-	-	-	2	-
Asteraceae								
<i>Bidens cernua</i> L.	3	-	-	-	-	-	-	-
<i>B. tripartita</i> L.	7	+	-	1	-	-	1	-
<i>Senecio paludosus</i> L.	-	-	1	-	3	1	-	-
Juncaginaceae								
<i>Juncus articulatus</i> L.	7	1	-	-	-	-	-	-
<i>J. bufonius</i> L.	2	-	-	-	-	-	-	-
<i>J. compressus</i> Jacq.	1	1	-	-	-	-	-	-
<i>J. conglomeratus</i> L.	-	1	-	-	-	-	-	-
<i>J. effusus</i> L.	1	2	-	-	-	-	-	-
<i>J. geniculatus</i> Schrank	3	2	-	-	-	-	-	-
Poaceae								
<i>Alopecurus aequalis</i> Sobol.	8	2	-	-	-	-	-	+
<i>Phalaroides arundinaceae</i> (L.) Rauschert	18	9	4	5	6	1	2	+

Семейство, вид	Число ассоциаций, в которых отмечено растение, в озерах							
	Ладожское	Онежское	Ильмень	Белое	Кубенское	Воже	Лача	Псковско-Чудское
<i>Poa palustris</i> L.	+	1	-	-	-	-	-	-
<u>Б о л о т н ы е</u>								
Droseraceae								
<i>Drosera rotundifolia</i> L.	-	1	-	-	-	-	-	-
Rosaceae								
<i>Comarum palustre</i> L.	9	8	-	-	-	2	-	-
Menyanthaceae								
<i>Menyanthes trifoliata</i> L.	+	5	-	-	1	-	-	+
Iridaceae								
<i>Iris pseudacorus</i> L.	13	5	-	-	-	-	-	+
Cyperaceae								
<i>Carex bohemica</i> Schreb.	2	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. cinerea</i> Poll.	1	-	-	1	-	2	-	-
<i>C. capillaris</i> L.	3	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. lasiocarpa</i> Ehrh.	+	9	-	-	-	-	-	-
<i>C. limosa</i> L.	1	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. pauciflora</i> Lightf.	1	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. omskiana</i> Meinsh.	-	-	-	1	-	-	-	-
<i>Scirpus sylvaticus</i> L.	5	2	-	-	-	-	-	-

П р и м е ч а н и е. (+) - растение присутствует: в Псковско-Чудском озере в ассоциациях, для которых принято другое деление (по: Недоспасова, 1969, 1974), в остальных озерах - в незначительных количествах; (-) - растение не обнаружено.

нии которых принимает участие тот или иной вид растений. Для очередности расположения семейств в табл. 2 была принята система А.Л. Тахтаджяна (1966, 1970). Названия растений приведены в соответствии со сводкой С.К. Черепанова (1981).

В табл. 2 гидрофиты подразделены на три упомянутые ранее группы: воздушно-водные (гелофиты), плавающие или с плавающи-

ми листьями (плейстофиты) и погруженные (гидатофиты). Отнесение растений к одной из групп нередко вызывает трудности и бывает условным, т.е. многие водные растения имеют и плавающую и погруженную либо и плавающую и надводную формы; такие виды помещены в той группе, к которой относится форма вида растения, наиболее часто встречающаяся на изученных озерах. Например: к плейстофитам отнесены *Sparganium emersum* Rehm. и *Sagittaria sagittifolia* L., плавающая форма которых преобладает.

В группу гидрофитов включены только те виды, которые в больших озерах Северо-Запада СССР произрастают в воде, хотя в других районах СССР могут тяготеть к травяным болотам или сильно увлажненным местам (Корелякова, 1975, 1977, 1982; Раменская, 1983).

Насчитывается 80 видов гидрофитов (58.8%), в том числе 37 видов гидатофитов (27.2%), 19 видов плейстофитов (14.0%), 24 вида гелофитов (17.6%), а также 41 вид гидрофитов (30.2%) и 15 видов болотных растений (11.0%).

Растения, произрастающие в литоральной зоне изученных озер, относятся к 41 семейству (не считая харовых водорослей и листостебельных мхов). Наибольшим числом видов представлены семейства Cyperaceae (21 вид), Potamogetonaceae (15 видов), Ranunculaceae (9 видов), Poaceae и Juncaginaceae (по 7 видов); два семейства имеют по 5 видов, пять — по 4, шесть — по 3, шесть — по 2 и семнадцать — по 1 виду.

Наибольшим разнообразием отличается флора Ладожского озера — 108 видов высших растений (табл. 3). Немного меньше видов (103) отмечено в Онежском озере. Мелководные озера Вологодской и Архангельской областей близки по числу видов водных растений. Самым бедным в флористическом отношении оказалось оз. Ильмень, причем для него характерно отсутствие в растительном покрове злаков. Ильмень — единственное озеро, где нет тростника обыкновенного, являющегося наиболее широко распространенным растением как по количеству ассоциаций, в которых он встречается и является эдификатором, так и по величине создаваемой им органической продукции. Причину отсутствия тростника в оз. Ильмень пока что установить не удалось.

Во всех восьми больших озерах Северо-Запада СССР общими являются 18 видов макрофитов: по 4 вида гидатофитов и плейстофитов, 7 видов гелофитов и 3 вида гидрофитов. Это *Lemna trisulca*, *Potamogeton gramineus*, *P. lucens*, *P. perfoliatus*, *Nuphar lutea*, *Polygonum amphibium*, *Sagittaria sagittifolia*, *Sparganium emersum*, *S. erectum*, *Butomus umbellatus*, *Alisma plantago-aquatica*, *Equisetum fluvatile*, *Carex acuta*, *Eleocharis palustris*, *Scirpus lacustris*, *Rorippa amphibia*, *Sium latifolium*, *Phalaroides arundinacea*.

Многие из этих растений входят в состав травостоя значительного количества ассоциаций макрофитов, участвующих в зарастании того или иного водоема. Тростник обыкновенный в Ладожском

Численность видов макрофитов в больших озерах Северо-Запада СССР (без учета видов погруженных мхов и харовых водорослей)

Озеро	Гидрофиты			Гигро-фиты	Болот-ные	Всего видов
	гидато-фиты	плейсто-фиты	гело-фиты			
Ладожское	28	19	20	31	10	108
Онежское	30	16	20	31	6	103
Ильмень	6	8	10	10	-	34
Белое	8	8	16	13	2	47
Кубенское	11	9	14	12	1	47
Воже	8	7	13	7	2	37
Лача	15	9	13	10	-	47
Псковско-Чудское	19	11	20	14	5	71
Всего в озерах	37	19	24	41	15	136

озере отмечен в 49 ассоциациях из 68 (т.е. в 72% группировок, участвующих в зарастании литорали озера), в Онежском - в 51 (78,5%), в Белом - в 11 (44%), в Кубенском - в 6 (23,1%), в Воже - в 11 (47,8%) и в Лача - в 10 ассоциациях (37% группировок). Как было указано выше, в оз. Ильмень тростник отсутствует. Часто встречаются в ассоциациях хвощ приречный, рдест присыженнолистный и травяной, горец земноводный, стрелолист обыкновенный. В озерах Ладожском, Онежском и Лача соответственно в 60,3%, 49,2 и 51,9% ассоциаций отмечена элодея канадская, не попавшая в описания фитоценозов макрофитов озер Ильмень и Белого. Ее отсутствие в этих озерах, вероятно, связано с большой мутностью вод.

В озерах Лача и Воже, а также в заливах Ладожского и Онежского озер в значительном числе группировок (соответственно в 55,6%, 47,8, 48,5 и 35,4%) встречается уруть колосистая, отсутствующая в озерах Ильмень и Белом.

В 46% ассоциаций в Ладожском озере встречается пузырчатка обыкновенная (отсутствующая в большинстве других озер, кроме Онежского и Лача), которая указывает на значительную трофность местообитаний. В Онежском озере в 37% ассоциаций встречается полушник озерный, отмеченный, кроме того, в 22% ассоциаций в Ладожском озере и в одной группировке в оз. Белом.

Преимущественно в шхерной части Ладожского и губах Онежского озер соответственно в 47 и 53,8% группировок отмечены кубышка желтая, встречающаяся в небольшом числе ассоциаций и на других озерах, а также кувшинка чистобелая и рдест плавающий,



зарегистрированные соответственно в 22 и 48.5% ассоциаций в Ладожском и в 40 и 57% сообществ в Онежском озерах. В озерах Белом, Воже и Псковско-Чудском редет плавающий встречается редко, а в озерах Ильмень, Кубенском и Лача при описании водной растительности отмечен не был.

Из плейстофитов на Ладожском озере почти в 40% ассоциаций отмечены ежеголовник простой и узколистый и телорез алоевидный.

Среди гелофитов, кроме упомянутых выше, в Ладожском и Онежском озерах примерно в 40% ассоциаций встречаются кизляк кистецветный, частуха подорожниковая, ситняг болотный, камыш озерный, получивший также широкое распространение в озерах Лача и Ильмень (65% ассоциаций). Отмеченный на всех озерах сусак зонтичный является характерным представителем многих ассоциаций в озерах Ильмень (60%), Кубенском (50%) и Белом (40%).

Следует обратить внимание на слабое развитие видов рода *Typha*, несмотря на то что в лежащих поблизости верхневолжских водохранилищах рогоза много (Экзерцев и др., 1974; Экзерцев, 1978; Довбня, 1981).

Наконец, из гигрофитов следует упомянуть поручейник широколистный, который обнаружен в 49% ассоциаций в Кубенском и в 40% ассоциаций в Ладожском озерах.

Приведенные в табл. 2 растения, к которым примешивается небольшое число не типичных для группировок водных растений видов-гигромезофитов, входят в состав сообществ, образующих растительный покров литорали больших озер Северо-Запада СССР.

## 2.4. Сообщества высших водных растений

Растительный покров больших озер Северо-Запада СССР составляет 121 ассоциация макрофитов, относящаяся к 50 формациям. Описанные в опубликованных ранее работах (Распопов, 1961, 1968, 1971, 1975, 1977а, 1978а, 1981) сообщества макрофитов были критически пересмотрены с целью создания единой классификации ассоциаций макрофитов для больших озер Северо-Запада СССР. В книге не приводятся некоторые ассоциации болотных растений, распространенные на прибрежных болотах и сплавинах; гигрофитов, произрастающих на влажных берегах и заходящих на небольшую глубину в воду; и сообществ длительно поемных, в основном осоковых, лугов, занимающих большие площади в дельтах рек — притоков озер Ильмень и Кубенского.

В связи с тем что в сообществах водных растений обычно четко определяются доминирующие и эдификаторные виды, выделение ассоциаций проведено по физиономическому принципу, широко применяемому геоботаниками СССР (Александрова, 1969; Миркин, Розенберг, 1978; Whittaker, 1962, 1980, и др.).

Эдификаторная роль в сообществах макрофитов принадлежит 46 видам цветковых растений, одному виду высших споровых (*Equis-*

setum fluviatile) и харовым водорослям (*Chara fragilis*, *Ch. aspera*, *Nitella macronata*). Конечно, эдификаторная значимость разных видов макрофитов различна. Главнейшая роль принадлежит гелофитам – тростнику обыкновенному (*Phragmites australis*), строящему 22 ассоциации, камышу озерному (*Scirpus lacustris*), хвощу топяному – по 10 ассоциаций. Среди плейстофитов наибольшим разнообразием группировок отличается горец земноводный (*Polygonum amphibium*) – 8 ассоциаций. Подавляющее большинство других видов-эдификаторов строят по 1–2 ассоциации. Понятно, что объем выделенных ассоциаций неодинаков. Так, ассоциация *Polygonetum amphibii aqui-herbosum* объединяет значительно более разнообразные по флористическому составу фитоценозы, чем, например, *Polygonetum amphibii lucentis-potamogetonosum*.

Ниже дается краткая характеристика каждой из выделенных ассоциаций, указывается ее распространение в больших озерах Северо-Запада СССР и приуроченность к типам литорали.

---

При описании ассоциаций цифры, стоящие за названием растений, обозначают обилие (об.; об. гр. – если растение встречается группами) по Друде (арабские цифры) и постоянство по десятибалльной шкале (римские цифры). При указании глубины распространения растений цифры, стоящие в скобках, означают пределы, а перед скобками – преимущественную глубину распространения растений. Этот же принцип использован и при характеристике сомкнутости подъярусов, указании длины растений и др. Коэффициент сходства (К) по Соренсену (*Sørensen*, 1948) ассоциации, обобщенной для всех обследованных нами больших озер Северо-Запада СССР, с группировками, распространенными на отдельных озерах, обозначается следующим образом: для Ладожского озера –  $K_{ЛД}$ , для Онежского –  $K_{О}$ , для Ильмень –  $K_{И}$ , для Белого –  $K_{Б}$ , для Кубенского –  $K_{К}$ , для Воже –  $K_{В}$ , для Лача –  $K_{ЛЧ}$ .

#### 2.4.1. Ассоциации погруженных растений (гидатофитов)

Ассоциация хары *Chara fragilis* с водными растениями (*Charetum fragilis aqui-herbosum*) имеет очень ограниченное распространение в озерах Лача (в северо-западной и юго-западной частях) и Воже, в которых отмечена на илистом грунте на глубине от 25 до 75 см. Видовой состав ассоциации беден – 8 видов. Растения образуют два подводных подъяруса: сомкнутый на 90–100% нижний подъярус высотой 10–20 см, сложенный *Chara fragilis*, об. 5–6, и очень разреженный верхний подъярус высотой 25–50 см, сложенный главным образом из рдеста маленького (*Potamogeton pusillus*), об. 2,  $У$ , и урути колосистой (*Myriophyllum spicatum*), об. 2,  $У$ .  $K_{В} = 55\%$ ,  $K_{ЛЧ} = 100\%$ .

Ассоциация хары *Chara aspera* с рдестом гребенчатым (*Charetum asperae pectinati-potamogetonosum*) занима-

ет небольшую площадь в юго-западной части оз. Лача на илистом грунте на глубине 75 см. В ассоциации отмечено 3 вида макрофитов — *Chara aspera*, об. 5, рдест гребенчатый (*Potamogeton pectinatus*), об. 2, и единично встречающаяся пузырчатка обыкновенная (*Utricularia vulgaris*). Высота растений до 50 см, проективное покрытие 90%.

Ассоциация нителлы *Nitella macronata* с водными растениями (*Nitelletum macronatae aqui-herbosum*) встречается только в оз. Воже у устья р. Евжи, где занимает небольшую площадь на глубине 30 см на илистом грунте. Травяной покров слагают 4 вида макрофитов: *Nitella macronata*, об. 5–6, *N. sun-carpa*, об. 1–2, рдест маленький, об. 2, и уруть колосистая, об. 2. Высота растений до 30 см, проективное покрытие 90%.

Ассоциация роголистника темнозеленого с урутью (*Ceratophylletum demersi myriophyllosum*) встречается в шхерном районе Ладожского озера (залив Янхинселькя). Она развивается не каждый год и замещает ассоциацию *Myriophylletum spicati aqui-herbosum*. Группировка развивается в местах с глубинами 80–110 см. В травостое, сложенном 10 видами растений, хорошо выражены лишь подъярусы погруженных растений высотой 80–120 и 20–40 см, их проективное покрытие достигает 80–100%. В некоторых фитоценозах отмечены плейстофиты, их проективное покрытие 5–10%. Кроме роголистника темнозеленого (*Ceratophyllum demersum*), об. 4 (4–5), в травостое постоянно присутствуют уруть колосистая, об. 2 (2–3), рдест плавающий (*Potamogeton natans*), об. 1 (1–2), и элодея канадская (*Elodea canadensis*), об. 2 (1–3).

Ассоциация элодеи с водными растениями (*Elodeetum canadensis aqui-herbosum*). Небольшие по площади фитоценозы элодеи распространены большей частью в испытывающих антропогенное влияние верхних частях заливов в шхерной части Ладожского и Онежского озер. Большой частью они встречаются на илистых, а также песчаных и глинистых грунтах на глубине 100 (50–160) см. Виды растений (38), строящих группировку, неравномерно распределены по площади. Травостой большей частью одноярусный: выражен только нижний подъярус погруженных растений, высота которого 45 (10–60) см, а проективное покрытие 90 (40–100)%. В отдельных фитоценозах отмечены гелофиты высотой 160 (120–200) см и плейстофиты высотой 130 (60–180) см, их проективное покрытие обычно составляет 5% (до 10%). Для большинства растений об. 1, I. К элодеи, об. 5 (3–6), наиболее частой примесью является уруть колосистая, об. 2 (1–3),  $У. К_{д} = 91.4\%$ , в том числе для шхер — 83.1, для южного района — 56.6%.  $К_0 = 64.3\%$ .

Ассоциация элодеи почти чистая (*Elodeetum canadensis subpurum*) имеет ограниченное распространение в шхерной части Ладожского озера и в оз. Лача на буром иле на глубине 60–120 см. Травостой, состоящий из 7 видов, одноярусный. Высота единственного подъяруса погруженных растений 20–30 см, а проективное покрытие — 90–100%. Кроме элодеи, об. 5–6, все расте-

ния встречаются единично, не более чем в 40% фитоценозов.  $K_{Лч} = 72.7\%$ ,  $K_{Лд} = 83.3\%$ .

Ассоциация урути очередноцветковой с водными растениями (*Myriophylletum alterniflori aqui-herbosum*) встречается в северо-западной и западной частях оз. Лача и в Онежском озере в губах Чеболакша, Горская Повежа и Уницкая, где занимает площади по несколько сот квадратных метров. Растения произрастают на илистом грунте на глубине 40–55 см. В травостое 8 видов растений, образующих подъярус погруженных растений высотой 50–55 см, с единичной (небольшой) примесью плейстофитов. Проективное покрытие погруженных растений 70 (40–90)%, плавающих – 5%. Типичными для ассоциации видами являются уруть очередноцветковая (*Myriophyllum alterniflorum*), об. 4 (3–5), X, уруть колосистая, об. 1 (1–2), VII. пдест пронзеннолистный (*Potamogeton perfoliatus*), об. 1, X.  $K_{Лч} = 85.7\%$ ,  $K_O = 100\%$ .

Ассоциация урути колосистой с водными растениями (*Myriophylletum spicati aqui-herbosum*) встречается в озерах Ладожском (шхерный район), Онежском (губы Уницкая, Святуха, Кефть), Воже и Лача на илистом, а также глинистом грунте на различной глубине, от 40–50 (озера Воже и Лача) до 250 см (Онежское озеро), в среднем – 100 см. В травостое 30 видов растений, неравномерно распределенных по площади, которые образуют два подъяруса: разреженный подъярус растений с плавающими листьями, сомкнутостью 20(+30)%,<sup>2</sup> высотой 120 (60–250) см, и подъярус погруженных растений сомкнутостью 70 (40–90)%, высотой 100 (40–180) см. После урути колосистой, об. 4 (3–6), X, наиболее характерной для ассоциации (кроме оз. Лача) является элодея канадская, об. 2 (1–4), V.  $K_{Лд} = 91\%$ ,  $K_O = 50\%$ ,  $K_B = 33.3\%$ ,  $K_{Лч} = 35.6\%$ .

Ассоциация урути колосистой с водяной сосенкой (*Myriophylletum spicati hippurosom*). Эта своеобразная группировка описана в заливе при впадении р. Модлоны в оз. Воже – в Мольском озере. Она занимает площадь около 800 м<sup>2</sup> на илистом грунте на глубине 30 см. Группировку слагают 4 вида растений, образующих два подъяруса: надводный – из водяной сосенки (*Hippuris vulgaris*), об. 3–4, высотой 60 см, и погруженный – из урути колосистой, об. 4–5, высотой 30–40 см. Кроме того, единично встречаются манник большой (*Glyceria maxima*) и стрелолист обыкновенный (*Sagittaria sagittifolia*). Проективное покрытие подъярусов соответственно 40–50 и 70–80%.

Ассоциация урути колосистой с харой (*Myriophylletum spicati charosum*) встречается лишь однажды в южном районе Ладожского озера, где она занимала площадь около 2000 м<sup>2</sup> на песчаном грунте на глубине 80 см. Растения (их в группировке 5 видов) распределены по площади очень неравномерно, группами. Господствуют уруть колосистая, об. 3, гр. 4–6 (т.е. в отдельных группах

<sup>2</sup> (+) – величина менее 5%.

об. 4-6), и *Chara fragilis*, об. 3, рр. (т.е. произрастает группами). Кроме того, единично встречаются рдест травяной (*Potamogeton gramineus*), полушник озерный (*Isoetes lacustris*), а также шелковник (*Batrachium aquatile*), об. 2, рр.

Ассоциация шелковника водного с водными растениями (*Batrachietum aquatilis aqui-herbosum*) имеет небольшое распространение в Онежском озере на различных грунтах: песчаном, илистом и каменистом на глубине 150 (90-200) см. Группировка построена 6 видами растений, неравномерно распределенных по площади. Большинство фитоценозов разрежены - проективное покрытие 25 (15-60)%. Высота растений 160 (9-210) см. К шелковнику водному, об. 3 (2-4), X, чаще других примешивается рдест пронзеннолистный, об. 1, III.

Ассоциация шелковника неукореняющегося с другими водными растениями (*Batrachietum eradicati aqui-herbosum*) встречается в Онежском озере на илистом и глинистом грунтах на большой глубине - 200 (170-250) см. Формирующие группировку 14 видов растений неравномерно распределены по площади. Они образуют два разреженных подъяруса: подъярус плейстофитов, отсутствующий в ряде фитоценозов, с проективным покрытием 15 (0-20)%, высотой 200-260 см и подъярус погруженных растений с проективным покрытием 25 (25-50)%, высотой 160-250 см. Постоянными в растительном покрове ассоциации являются шелковник неукореняющийся (*Batrachium eradicatum*), об. 3 (2-4), рдест блестящий (*Potamogeton lucens*), об. 1 (1-2), и пронзеннолистный, об. 1, а также уруть колосистая, об. 2 (1-2), VIII. Постоянство остальных растений II-IV балла.

Ассоциация шелковника жестколистного почти чистая (*Batrachietum circinati subpurum*). Небольшие по площади фитоценозы, относящиеся к ассоциации, встречаются в Онежском озере на песчаном грунте на глубине 180-200 см. Они разреженные - 15-20%. В травостое всего 2 вида растений, неравномерно распределенных по площади: помимо шелковника жестколистного (*Batrachium circinatum*), об. 3, X, в 50% фитоценозов единично встречается рдест пронзеннолистный.

Ассоциация шелковника щитовидного почти чистая (*Batrachietum peltati subpurum*) обычна для горловых частей заливов шхерной части Ладожского и для заливов Онежского озер. Фитоценозы шелковника площадью от 50 до 2500 м<sup>2</sup> располагаются у каменистых берегов на каменистом, реже песчаном, илистом и глинистом грунтах на глубине 170 (90-310) см. Растительный покров состоит из 10 видов неравномерно распределенных по площади растений. Проективное покрытие подъяруса погруженных растений 40 (25-50)%. В части фитоценозов единично встречаются плейстофиты и гелофиты. Наиболее частой примесью к шелковнику щитовидному (*Batrachium peltatum*), об. 3 (3-4), X, является рдест пронзеннолистный, об. 1, VI.  $K_{Лд} = 86.4\%$ ,  $K_O = 76.8\%$ .

Ассоциация рдеста маленького с водными растениями (*Potamogetonetus pusilli aqui-herbosum*) встречается в озерах

Белом и Воже, где занимает небольшую площадь на илистом песке на небольшой глубине – от 25 до 50 см. Травостой образуют 9 видов макрофитов, неравномерно распределенных по площади. Хорошо выражен лишь подъярус погруженных растений, проективное покрытие которого 50 (30–70)%. Сопутствующими рдесту маленькому, об. 4 (3–4), X, чаще других являются рдест пронзеннолистный, об. 1, IY, и уруть колосистая, об. 1 (1–2), У.  $K_B = 87.5\%$ ,  $K_B = 61.5\%$ .

Ассоциация рдеста маленького с урутью (*Potamogetonetus pusilli myriophyllosum*) занимает небольшую площадь в оз. Лача на буром иле на глубине 40 см. Травостой, состоящий из 3 видов растений – рдеста маленького, об. 3–4, урути колосистой, об. 2, и ряски трехдольной, об. 1, образует единственный подъярус погруженных растений, сомкнутый на 75%, высотой до 60 см.

Ассоциация рдеста гребенчатого с водными растениями (*Potamogetonetus pectinati aqui-herbosum*) встречается только в оз. Ильмень на заиленном песке на глубине от 25 до 100 см. В травостое 5 видов макрофитов, неравномерно распределенных по площади. Выражен только разреженный подъярус погруженных растений (проективное покрытие 20–30%), образованный рдестом гребенчатым (*Potamogeton pectinatus*), об. 3 (2–3), X, к которому местами примешивается рдест пронзеннолистный, об. 2, III. В 2/3 фитоценозов единично встречается сусак зонтичный.

Ассоциация рдеста гребенчатого с харой (*Potamogetonetus pectinati charosum*) встречается только в оз. Лача, занимая небольшую площадь в северо-западной и юго-западной частях озера на заиленном песке и глинистом иле на глубине 20–30 см. Ассоциацию формируют 9 видов макрофитов. Хорошо выражен только подъярус погруженных растений, проективное покрытие которого 50–60%. Помимо рдеста гребенчатого, об. 4 (3–5), постоянно встречаются *Chara fragilis*, об. 3 (2–3), и рдест пронзеннолистный и травяной, об. 2 (1–2).

Ассоциация рдеста сплюснутого с ежеголовником (*Potamogetonetus compressi sparganiosum*) встречается только в Онежском озере (Великая губа), где занимает площадь менее 1 га на илистом грунте на глубине 175 см. В травостое всего 3 вида макрофитов, неравномерно распределенных по площади: рдест сплюснутый (*Potamogeton compressus*), об. 4, уруть очередноцветковая, об. 1, и ежеголовник злаколистный (*Sparganium gramineum*), об. 3. Растения образуют двухъярусный травостой. Подъярус растений с плавающими листьями высотой 180–190 см имеет проективное покрытие 40%, а подъярус погруженных растений высотой 170–180 см сомкнут на 60%.

Ассоциация рдеста сплюснутого с элодеей (*Potamogetonetus compressi elodeosum*) встречается небольшими участками в верхних частях заливов в шхерном районе Ладожского озера на илистом грунте на глубине 150–170 см. Растительный покров слагают 8 видов растений, образующих два погруженных подъяруса высотой 160–180 и 30–40 см. Общее проективное покрытие погруженных растений 80%. Кроме рдеста сплюснутого, об. 4, X,

и элодеи канадской, об. 3 (3-4), X, остальные 6 видов растений встречаются единично.

Ассоциация рдеста блестящего с водными растениями (*Potamogetonetus lucentis aqui-herbosum*) встречается в озерах Онежском, Ильмень и Белом на илистом и глинистом грунтах на глубине от 100 до 270 см. В травостое 16 видов макрофитов. Несмотря на то что в части фитоценозов присутствуют виды гелофитов и плейстофитов, их покрытие обычно не превышает 5 (до 10)%. Четко выражен лишь подъярус погруженных растений, высотой в зависимости от глубины воды, от 110 до 290 см с проективным покрытием 40 (30-80)%. Более сомкнутые фитоценозы отмечены в оз. Белом. Наиболее постоянной примесью к рдесту блестящему, об. 3 (2-5), X, является рдест пронзеннолистный, об. 2 (1-2), YI, тростник обыкновенный, об. 1, Y, горец земноводный, об. 1-2, IV.  $K_O = 85.7\%$ ,  $K_B = 72.0\%$ ,  $K_{II} = 52.0\%$ .

Ассоциация рдеста блестящего почти чистая (*Potamogetonetus lucentis subpurerum*) включает в себя две субассоциации в зависимости от сомкнутости растительного покрова.

В озерах Онежском, Кубенском и Лача распространены разреженные заросли рдеста блестящего (*subass. sparsum*), причем в оз. Кубенском они занимают огромную площадь на илистом грунте на глубинах до 400 см. В Онежском озере фитоценозы рдеста блестящего встречаются главным образом в Великой губе на глубинах 240-270 см на илистом грунте, а в оз. Лача - на глубине 75 см на заиленном песке. В озерах Кубенском и Лача распространены чистые заросли рдеста блестящего, а в Онежском озере к нему единично примешиваются рдест пронзеннолистный и уруть колосистая. Проективное покрытие 30 (до 40)%.

Более сомкнутые заросли рдеста блестящего (*subass. compactum*) встречены в озерах Ильмень, Белом и Воже, в последнем они очень широко распространены. Глубина их произрастания колеблется от 60 до 180 см, составляя в среднем 120 см. В травостое отмечено 3 вида растений, неравномерно распределенных по площади, образующих подъярус погруженных растений с проективным покрытием 60 (40-80)%. К рдесту блестящему, об. 4 (3-5), в 50% фитоценозов единично примешивается рдест пронзеннолистный.  $K_O = 100\%$ ,  $K_B = 100\%$ ,  $K_{II} = 80\%$ ,  $K_K = 65\%$ ,  $K_B = 80\%$ ,  $K_{Лч} = 65\%$ .

Ассоциация рдеста длиннейшего с водными растениями (*Potamogetonetus praelongi aqui-herbosum*) встречается в южной части Ладожского озера на малой глубине (от 5 до 70 см) на каменистом грунте. Общая площадь зарослей около 0.8 га. В травостое 10 видов растений, неравномерно распределенных по площади. Они образуют трехъярусный травостой. Подъярусы надводный и растений с плавающими листьями очень разреженные, их проективное покрытие от 5 до 10%, а подъяруса погруженных растений - 25-40%. Высота растений колеблется от 70 до 110 см. Для рдеста длиннейшего (*Potamogeton praelongus*) об. 3, для большинства сопутствующих видов растений об. 1, Y.

Ассоциация рдеста длиннейшего почти чистая (*Potamogetonum praelongi subpurum*). Редкая группировка, встречается в западной части шхерного района Ладожского озера, где занимает площади на илистом грунте на глубине 290–300 см, не превышающие 1 га. Растительный покров, состоящий из 4 видов, одноярусный, разреженный, проективное покрытие подъяруса погруженных растений 20–30%. Высота растений 290–310 см. Кроме рдеста длиннейшего, об. 3, единично встречаются в 50% фитоценозов рдесты пронзеннолистный и плавающий и во всех фитоценозах – элодея канадская.

Ассоциация рдеста пронзеннолистного с водными растениями (*Potamogetonum perfoliati aqui-herbosum*) – одна из самых распространенных группировок водных растений. Она занимает большие площади в озерах Ладожском, Онежском, Белом, Кубенском и Лача, обладает широкой экологической амплитудой и встречается на различных грунтах – илистом, песчаном, каменистом, на глубинах от 20 до 300 см. Растительный покров образуют 38 видов макрофитов, доля участия которых в фитоценозах весьма различна. Травостой большей частью двухъярусный: подъярус плавающих растений очень разреженный, проективное покрытие 10 (5–30)%, подъярус погруженных растений обычно сомкнут на 60 (30–90)%. Гелофиты хотя и присутствуют в 50% фитоценозов, но их проективное покрытие обычно не превышает 5%. Для группировки константен только рдест пронзеннолистный, об. 4 (3–6). Наиболее часто ему сопутствуют рдест травяной, об. 2 (1–3), У. и горец земноводный, об. 1 (1–3), IV.  $K_{Лд} = 86.6\%$ ,  $K_O = 73.3\%$ ,  $K_B = 36.4\%$ ,  $K_K = 31.1\%$ ,  $K_{Лч} = 41.7\%$ .

Ассоциация рдеста пронзеннолистного с шелковником (*Potamogetonum perfoliati batrachiosum*) довольно широко распространена в шхерном районе Ладожского озера. Небольшие по размерам фитоценозы встречаются у берегов заливов и островов. Фитоценозы распространены главным образом на песчаном, а также супесчаном грунтах и сером иле на глубине 260 (140–320) см. Растительный покров слагают 13 видов растений. Травостой подразделяется на два подъяруса – разреженный подъярус плавающих растений, проективное покрытие 20 (10–25)%, и более сомкнутый подъярус погруженных растений, проективное покрытие 40 (30–60)%. В отдельных фитоценозах отмечены гелофиты. Большинство видов макрофитов, кроме рдеста пронзеннолистного, об. 3 (2–4), X, и шелковника шитовидного, об. 3 (1–4), X, встречаются единично не более чем в 40% фитоценозов.

Ассоциация рдеста пронзеннолистного почти чистая (*Potamogetonum perfoliati subpurum*) – одна из самых распространенных ассоциаций водных растений во всех исследованных нами больших озерах. Она обладает широкой экологической амплитудой, встречается на различных грунтах – от илистого и глинистого до каменистого и на различных глубинах – от 40 до 300 см. В зависимости от сомкнутости травостоя ассоциация подразделяется на две субассоциации – разреженную (*subass. sparsum*) и сомкнутую (*subass. compactum*).



В травостое разреженных зарослей рдеста пронзеннолистного, об. 3 (2-4), проективное покрытие 30 (10-50)%, насчитывается 11 видов растений, единично встречающихся в ограниченном числе фитоценозов.  $K_{Лд} = 16.7\%$ ,  $K_O = 70.6\%$ ,  $K_{И} = 42.8\%$ ,  $K_B = 42.8\%$ ,  $K_B = 30.8\%$ ,  $K_{Лч} = 53.3\%$ .

В травостое сомкнутых фитоценозов рдеста пронзеннолистного, об. 5 (4-6), проективное покрытие 80 (50-100)%, присутствуют 14 видов макрофитов, встречающихся единично в небольшом числе фитоценозов.  $K_{Лд} = 35.3\%$ ,  $K_{И} = 72.7\%$ ,  $K_B = 35.3\%$ ,  $K_K = 66.7\%$ ,  $K_B = 35.3\%$ ,  $K_{Лч} = 47.0\%$ .

Ассоциация рдеста пронзеннолистного с рясками (*Potamogetonetus perfoliati lemnosum*) занимает площадь около 1500 м<sup>2</sup> вблизи устья р. Тихманьги, впадающей в оз. Лача. Группировка распространена на илистом грунте на глубине 30 см. В растительном покрове всего 3 вида - рдест пронзеннолистный, об. 5, ряска трехдольная, об. 5, и маленькая, об. 1. Единственный подъярус погруженных растений полностью сомкнут. Развитие этой группировки указывает на повышенную степень эвтрофирования приустьевых участков.

Ассоциация рдеста травяного с водными растениями (*Potamogetonetus graminei aqui-herbosum*) встречается в Онежском озере (исток р. Свири, губы Кондопожская, Шуньга), во всех районах Ладожского озера (однако только в шхерном районе она имеет широкое распространение) и в оз. Белом, главным образом у истока р. Шексны. Сообщества рдеста травяного встречаются на песчаном и илистом, реже на глинистом и каменистом грунтах на различной глубине, главным образом 75-140 см (от 10 до 210 см). В травостое, в котором отмечено 30 видов макрофитов, четко выражены два подъяруса: плавающий, проективное покрытие 40 (10-60)%, и погруженный, проективное покрытие 50 (25-80)%. Преимущественная высота растений этих подъярусов 80-140 см (от 30 до 220 см). В 50% фитоценозов присутствуют гелофиты, однако их сомкнутость не превышает 5%. К эдификатору, рдесту травяному, об. 4-5, X, наиболее часто примешивается рдест пронзеннолистный, об. 2 (1-3),  $IX.K_{Лд} = 100\%$ ,  $K_O = 37.8\%$ ,  $K_B = 42.1\%$ .

Ассоциация рдеста травяного почти чистая (*Potamogetonetus graminei subpurum*) занимает небольшую площадь в оз. Ильмень и довольно широко распространена в оз. Кубенском (дельта р. Кубены). Растения, их в группировке 4 вида, произрастают на песчаном грунте на глубине 80-140 см. Проективное покрытие плавающих листьев 10-20%, а погруженных частей растений - 40-60%, об. 4 (3-4). Наиболее частой примесью является рдест пронзеннолистный, об. 1,  $YI.K_K = 100\%$ ,  $K_{И} = 66.7\%$ .

Ассоциация рдеста травяного с ситнягом игольчатым (*Potamogetonetus graminei acicularis-eleocharosum*) занимает небольшую площадь в южной части оз. Лача на сером иле и глинистом грунте на глубине 10-20 см. Травостой сложен 14 видами макрофитов, неравномерно распределенных по площади. Помимо эдификатора - рдеста травяного, об. 4, во всех фитоценозах присутству-

ют рдест пронзеннолистный, об. 2 (1-2), и гребенчатый, об. 2, ситняг игольчатый (*Eleocharis acicularis*), об. 3 (2-4), и *Chara fragilis*, об. 2. Растения образуют трехъярусный травостой. Проективное покрытие надводного подъяруса 20 (10-30)%, плавающего - 40-50%, погруженного - 30 (25-40)%.

#### 2.4.2. Ассоциации растений с плавающими листьями (плейстофитов)

Ассоциация рдеста плавающего с водными растениями (*Potamogetonetus natantis aqui-herbosum*) встречается в озерах Ладожском, Онежском, Белом и Воже, однако широкое распространение получила в защищенных от волнения заливах и губах Ладоги и Онеги, хотя и не занимает больших площадей. Она распространена на илистом, реже глинистом грунте, преимущественно на глубине 160-200 см (от 60 до 290 см). Группировка богата флористически, ее слагают 44 вида растений. В травостое большинства фитоценозов выражен лишь подъярус плейстофитов, проективное покрытие которого 60 (30-100)%. В отдельных фитоценозах хорошо развиты погруженные растения, тогда проективное покрытие погруженного подъяруса, обычно не превышающее 10%, возрастает до 75-80%. Постоянство большинства растений не более II баллов, а об. 1. Исключение составляют рдест плавающий, об. 4 (3-6), X, кубышка желтая (*Nuphar lutea*), об. 1 (1-4), VII, кувшинка чистобелая (*Nymphaea candida*), об. 2 (1-3), 1У, рдест пронзеннолистный, тростник обыкновенный и хвощ приречный об. 1 (1-3), У.  $K_{Лд} = 85.7\%$ ,  $K_O = 77.8\%$ ,  $K_B = 42.9$ ,  $K_B = 20.4\%$ .

Ассоциация рдеста плавающего почти чистая (*Potamogetonetus natantis subpurum*) - небольшие по площади фитоценозы, встречаются в заливах Онежского озера на илистом грунте на глубине 120-160 см. В травостое 3 вида растений, неравномерно распределенных по площади. Проективное покрытие единственного подъяруса плейстофитов достигает 60-80%. Типичен для группировки лишь рдест плавающий, об. 3-4, высота которого колеблется от 130 до 180 см.

Ассоциация горца земноводного с водными растениями (*Polygonetus amphibii aqui-herbosum*) встречается в озерах Ладожском, Онежском, Ильмень, Лача и Белом, но лишь в последнем она получила широкое распространение. Группировка развивается на песчаном и илистом грунте на глубинах от 20 до 300 см, однако в Ладожском и Онежском озерах большая часть фитоценозов отмечена на глубине 150-160 см, а в других - на глубине 60-80 см. Группировка флористически очень богата, в ней 49 видов растений, неравномерно распределенных по площади. Травостой большей частью одноярусный - хорошо выражен только подъярус плейстофитов, проективное покрытие которого 60 (25-100)%. В некоторых фитоценозах гелофиты и погруженные растения образуют разреженные подъярусы с проективным покрытием до 20%. Постоянным для группировки является только горец земноводный, об. 4 (3-6). Наиболее

часто к нему примешиваются рдест пронзеннолистный, об. 1 (1-2), VII и тростник обыкновенный, об. 1 (1-2), У.  $K_{Лд} = 80.5\%$ ,  $K_O = 65.8\%$ ,  $K_{И} = 31.0\%$ ,  $K_B = 46.9\%$ ,  $K_{Лч} = 36.7\%$ .

Ассоциация горца земноводного почти чистая (*Polygonetum amphibii subpurum*) встречается в озерах Ильмень, Воже, Белом и Кубенском на заиленном песке и глинистом грунте на различной глубине, от 40 до 300 см. В последних двух названных озерах она широко распространена. Травостой, сложенный 9 видами растений, одноярусный. Проективное покрытие подъяруса растений с плавающими листьями 60 (40-80)%. Для ассоциации типичен лишь горец земноводный, об. 4 (3-5), остальные растения встречаются единично, постоянство их 1 балл, кроме рдеста пронзеннолистного - VII баллов.  $K_{И} = 71.4\%$ ,  $K_B = 71.4\%$ ,  $K_K = 71.4\%$ ,  $K_B = 36.4\%$ .

Ассоциация горца земноводного с урутью (*Polygonetum amphibii myriophyllosum*) встречается только небольшими участками в Онежском озере (губы Святуха и Горская Повежа) на илистом грунте на глубине 140-210 см. Двухъярусный травостой слагают 8 видов макрофитов. Подъярус плейстофитов высотой 180-220 см имеет проективное покрытие 60-70%, подъярус погруженных растений высотой 150-210 см сомкнут на 10-40%. Доминантами являются горец земноводный, об. 4, X, и уруть колосистая, об. 2-3, X.

Ассоциация горца земноводного с рдестом пронзеннолистным (*Polygonetum amphibii perfoliati-potamogetonosum*) встречается в Ладожском и Онежском озерах, где занимает небольшую площадь, и широко распространена в оз. Кубенском на заиленном песке на глубинах от 80 до 150 см. Травостой сложен 11 видами растений, неравномерно распределенных по площади. Травостой двухъярусный: подъярус плейстофитов высотой до 200 см, проективное покрытие 60 (50-70)%, и подъярус погруженных растений высотой до 150 см, однако его проективное покрытие неодинаково в различных фитоценозах и колеблется от 10 до 60%, составляя в среднем 40%. Постоянно встречаются только горец земноводный, об. 4 (3-5), и рдест пронзеннолистный, об. 2 (2-3).  $K_{Лд} = 77.8\%$ ,  $K_O = 70.6\%$ ,  $K_K = 77.8\%$ .

Ассоциация горца земноводного с рдестом блестящим (*Polygonetum amphibii lucentis-potamogetonosum*) отмечена небольшими участками в озерах Белом и Кубенском на глубине 150-200 см на песчаном и илистом грунтах. Травостой двухъярусный, сложенный 5 видами растений. Проективное покрытие подъяруса плейстофитов, образованного горцом земноводным, об. 4, составляет 60 (40-70)%, а подъяруса погруженных растений из рдеста блестящего, об. 2, - 10-15%. Высота подъярусов колеблется в пределах 170-240 и 160-220. Растения распределены по площади неравномерно.  $K_B = 57.1\%$ ,  $K_K = 88.9\%$ .

Ассоциация горца земноводного с рдестом травяным (*Polygonetum amphibii graminei-potamogetonosum*) широко распространена в оз. Кубенском вблизи устьев рек и незначительно -

в Ладожском и Онежском озерах. Встречается на песчаном, редко каменистом грунте на глубине от 65 до 190 см. Двухъярусный травостой формируют 12 видов растений, неравномерно распределенных по площади. Горец земноводный, об. 4 (3-5), и рдест травяной, об. 3 (3-4), образуют подъярусы растений с плавающими листьями и погруженных, их проективное покрытие составляет соответственно 60-75% и 30-40% (от 10 до 70%). Обычной примесью к этим видам является рдест пронзеннолистный, об. 1, VI. Высота подъярусов в зависимости от глубины воды составляет от 85 до 200 см.  $K_{Лд} = 73.7\%$ ,  $K_O = 87.7\%$ ,  $K_K = 73.7\%$ .

Ассоциация горца земноводного с рдестом плавающим (Polygonetum amphibii natantis-potamogetonosum) – редкая группировка, встречающаяся в озерах Ладожском (шхеры) и Онежском (губы Большая Лижемская и Уницкая) на илистом грунте на глубине 160-220 см. Растительный покров формируют 16 видов макрофитов, для большинства об. 1, III, кроме горца земноводного, об. 5 (3-5), X, и рдеста плавающего, об. 3 (2-3), X, и пронзеннолистного, об. 1, X. В травостое четко выражен только подъярус плейстофитов высотой 170-230 см с проективным покрытием 70 (50-90)%, покрытие гелофитов и погруженных растений в различных фитоценозах не превышает 10%.  $K_{Лд} = 66.7\%$ ,  $K_O = 93.3\%$ .

Ассоциация горца земноводного с кубышкой (Polygonetum amphibii nupharosum) встречается небольшими по площади участками в Онежском и редко в шхерах Ладожского озера на илистом грунте на глубине 150 (110-240) см. В травостое, сложенном 13 видами растений, хорошо выражен подъярус плейстофитов, проективное покрытие которого 65 (25-80)%. В отдельных фитоценозах развиваются погруженные растения, тогда их проективное покрытие с 5% возрастает до 40%. Постоянны для группировки только горец земноводный, об. 4 (3-5), и кубышка желтая, об. 2 (2-4). Наиболее частой примесью являются ежеголовник (*Sparganium angustifolium*) и рдест плавающий и пронзеннолистный об. 1, IV.  $K_{Лд} = 80.0\%$ ,  $K_O = 92.9\%$ .

Ассоциация телореза с другими водными растениями (Stratiotetum aloidis aqui-herbosum) встречается в вершинах сильно отчлененных заливов в шхерной части Ладожского озера, где занимает небольшую площадь на илистых грунтах на глубине 150 (110-160) см. Богатый видами (26 видов) растительный покров подразделяется на три подъяруса: надводный, высотой 200 (180-250) см, плавающий, высотой 160 (120-180) см и погруженный, высотой 180 (40-150) см. Проективное покрытие подъярусов составляет соответственно 30 (+50)%, 80 (10-100) и 60 (30-80)%. Растения распределены по площади неравномерно, среди них преобладают телорез алоэвидный (*Stratiotes aloides*), об. 5 (3-6), X, водокрас обыкновенный (*Hydrocharis morsus-ranae*), об. 2 (1-3), X, элодея канадская, об. 2 (1-3), VII, к которым чаще других примешиваются хвощ приречный, об. 1 (1-3), VII, пузырчатка обыкновенная, об. 1 (1-3), VII, ряска трехдольная, об. 1 (1-3), VIII, и маленькая, об. 1 (1-2), VIII.

Ассоциация телореза алоэвидного с кувшинкой (Stratiotetum aloides nymphaeosum). Фитоценозы, относящиеся к этой ассоциации, занимают площадь около 0.1 га в оз. Кубенском и 0.3 га в оз. Ильмень. Они располагаются на илистом песке и коричневом иле на глубине 90–120 см. В группировке 9 видов растений, слагающих три подъяруса: надводный, плавающий и погруженный. Высота подъярусов соответственно 150–200, 100–170 и 40–90 см, а проективное покрытие 10–15, 10–15 и 80–100%. Водная толща насыщена телорезом, об. 5–6.

Группами на поверхности плавают листья кувшинки чистобелой, об. 3. Остальные растения единичны, кроме камыша озерного, об. 2, встречающегося в 50% фитоценозов.  $K_H = 61.5\%$ ,  $K_K = 94.1\%$ .

Ассоциация кувшинки чистобелой с водными растениями (Nymphaeetum candidae aqui-herbosum) встречается в озерах Ладожском, Онежском и Воже. Фитоценозы кувшинки чистобелой (*Nymphaea candida*) обычно занимают небольшую площадь в верхних, защищенных от волнения местах заливов на илистом грунте на глубине 150 (50–300) см. В группировке отмечен 31 вид макрофитов, неравномерно распределенных по площади. В травостое хорошо выражен подъярус плейстофитов, проективное покрытие которого 70 (25–90)%. В части фитоценозов хорошо развиты погруженные растения, за счет которых, а также прикорневых листьев нимфейных, проективное покрытие может достигать 90%, составляя в среднем 20%. В отдельных фитоценозах присутствуют гелофиты. Типичными для группировки видами являются кувшинка чистобелая, об. 4 (2–5), X, кубышка желтая, об. 2 (1–3), IX, рдест плавающий, об. 2 (1–3), VII, а также хвощ приречный, об. 1 (1–2), VI.  $K_{Лд} = 68.1\%$ ,  $K_O = 96.7\%$ ,  $K_B = 27.8\%$ .

Ассоциация кувшинки чистобелой с телорезом (Nymphaeetum candidae stratiotosum) встречается в оз. Кубенском, где занимает площадь около 0.1 га на коричневом иле на глубине 120 см. Растительный покров, состоящий из 5 видов макрофитов, двухъярусный. Кувшинка чистобелая, об. 5, и четырехгранная (*Nymphaea tetragona*), об. 2, вместе со всплывшими экземплярами телореза, об. 3, образуют полностью сомкнутый подъярус плейстофитов высотой 150 см, а укоренившиеся растения телореза создают подъярус погруженных растений, проективное покрытие которого 40%.

Ассоциация кувшинки четырехгранной с водными растениями (Nymphaeetum tetragonae aqui-herbosum) – редкая группировка, встречается только в западной части шхерного района Ладожского озера, где занимает площадь около 0.1 га на сером иле на глубине 220–240 см. Растительный покров состоит из 9 видов макрофитов, неравномерно распределенных по площади и образующих подъярус плейстофитов, проективное покрытие которого 65%. Доминантами группировки являются 2 вида кувшинки – четырехгранная, об. 3–4, и чистобелая, об. 2–3.

Ассоциация кубышки желтой с водными растениями (Nupharretum lutei aqui-herbosum) довольно широко распространен-

на в озерах Ладожском, Онежском, Воже, Лача, а также в оз. Кубенском, однако общая площадь фитоценозов, относимых к ассоциации, небольшая. Фитоценозы чаще всего встречаются на илистом грунте, а также на заиленном песке, песчаном и глинистых грунтах на различных глубинах от 50 до 320 (в среднем 140) см. Группировка богата видами — 48 видов образуют большей частью двухъярусный травостой. Проективное покрытие подъяруса плейстофитов составляет 70 (25–90)%, а подъяруса погруженных растений — в среднем 15–20%, изменяясь от 0 до 90%. Подъярус гелофитов в большинстве фитоценозов не выражен, хотя надводные растения присутствуют. Постоянным видом для группировки является только кубышка желтая (*Nuphar lutea*), об. 3 (2–5), к ней чаще других примешиваются рдест пронзеннолистный и плавающий — об. 2 (1–3), IV.  $K_{Лд} = 76.9\%$ ,  $K_O = 84.3\%$ ,  $K_K = 37.3\%$ ,  $K_B = 31.6\%$ ,  $K_{Лч} = 34.5\%$ .

Ассоциация кубышки желтой с рдестом плавающим (*Nuphar-etum lutei natantis-potamogetonosum*) встречается в защищенных от волнения местах крупных заливов Ладожского (шхеры, о-в Валаам) и Онежского озер, занимая, однако, небольшую площадь на илистом грунте на глубине 130 (100–215) см. В травостое, сложенном 14 видами растений, выражены подъярусы плейстофитов и погруженных растений, проективное покрытие которых соответственно 40 (25–75) и 10 (+20)%. Большинство растений встречается единично, их постоянство не превышает II баллов. Исключение составляют кубышка желтая, об. 3 (2–4), X, рдест плавающий, об. 3 (2–3), X, хвощ приречный, об. 2 (1–3), VII, и тростник обыкновенный, об. 1 (1–2), VII.  $K_{Лд} = 72.7\%$ ,  $K_O = 92.3\%$ .

Ассоциация кубышки малой с водными растениями (*Nuphar-etum rumili aqui-herbosum*) — редкая группировка, занимающая небольшую площадь в защищенных от волнения местах в заливах Ладожского и Онежского озер. В последние годы наметилась тенденция к разрастанию зарослей кубышки малой в связи с антропогенным эвтрофированием озер. Группировку строят 20 видов макрофитов, произрастающих на илистом, а также каменистом (редко) грунте на глубине от 100 до 230 см. В травостое отчетливо выражен только подъярус плейстофитов, проективное покрытие 35–40 (до 70)%. В фитоценозах отмечены гелофиты и погруженные гидрофиты, не создающие, однако, сомкнутых подъярусов. Доминирующими растениями являются кубышка малая (*Nuphar pumila*), об. 3 (3–4), X, рдест плавающий, об. 2 (1–3), IX, хвощ приречный, об. 1 (1–2), VII, и элодея канадская, об. 2 (1–3), VII.  $K_{Лд} = 100\%$ ,  $K_O = 51.9\%$ .

Ассоциация ежеголовника злаколистного с водными растениями (*Sparganietum graminei aqui-herbosum*) имеет широкое распространение в Онежском озере, хотя и не занимает значительной площади. Чаще всего она встречается на илистом грунте, реже — на песчаном, на глубине 140 (90–230) см. Группировка богата флористически — здесь встречено 22 вида растений, более

или менее равномерно распределенных по площади. Травостой, как правило, двухъярусный: проективное покрытие подъяруса растений с плавающими листьями составляет 60 (15–90)%, погруженных – 10 (+–50)%. Характерными видами являются ежеголовник элаколистный (*Sparganium gramineum*), об. 4 (3–5), X, кубышка желтая, об. 2 (1–3), Y, рдест пронзеннолистный, об. 2 (1–3), VII.

Ассоциация ежеголовника узколистного с водными растениями (*Sparganietum angustifolii* aqui-herbosum). Фитоценозы небольшой площади, относящиеся к этой ассоциации, встречаются в защищенных от волнения заливах Ладожского (шхеры) и Онежского озер на различных грунтах – илистом, песчаном и глинистом, на глубине 110 (40–200) см. Обычно в травостое, сложенном 33 видами, выражены два подъяруса растений: с плавающими листьями, проективное покрытие 60 (15–90)%, и погруженных, проективное покрытие 25%, однако при интенсивном развитии элодеи покрытие погруженного подъяруса возрастает до 50–70%. В 50% фитоценозов присутствуют гелофиты, но лишь в отдельных фитоценозах их сомкнутость достигает 25%. К ежеголовнику узколистному (*Sparganium angustifolium*), об. 4 (3–5), X, наиболее часто примешиваются хвощ приречный, об. 1 (1–3), VII, кубышка желтая, об. 1 (1–2), Y, горец земноводный, об. 1 (1–3), IY, рдест пронзеннолистный, об. 1 (1–2), IV, и элодея канадская, об. 2 (1–4), Y.  $K_{Лд} = 91.8\%$ ,  $K_O = 56.5\%$ .

Ассоциация ежеголовника простого с водными растениями (*Sparganietum emersi* aqui-herbosum) встречается в озерах Ладожском, Онежском, Ильмень, Белом, Воже, Лача, занимая, однако, небольшую площадь на илистом грунте и на заиленном песке на различной глубине – от 5 до 160 см. В зависимости от глубины произрастания ежеголовник представлен то наземной, то плавающей формой. Соответственно меняется и проективное покрытие подъярусов надводного и плавающего. В Ладожском и Онежском озерах преобладает плавающая форма ежеголовника, сомкнутость подъяруса растений с плавающими листьями от 40 до 85%. В отдельных озерах доминирует наземная форма ежеголовника, проективное покрытие надводного подъяруса колеблется от 25 до 100% при высоте 100 (70–180) см. Подъярус растений с плавающими листьями сомкнут на 10 (+–40)%. Проективное покрытие погруженных растений в фитоценозах различно и колеблется от 0 до 60%, составляя в среднем 10%. К доминанту, ежеголовнику простому (*Sparganium emersum*), об. 4 (3–6), X, обычно примешиваются стрелолист обыкновенный, об. 1 (1–2), VII, рдест пронзеннолистный, об. 1 (1–2), VI.  $K_{Лд} = 87.0\%$ ,  $K_O = 50.0\%$ ,  $K_{II} = 37.5\%$ ,  $K_B = 37.5\%$ ,  $K_B = 50.0\%$ ,  $K_{Лч} = 40.8\%$ .

Ассоциация ежеголовника малого с элодеей (*Sparganietum minimi* elodeosum) – очень редкая ассоциация, занимающая ничтожную площадь в сотни квадратных метров в шхерной части Ладожского озера на илистом грунте на глубине 60 см. Травостой, построенный 4 видами растений, трехъярусный. Очень разреженный подъярус гелофитов образует тростник обыкновенный, об. 2, X, вы-

сота 200 см, сомкнутость 5%. Подъярус растений с плавающими листьями из ежеголовника малого (*Sparganium minimum*), об. 5, X, высотой 40–80 см имеет проективное покрытие 90%. Элодея канадская, об. 3–4, X, формирует подъярус погруженных растений высотой 50 см, сомкнутость 60%.

Ассоциация стрелолиста плавающего с ежеголовником (*Sagittarietum natantis sparganiosum*) встречается только в Онежском озере (губа Святуха) на илистом грунте на глубине 50 см. Группировку формируют 10 видов растений. Травостой двухъярусный. Проективное покрытие подъяруса плейстофитов 40%, погруженных растений – 15%. Высота подъярусов соответственно равна 70–80 и 60 см. Доминантами группировки являются стрелолист плавающий (*Sagittaria natans*), об. 3–4, и ежеголовник злаколистный, об. 3–4. Кроме того, значительна примесь кубышки желтой и рдеста пронзеннолистного – об. 2, гр. 3.

Ассоциация стрелолиста обыкновенного с водными растениями (*Sagittarietum sagittifoliae aqui-herbosum*) встречается в озерах Ладожском, Онежском, Ильмень, Кубенском и Лача. В большинстве озер, кроме оз. Кубенского, площадь зарослей стрелолиста обыкновенного небольшая. В оз. Кубенском заросли стрелолиста широко распространены в придельтовых частях крупных притоков озера. Флористический состав группировки очень разнообразен – 56 видов растений, которые произрастают на различных грунтах – илистом, заиленном песке, а также на песчаном и глинистом на глубине 50 (10–120) см. В основном во всех озерах, кроме Лача, стрелолист был представлен плавающей формой. Поэтому лучше всего выражен подъярус растений с плавающими листьями высотой 90 (50–130) см и с проективным покрытием 60 (40–100)%. В фитоценозах оз. Лача преобладает надводная форма стрелолиста обыкновенного и хорошо развит подъярус гелофитов, проективное покрытие которого достигает 85 (70–100)%. В большинстве фитоценозов в других озерах покрытие этого подъяруса составляет в среднем 20 (+50)%. Подъярус погруженных растений развит примерно в 50% фитоценозов, проективное покрытие его изменяется от незначительных величин до 90%. К доминанту, стрелолисту обыкновенному (*Sagittaria sagittifolia*), об. 4 (3–5), X, наиболее частой примесью являются ситняг болотный, об. 2 (1–3), Y, частуха подорожниковая (*Alisma plantago-aquatica*), об. 1 (1–3), Y, и поручейник широколистный (*Sium latifolium*) об. 2 (1–2), Y.  $K_{Лд} = 85.7\%$ ,  $K_O = 57.2\%$ ,  $K_{И} = 37.9\%$ ,  $K_K = 46.7\%$ ,  $K_{Лч} = 44.4\%$ .

#### 2.4.3. Ассоциации надводных растений (гелофитов)

Ассоциация ежеголовника прямого с водными растениями (*Sparganietum erectum aqui-herbosum*) встречается в озерах Ильмень, Онежском, Белом и Кубенском, но широкое распространение получила только в оз. Белом, где занимает площадь около 80 га. В каждом из остальных озер площадь сообществ ежеголов-



ника прямого не превышает 1 га. Макрофиты, входящие в состав группировки (28 видов), произрастают преимущественно на илистом грунте, а также на заиленном песке на глубине 50 (30–120) см. Они образуют трехъярусный травостой, однако подъярусы плавающих и погруженных растений разреженные – их проективное покрытие 10–15% (от 0 до 45%). Подъярус гелофитов высотой 160 (110–210) см сомкнут на 70 (45–100)%. Наиболее частой примесью к ежеголовнику прямому (*Sparganium erectum*), об. 5 (4–6),  $X_1$ , являются сусак зонтичный, об. 1 (1–3),  $IX_1$ , и ситняг болотный (*Eleocharis palustris*), об. 1,  $VI_1$ .  $K_O = 72.7\%$ ,  $K_{II} = 25\%$ ,  $K_E = 56.4\%$ ,  $K_K = 63.4\%$ . Как правило, ассоциация служит индикатором повышенной трофности местообитаний, а в олиготрофных и мезотрофных водоемах указывает на антропогенное воздействие.

Ассоциация ежеголовника прямого с рдестом пронзеннолистным (*Sparganietum erecti potamogetonosum*) встречается только в оз. Белом, где у устья р. Мергы занимает площадь около 2 га на илистом грунте на глубине 60 см. Травостой сложен 4 видами растений: ежеголовником прямым, об. 4, и рдестом пронзеннолистным, об. 4, к которым единично примешиваются стрелолист обыкновенный и ряска маленькая. Высота подъяруса гелофитов – 120 (80–200) см, подъяруса погруженных растений – 70 см, проективное покрытие каждого из подъярусов около 70%.

Ассоциация камыша с водными растениями (*Scirpetum lacustris aqui-herbosum*) встречается в озерах Ладожском (южная часть), Снежском, Ильмень, Кубенском и Лача. В первых трех она имеет широкое распространение, а в озерах Кубенском и Лача занимает небольшую площадь. Группировка распространена преимущественно на заиленном песке, песчаном и илистом грунтах на глубине 70 (30–180) см. Растительный покров богат видами – (39), однако большинство из них встречается единично и в небольшом числе фитоценозов. Травостой подразделяется на три подъяруса, из которых четко выражен лишь подъярус гелофитов высотой 250 (160–280) см с проективным покрытием 40 (20–90)%. Подъярусы плейстофитов и погруженных растений разрежены, хотя в отдельных фитоценозах растения, относящиеся к этим подъярусам, хорошо развиты. Проективное покрытие подъярусов плейстофитов и гидатофитов составляет соответственно 0–40 и 0–50%. Кроме камыша озерного, об. 4 (3–5), в группировке наиболее часто встречаются тростник обыкновенный, об. 1 (1–3),  $VI_1$  и кубышка желтая, об. 1–2,  $IV-V$ .  $K_{Лд} = 67.8\%$ ,  $K_O = 70.0\%$ ,  $K_{II} = 47.1\%$ ,  $K_K = 30.4\%$ ,  $K_{Лч} = 30.4\%$ .

Ассоциация камыша озерного почти чистая (*Scirpetum lacustris subpurum*) широко распространена в южной части Ладожского озера, в оз. Ильмень и обычна в озерах Белом, Воже и Лача. Группировка распространена преимущественно на заиленном песке, а также на песчаном и илистом грунтах на глубине 80 (50–115) см. Травостой одноярусный, сложен 8 видами растений, высота которых 210 (180–300) см. Проективное покрытие подъяруса

гелофитов 80 (40–100)%. Для сообщества характерен лишь камыш озерный, об. 5 (3–6).  $K_{ЛД} = 66.7\%$ ,  $K_{И} = 54.5\%$ ,  $K_{Б} = 40.0\%$ ,  $K_{В} = 66.7\%$ ,  $K_{ЛЧ} = 54.5\%$ .

Ассоциация камыша озерного с кизляком (*Scirpetum lacustris naumburgiosum*) – редкая группировка, занимающая площадь около 0.1 га у восточного берега Ладожского озера на песчаном грунте на глубине 40–50 см. В травостое, сложенном 11 видами растений, выделяются два надводных подъяруса высотой 100 и 60 см, общая сомкнутость которых достигает 85%. В группировке доминируют камыш озерный, об. 4–5, и кизляк кистецветный (*Naumburgia thyrsoflora*), об. 3.

Ассоциация камыша озерного с кувшинкой чистобелой (*Scirpetum lacustris nymphaeosum*) – редкая группировка, встречающаяся в маленьких защищенных от волнения бухточках в Онежском озере на илистом и песчаном грунтах на глубине 125 (100–150) см. Группировку слагают 13 видов растений, неравномерно распределенных по площади и относящихся к трем подъярусам высотой 200–230, 130–170 и 110–150 см. Проективное покрытие подъяруса гелофитов 30 (25–40)%, подъяруса плейстофитов – 50–60% и подъяруса погруженных растений – 5–10%. Типичными для сообщества видами являются камыш озерный, об. 3–4, X, тростник обыкновенный, об. 1 (1–2), X, кувшинка чистобелая, об. 3 (2–3), X, и кубышка желтая, об. 2, X. Для большинства остальных видов об. 1, а постоянство не более III баллов.

Ассоциация камыша озерного с кубышкой (*Scirpetum lacustris nupharosum*) – редкая группировка. Она встречается в затишных местах в губах Онежского озера, где занимает небольшую площадь на илистом грунте на глубине 140 (100–150) см. Растения (8 видов) равномерно распределены по площади, травостой двухъярусный. Проективное покрытие подъяруса гелофитов 30 (20–50)%, высота 210–250 см, а подъяруса плейстофитов – 20 (10–25)% при высоте 110–160 см. Доминирующие растения: камыш озерный, об. 3–4, и кубышка желтая, об. 2 (2–3).

Ассоциация камыша озерного с рдестом плавающим (*Scirpetum lacustris natantis-potamogetonosum*) – редкая группировка, встречающаяся в Онежском озере (губы Уницкая и Святуха) на песчаном грунте на глубине 95–160 см. В травяном покрове 10 видов растений, неравномерно распределенных по площади. Проективное покрытие подъяруса гелофитов 50% при высоте 200–250 см, а подъяруса плейстофитов – 45% при высоте 120–170 см. В группировке доминируют камыш озерный, об. 3–4, X, хвощ приречный, об. 2, X, и рдест плавающий, об. 3 (2–3), X.

Ассоциация камыша озерного с рдестом травяным (*Scirpetum lacustris graminei-potamogetonosum*) – редкая группировка, встречающаяся только в оз. Воже на илистом грунте на глубине 40 см и занимающая площадь около 0.1 га. В травостое только 2 вида растений, образующих подъярусы гелофитов и гидатофитов высотой 210 и 50 см с проективным покрытием 70 и 10%. Для камыша озерного об. 4, рдеста травяного об. 2.

Ассоциация камыша озерного с телорезом (*Scirpetum lacustris stratiotosum*) – редкая группировка, встречающаяся на небольшой площади в шхерной части Ладожского озера и в оз. Лача на илистом грунте на глубине от 70 до 160 см. В травостое 7 видов растений, образующих три подъяруса. Подъярус гелофитов имеет высоту от 250 до 370 см и проективное покрытие 55–80%. Подъярусы плавающих и погруженных растений образует телорез алоэвидный, их проективное покрытие 10–15 и 5–15%. Характерными для группировки видами являются камыш озерный, об. 4–5, X, и телорез алоэвидный, об. 2–3, X.  $K_{Лд} = 83.3\%$ ,  $K_{Лч} = 72.7\%$ .

Ассоциация камыша озерного с урутью (*Scirpetum lacustris myriophyllosum*) встречается в озерах Воже и Лача. В первом из них группировка занимает небольшую площадь. Сообщество распространено на илистом грунте на глубине 30–55 см. Травостой, состоящий из 3 видов растений, двухъярусный. Надводный подъярус (высота 170–250 см, проективное покрытие 80%) образует камыш озерный, об. 5, а подъярус погруженных растений (высота 40–60 см, проективное покрытие 30–50%) создает уруть колосистая, об. 3.  $K_B = 80\%$ ,  $K_{Лч} = 100\%$ .

Ассоциация камыша озерного с харой *Chara fragilis* (*Scirpetum lacustris charosum*) – редкая группировка, встречающаяся только в оз. Лача (северо-западная и юго-западная части). Сообщество распространено на песчаном и илистом грунтах на глубине 30–60 см. В травостое 12 видов растений, неравномерно распределенных по площади. Они образуют трехъярусный травостой. Подъярус гелофитов высотой 250 (200–300) см сомкнут на 50 (30–70)%. Подъярус плейстофитов высотой 60 см разреженный – от 5 до 20%. Подъярус погруженных растений сомкнут неравномерно – 40 (10–60)%. Высота его 10–20 см (до 50 см). Наиболее характерными для группировки растениями являются камыш озерный, об. 3, X, тростник обыкновенный, об. 2, VII, кубышка желтая, об. 2 (1–3), VII, и *Chara fragilis*, об. 3, X.

Ассоциация рогоза узколистного с водными растениями (*Typhetum angustifoliae aqui-herbosum*) – редкая группировка, занимающая небольшие площади в озерах Онежском, Белом и Воже на илистых, а также дернистых грунтах на глубине 40–60 (до 100) см. В группировке насчитывается 31 вид растений, неравномерно распределенных по площади. В травостое выражены два подъяруса: надводный – высота 220 (200–250) см, проективное покрытие 60 (50–90)%, и плавающий – высота 50–60 см, сомкнутость 10 (1–20)%. В отдельных фитоценозах развиты погруженные растения с сомкнутостью до 10%. В фитоценозах постоянным является только рогоз узколистный (*Typha angustifolia*), об. 4 (3–5). Наиболее частой примесью к рогозу являются частуха подорожниковая (*Alisma plantago-aquatica*), об. 1, VI, стрелолист обыкновенный, об. 1 (1–2), VI, осока пузырчатая (*Carex vesicaria*), об. 2 (1–3), IV, тростник обыкновен-

ный, об. 1, гр. 2-3, IY, водокрас обыкновенный (*Hydrocharis morsus-ranae*), об. 2 (1-3), IY, ряска маленькая, об. 2 (1-2), IY. Для остальных растений об. 1, I.  $K_O = 85.2\%$ ,  $K_B = 41.0\%$ ,  $K_B = 45.0\%$ .

Ассоциация рогоза узколистного с рясковыми (*Typhetum angustifoliae lemnosum*) – группировка, встречающаяся в прибрежной полосе в Волховской губе Ладожского озера. В конце 50-х годов этой группировки не существовало. Она возникла в процессе эвтрофирования Ладожского озера. Растения произрастают на илистом грунте на глубине 130 см. В растительном покрове 10 видов растений, образующих два подъяруса – подъярус надводных растений высотой до 300 см, довольно разреженный, с проективным покрытием 40-50% и полностью сомкнутый подъярус плавающих растений. Среди воздушно-водных растений преобладают рогоз узколистный, об. 3, и тростянка овсяничная (*Scolochloa festucacea*), об. 2; среди плавающих господствует многокоренник обыкновенный (*Spirodela polyrrhiza*), об. 6, к которому примешиваются ряска маленькая и трехдольная, об. 2-3. Для остальных видов растений об. 1.

Ассоциация рогоза широколистного с рясковыми (*Typhetum latifoliae lemnosum*) встречается только в оз. Белом к северу от устья р. Мегры на илистом грунте на глубине около 50 см. В растительном покрове 12 видов растений, большинство из которых встречается единично. Кроме рогоза широколистного (*Typha latifolia*), об. 4, значительного развития достигают многокоренник обыкновенный, об. 4, и ряска маленькая и трехдольная, об. 3, а также водокрас обыкновенный, об. 2. Проективное покрытие возвышающихся над водой растений достигает 60% при высоте 180-200 см, плавающих – 50%. Растения неравномерно распределены по площади.

Ассоциация хвоща приречного с водными растениями (*Equisetum fluviatilis aqui-herbosum*) – самая распространенная среди хвощевых сообществ. Фитоценозы, относящиеся к этой ассоциации, встречаются на различных грунтах: заиленных песках, супесях, каменистом, глинистом, но предпочитают илистые грунты и произрастают на различной глубине – от 0 до 170 см, преимущественно 70 см. Группировка очень богата флористически – 77 видов растений формируют травостой, в котором присутствуют растения пяти подъярусов – двух надводных, двух погруженных и с плавающими листьями. Однако постоянно четко выражен лишь подъярус, образуемый хвощом приречным, об. 4 (3-6), высотой 130 (90-170) см. Проективное покрытие возвышающихся над водой растений 75 (25-100)%, плавающих и погруженных – около 5% с колебанием от 0 до 40%. Для большинства видов растений об. 1, I. Наиболее частой примесью к хвощу являются тростник обыкновенный, об. 1 (1-2), YI, горец земноводный, об. 2 (1-3), IY, кубышка желтая, об. 1 (1-2), IY.  $K_{Лд} = 71.7\%$ ,  $K_O = 76.8\%$ ,  $K_{И} = 27.0\%$ ,  $K_B = 51.9\%$ ,  $K_K = 28.9\%$ ,  $K_{Лч} = 36.2\%$ .

Ассоциация хвоща приречного с кувшинкой чистобелой (*Equisetum fluviatilis nymphaeosum*) встречается только в Онежском озере, в верховьях Кефтенгубы (система Повенецкого Онего) на песчаном грунте на глубине 120 см. В травостое 7 видов растений, неравномерно распределенных по площади. Подъярус гелофитов высотой 170–190 см сомкнут на 40%, подъярус плейстофитов высотой 130 см – на 60% и погруженный подъярус, состоящий в основном из погруженных листьев кувшинки, высотой 30–40 см – на 40%. Для большинства растений об. 1, а для хвоща приречного и кувшинки чистобелой об. 4.

Ассоциация хвоща приречного с кубышкой желтой (*Equisetum fluviatilis nupharosum*) широко распространена в Онежском озере и занимает небольшую площадь в шхерном районе Ладожского озера. Чаше всего группировка встречается на илистом грунте, редко – на заиленном песке на глубине 90 (50–140) см. Трехъярусный травостой группировки сформирован 18 видами растений. Высота подъяруса гелофитов 160–190 см, растений с плавающими листьями – 110 (80–150), погруженных растений – 90 (40–140) см, проективное покрытие достигает соответственно 35 (10–50)%, 30 (5–50) и 5 (+–15)%. Типичными для группировки являются хвощ приречный, об. 3 (3–5), и кубышка желтая, об. 3 (2–4). В 50% фитоценозов присутствует рдест пронзеннолистный, об. 2 (1–2). Для большинства растений об. 1,  $I. K_{Лд} = 87.5\%$ ,  $K_O = 97.1\%$ .

Ассоциация хвоща приречного с рдестом плавающим (*Equisetum fluviatilis natantis-potamogetonosum*) встречается только в Онежском озере на илистом грунте на глубине около 100 см и занимает небольшую площадь в защищенных от волнения местах. В травостое насчитывается 10 видов растений, равномерно распределенных по площади. Высота подъяруса гелофитов 150–170 см, подъяруса плейстофитов – 110–120 см. Проективное покрытие подъярусов достигает соответственно 20 (15–35) и 30 (25–35)%. Типичны для группировки хвощ приречный, об. 3, X, рдест плавающий, об. 2 (2–3), X, и пронзеннолистный, об. 1 (1–2), VII. Большинство других видов встречается единично в 30% фитоценозов.

Ассоциация хвоща приречного с рдестом травяным (*Equisetum fluviatilis graminei-potamogetonosum*) имеет ограниченное распространение в шхерном районе Ладожского и заливов Онежского озер, большей частью на илистом, редко глинистом и каменистом грунтах на глубине 110 (50–150) см. Группировка сформирована 28 видами растений, равномерно распределенных по площади. Травостой подразделяется на три подъяруса: подъярус гелофитов, проективное покрытие которого 40 (10–50)%, подъярус растений с плавающими листьями – 15 (0–30)%, погруженных растений – 20 (10–25)%. Хвощу приречному, об. 3 (2–4), и рдесту травяному, об. 2 (2–4), X, чаще других сопутствуют тростник обыкновенный, об. 1 (1–2), VIII, камыш озерный, об. 1, Y, частуха подорожниковая, об. 1, V, кубышка желтая, об. 1 (1–2), VIII, и

кувшинка чистобелая, об. 1<sup>1</sup> (1-2), У.  $K_{Лд} = 66.7\%$ ,  $K_O = 94.3\%$ .

Ассоциация хвоща приречного с рдестом пронзеннолистным (*Equisetum fluviatilis perfoliatum-potamogetonosum*) встречается только в Онежском озере, где занимает небольшую площадь на илистом грунте на глубине 50 (40-130) см. В группировке 12 видов растений, равномерно распределенных по площади. Проективное покрытие подъяруса гелофитов составляет 45 (40-55)%, подъяруса погруженных растений - 15 (10-25)%. Растения с плавающими листьями присутствуют в 30% фитоценозов, где их проективное покрытие достигает 30%. Для большинства видов макрофитов об. 1, а постоянство не более III баллов, кроме хвоща приречного, об. 4, X, рдеста пронзеннолистного, об. 2 (2-3), X, и элодеи канадской, об. 1 (1-2), VII.

Ассоциация хвоща приречного с элодеей (*Equisetum fluviatilis elodeosum*) встречается в шхерном районе Ладожского озера, где она обычна для вершин глубоко врезанных заливов. Растения произрастают на буром иле на глубине 150 (80-180) см. Трехъярусный травостой богат видами - их 36. Проективное покрытие подъярусов может сильно отличаться в различных фитоценозах, относящихся к этой ассоциации. Сомкнутость подъяруса гелофитов составляет в среднем 50% с колебанием от 10 до 90%, подъяруса растений с плавающими листьями - 10(+70)% и погруженных растений 40 (10-90)%. Характерными для группировки растениями являются хвощ приречный, об. 4 (3-5), X, тростник обыкновенный, об. 1 (1-2), XII, элодея канадская, об. 3 (2-5), X.

Ассоциация хвоща приречного с ситнягом игольчатым (*Equisetum fluviatilis acicularis-eleocharosum*) - редкая группировка, встречающаяся в озерах Онежском и Воже на илистом и песчаном грунтах на глубине 55 (0-125) см. В растительном покрове группировки насчитывается 23 вида растений, неравномерно распределенных по площади. Фитоценозы сильно отличаются друг от друга по степени проективного покрытия. Подъярус гелофитов сомкнут на 35 (10-90)%, подъярус растений с плавающими листьями выражен слабо - покрытие не превышает 10%, проективное покрытие погруженных растений колеблется от 25 до 80%. Высота подъяруса гелофитов 170-220 см, подъяруса гидатофитов - 10-40 см. Постоянными для ассоциации являются хвощ приречный, об. 3-5, и ситняг игольчатый, об. 3-5, к которым чаще других примешиваются рдест пронзеннолистный, об. 2 (1-2), VII, кубышка желтая, об. 1-2, УП, и лютик простертый (*Ranunculus reptans*), об. 1-2, VII.  $K_O = 83.5\%$ ,  $K_B = 72.4\%$ .

Ассоциация хвоща приречного с Calliergon giganteum (*Equisetum fluviatilis calliergonosum*) встречена только в Сенной губе Онежского озера, где занимает небольшую площадь на илистом грунте на глубине 70 см. Травостой трехъярусный, сложенный 16 видами растений, которые неравномерно распределены по площади. Проективное покрытие подъяруса гелофитов составляет 85%, подъяруса растений с плавающими листьями - 10%, подъяруса

женных растений - 60%. Средняя высота подъярусов соответственно 170, 80-90 и 20-30 см. Характерными для группировки растениями являются хвощ приречный, об. 4-5, мох (*Calliergon giganteum*), об. 3-4, а также горец земноводный, об. 2, гр. 3, и тростянка овсяничная, об. 2.

Ассоциация ситняга болотного и хвоща приречного с водными растениями (*Eleochareto-equisetetum aqui-herbosum*) встречается в шхерном районе Ладожского озера и в оз. Ильмень, где занимает небольшую площадь большей частью на песчаных грунтах на различных глубинах - от 10 до 170 см в местах, подверженных волнению. Травостой, сложенный 24 видами растений, разреженный. Четко выражен только подъярус гелофитов, сомкнутый на 25 (15-30)%. Подъярусы плавающих и погруженных растений формируются не во всех фитоценозах. Их проективное покрытие составляет соответственно 10(+40)% и 0-25%. Эдификаторным видам - хвощу приречному, об. 3 (2-4), X, и ситнягу болотному, об. 3 (2-4), X, чаще других сопутствуют горец земноводный, об. 2 (1-3), IX, рдест пронзеннолистный, об. 1, VII, и тростник обыкновенный, об. 1 (1-2), V.  $K_{Лд} = 88.3\%$ ,  $K_{И} = 50.0\%$ .

Ассоциация ситняга болотного с водными растениями (*Eleocharetum palustris aqui-herbosum*) встречается в озерах Ладожском, Онежском, Ильмень, Кубенском и Лача, в двух последних озерах площади фитоценозов ситняга болотного небольшие (до 3 га в каждом). Группировка распространена на различных грунтах, чаще всего на песчаных, а также песчано-галечных, каменистых, илистых и глинистых в широком диапазоне глубин - от 0 до 170 см (преимущественная глубина - 60 см) в местах, подверженных волнению. В зависимости от глубины и степени динамического воздействия водной массы находится сомкнутость травостоя, в котором насчитывается 60 видов макрофитов. Проективное покрытие подъяруса гелофитов колеблется от 10 до 100%, составляя в среднем 40%. Подъярусы растений с плавающими листьями и погруженных очень разрежены и в ряде фитоценозов вообще не выражены. Их проективное покрытие составляет соответственно 10 (0-35) и 5 (0-40)%. Константен для ассоциации только ситняг болотный, об. 4 (2-5), к которому чаще других примешиваются стрелолист обыкновенный, об. 2 (1-3), VI, горец земноводный, об. 1 (1-3), VII, рдест травяной, об. 2 (1-3), V, и пронзеннолистный, об. 1 (1-3), IV, а также хвощ приречный и тростник обыкновенный, об. 1 (1-2), IV. Постоянство остальных видов растений не превышает II баллов.  $K_{Лд} = 85.7\%$ ,  $K_{О} = 55.4\%$ ,  $K_{И} = 44.2\%$ ,  $K_{К} = 51.9\%$ ,  $K_{Лч} = 42.1\%$ .

Ассоциация ситняга игольчатого с водными растениями (*Eleocharetum acicularis aqui-herbosum*) встречается в озерах Ладожском, Кубенском и Лача, где занимает небольшую площадь на песчаных прибрежных мелководьях с глубиной от 10 до 40 см. В травостое 35 видов растений, слагающих в основном подъярус погруженных растений, проективное покрытие которого составляет 70 (50-100)%. Хотя растения с плавающими листьями и гелофиты в большинстве фитоценозов присутствуют, но подъярусов

они не образуют. К ситнягу игольчатому, об. 5 (3-5), чаще других примешиваются ситняг болотный, об. 1 (1-3), VIII, стрелолист обыкновенный, об. 2 (1-3), VII, лютик стелющийся, об. 1 (1-2), VII, полевика обыкновенная (*Agrostis tenuis*), об. 2 (1-3), VI.  $K_{Лд} = 70.4\%$ ,  $K_K = 65.4\%$ ,  $K_{Лч} = 57.1\%$ .

Ф о р м а ц и я т р о с т н и к а. Тростник обыкновенный (*Phragmites australis*) является эвритопным видом, способным произрастать на различных грунтах и глубинах в местах, различающихся по степени динамического воздействия водных масс. Являясь сильным ценозообразователем, он создает в больших озерах Северо-Запада 22 ассоциации. Следует отметить полное отсутствие тростника в оз. Ильмень.

Ассоциация тростника обыкновенного с водными растениями (*Phragmitetum australis aqui-herbosum*) имеет широкое распространение в озерах Ладожском, Онежском и Лача, где встречается на различных грунтах: от каменистых до темноцветных илов и глинистых, предпочитая, однако, заиленные пески и светлые илы. Глубина, на которой встречаются фитоценозы, относящиеся к ассоциации, колеблется от 0 до 210 см, составляя преимущественно 100-140 см. Группировка очень богата флористически - 82 вида формируют травостой, для подавляющего большинства растений об. 1, I. В фитоценозах большей частью хорошо выражен лишь подъярус гелофитов с проективным покрытием 50 (30-100)% и высотой 270-300 м. Растения с плавающими листьями и погруженные создают подъярусы в ограниченном числе фитоценозов, где их проективное покрытие может достигать 40%, хотя обычно оно не превышает 5%. Кроме тростника обыкновенного, об. 4 (3-6), X, для группировки характерны хвощ приречный, об. 1 (1-2), Y1, горец земноводный, об. 1 (1-2), Y, рдест травяной, об. 1 (1-4), Y, и пронзеннолистный, об. 1 (1-3), 1Y-Y.  $K_{Лд} = 93.5\%$ ,  $K_O = 64.5\%$ ,  $K_{Лч} = 27.4\%$ .

Ассоциация тростника обыкновенного почти чистая (*Phragmitetum australis subpurum*) является широко распространенной группировкой, встречающейся во всех исследованных озерах, кроме оз. Ильмень. В зависимости от степени сомкнутости растительного покрова ассоциация подразделяется на две субассоциации: сомкнутую (*subass. compactum*) и разреженную (*subass. sparsum*).

Разреженные заросли тростника обыкновенного встречаются в озерах Ладожском, Онежском, Воже и Лача на различных грунтах - песчаном, илистом, каменистом, на разной глубине - от 40 до 210 см. В одноярусном травостое, проективное покрытие которого 40 (30-60)%, произрастает 16 видов растений, для которых (кроме тростника) об. 1, I, для тростника обыкновенного об. 3 (2-4).  $K_{Лд} = 81.5\%$ ,  $K_O = 81.5\%$ ,  $K_B = 40\%$ .

Сомкнутые заросли тростника обыкновенного распространены в озерах Ладожском, Онежском, Белом, Кубенском, Воже и Лача на различных грунтах на глубине от 10 до 210 см. Растения 14 ви-



дов образуют одноярусный травостой, проективное покрытие которого 70 (60–100)%. Для тростника об. 5 (4–6), а для остальных видов об. 1. Постоянство 12 видов макрофитов – I балл, а рдеста пронзеннолистного – IV балла.  $K_{Лд} = 100\%$ ,  $K_O = 78.3\%$ ,  $K_B = 13.3\%$ ,  $K_K = 25.0\%$ ,  $K_B = 44.4\%$ ,  $K_{Лч} = 20.2\%$ .

Ассоциация тростника обыкновенного с харой (*Phragmitetum australis charosum*) – редкая группировка, встречающаяся в озерах Онежском и Лача и занимающая небольшую площадь на илистых грунтах на глубине 50–90 см. Травостой сложен 10 видами растений и подразделяется на два подъяруса – гелофитов с проективным покрытием 50–60% и гидатофитов – 80 (50–100)%. В растительном покрове помимо тростника обыкновенного, об. 3–4, и *Chara delicatula*, об. 4 (3–5), постоянно присутствуют кубышка желтая, об. 1–2, и элодея канадская, об. 1.  $K_O = 94.7\%$ ,  $K_{Лч} = 66.7\%$ .

Ассоциация тростника обыкновенного с лобелией (*Phragmitetum australis lobeliosum*) встречается лишь в губе Святуха Онежского озера на песчаном грунте на глубине 120 (115–160) см. Группировка занимает площадь менее 1 га. В двухъярусном травостое насчитывается 12 видов растений, неравномерно распределенных по площади. Растительный покров группировки разреженный. Проективное покрытие подъяруса гелофитов составляет 30 (15–40)%, подъяруса погруженных растений – 10 (5–20)%. Для всех растений об. 1, кроме тростника обыкновенного, об. 3 (2–4), и лобелии Дортманна (*Lobelia dortmanna*), об. 2 (2–3).

Ассоциация тростника обыкновенного с прибрежником (*Phragmitetum australis littorellosum*) – очень редкая группировка, занимающая небольшую площадь на песчаном грунте на глубине 50 см у восточного побережья Ладожского озера. Двухъярусный травостой создают 5 видов растений. Подъярус гелофитов, образованный тростником обыкновенным, об. 5, сомкнут на 70%. Проективное покрытие подъяруса погруженных растений, образованного прибрежником (*Littorella uniflora*), об. 5, а также рдестом пронзеннолистным и травяным и урутью колосистой, об. 1, составляет 80%.

Ассоциация тростника обыкновенного с элодеей (*Phragmitetum australis elodeosum*) встречается в Ладожском озере, главным образом в шхерном районе, преимущественно на илистых грунтах, на различных глубинах – от 10 до 150 см. В растительном покрове группировки насчитывается 30 видов, образующих двухъярусный травостой. Подъярус гелофитов высотой 230–280 см, образованный тростником обыкновенным, об. 4 (3–5), сомкнут на 50 (35–95)%. Проективное покрытие подъяруса погруженных растений, в котором доминирует элодея канадская, об. 3, гр. 6, составляет 30 (15–70)%, в отдельных группировках до 100% при средней высоте 30–40 см. К тростнику и элодее наиболее часто примешиваются хвощ приречный, об. 1 (1–2), VIII, и горец земноводный, об. 2 (1–3), UI, образующий в отдельных фитоценозах разреженный подъ-

ярус растений с плавающими листьями. Для большинства остальных видов растений об. 1, а постоянно не превышает II баллов.

Ассоциация тростника обыкновенного с рдестом пронзеннолистным (*Phragmitetum australis perfoliati-potamogetonosum*) имеет ограниченное распространение в озерах Онежском и Воже на песчаном и илистом грунте на различных глубинах — от 60 до 200 см. Это одна из самых бедных в флористическом отношении группировок, в которой всего 4 вида растений, равномерно распределенных по площади. Это тростник обыкновенный, об. 4 (3–5), рдест пронзеннолистный, об. 2–3, и единично встречающиеся в 20% фитоценозов рдест травяной и шильник водяной (*Subularia aquatica*). Травостой двухъярусный. Проективное покрытие подъяруса гелофитов составляет 50 (30–80)%, подъяруса погруженных растений — 20 (10–40)%.  $K_O = 100\%$ ,  $K_B = 66.7\%$ .

Ассоциация тростника обыкновенного с рдестом блестящим (*Phragmitetum australis lucentis-potamogetonosum*) встречается в оз. Воже, где занимает площадь более 600 га на заиленном песке на глубине 70–80 см. Травостой состоит всего из 2 видов растений — тростника обыкновенного, об. 4 (3–5), образующего надводный подъярус с высотой 250–280 см и сомкнутостью 55 (40–70)%, и рдеста блестящего, об. 2, создающего разреженный погруженный подъярус, проективное покрытие которого 20–30% при высоте 80–100 см.

Ассоциация тростника обыкновенного с рдестом травяным (*Phragmitetum australis graminei-potamogetonosum*) встречается в озерах Ладожском, Онежском и Кубенском преимущественно на песчаном, а также на каменистом и илистом грунтах на глубине 100 (30–180) см. В группировке 14 видов растений, равномерно распределенных по площади. Травостой двухъярусный. Проективное покрытие подъяруса гелофитов 50 (20–80)%, подъяруса погруженных растений — 10–20%. Для всех растений об. 1, за исключением тростника обыкновенного, об. 4 (3–4), X, рдеста травяного, об. 2 (1–3), X, ситяга игольчатого, об. 2 (2–3), IY, и лютика стелющегося, об. 2, II.  $K_{Лд} = 60.0\%$ ,  $K_O = 78.3\%$ ,  $K_K = 78.3\%$ .

Ассоциация тростника обыкновенного с рдестом плавающим (*Phragmitetum australis natantis-potamogetonosum*) имеет небольшое распространение в южной части и в вершинах заливов в шхерной части Ладожского озера на илистом, реже глинистом грунтах на глубине 50 (10–110) см. Травостой, сложенный 21 видом растений, обычно подразделяется на два подъяруса — гелофитов и плейстофитов, высота и проективное покрытие составляют соответственно 230 (190–250) и 60 (50–120) см, 60–70 и 40 (10–60)%. В отдельных фитоценозах развиты погруженные растения, высота которых достигает 40 см, а проективное покрытие — 10%. Постоянными для ассоциации являются три вида макрофитов — тростник обыкновенный, об. 4, хвощ приречный, об. 1, и рдест плавающий, об. 3 (1–4). Большинство остальных видов встречается единично в 30% фитоценозов.

Ассоциация тростника обыкновенного с горцом земноводным (*Phragmitetum australis polygonosum*) встречается в Ладожском, Онежском и Белом озерах на илистом, песчаном и реже глинистом грунтах на глубине 130 (60–210) см. В травостое, сложенном 28 видами растений, хорошо выражены подъярусы гелофитов и плейстофитов, высота и проективное покрытие которых составляют соответственно 280 (230–330) и 160 (80–220) см, 45 (10–60) и 10 (5–40)%. В нескольких фитоценозах хорошо выражен подъярус погруженных растений с проективным покрытием 20% (в отдельных местах до 60%). Для 22 видов растений об. 1, I. Постоянными для группировки являются тростник обыкновенный, об. 3 (3–4), и горец земноводный, об. 2 (1–4).  $K_{Лд} = 56.3\%$ ,  $K_O = 56.3\%$ ,  $K_B = 17.6\%$ .

Ассоциация тростника обыкновенного с телорезом (*Phragmitetum australis stratiotosum*) – редкая группировка, занимающая небольшие площади в вершинах заливов в шхерной части Ладожского озера. За последние годы в связи с антропогенным эвтрофированием Ладожского озера ее площади возрастают. Встречается она на илистом грунте с большим количеством органического материала на глубине 140–160 см. В группировке 11 видов растений, формирующих три подъяруса: надводный – высотой 250 (220–270) см, сомкнутый на 70%, плавающий – высотой 180 (160–190) см, сомкнутый на 60%, и полностью сомкнутый погруженный высотой 60 (40–120) см. В растительном покрове доминируют тростник обыкновенный и телорез алоэвидный, об. 5, а также элодея канадская, об. 4, и пузырчатка обыкновенная, об. 3.

Ассоциация тростника обыкновенного с кубышкой (*Phragmitetum australis nupharosum*) распространена в защищенных от волнения заливах шхерной части Ладожского и Онежского озер, где занимает небольшие площади на илистых (редко песчаных) грунтах на глубине 140 (100–170) см. Травостой, сложенный 9 видами растений, довольно разрежен, распадается на два подъяруса: надводный – высотой 250–290 см, сомкнутый на 40 (25–70)%, и плавающий, имеющий высоту 150–180 см и проективное покрытие 15 (10–20)%. Для всех видов макрофитов об. 1, II, кроме тростника обыкновенного, об. 3 (3–4), X, и кубышки желтой, об. 2 (2–3), X.  $K_{Лд} = 71.4\%$ ,  $K_O = 94.1\%$ .

Ассоциация тростника обыкновенного с ситнягом (*Phragmitetum australis eleocharosum*) – редкая ассоциация, встречающаяся небольшими участками на песчаном грунте на глубине 50 (0–90) см в Онежском и Кубенском озерах. Растительный покров, построенный 15 видами растений, двухъярусный. Проективное покрытие надводных растений 60 (30–70)% при высоте 230 (220–260) см, погруженных – 20–40%. Константы для группировки только тростник обыкновенный, об. 3 (3–4), и ситняг игольчатый (*Eleocharis acicularis*), об. 3 (1–4), обычной примесью к ним является ситняг болотный (*E. palustris*), об. 2 (1–3), УП.  $K_O = 96.6\%$ ,  $K_K = 63.6\%$ .

Ассоциация тростника обыкновенного с хвощом (*Phragmitetum australis equisetosum*) широко распространена в шхерном районе Ладжского озера преимущественно на серых илах на глубине 110 (60–160) см. Растительный покров, образованный 19 видами растений, одноярусный, однако в нескольких фитоценозах подъярус погруженных растений с проективным покрытием до 20% образуют элодея канадская, об. 2 (1–3), VII, и рдест пронзенно-лиственный, об. 1 (1–3), III. Подъярус гелофитов, который слагают тростник обыкновенный, об. 3 (3–4), X, и хвощ приречный, об. 2 (2–3), X, имеет высоту 200 (190–260) см и сомкнут на 45 (30–60)%.

Ассоциация тростника обыкновенного с камышом озерным (*Phragmitetum australis scirposum*) получила значительное распространение в южной части Ладжского и в Онежском озерах, преимущественно на песчаных, а также супесчаных и каменистых грунтах в широком диапазоне глубин – от 5 до 228 см, преимущественно около 130 см. В травяном покрове насчитывается 40 видов растений, однако 36 видов встречаются единично, и постоянство большинства из них равно I баллу. Константны только тростник обыкновенный, об. 4 (2–5), и камыш озерный, об. 2 (1–3), создающие единственный подъярус воздушно-водных растений высотой 280 (250–300) см, сомкнутый на 45 (20–60)%. Наиболее частой примесью к гелофитам является рдест травяной, об. 2 (1–4),  $1У. K_{Лд} = 84.1\%$ ,  $K_O = 69.0\%$ .

Ассоциация тростника обыкновенного с тростянкой (*Phragmitetum australis scolochloosum*) встречается только в Ладжском озере, преимущественно в его южной части, на песчаных грунтах на разной глубине – от 0 до 85 см. Одноярусный травостой высотой 180–220 см образуют 8 видов растений, большинство из которых отмечены единично в 50% фитоценозов. Константными видами являются тростник обыкновенный, об. 4, тростянка овсяничная (*Scolochloa festucacea*), об. 2 (2–3), и частуха подорожниковая (*Alisma plantago aquatica*), об. 1. Проективное покрытие надводного подъяруса колеблется в различных фитоценозах от 55 до 80%.

Ассоциация тростника обыкновенного с осокой черной (*Phragmitetum australis nigrae-caricosum*) имеет ограниченное распространение в Онежском озере. Чаше всего встречается на каменистом, реже – на песчаном грунтах на глубине 40–50 (0–75) см. В травостое насчитывается 13 видов растений, среди которых преобладают тростник обыкновенный, об. 3 (3–4), X, осока черная (*Carex nigra*), об. 3 (1–3), X, и рдест травяной, об. 2 (1–2), встречающийся в 60% фитоценозов, в которых образует разреженный погруженный подъярус (сомкнутость 10%). Проективное покрытие подъяруса надводных растений 60 (30–80)%.

Ассоциация тростника обыкновенного с осокой вздутой (*Phragmitetum australis rostratae-caricosum*) – редкая группировка, встречена в верховьях глубоко врезаемых губ Онежского озера на задернованном грунте на глубине 30–50 см. В трехъярус-

ном травостое 12 видов растений. Проективное покрытие надводных растений 80%, растений с плавающими листьями — 20, погруженных — 40, в отдельных местах до 80% (придонные листья нимфейных, мох *Calliergon giganteum*). Постоянство большинства видов не превышает У баллов, кроме тростника обыкновенного, об. 4, X, и осоки вздутой (*Carex rostrata*), об. 2 (2-3), X.

Ассоциация тростника обыкновенного с осокой пузырчатой (*Phragmitetum australis vesicariae-caricosum*) имеет небольшое распространение в южной части и в заливах шхерного района Ладожского озера на различных, преимущественно песчано-каменистых, грунтах на глубине до 40 см. Двухъярусный травостой богат видами растений (31 вид), однако для большинства из них (27 видов) об. 1, исключение составляют тростник обыкновенный, об. 4, X, осока пузырчатая, об. 2 (2-3), X, и волосовидная (*Carex capillaris*), об. 2, У, а также мытник болотный (*Pedicularis palustris*), об. 2 (1-3). Проективное покрытие надводных растений колеблется от 60 до 90%.

Ассоциация тростника обыкновенного с сабельником (*Phragmitetum australis comarosum*) встречается лишь в Кондопожской губе Онежского озера, где занимает небольшую площадь на дернистом грунте на глубине около 40 см. Двухъярусный травостой сформирован 9 видами растений. В верхнем подъярусе высотой 240-250 см господствует тростник обыкновенный, об. 4, в нижнем высотой 80-100 см — сабельник болотный (*Comarum palustre*), об. 3, гр. 4, осока водяная (*Carex aquatilis*), об. 2, и кизляк кистецветный (*Naumburgia thyrsiflora*), об. 2. Общее покрытие надводных растений около 90%.

Ассоциация тростника обыкновенного с ситником (*Phragmitetum australis juncosum*) встречается на небольшой площади на песчаном грунте на глубине до 30 см у южного побережья Ладожского озера. Растения, 14 видов, образуют двухъярусный травостой: в первом подъярусе господствует тростник, об. 5, во втором — ситник скученный (*Juncus conglomeratus*), об. 3-4. Общее проективное покрытие растений составляет 80%.

Ассоциация тростянки овсяничной с водными растениями (*Scolochloetum festucaceae aqui-herbosum*) распространена во всех районах Ладожского озера, в озерах Белом и Воже, однако площади, занимаемые фитоценозами тростянки, невелики. По строению зарослей ассоциация распадается на две субассоциации: разреженную (subass. *sparsum*) и сомкнутую (subass. *compactum*).

Разреженные фитоценозы, наблюдающиеся на Ладожском озере, характеризуются значительным видовым разнообразием (43 вида) и более сложной структурой. Проективное покрытие надводных растений составляет 50 (20-70)%, растений с плавающими листьями — 10 (+-40)%. Разреженный подъярус погруженных растений развит в небольшом числе фитоценозов. Характерными растениями субассоциации являются эдификатор ассоциации тростянка овсяничная (*Scolochloa festucacea*), об. 4 (3-4), X, а также тростник

обыкновенный, об. 1 (1-2), У, манник большой (*Glyceria maxima*), об. 2 (1-4), У, хвощ приречный, об. 1 (1-2), У, и частуха подорожниковая, об. 1, У. Фитоценозы приурочены к биотопам с илистыми и песчаными грунтами с глубиной 70 (10-160) см.

Сомкнутые фитоценозы тростянки развиты в озерах Белом и Воже на тех же глубинах на илистых грунтах. В одноярусном травостое насчитывается 16 видов растений, проективное покрытие которых составляет 80-90 (до 100)%. Константна только тростянка, об. 5 (4-6), ее средняя высота на всех озерах около 170 см.

$K_E = 61.0\%$ ,  $K_B = 81.5\%$ .

Ассоциация манника большого с водными растениями (*Glycerietum maximae aqui-herbosum*) довольно широко распространена в верхних частях заливов шхерной части Ладожского озера и является редкой группировкой в озерах Белом, Кубенском и Воже. Развивается главным образом на илистых грунтах, редко на заиленном песке на глубине от 10 до 120 см (на Ладоге преимущественно на глубине около 80 см, в остальных озерах - около 40 см). Богатый видами (53) травяной покров трехъярусный: надводный подъярус высотой 180 (130-250) см с проективным покрытием 70 (40-100)% и обычно разреженные (среднее проективное покрытие 10%) подъярусы плавающих (высота от 60 до 120 см) и погруженных растений (высота 30-50 см). Отмечены фитоценозы как с отсутствующими нижними подъярусами, так и с сомкнутым (до 90%) покровом плейстофитов и гидатофитов. Наиболее характерными видами являются манник большой, об. 4 (3-6), Х, и плавающий (*Glyceria fluitans*), об. 2 (1-3), У1, осока острая (*Carex acuta*), об. 2 (1-3), У, горец земноводный, об. 1 (1-3), У11, водокрас, об. 2 (1-5), У1, ряска маленькая, об. 3 (1-4), У11, и трехдольная, об. 1 (1-4), У. Большинство остальных видов растений встречается единично, и постоянство их оценивается I баллом.  $K_{Лд} = 92.0\%$ ,  $K_B = 20.3\%$ ,  $K_K = 29.0\%$ ,  $K_B = 26.2\%$ .

Ассоциация манника большого почти чистая (*Glycerietum maximae subpurum*) имеет очень ограниченное распространение в шхерном районе Ладоги и в оз. Лача на сером иле на глубине от 20 до 110 см. Травостой, сложенный 7 видами растений, одноярусный, высотой 160-250 см, сомкнутый на 70-90%. Кроме манника большого, об. 4-5, Х, и стрелолиста обыкновенного, об. 1, У11, остальные виды растений встречаются единично в небольшом числе фитоценозов.  $K_{Лд} = 83.3\%$ ,  $K_{Лч} = 72.7\%$ .

Ассоциация двукисточника тростниковидного с водными растениями (*Phalaroidetum arundinacei aqui-herbosum*) встречается довольно редко и занимает небольшую площадь в вершинах заливов в шхерной части Ладожского озера на илистых грунтах на глубине до 65 см. Травяной покров, сложенный 33 видами растений, подразделяется на два подъяруса: надводный подъярус высотой 140 (115-170) см имеет проективное покрытие 65 (50-90)%; подъярус растений с плавающими листьями высотой 60 (50-70) см, разреженный (проективное покрытие 15-30%), в некоторых фитоценозах он вообще отсутствует. Наиболее характерными расте-

ниями, помимо эдификатора двукисточника тростниковидного (*Phalaroides arundinacea*), об. 4 (3-4), X, являются манник большой, об. 1 (1-3), VI, осока пузырчатая, об. 2 (1-3), IX, частуха подорожниковая, об. 1, VIII, кизляк кистецветный, об. 1, VIII, горец земноводный, об. 2 (1-3), VIII, калужница болотная (*Caltha palustris*), об. 1 (1-2), X, и незабудка болотная (*Myosotis palustris*), об. 1 (1-2), УП.

Ассоциация двукисточника тростниковидного почти чистая (*Phalaroidetum arundinacei subpurum*) встречается только в оз. Белом в заливе к северу от устья р. Мегры. Площадь группировки около 600 м<sup>2</sup>. Травостой, сложенный 4 видами растений, одноярусный, высотой 130 (80-200) см. Его проективное покрытие 90%. К двукисточнику тростниковидному, об. 5, единично примешиваются хвощ приречный, сусак зонтичный и манник большой.

Ассоциация осоки водной с водными растениями (*Caricetum aquatilis aqui-herbosum*) — очень редкая группировка, занимающая незначительную площадь на илистом грунте на глубине до 30 см в заливах шхерной части Ладожского озера и в оз. Белом. Травяной покров, сложенный 20 видами растений, подразделяется на три подъяруса, из которых подъярусы растений с плавающими листьями и погруженных очень низкие и разреженные — покрытие каждого 10%, а надводный подъярус высотой 120 (70-170) см сомкнут на 80%. Постоянными для группировки видами являются только осока водная (*Carex aquatilis*), об. 4 (3-5), и ряска трехдольная (*Lemna trisulca*), об. 1. Постоянство остальных видов не превышает У баллов, среди них следует отметить двукисточник тростниковидный, об. 2, манник водяной, об. 2 (2-3), водокрас обыкновенный, об. 2, и пузырчатку обыкновенную, об. 2, гр. 3.  $K_{Лд} = 92\%$ ,  $K_O = 40\%$ .

Ассоциация осоки острой с хвощом (*Caricetum acutae equisetosum*) распространена в озерах Кубенском и Ильмень на песчаном и илистом грунтах на глубине от 20 до 60 см. Травостой, сложенный 30 видами растений, трехъярусный. Надводный подъярус высотой 120 (80-140) см сомкнут на 50 (40-90)%. Подъярус растений с плавающими листьями высотой до 60 см выражен слабо. Подъярус погруженных растений высотой до 50 см обычно разреженный — проективное покрытие 20 (+-40)%. Постоянными для группировки являются осока острая (*Carex acuta*), об. 4 (3-5), и хвощ приречный, об. 3 (2-3), к которым наиболее часто примешиваются двукисточник тростниковидный, об. 2 (1-3), VII, горец земноводный, об. 1, УП, и рдест травяной, об. 3 (1-3), VII.  $K_K = 93.0\%$ ,  $K_{И} = 69.6\%$ .

Ассоциация осоки острой с разнотравьем (*Caricetum acutae mixta herbosum*) встречается во всех обследованных озерах, кроме оз. Лача. Фитоценозы, на основании которых дается характеристика ассоциации, большую часть вегетационного сезона находятся в воде, однако их расположение вблизи уреза воды способствует насыщению осочника видами гигрофильного разнотравья. Благодаря этому травостой очень богат видами, которых насчитывается

88. Хорошо выражен лишь надводный подъярус высотой 100–130 (до 180) см, проективное покрытие которого довольно высокое – 80 (40–100)%. Большинство растений встречается единично, а постоянство их не превышает I балла. Исключение составляют осока острая (*Carex acuta*), об. 4 (3–6), X, и пузырчатая (*C. vesicaria*), об. 2 (1–4), Y, поручейник широколистный (*Sium latifolium*), об. 2 (1–3), Y, хвощ приречный, об. 1 (1–3), VI, и горец земноводный, об. 2 (1–3), Y–Y1, который в ряде фитоценозов образует подъярус растений с плавающими листьями с проективным покрытием 30 (до 60)%.  $K_{Лд} = 77.0\%$ ,  $K_O = 66.7\%$ ,  $K_{И} = 30.8\%$ ,  $K_B = 33.4\%$ ,  $K_K = 48.3\%$ ,  $K_B = 24.0\%$ .

Ассоциация осоки черной почти чистая (*Caricetum nigrae subpurum*) встречается только в оз. Белом вблизи устья р. Чалексы, где она занимает площадь около 1300 м<sup>2</sup> на заиленном песке на глубине 30 см. Травостой, сложенный 3 видами, сомкнутый, проективное покрытие 90%. Осока черная (*Carex nigra*) достигает высоты 100 см, об. 5. Стрелолист обыкновенный и ежеголовник прямой (*Sparganium erectum*) встречаются единично.

Ассоциация осоки черной с разнотравьем (*Caricetum nigrae mixta herbosum*) встречается вблизи уреза воды на глубине до 60 см на различных грунтах в Онежском и Кубенском озерах. Травостой, сложенный 55 видами растений, одноярусный с проективным покрытием 80 (40–100)%. Во всех фитоценозах встречается только осока черная, об. 4 (3–5), к ней наиболее часто примешиваются тростник обыкновенный, об. 2 (1–2), Y, двукисточник тростниковидный, об. 1 (1–2), Y, хвощ приречный, об. 2 (1–4), IY–Y, незабудка болотная (*Myosotis palustris*), об. 1 (1–3), VI, дербенник иволистный (*Lythrum salicaria*), об. 2 (1–3), Y. Постоянство и обилие большинства остальных видов, отмеченных в травостое, низкие.  $K_O = 95.2\%$ ,  $K_K = 55.3\%$ .

Ассоциация осоки пузырчатой с водными растениями (*Caricetum vesicariae aqui-herbosum*) встречается на небольшой глубине (до 50 см) на различных грунтах в заливах Ладожского и Онежского озер, где занимает небольшую площадь. Травостой, сложенный 37 видами растений, одноярусный, проективное покрытие 90 (80–100)%. Кроме эдификатора – осоки пузырчатой, об. 4 (3–5), X, для группировки типичны тростник обыкновенный, двукисточник тростниковидный, сабельник болотный и кизляк кистецветный, об. 1 (1–2), IX–X. Для большинства остальных видов об. 1, III.  $K_{Лд} = 80.6\%$ ,  $K_O = 82.5\%$ .

Ассоциация осоки вздутой с разнотравьем (*Caricetum rostratae mixta herbosum*) встречается в верхних частях заливов в Онежском и, редко, в Ладожском озерах на задерненном грунте и коричневом иле на глубине до 70 см. В одноярусном травостое высотой 80–120 см 34 вида растений. Проективное покрытие составляет 80 (60–90)%. Для группировки постоянны осока вздутая, (*Carex rostrata*), об. 4 (4–5), хвощ приречный, об. 1 (1–2), и кизляк кистецветный, об. 1. В 50% фитоценозов отмечены двукисточник тростниковидный, об. 1 (1–3), осока шер-



## Ассоциации макрофитов и их распространение в больших озерах Северо-Запада СССР

Ассоциация	Ладожское	Онежское	Ильмень	Белое	Кубенское	Воже	Лача	Псковско- Чудское
Charetum asperae aqui-herbosum	-	-	-	-	-	-	++	-
Charetum fragilis aqui-herbosum	-	-	-	-	-	+	-	-
Nitelletum macronatae aqui-herbosum	-	-	-	-	-	+	-	-
Ceratophylletum demersi myriophyllosum	+	-	-	-	-	-	-	-
Elodeetum canadensis aqui-herbosum	+++	+	-	-	-	-	-	-
Elodeetum canadensis subpurum	+	-	-	-	-	-	+	x
Myriophylletum alterniflori aqui-herbosum	-	+	-	-	-	-	+	-
Myriophylletum spicati aqui-herbosum	++	+	-	-	-	++++	++++	-
Myriophylletum spicati hippurosom	-	-	-	-	-	+	-	-
Myriophylletum spicati charosom	+	-	-	-	-	-	-	-
Batrachietum aquatilis aqui-herbosum	-	+	-	-	-	-	-	-
Batrachietum eradicati aqui-herbosum	-	+	-	-	-	-	-	-
Batrachietum circinati subpurum	-	+	-	-	-	-	-	x
Batrachietum peltati subpurum	++	++	-	-	-	-	-	-
Potamogetonnetum pusilli aqui-herbosum	-	-	-	+	-	+	-	-
Potamogetonnetum pusilli myriophyllosum	-	-	-	-	-	-	+	-
Potamogetonnetum pectinati aqui-herbosum	-	-	+	-	-	-	-	-
Potamogetonnetum pectinati charosom	-	-	-	-	-	-	+	x
Potamogetonnetum compressi sparganiosum	-	+	-	-	-	-	-	-
Potamogetonnetum compressi elodeosum	+	-	-	-	-	-	-	-
Potamogetonnetum lucentis aqui-herbosum	-	+	+	++	-	-	-	-
Potamogetonnetum lucentis subpurum subass. sparsum	-	+	-	-	++++	+++	-	-
Potamogetonnetum lucentis subpurum subass. compactum	-	-	+++	++	-	+++	+	-
Potamogetonnetum praelongi aqui-herbosum	+	-	-	-	-	-	-	-
Potamogetonnetum praelongi subpurum	+	-	-	-	-	-	-	-
Potamogetonnetum perfoliati aqui-herbosum	++++	+++	-	+++	++++	-	+++	x
Potamogetonnetum perfoliati batrachiosum	+++	-	-	-	-	-	-	-
Potamogetonnetum perfoliati subpurum subass. sparsum	++	++++	++++	+++	-	+++	++++	-
Potamogetonnetum perfoliati subpurum subass. compactum	+++	-	++++	+++	++++	+++	++++	x
Potamogetonnetum perfoliati lemnosum	-	-	-	-	-	-	+	-
Potamogetonnetum graminei aqui-herbosum	++	+	-	++	-	-	-	-
Potamogetonnetum graminei subpurum	-	-	+	-	+++	-	-	x
Potamogetonnetum graminei acicularis-eleocharosum	-	-	-	-	-	-	+	-
Potamogetonnetum natantis aqui-herbosum	+++	++	-	+	-	+	-	x
Potamogetonnetum natantis subpurum	-	+	-	-	-	-	-	-
Polygonetum amphibii aqui-herbosum	++	++	+++	+++	-	-	+	x
Polygonetum amphibii subpurum	-	-	++	+++	++++	+	-	-
Polygonetum amphibii myriophyllosum	-	+	-	-	-	-	-	-
Polygonetum amphibii perfoliati-potamogetonosum	+	-	-	-	+++	-	-	-
Polygonetum amphibii lucentis-potamogetonosum	-	-	-	+	+	-	-	-
Polygonetum amphibii graminei-potamogetonosum	+	+	-	-	++++	-	-	-
Polygonetum amphibii natantis-potamogetonosum	+	+	-	-	-	-	-	-

Ассоциация	Ладожское	Онежское	Ильмень	Белое	Кубенское	Воже	Лача	Псковско-Чудское
<i>Polygonetum amphibii nupharosum</i>	+	+	-	-	-	-	-	-
<i>Stratiotetum aloidei aqui-herbosum</i>	+	-	+	-	-	-	-	x
<i>Stratiotetum aloidei nymphaeosum</i>	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Nymphaeetum candidae aqui-herbosum</i>	++	++	-	-	-	+	-	x
<i>Nymphaeetum candidae stratiotosum</i>	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Nymphaeetum tetragonae aqui-herbosum</i>	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Nupharetum lutei aqui-herbosum</i>	+++	+++	-	-	+	++	++	-
<i>Nupharetum lutei natantis-potamogetonosum</i>	+	+	-	-	-	-	-	-
<i>Nupharetum pumili aqui-herbosum</i>	+	+	-	-	-	-	-	-
<i>Sparganietum graminei aqui-herbosum</i>	-	++	-	-	-	-	-	-
<i>Sparganietum angustifolii aqui-herbosum</i>	++	+	-	-	-	-	-	-
<i>Sparganietum emersi aqui-herbosum</i>	++	++	++	++	-	+	++	-
<i>Sparganietum minimi elodeosum</i>	+	+	-	-	-	-	-	-
<i>Sparganietum erecti aqui-herbosum</i>	-	-	+	++	+++	-	-	-
<i>Sparganietum erecti potamogetonosum</i>	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Sagittarietum natantis sparganiosum</i>	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Sagittarietum sagittifoliae aqui-herbosum</i>	++	+	++	-	+++	-	+	-
<i>Scirpetum lacustris aqui-herbosum</i>	++++	+++	++++	-	++	-	++	x
<i>Scirpetum lacustris subpurum</i>	++++	-	+++	++	-	++	++	-

<i>Scirpetum lacustris naumburgiosum</i>	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Scirpetum lacustris nymphaeosum</i>	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Scirpetum lacustris nupharosum</i>	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Scirpetum lacustris natantis-potamogetonosum</i>	-	+	-	-	-	+	-	-
<i>Scirpetum lacustris graminei-potamogetonosum</i>	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Scirpetum lacustris stratiotosum</i>	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Scirpetum lacustris myriophyllosum</i>	-	-	-	-	-	+	+	-
<i>Scirpetum lacustris charosum</i>	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Typhaetum angustifoliae aqui-herbosum</i>	-	+	-	+	-	+	-	-
<i>Typhaetum angustifoliae lemnosum</i>	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Typhaetum latifoliae aqui-herbosum</i>	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Typhaetum latifoliae lemnosum</i>	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Equisetetum fluviatilis aqui-herbosum</i>	++++	++++	+	++	+	-	+	x
<i>Equisetetum fluviatilis nymphaeosum</i>	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Equisetetum fluviatilis nupharosum</i>	+	++	-	-	-	-	-	x
<i>Equisetetum fluviatilis natantis-potamogetonosum</i>	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Equisetetum fluviatilis graminei-potamogetonosum</i>	+	+	-	-	-	-	-	-
<i>Equisetetum fluviatilis perfoliati-potamogetonosum</i>	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Equisetetum fluviatilis elodeosum</i>	++	-	-	-	-	-	-	-
<i>Equisetetum fluviatilis acicularis-eleocharosum</i>	-	+	-	-	-	+	-	-
<i>Equisetetum fluviatilis calliergonosum</i>	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Eleochareto-equisetetum aqui-herbosum</i>	+	-	+	-	-	-	-	-
<i>Eleocharetum palustris aqui-herbosum</i>	+++	+++	++	-	+	-	+	x
<i>Eleocharetum acicularis aqui-herbosum</i>	+	-	-	-	+	-	+	-
<i>Phragmitetum australis aqui-herbosum</i>	++++	++++	-	-	-	-	+++	x
<i>Phragmitetum australis subpurum subass. sparsum</i>	++++	++++	-	-	-	++	-	x
<i>Phragmitetum australis subpurum subass. compactum</i>	++++	+++	-	+++	++	+++	+++	x

Ассоциация	Ладожское	Онежское	Ильмень	Белое	Кубенское	Воже	Лача	Псковско-Чудское
Phragmitetum australis charosum	-	+	-	-	-	-	+	-
Phragmitetum australis lobeliosum	-	+	-	-	-	-	-	-
Phragmitetum australis littorellosum	+	-	-	-	-	-	-	-
Phragmitetum australis elodeosum	++	-	-	-	-	-	-	-
Phragmitetum australis perfoliati-potamogetonosum	-	+	-	-	-	+	-	x
Phragmitetum australis lucentis-potamogetonosum	-	-	-	-	-	++	-	-
Phragmitetum australis graminei-potamogetonosum	+	++	-	-	+	-	-	-
Phragmitetum australis natantis-potamogetonosum	+	-	-	-	-	-	-	-
Phragmitetum australis polygonosum	+	++	-	++	-	-	-	x
Phragmitetum australis stratiotosum	+	-	-	-	-	-	-	-
Phragmitetum australis nupharosum	++	+	-	-	-	-	-	-
Phragmitetum australis eleocharosum	-	+	-	-	+	-	-	x
Phragmitetum australis equisetosum	+++	-	-	-	-	-	-	x
Phragmitetum australis scirposum	+++	+++	-	-	-	-	-	x
Phragmitetum australis scolochloosum	+	-	-	-	-	-	-	-
Phragmitetum australis nigrae-caricosum	-	++	-	-	-	-	-	-
Phragmitetum australis rostratae-caricosum	-	+	-	-	-	-	-	-
Phragmitetum australis vesicariae-caricosum	+	-	-	-	-	-	-	-
Phragmitetum australis comarosum	-	+	-	-	-	-	-	-
Phragmitetum australis juncosum	+	-	-	-	-	-	-	-
Scolochloetum festucaceae aqui-herbosum subass. sparsum	++	-	-	++	-	-	-	-
Scolochloetum festucaceae aqui-herbosum subass. compactum	+	-	-	-	-	+	-	-
Glycerietum maximae aqui-herbosum	++	-	-	+	+	+	-	-
Glycerietum maximae subpurum	+	-	-	-	-	-	+	-
Phalaroidetum arundinaceae aqui-herbosum	++	-	-	-	-	-	-	-
Phalaroidetum arundinaceae subpurum	-	-	-	+	-	-	-	-
Caricetum aquatilis aqui-herbosum	+	-	-	+	-	-	-	-
Caricetum acutae equisetosum	-	-	-	-	+	-	-	-
Caricetum acutae mixta herbosum	++	+	+++	+	++	+	-	-
Caricetum nigrae subpurum	-	-	-	+	-	-	-	-
Caricetum nigrae mixta herbosum	-	+	-	-	+	-	-	-
Caricetum vesicariae aqui-herbosum	++	+	-	-	-	-	-	-
Caricetum rostratae mixta herbosum	+	+	-	-	-	-	-	+
Butometum umbellati aqui-herbosum	-	-	++	+++	+	-	-	x
Butometum umbellati purum	-	-	+	-	-	-	-	-
Alisometum plantago-aquaticae aqui-herbosum	+	+	-	+	-	-	-	x
Rorippetum amphibii aqui-herbosum	-	-	+	-	+++	-	-	-
Всего ассоциаций	66	63	20	27	26	23	27	

П р и м е ч а н и е. Здесь и в табл. 6, 9, 12, 14, 16, 18 и 19 ассоциация: (-) - не отмечена, (+) - встречается редко, (++) - имеет ограниченное распространение, (+++) - широко распространена, (++++) - доминирует в зарастании литорали; x - наличие ассоциации в Псковско-Чудском озере.

шавоплодная (*Carex lasiocarpa*), об. 2 (1-3), и горец земноводный, об. 1 (1-2). Для остальных растений об. 1, а постоянство не превышает III баллов.  $K_{Лд} = 61.2\%$ ,  $K_O = 84.7\%$ .

Ассоциация сусака зонтичного с водными растениями (*Butometum umbellati aqui-herbosum*) широко распространена в озерах Белом и Ильмень и занимает 25 га в Кубенском озере. Растения произрастают на илистом и песчаном грунтах на глубине 50 (40-80) см. В двухъярусном травостое зарегистрировано 20 видов растений. Высота надводного подъяруса составляет 150 (70-160) см, проективное покрытие 40 (30-80)%, а подъяруса растений с плавающими листьями — соответственно 70 (60-100) см и 10 (+20)%. К эдификатору ассоциации сусаку зонтичному, об. 4 (3-5), наиболее часто примешиваются стрелолист стрелолистный, об. 1, V, камыш озерный, об. 1, гр. 2, 1У, горец земноводный, об. 1-2, 1У, и рдест пронзеннолистный, об. 1, У.  $K_{И} = 57.1\%$ ,  $K_B = 78.8\%$ ,  $K_K = 66.7\%$ .

Ассоциация сусака зонтичного чистая (*Butometum umbellati purum*) занимает небольшую площадь на песчаных грунтах на глубине 25-60 см в оз. Ильмень. Надводный подъярус, образованный единственным видом — сусаком зонтичным, об. 4 (3-4), имеет высоту 75-100 см и проективное покрытие 40-60%.

Ассоциация частухи подорожниковой с водными растениями (*Alismetum plantago-aquaticae aqui-herbosum*) занимает небольшую площадь вдоль берегов (до глубины 50 см) на илистых грунтах в верхних частях заливов шхерного района Ладожского озера, в Кондопожской губе Онежского озера и у устья р. Чалексы в оз. Белом. Растительный покров, сложенный 45 видами растений, подразделяется на три подъяруса: надводный высотой 60-80 см с проективным покрытием 75 (50-95)%, подъярус плейстофитов высотой до 60 см, сомкнутый на 20 (10-35)%, и еще более разреженный подъярус погруженных растений с проективным покрытием 10 (5-25)%. Постоянными для группировки являются только частуха подорожниковая (*Alisma plantago-aquatica*), об. 3-4, и двукисточник тростниковидный, об. 1 (1-2). Большая часть растений встречается единично, а их постоянство не превышает II баллов. Однако в отдельных фитоценозах отмечаются вспышки обилия то одного, то другого вида растений. Наиболее частой примесью к частухе являются лисохвост равный (*Alopecurus aequalis*), об. 3 (2-3), VIII, ситняг болотный, об. 1 (1-3), VIII, манник большой, об. 1, VIII, поручейник широколистный, об. 1 (1-2), У1, повойничек обоеполый (*Callitriche hermaphroditica*), об. 2 (1-3), У1. Группировка расширяет свои площади в местах, подверженных антропогенному воздействию.  $K_O = 55.0\%$ ,  $K_B = 61.5\%$ .

Ассоциация жерушника земноводного с водными растениями (*Rorippetum amphibii aqui-herbosum*) распространена на площади 75 га в различных районах Кубенского озера, главным образом в приустьевых частях рек, впадающих в озеро, и в заливе, называемом оз. Токшинское. Небольшую площадь занимает группи-

ровка в оз. Ильмень. Растения (21 вид) произрастают на илистом грунте. Глубина воды в местах развития группировки постоянно понижается в течение вегетационного сезона. Стебли жерушника земноводного (*Rorippa amphibia*) пронизывают водную массу, а их вершины и цветы возвышаются над водой (оз. Кубенское) либо плавают на поверхности (оз. Ильмень). Общее проективное покрытие 80–100%, об. 5 (4–5). Наиболее характерными сопутствующими жерушнику видами являются стрелолист обыкновенный, об. 1 (1–2), X, сусак зонтичный, об. 1 (1–2), VIII, частуха по-дорожниковая, об. 2 (1–2), VIII.  $K_{II} = 40\%$ ,  $K_K = 100\%$ .

---

В Псковско-Чудском озере Г.В. Недоспасовой (1974), кроме описанных, выделено еще 12 ассоциаций: горца с осокой, тростника с ежеголовником, тростника со стрелолистом, камыша с лютиком (шелковником), камыша с горцом, камыша с хвощом, камыша с ситнягом, камыша с манником, камыша со стрелолистом, камыша с сусаком, камыша с аиром, аировая. Последние три ассоциации указывают на эвтрофный характер местообитаний.

В табл. 4 указана частота встречаемости сообществ макрофитов в обследованных нами озерах. Единственной ассоциацией, имеющей широкое распространение во всех озерах, оказалась *Potamogetonum perfoliati subpurum*. Большое распространение во всех озерах, кроме Ильмень и Воже, получила ассоциация *Potamogetonum perfoliati aqui-herbosum*. Во всех озерах, кроме Ильмень, в котором, как указано выше, отсутствует тростник, развита ассоциация *Phragmitetum australis subpurum*. Ряд ассоциаций широко распространен в 2–3 озерах при слабом развитии или отсутствии в других. Так, сообщества *Potamogeton lucens* широко распространены в озерах Кубенском, Воже и Ильмень, но отсутствуют в Ладожском озере. В озерах Ильмень, Белом и особенно Кубенском хорошо развиты сообщества горца земноводного, в Ладожском и Онежском – сообщества хвоща приречного и камыша. Ассоциации *Scirpetum lacustris aqui-herbosum* и *Scirpetum lacustris subpurum* получили значительное распространение в оз. Ильмень. Однако большинство выделенных ассоциаций имеют локальное распространение и встречаются не во всех озерах.

### 3. НЕКОТОРЫЕ ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ БОЛЬШИХ ОЗЕР СЕВЕРО-ЗАПАДА СССР

На Северо-Западе СССР расположено несколько больших озер. Несмотря на сравнительную близость их расположения, они относятся к трем морским бассейнам. Озера Ладожское, Онежское и Ильмень (расположенные в обширном бассейне Ладожского озера) относятся к бассейну Балтийского моря. Озера Кубенское, Воже и Лача находятся в бассейне Белого моря. Оз. Белое принадлежит бассейну Каспийского моря. Ниже будут рассмотрены некоторые физико-географические особенности этих озер, которые имеют значение для развития в них высших водных растений.

#### 3.1. Ладожское озеро

Ладожское озеро является крупнейшим водоемом Европы. Оно занимает площадь  $18\,134\text{ км}^2$ , из которых  $457\text{ км}^2$  приходится на долю островов. Средняя глубина озера равна 51 м, максимальная, около 230 м, отмечена в северо-западной части. Наиболее мелкой является южная часть озера, где средняя глубина равна 13 м. Объем водной массы Ладоги достигает  $908\text{ км}^3$ . Длина материковой береговой линии составляет 1570 км. Коэффициент изрезанности берегов 2.1. Он значительно выше в северной, шхерной части озера (Черняева, 1966).

Ладожское озеро лежит на стыке геологически различных областей – Балтийского кристаллического щита и Русской платформы. Различия в геологическом строении бассейна Ладожского озера отражаются на строении его котловины и берегов. Рельеф дна в северной части озера сложный – глубоководные впадины чередуются с мелководными участками, и, наоборот, в южной части озера рельеф дна ровный. Берега северо-западной и северной частей Ладожского озера сложены кристаллическими породами, высокие и сильно расчлененные. Побережье окаймлено многочисленными островами различной величины, разделенными между собой проливами. Сочетание островов, проливов и глубоко врезаемых в сушу заливов создает своеобразный шхерный район Ладожского озера (Ладожское озеро, 1978),

Западное побережье, к югу от г. Приозерска, – равнинное, оно сложено послеледниковыми отложениями и слабо изрезано. На большом протяжении западный берег образован каменистыми россыпями,

лежащими на плотной серой ледниковой глине, перекрытой тонким слоем песка.

Восточный берег, как и западный, изрезан слабо. Он обрамлен на значительном протяжении песчаными пляжами шириной до 50 м и более.

Побережье южной части озера представляет собой низменную равнину. В прибрежной части озера довольно широко распространены песчаные и каменистые косы и скопления валунов. Южную часть Ладоги составляют три крупных мелководных залива: губы Петрокрепость (средняя глубина 4 м), Волховская (7 м) и Свирская (3 м).

Бассейн Ладожского озера находится в зоне умеренного климата. Формирование климата происходит под воздействием морских воздушных масс атлантического происхождения и континентальных масс умеренных широт с частым вторжением арктического воздуха. Известное влияние на климатические условия района оказывает само озеро (Веселова, Кириллова, 1966).

Термический режим водной массы, в особенности в литоральной зоне, в значительной мере находится под влиянием метеорологических факторов. Термика вод литоральной зоны отличается от термического режима водной массы центральной части озера. Литоральная зона находится в теплоактивной области (Тихомиров, 1959, 1982) — в весеннее время здесь возникает особый вид вертикальной циркуляции вод, захватывающей при 4 °C (температуре максимальной плотности воды) всю ее толщу от поверхности до дна (термический бар). Фронт термического бара отделяет теплоактивную область, в которой температура быстро возрастает, от холодной центральной акватории озера. Поэтому в литоральной области значительно раньше, чем в основной акватории озера, активизируются биологические процессы. Осенью наблюдается обратная картина.

В Ладожском озере выделяются семь типов донных отложений (рис. 6): 1) глыбы, 2) валуны, 3) галька и гравий, 4) песок разной крупности, 5) крупноалевритовый ил, 6) мелкоалевритовый ил, 7) глины (Семенович, 1966).

Глыбы характерны для прибрежий северной части озера, сложенных кристаллическими породами. Глыбы круто уходят под поверхность воды и не пригодны для жизни высших водных растений.

Валуны широко распространены в прибрежной части озера. Обычно они чередуются с песчаными грунтами. Скопления валунов в южной половине озера встречаются не только у берегов, но также образуют банки и гряды на значительном удалении от уреза воды. Такие образования широко распространены вдоль западного берега и на всей площади южного мелководья. Валунами покрыты отдельные участки дна вдоль юго-восточного берега в местах размыва морены.

Галька и гравий встречаются в виде отдельных скоплений в губах южной части Ладоги и вдоль западного и восточного берегов, перемежаясь с песчаными грунтами и мелкими валунами. В районе Валаамского архипелага и Баевых островов гравий и галька покрывают подстилающие их глины и глинистые илы.

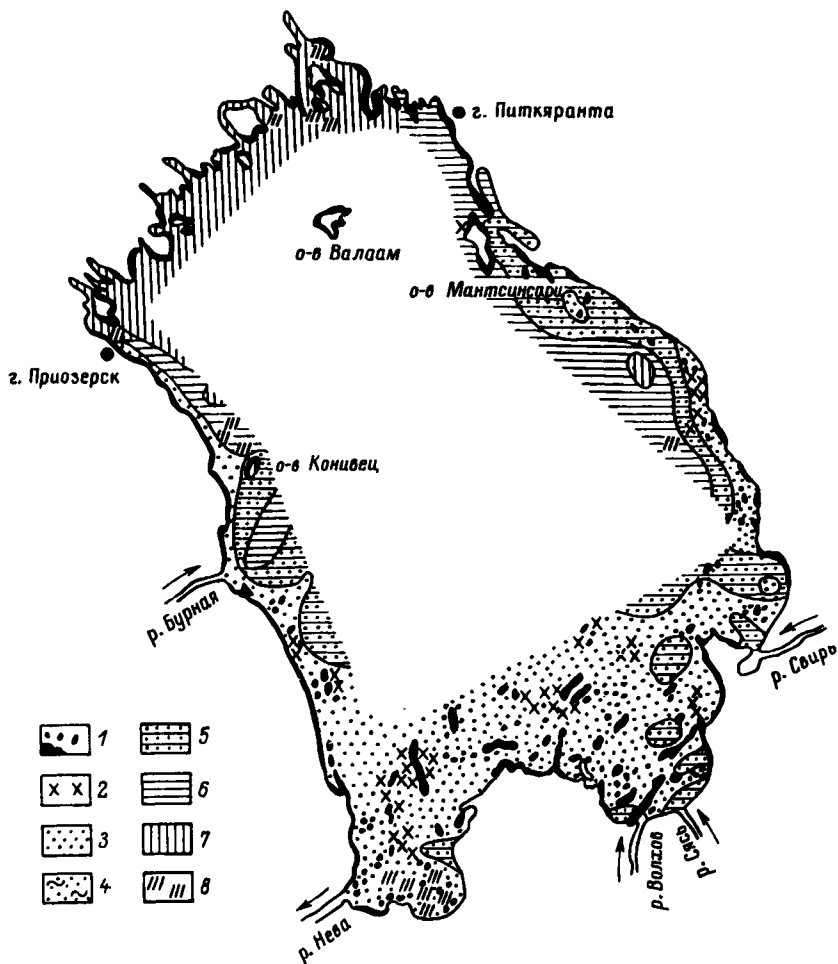


Рис. 6. Схема распределения донных отложений Ладожского озера (по: Семенович, 1966).

1 — глыбы, валуны, камни; 2 — галька, гравий; 3 — песок; 4 — песок заиленный; 5 — крупноалевритовый ил; 6 — мелкоалевритовый ил; 7 — глинистый ил; 8 — выходы глин.

Пески разной крупности покрывают всю площадь южного мелководья и протягиваются полосой вдоль западного и восточного берегов. Неоднородны по составу пески в губе Петрокрепость и на участке между губами Петрокрепость и Волховской. В самой Волховской губе наряду с песчано-алевритовыми отложениями широко распространены пески разной крупности, часто с примесью гравия. В Свирской губе преобладают песчано-алевритовые отложения.



Крупно- и мелкоалевритовые илы занимают переходную зону от мелководных участков к глубоководной области и имеют ограниченное распространение.

Донные отложения Ладожского озера бедны органическим веществом. Средние величины содержания гумуса и органического углерода составляют в песках соответственно 0,56 и 0,33%, в крупноалевритовом иле — 0,95 и 0,55, в мелкоалевритовом иле — 3,37 и 1,96%. Количество органического углерода в донных отложениях возрастает от южных мелководий к глубоководной части озера.

Таким образом, по составу донных отложений в литоральной зоне Ладожское озеро неблагоприятно для развития макрофитов, для которых приемлемые условия существования создаются в мелководных изолированных заливах шхерной части Ладожского озера и под защитой каменных гряд и банок, ослабляющих динамическое воздействие водных масс в южной части озера.

Воды Ладожского озера по ионному составу относятся к гидрокарбонатному классу кальциевой группы и имеют индекс  $C_{11}^{Ca}$ . Озеро характеризуется большой однородностью состава и минерализации воды, средняя величина которой 62 мг/л (с колебаниями от 58 до 65 мг/л). Концентрация растворенного кислорода в литоральной зоне открытой части в течение всего года близка к полному насыщению, и лишь в южных губах и мелководных изолированных заливах шхерного района в летний период при интенсивном протекании окислительно-восстановительных процессов периодически происходит снижение относительного содержания кислорода до 80–90%.

Реки являются основными поставщиками соединений фосфора в озеро. С водами притоков и атмосферными осадками в озеро поступает 6830 т фосфора, 57% этого количества поставляют р. Волхов. Причинами высокого содержания фосфора в водах р. Волхов являются как особенности литологического состава пород на его водосборе, так и то, что в этой части Ладожского бассейна расположены наиболее развитые в хозяйственном отношении районы (Расплетина, Гусаков, 1982).

В весенний период 40–60% от общего фосфора составляет минеральный, летом в трофогенном слое вследствие ассимиляционной деятельности фитопланктона почти повсеместно доля минерального фосфора снижается до 8–18%. Только в Волховской губе за счет постоянного притока речных вод, обогащенных минеральным фосфором, сезонный ход в соотношении минерального и органического фосфора практически не выражен.

Вторым важным компонентом, определяющим биологическую жизнь в озере, являются соединения азота.

Ладожское озеро всегда в достаточной степени обеспечено соединениями минерального азота, главным образом в форме нитратов, которых в открытом озере содержится от 0,02 до 0,35 мг N/л, а в Волховской губе до 0,50 мг N/л. Среднегодовое содержание нитратного азота равно 0,25 мг N/л. В Ладожском озере постоянно присутствует аммонийный азот (0,01–0,30 мг N/л). Среднее содержание общего азота в Ладожском озере равняется

0.6 мг/л, с пределами колебаний в открытой части озера от 0.4 до 0.9 мг/л, в Волховской губе верхняя граница возрастает до 1.4 мг/л весной и до 1.5–2.0 мг/л зимой.

За последние 15–20 лет происходит рост содержания фосфора и азота в воде озера. Средняя концентрация минерального фосфора по сравнению с 1959–1962 гг. в центральном и северном районах возросла в 4–5 раз, а в южном и восточном – в 3 раза. Примерно на 50% возросло количество нитратов.

Органического углерода в воде озера содержится от 7.6 до 9.6 мг/л, а в Волховской губе его концентрация достигает 10.0–18.8 мг/л. Содержание растворенного кремния летом возрастает до 0.10–0.20 мг/л, а зимой оно не превышает 0.5 мг/л.

Цветность воды находится в пределах 25–40 град. В прибрежных районах она несколько выше (до 50 град), а в Волховской губе может временами достигать 140 град по  $Pl-Co$  шкале.

Перманганатная окисляемость в открытой части озера составляет в среднем 8 (7–10) мг О/л, биохроматная – 23 (18–36) мг О/л. В Волховской губе вследствие поступления большого количества аллохтонного органического вещества с речным стоком верхние пределы перманганатной и бихроматной окисляемости возрастают соответственно до 22 и 35–50 мг О/л.

### 3.2. Онежское озеро

Онежское озеро вытянуто с северо-северо-запада на юго-юго-восток и занимает площадь 9943.3 км<sup>2</sup>, площадь зеркала – 9692.6 км<sup>2</sup>. Средняя глубина равна 30.1 м, максимальная – 100 м (120 м по: Семенович, 1973; Кириллова, 1975). Объем водной массы 291.8 км<sup>3</sup>. Площадь литоральной зоны в пределах 10-метровой изобаты составляет 1840 км<sup>2</sup>, а в пределах 5-метровой изобаты, где сосредоточена основная масса сообществ макрофитов, – 926 км<sup>2</sup>, или 9.6% от общей площади поверхности озера, что составляет немногим более 2.3 км<sup>3</sup> водной массы, или 0.8% от общего объема (Черняева, 1973).

Котловина Онежского озера представляет собой ледниковую тектоническую впадину. Она расположена на стыке двух крупных геологических структур – Балтийского кристаллического щита и Русской платформы, что отразилось на характере береговой линии северной и южной половины озера. Северная часть озера, находящаяся в пределах Балтийского щита, более изрезана и состоит из ряда больших губ и заливов с хорошо развитой береговой линией. Наибольшей расчлененностью характеризуется Заонежский полуостров, в который вдаются длинные губы, а у берегов концентрируются многочисленные острова и их архипелаги (Бискэ, 1959; Бискэ и др., 1968, 1971).

Очертания берегов основной акватории Онежского озера, находящейся в пределах Русской платформы, спокойны и плавны. Из 1810 км общей длины материковой береговой линии на открытый

плес приходится 580 км. Степень извилистости по показателю  $K = \frac{n}{l}$  (где  $n$  – число извилин,  $l$  – длина линии) составляет 0.12. Степень извилистости северной части озера 0.41, а длина материковой береговой линии 1230 км. Длина береговой линии островов равна 190 км (Черняева, 1973). Последняя величина сильно занижена, так как не учтены острова, расположенные в Повенечском и Заонежском заливах, в Лижемской, Уницкой и Кондопожской губах, побережья которых имеют значение для развития макрофитов в озере.

Годовой уровенный режим Онежского озера характеризуется плавным ходом, наличием одного максимума (в июле) и одного минимума (в апреле). Разность между средними многолетними значениями максимального и минимального уровня составляет 50–55 см при абсолютной амплитуде 1.8–1.9 м.

Скорости течений в литоральной зоне за вегетационный период неодинаковы. Весной они незначительны, не превышают 3 см/с, но в силу устойчивости играют основную роль в водообмене заливов с озером и в распространении стока рек.

В конце июня, вследствие прогрева воды в литоральной зоне, возникают значительные горизонтальные градиенты температуры, а в результате этого увеличиваются и скорости течений. Наибольшие скорости течения (до 12–17 см/с) наблюдаются у восточного берега. Такая плотностная циркуляция циклонального характера, захватывающая литоральную зону озера, сохраняется до начала августа.

В августе большое влияние на перемещение водных масс в прибрежной части озера оказывает ветер. Так как он в это время года имеет неустановившийся характер, то и течения отличаются непостоянством, максимальные скорости достигают 24 см/с. Они приурочены главным образом к юго-восточной и восточной частям озера и направлены на север и северо-запад (Охлопкова, 1972; Изотова и др., 1975).

Термический режим водной массы в литоральной зоне Онежского озера подчиняется тем же закономерностям, что и в Ладожском озере (Изотова и др., 1975; Тихомиров, 1982). Температуру более 10 °С водная масса литоральной зоны у берегов основного плеса и Петрозаводской губы имеет в среднем в течение 100 сут, в других районах озера – около 110 сут. В среднем устойчивый переход температуры воды через 10 °С происходит в прибрежьях различных районов озера между 5 и 13 июня.

Донным отложениям всего Онежского озера посвящена монография Н.И. Семеновича (1973). Специальные исследования донных отложений литоральной зоны, имеющих наибольшее значение для произрастания высших водных растений, провела А.А. Курочкина (1975). Ею различаются следующие типы осадков: 1) глыбы, 2) валуны, 3) галька, 4) гравий, 5) пески разной крупности, 5) крупноалевритовый ил, 6) мелкоалевритовый ил, 7) глины, т.е. такие же типы, как и обнаруженные в Ладожском озере Н.И. Семеновичем (1966). В зависимости от характера донных отложений

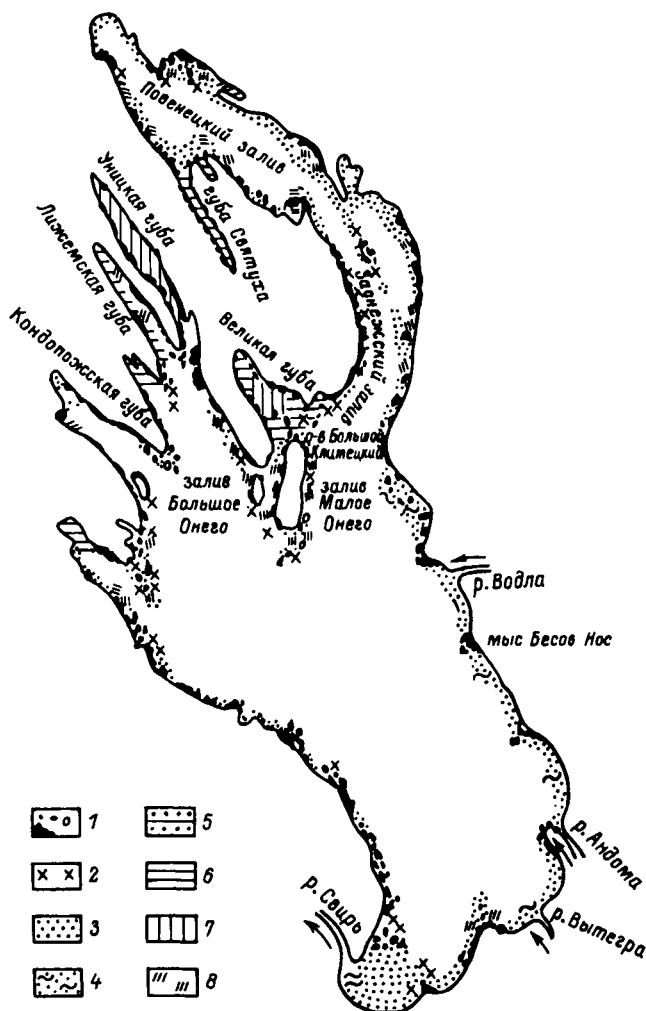


Рис. 7. Схема распределения донных отложений в литоральной зоне Онежского озера (по: Курочкина, 1975).

Условные обозначения те же, что и на рис. 6.

в пределах 10-метровой изобаты выделяются пять основных типов литорали – скалисто-глыбовая, каменная (валунно-галечно-гравийная), песчаная, илистая и глинистая (Распопов, 1975).

Скалисто-глыбовая литораль тяготеет к берегам, сложенным коренными породами, и представлена узкой полосой глыб и обломков скал, которые с глубиной сменяются каменистым материалом и несортированным песком, а в заливах – илами. На ее долю приходится

Площадь литорали (км<sup>2</sup>) различных типов (в пределах 10-метровой изобаты) в Онежском озере (по: Курочкина, 1975)

Район	Скалисто-глинистая	Каменистая	Песчаная	Илистая	Глинистая
Открытая часть озера с заливом Большое Онего	26	256	403	10	5
Заливы Малое Онего и Заонежский	83	200	85	5	89
Все губы (включая Повенецкий залив)	105	204	116	230	24
Всего	214	660	604	245	118
В % от площади озера	12	36	33	13	6

12% всей площади литоральной зоны. Наибольшее распространение эта литораль получила в заливах северной части озера.

Каменистая литораль является самой распространенной в прибрежной зоне (36%) и встречается преимущественно в районах, сложенных моренным материалом. Вдоль западного берега основной акватории на каменистую литораль приходится более 80% площади. По южному берегу она встречается у Петропавловского и Андомского мысов. Вдоль восточного берега каменистая литораль у мысов чередуется с большими участками песчаной литорали. В северных заливах и губах значительную площадь на побережьях занимают каменистые донные отложения (рис. 7).

Песчаная литораль тоже имеет очень широкое распространение (33%) и наиболее характерна для юго-восточного и восточного побережий озера. В северо-западных губах песчаные грунты занимают всего около 3% площади дна литоральной зоны.

В заливах и губах северной части Онежского озера в пределах литоральной зоны довольно широко распространены илистые отложения (13% общей площади литорали озера), основные площади которых сосредоточены в Великой губе и кижских шхерах (где в центральных частях накапливаются творожистые глинистые илы, которые по направлению к берегам сменяются мелко- и крупноалевритовыми илами), а также в Уницкой и Лижемской губах.

Вдоль западного и восточного берегов заливов Заонежского и Малого Онего местами обнажаются гомогенные и ленточные глины (табл. 5),

В пределах 5-метровой изобаты, где сосредоточены почти все заросли макрофитов, соотношение различных типов литорали несколько иное: уменьшается роль илистой и глинистой литорали и, наоборот, возрастают относительные площади песчаной и каменистой литорали.

Так же как и в Ладожском озере, донные отложения большей части литоральной зоны неблагоприятны для развития высших водных растений, однако в небольших бухтах, врезанных в берега крупных заливов, ослаблено волновое воздействие и скапливается мелкозернистый материал. В этих бухтах развиваются различные растительные сообщества, в том числе и сообщества растений с плавающими листьями, наиболее требовательные к условиям среды. Онежское озеро является наименее минерализованным из всех больших озер Северо-Запада СССР — сумма ионов в воде озера составляет всего 34 мг/л. По гидрохимическим показателям в озере можно выделить два типа литоральной зоны, различающихся между собой по степени водообмена с пелагиалью и по влиянию биотических и абiotических факторов на состав воды: литоральная зона хорошего водообмена и литоральная зона замедленного водообмена (Шерман, 1975).

Для литоральной зоны первого типа характерно малое влияние биотических факторов на состав воды и близость последней к воде пелагической зоны. Содержание кислорода здесь в период прогрева даже в придонных слоях не ниже 90–95% насыщения, концентрация  $\text{CO}_2$  не превышает 2.0 мг/л. В литоральной зоне второго типа, которая распространена преимущественно в небольших мелководных заливах и губах озера, понижено содержание растворенного кислорода и значительно повышена концентрация  $\text{CO}_2$ , местами достигающая до 13.7 мг/л в поверхностном слое воды.

Содержание минерального фосфора обусловлено в первую очередь степенью влияния речного стока на формирование химического состава воды того или иного участка литоральной зоны. Участки, близкие к устьям рек, содержат от 0.6 до 6.1 мкг P/л, а вне зоны влияния речного стока — от аналитического нуля до 1.2 мкг P/л. На участках литоральной зоны замедленного водообмена содержание минерального фосфора иногда возрастает до 5.9 мкг/л.

Содержание азота нитратов очень низкое и в большинстве случаев приближается к аналитическому нулю (0.0–0.15 мг N/л).

Цветность воды находится в пределах 16–32 град, а вблизи устьев рек в некоторых случаях может повышаться до 100 град.

### 3.3. О з е р о И л ь м е н ь

Оз. Ильмень расположено в бассейне Ладожского озера на юго-западной окраине Новгородской области на территории обширной Приильменской низины.

Геологические и геоморфологические особенности побережья оз. Ильмень в основном обусловили характер его берегов. Наиболее высоким является юго-западный берег, образованный выходами девонских пород, — это так называемый ильменский глинт. Южный и восточный берега — низменные, заболоченные, образованные дельтами рек Мсты, Полы, Ловати. Древней дельтой является северо-западное побережье озера, представленное серией гряд, разделенных широкими заболоченными долинами.

Озеро имеет блюдцеобразную форму котловины, более пологую в западной половине озера. Площадь водной поверхности —  $1180 \text{ км}^2$ , объем водной массы —  $3.53 \text{ км}^3$  (при средней отметке уровня  $18.4 \text{ м}$ ). При среднем многолетнем уровне средняя глубина оз. Ильмень равняется  $3 \text{ м}$ , а максимальная — около  $5 \text{ м}$ . Области с глубинами от  $0$  до  $2 \text{ м}$  и от  $2$  до  $4 \text{ м}$  занимают каждая по  $38\%$  площади озера. Часть котловины с глубиной более  $4 \text{ м}$  составляет около  $24\%$ . Характерной особенностью оз. Ильмень является большая изменчивость его размеров, связанная с широкой амплитудой колебания уровня воды в нем, равной  $6.9 \text{ м}$ .

Оз. Ильмень относится к водоемам, характеризующимся высокой термической активностью. Наиболее интенсивный прогрев водной массы наблюдается во второй половине июня и в июле, когда средняя температура всех слоев воды колеблется у отметки  $20^\circ \text{C}$ .

Современное дно озера выстлано  $9\text{--}10\text{-метров}$ ой толщей ила с незначительным содержанием органического вещества. Прибрежная полоса состоит из песчаных отложений, наиболее обширных в устьях рек. По мнению И.В. Баранова (1962), низкое содержание органического вещества в грунтах оз. Ильмень связано с высокой проточностью озера и интенсивными окислительными процессами, обусловленными ветровым перемешиванием водоема. Минерализация и ионный состав воды озера определяются составом воды основных притоков. По соотношению основных компонентов солевого состава оз. Ильмень относится к водоемам карбонатно-кальциевого типа со средней минерализацией  $125 \text{ мг/л}$ . Сведения о биогенных элементах отрывочны. Среднее содержание минерального фосфора —  $0.02 \text{ мг/л}$ , азота —  $0.3 \text{ мг/л}$ . В весенне-летний период минеральный фосфор часто потребляется полностью за счет продукционных процессов в озере.

### 3.4. Озеро Белое

Оз. Белое в настоящее время является озерной частью Шекснинского водохранилища, возникшего в 1963 г. в результате строительства плотины на р. Шексне. В 1964 г. уровень водохранилища достиг проектной отметки и превысил прежний уровень оз. Белого почти на  $2 \text{ м}$ . Площадь озерной части Шекснинского водохранилища (оз. Белого) равна  $1284 \text{ км}^2$ , объем  $5.25 \text{ км}^3$ , средняя глубина —  $4.1 \text{ м}$ . Повышение уровня привело к затоплению  $160 \text{ км}^2$  прибрежных территорий и переработке берегов. Озеро, ранее имевшее извилистую береговую линию, в настоящее время приобрело овальную форму с низкими заболоченными берегами (Веселова, Дружинин, 1981). Такая форма озера, преобладание песчаных донных отложений в прибрежной зоне (о чем сказано ниже) и частые волнения затрудняют развитие высшей водной растительности, площадь которой сократилась в  $10$  раз по сравнению с концом  $50\text{-х}$  годов. После превращения оз. Белого в водохранилище сократилась до  $40 \text{ см}$  амплитуда колебания уровня воды в вегетационный период (Малинина,

Распопов, 1982). Этот фактор положительно сказывается на жизни макрофитов. Сработка уровня в среднем начинается 9 ноября и продолжается в течение 142 сут, а с начала апреля начинается новое наполнение озера, — на протяжении в среднем 54 сут (Татаринова, 1981). Коэффициент условного водообмена составляет 0,9

Район оз. Белого расположен в области повышенных скоростей ветра. Средняя скорость ветра в вегетационный период составляет 4.1 м/с. Озеро подвержено частым волнениям, которые при ветрах более 5 м/с приводят к тому, что значительная часть илистых осадков временно оказывается во взвешенном состоянии, уменьшая светопропускную способность водной среды. Средняя величина мутности в тихую погоду составляет 10 мг/л, а в штормовую — 25 мг/л. Конечно, величины мутности в различных районах озера несколько отличаются от средних (Румянцев и др., 1981), а в районах распространения водных растений за барьерными зарослями тростника и, в меньшей степени, за полосой отмерших после затопления кустарников и деревьев прозрачность вод примерно в 3.5 раза выше, чем в центральной части озера (Дружинин, 1981).

Пространственное распределение температуры воды в большую часть периода открытой воды характеризуется однородностью и следует за температурой воздуха (Егоров, 1981).

Донные отложения представлены следующими типами: каменистым (валунно-гравийным), песчаным, илистым. Каменистые отложения в виде отдельных валунов и примеси гравия к другим типам отложений занимают ничтожную площадь. Прежде существовавшие каменистые гряды ныне перекрыты мелкозернистым материалом. Песчаные отложения занимают около 11% площади озера и протягиваются узкой полосой почти вдоль всего берега. Основное распространение песков приурочено к юго-восточной части озера, где у истока р. Шексны пески с примесью гравия занимают значительную площадь на глубине до 5 м. Цвет песков в основном серый. Господствующими являются илистые отложения серого и оливково-серого цвета. Они занимают более 88% площади дна и характеризуются низким содержанием органического вещества. Средневзвешенное значение потерь при прокаливании составляет 4.38%. В илах озера содержится очень мало фосфора — от 0.11 до 0.20%  $P_2O_5$  и его накопление не происходит (Курочкина, 1981).

Минерализация воды оз. Белого в среднем составляет 120 мг/л. Вода озера имеет гидрокарбонатно-кальциевый состав. Однако в северо-западной части озера вблизи устья р. Ковжи, где сосредоточены основные заросли макрофитов, общая минерализация воды, особенно в весенний период, ниже по сравнению с основной акваторией за счет поступления менее минерализованных речных вод. Содержание биогенных элементов меняется в течение года. Концентрация минерального фосфора находится в пределах 0–0.04 мг/л и в сильной степени зависит от развития фитопланктона. Содержание общего фосфора в среднем на порядок выше, чем минерального. Особенно сильно возрастает концентрация общего фосфора во время штормов и сразу после них за счет органических соединений фосфо-



ра, поступивших в воду со взмученным при волнении илом. Содержание соединений азота тоже колеблется в течение года в широких пределах. Из минеральных форм постоянно присутствует аммонийный азот, но его концентрация в период массового развития фитопланктона резко снижается. Содержание общего азота тоже изменяется в течение года, но причины этих колебаний трудно объяснимы. В целом соединения азота и фосфора в минеральной и органической формах постоянно присутствуют в воде озера в заметных количествах (Гусаков, Агаркова, 1981).

### 3.5. О з е р о   К у б е н с к о е

Оз. Кубенское относится к типу литоральных озер. Оно достаточно большое – площадь его при среднем многолетнем уровне составляет 400 км<sup>2</sup>, средняя глубина – 2.5 м, максимальная – 4.5 м. Однако благодаря очень неравномерному внутригодовому распределению стока главных притоков озера – рек Кубены и Уфтьюги, характеризующихся высоким половодьем и низкой зимней меженью (Кириллова, 1977), уровенный режим оз. Кубенского имеет четко выраженный сезонный ход с минимумом в марте и максимумом в мае. Максимальный уровень на 3–4 м превышает предпаводковый (рис. 8). Резко меняется и площадь озера, высок коэффициент его условного водообмена – 3.7.

С момента вскрытия и до замерзания озеро подвержено ветровому перемешиванию. Уже при ветре в 3 м/с водная масса озера перемешивается до дна (Воронцов, 1977). Следствием этого является отсутствие термической стратификации. Почти все время водная масса озера имеет одинаковую температуру как по площади, так и по глубине. Различия в температуре воды прибрежных и центральных районов редко превышают 1–2 °С. Температура воды озера обусловлена температурой воздуха в приводном слое (рис. 9), поэтому для водной массы оз. Кубенского характерны довольно частые колебания температуры в течение периода открытой воды (Тихомиров, Егоров, 1974).

Донные отложения оз. Кубенского (рис. 10) подразделяются на валунно-галечные (каменистые), гравийные, песчаные, илистые, глинистые и грубодетритовые (Титенков, 1955; Курочкина, 1977). В прибрежной зоне господствуют песчаные отложения. Они занимают 43% всей площади дна озера. В них вкраплены каменистые и глинистые участки. В дельтовых частях притоков встречены небольшие участки грубодетритовых отложений. Всю центральную часть озера выстилают мелкоалевритовые илы. Главным образом в южной части озера и в заливе у мыса Шелин Нос накапливаются крупноалевритовые илы.

Оз. Кубенское обладает малой гидрохимической инерцией. Минерализация его воды колеблется в пределах от 80 до 438 мг/л. Средняя многолетняя величина минерализации за вегетационный период составляет 160 мг/л. Несмотря на значительные коле-

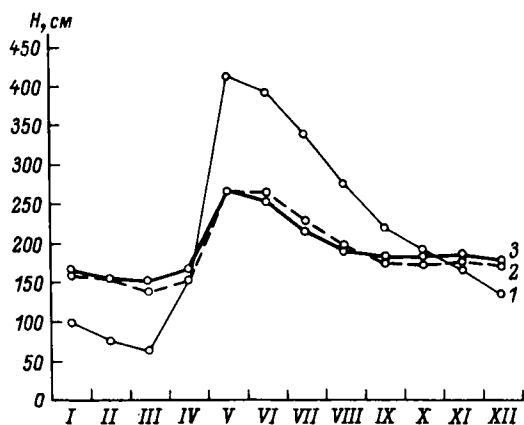
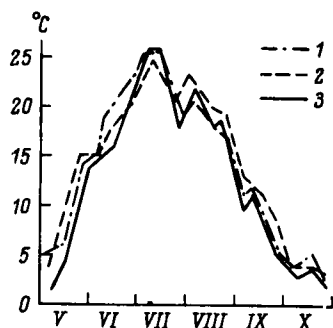


Рис. 8. Ход уровня воды в озерах.

Озера: 1 – Кубенское, 2 – Воже, 3 – Лача. По оси абсцисс – месяцы; по оси ординат – высота над „нулем“ графика.

Рис. 9. Средние месячные температуры поверхности воды.

Озера: 1 – Кубенское, 2 – Воже, 3 – Лача.



бания величины минерализации воды в озере, химический состав ее устойчив – во все сезоны года она относится к гидрокарбонатному классу кальциевой группы. В воде содержится довольно много растворенных органических веществ аллохтонного происхождения, преимущественно в формах, устойчивых к деструкции. Биогенные элементы в виде минеральных компонентов присутствуют в заметных количествах только зимой и в начале весны. С наступлением вегетационного периода концентрация минеральных соединений фосфора и азота приближается к аналитическому нулю (Жехновская, 1977).

### 3.6. О з е р о В о ж е

Оз. Воже мелководное и относится к литоральному типу. Его площадь при среднем многолетнем уровне равна 418 км<sup>2</sup>, средняя глубина – 1.4 м, а максимальная не превышает 5 м. Наибольшие глубины находятся в южной, узкой части озера. Однако площадь ложбины с максимальными глубинами очень небольшая. Внутригодовое колебание уровня в средний по водности год составляет 1.27 м с минимумом в марте и максимумом в мае (см. рис. 8). При изменении уровня воды сильно меняется площадь озера (Веселова, 1979; Татарина, 1979). Коэффициент условного водообмена

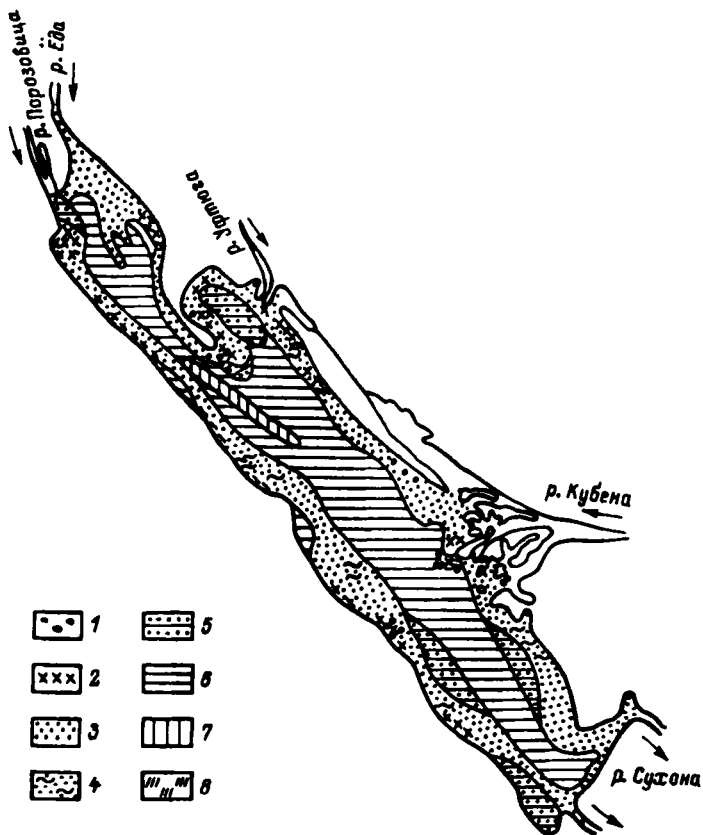


Рис. 10. Схема распределения донных отложений оз. Кубенского (по: Курочкина, 1977).

Условные обозначения те же, что и на рис. 6.

равен 3.5. Изрезанность береговой линии небольшая, наиболее изрезана береговая линия в южной части. В западный берег глубоко вдаются два больших залива, называемых Еломским и Мольским озерами.

Благодаря мелководности, водная масса озера даже при слабых ветрах перемешивается до дна. Воздействие волн на дно в оз. Воже более интенсивное, чем в оз. Кубенском (Воронцов, 1979).

Термический режим оз. Воже аналогичен оз. Кубенскому и также подчиняется колебаниям температуры воздуха в приводном слое (см. рис. 9). В зимний период значительная часть озера промерзает до дна. На 1 апреля площадь водной поверхности подо льдом составляла только 53 км<sup>2</sup> (Егоров, Тихомиров, 1979).

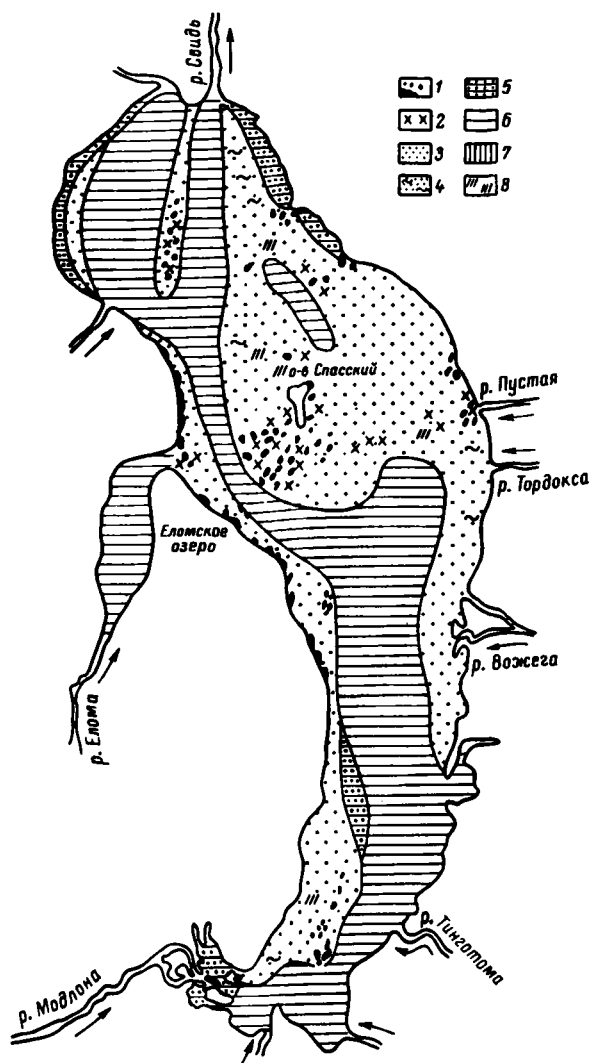


Рис. 11. Схема распределения донных отложений оз. Воже (по: Курочкина, 1979).

Условные обозначения те же, что и на рис. 6.

Донные отложения оз. Воже относятся к следующим типам: ка-  
менистые (валунно-галечно-гравийные), песчаные, илистые и глини-  
стые, причем последние обычно перекрыты тонким слоем песка  
и ила.

Каменистые отложения расположены вдоль западного берега в средней его части, протягиваются к о-ву Спасскому и располагаются вокруг него. Вдоль восточного берега донные отложения этого типа встречаются севернее р. Пустой.

Песчаные отложения тянутся узкой полосой вдоль западного берега, несколько расширяясь севернее устья р. Модлоны, и имеют широкое распространение в восточной и северо-восточной частях. Южная половина озера, а также его северо-западная часть и оба залива заняты илами; они занимают 52% площади дна озера. Господствуют мелкоалевритовые илы, приуроченные главным образом к южной части озера (рис. 11). В северной части озера встречаются бежевые глины (Курочкина, 1979).

Минерализация воды оз. Воже за вегетационный период колеблется от 100 до 150 мг/л, возрастая в зимнюю межень до 280 мг/л. Воды относятся к гидрокарбонатному классу кальциевой группы. Основной особенностью, характерной для состава воды оз. Воже, является повышение доли сульфатов в ионном составе при увеличении ее минерализации за счет возрастания значения подземных вод пермских отложений в питании озера и его притоков (Расплетина, 1979).

### 3.7. Озеро Лача

Оз. Лача, так же как озера Кубенское и Воже, относится к мелководным озерам литорального типа. При среднем многолетнем уровне воды площадь водной поверхности составляет 345 км<sup>2</sup>. Средняя глубина 1.6 м, максимальная (вблизи восточного берега, где с севера на юг протягивается ложбина) – 5 м. Северная часть озера более мелкая по сравнению с южной. Береговая линия имеет плавные очертания. Уровенный режим аналогичен такому оз. Воже (рис. 8). Однако оз. Лача более проточно, чем оз. Воже. При близком объеме водоемов (0.543 и 0.599 км<sup>3</sup>) в оз. Лача поступает почти в 2 раза больше воды. Коэффициент условного водообмена равен 7 (Малинина, 1979; Татаринова, 1979). В период зимней межени площадь озера уменьшается до 293 км<sup>2</sup>, причем значительная часть водоема в это время промерзает до дна (Егоров, Тихомиров, 1979).

Термический режим оз. Лача следует за колебаниями температуры воздуха в приводном слое (см. рис. 9), а интенсивное перемешивание всей водной массы даже при малых ветрах создает однородность в распределении температуры воды как по глубине, так и по площади водоема (Воронцов, 1979; Егоров, Тихомиров, 1979).

Донные отложения оз. Лача представлены в основном мелкоалевритовыми илами, которые занимают 88% площади озера (рис. 12). Песчаные отложения вместе с каменистыми занимают в озере всего 12% и распространены вдоль восточного берега от устья р. Ковжи до истока р. Онеги, выстилая подводный склон и дно желоба, в котором, особенно в северной части, обнажаются участки голубой

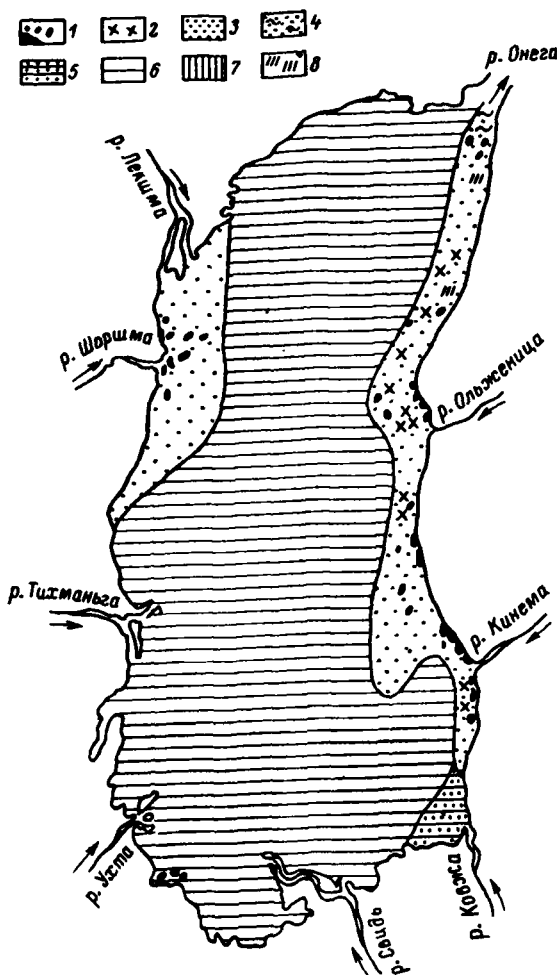


Рис. 12. Схема распределения донных отложений оз. Лача (по: Курочкина, 1979).

Условные обозначения те же, что и на рис. 6.

глины. Вдоль западного берега песчаные отложения с примесью каменисто-валунного материала распространены в районе устьев рек Лекшмы и Шоршмы (северо-запад озера). Органического материала (потери при прокаливании) в илах содержится 26,9%, в песках — 0,8–2,4%. Содержание валового фосфора колеблется от 0,11 до 0,23%, карбонатной уголекислоты — от 0 до 6,4%, карбоната кальция — 7,3–17,3% в илах и 5,2% в песках (Курочкина, 1979).

По химическому составу воды оз. Лача относится к гидрокарбонатному классу кальциевой группы, но отличается повышенным содержанием сульфатов со средней величиной минерализации в вегетационный период около 140 мг/л. В открытой части неоднородность в минерализации воды выражается слабо, а в заросших полуизолированных частях акватории разница в минерализации может быть значительной, особенно в маловодные годы. В озере наблюдается пространственная неоднородность по ионному составу, связанная с отличием в ионном составе воды притоков: западные участки характеризуются несколько повышенным содержанием ионов  $\text{HCO}_3^-$ , а в восточных увеличивается содержание ионов  $\text{SO}_4^-$  (Гусаков, 1979).

#### 4. ГЕОБОТАНИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА БОЛЬШИХ ОЗЕР СЕВЕРО-ЗАПАДА СССР

Большие озера Северо-Запада СССР различны по степени и характеру зарастания высшими водными растениями. Очень слабо зарастают Онежское, Ладожское и Белое озера. В противоположность им сильно заросли озера Лача и Кубенское, а озера Ильмень и Воже занимают промежуточное положение. Особенности зарастания каждого из озер приводятся ниже.

##### 4.1. Л а д о ж с к о е    о з е р о

В зарастании литорали Ладожского озера участвуют сообщества высших водных растений, относящиеся к 65 ассоциациям, эдификаторами которых являются 33 вида цветковых растений и хвощ приречный.

Большая часть эдификаторных видов образует одну, а реже две ассоциации. Их распространение в пределах различных типов литорали представлено в табл. 6. Ведущая роль в зарастании прибрежий Ладожского озера принадлежит тростнику обыкновенному. Он образует 14 ассоциаций (асс.), из которых только две имеют широкое распространение — это асс. *Phragmitetum australis aqui-herbosum* и асс. *Phragmitetum australis subpurum*. Они встречаются на различных типах литорали во всех геоботанических районах озера. Камыш озерный и хвощ приречный строят по четыре ассоциации. Из камышовых сообществ только асс. *Scirpetum lacustris aqui-herbosum* встречаются во всех районах озера, а асс. *Scirpetum lacustris subpurum* получила широкое распространение на различных грунтах только в южной части Ладожского озера. Ассоциации хвоща приречного занимают ограниченную площадь литорали в шхерном районе и в бухтах восточного берега озера. Среди растений с плавающими листьями пять ассоциаций создает горец земноводный, но общая площадь группировок, относящихся к формации *Polygoneta amphibii*, небольшая. Три ассоциации созданы рдестом пронзеннолистным. Они занимают огромную площадь литорали в южной части Ладожского озера и широко распространены в его шхерном районе.

Наибольшее разнообразие ассоциаций встречено на защищенной от волнений илистой литорали, которая занимает сравнительно небольшую площадь в верхних частях заливов в шхерной части. Однако несмотря на обилие ассоциаций, общая площадь зарослей в шхерном районе ограниченная. В зарастании песчаной литорали, благодаря



широкому ее распространению в Ладожском озере, участвуют 38 ассоциаций. На затишной песчаной литорали отмечены сообщества, относящиеся к 35 ассоциациям, а на прибойной – к 21. Благодаря малой площади глинистой литорали на ней встречены 20 ассоциаций: 18 на затишной и только 6 на прибойной. На огромных площадях каменистой литорали отмечено 15 ассоциаций макрофитов. Все они встречаются в затишных местах, а 12 из них отмечены также на прибойных участках. В табл. 6 отсутствует тип скалисто-глыбовой литорали, которая имеет широкое распространение в шхерном районе. Она представляет собой преимущественно отшлифованные ледником гранитные скалы, большей частью довольно круто уходящие под воду. Этот тип литорали лишен сообществ высших водных растений. Большая часть всех зарослей макрофитов развивается на глубинах до 3 м.

#### 4.1.1. Особенности зарастания литорали

В геоботаническом отношении Ладожское озеро подразделяется на три района: шхерный район, к которому относится и Валаамский архипелаг, район открытых берегов (с подразделением на западный и восточный подрайоны) и южный район.

Шхерный район занимает северную часть Ладожского озера и протягивается от мыса Рогатого на западе, что находится в 7.5 км к северу от г. Приозерска, до мыса Ристиниеми на востоке, который расположен немного южнее г. Питкяранта.

Шхерный район представляет собой сложную систему скалистых островов и проливов, окаймляющую сильно изрезанные берега с множеством заливов, которые нередко глубоко вдаются в материк. Преобладают скалисто-глыбовая и каменистая литораль. Другие типы литорали распространены главным образом в вершинах заливов, где и развивается большинство сообществ макрофитов. В шхерном районе выявлена 51 ассоциация высших водных растений, сочетание которых и составляет растительный покров его литоральной зоны.

Скалисто-глыбовая литораль, как отмечалось выше, лишена высшей растительности. Биотопы каменистой литорали неблагоприятны для произрастания макрофитов. Однако между камнями накапливается мелкозернистый материал, который, в зависимости от степени динамического воздействия воды, представлен либо мелким песком, либо песчанистым илом. С глубиной количество мелкозернистого материала, который служит субстратом для укоренения макрофитов, увеличивается. Первые растения появляются в тех местах, где ослабевает разрушительная сила волн. У самого уреза воды поселяются двулистный тростниковидный, некоторые виды осок, главным образом *Sagittaria acuta*, кизляк кистецветный. В воде у берега развиваются тростник обыкновенный и ситняг болотный, на некотором удалении – рдест пронзеннолистный и шелковник шитовидный (*Batrachium peltatum*).

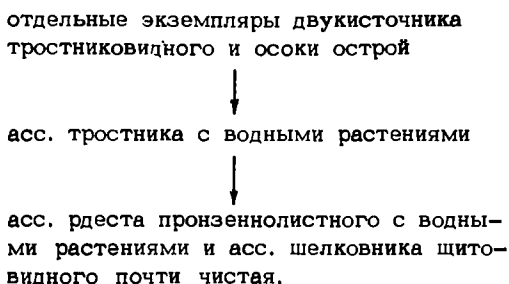
Распределение ассоциаций высших водных растений в пределах различных типов литорали Ладожского озера

Ассоциация	Каменистая		Песчаная		Илистая	Глинистая		Геоботанический район
	затишная	прибойная	затишная	прибойная		затишная	прибойная	
1. Ceratophylletum demersi myriophyllosum	-	-	-	-	+	-	-	Ш
2. Elodeetum canadensis aqui-herbosum	-	-	+	-	++	+	-	Ш, Ю
3. Elodeetum canadensis subpurum	-	-	-	-	+	-	-	Ш
4. Myriophylletum spicati aqui-herbosum	-	-	-	-	+	+	-	Ш
5. Myriophylletum spicati charosum	-	-	+	-	-	-	-	Ю
6. Batrachietum peltati subpurum	+	++	+	+	+	+	-	Ш
7. Potamogetonetum compressi elodeosum	-	-	-	-	+	-	-	Ш
8. Potamogetonetum praelongi aqui-herbosum	+	-	-	-	-	-	-	Ю
9. Potamogetonetum praelongi subpurum	-	-	-	-	+	-	-	Ш
10. Potamogetonetum perfoliati aqui-herbosum	++	++	++	++	++++	+	+	Ш, В
11. Potamogetonetum perfoliati batrachiosum	-	-	++	++	++	-	-	Ш
12. Potamogetonetum perfoliati subpurum	++	++	++	++	++++	+	+	Ш, 3, В, Ю
13. Potamogetonetum graminei aqui-herbosum	+	-	+	++	++	+	-	Ш, 3, В, Ю
14. Potamogetonetum natantis aqui-herbosum	-	-	-	-	++	+	+	Ш, Ю
15. Polygonetum amphibii aqui-herbosum	-	-	-	++	++	-	-	Ш, В, Ю
16. Polygonetum amphibii perfoliati-potamogetonosum	-	-	-	+	+	-	-	Ш
17. Polygonetum amphibii graminei-potamogetonosum	+	-	+	+	-	-	-	В, Ю
18. Polygonetum amphibii natantis-potamogetonosum	-	-	-	-	+	-	-	Ш
19. Polygonetum amphibii nupharosum	-	-	-	-	+	-	-	Ш
20. Stratiotetum aloidis aqui-herbosum	-	-	-	-	+	-	-	Ш
21. Nymphaeetum candidae aqui-herbosum	-	-	-	-	++	-	-	Ш
22. Nymphaeetum tetragonae aqui-herbosum	-	-	-	-	+	-	-	Ш
23. Nupharetum lutei aqui-herbosum	-	-	+	-	++	+	-	Ш, В, Ю
24. Nupharetum lutei natantis-potamogetonosum	-	-	+	-	+	-	-	Ш
25. Nupharetum pumili aqui-herbosum	-	-	-	-	+	-	-	Ш
26. Sparganietum angustifoliae aqui-herbosum	-	-	+	+	++	+	-	Ш
27. Sparganietum emersi aqui-herbosum	-	-	+	-	++	-	-	Ш, В
28. Sparganietum minimi elodeosum	-	-	-	-	+	-	-	Ш
29. Sagittarietum sagittifoliae aqui-herbosum	-	-	+	-	+	+	-	Ш, Ю
30. Scirpetum lacustris aqui-herbosum	++	+	++	+++	+++	+	+	Ш, В, Ю
31. Scirpetum lacustris subpurum	-	-	+++	++	+++	-	-	Ю
32. Scirpetum lacustris stratiotosum	-	-	-	-	+	-	-	Ш
33. Typhaetum angustifoliae lemnosum	-	-	-	-	+	-	-	Ю
34. Typhaetum latifoliae aqui-herbosum	-	-	-	-	+	-	-	Ш
35. Equisetetum fluviatilis aqui-herbosum	+	+	++	+	+++	+	+	Ш, В
36. Equisetetum fluviatilis nupharosum	-	-	+	-	+	-	-	Ш
37. Equisetetum fluviatilis graminei-potamogetonosum	-	-	-	-	+	+	-	Ш
38. Equisetetum fluviatilis elodeosum	-	-	-	-	++	-	-	Ш
39. Eleocharetum-equisetetum aqui-herbosum	-	-	-	+	-	-	-	Ш
40. Eleocharetum palustris aqui-herbosum	+	+	++	++	+	+	+	Ш, Ю
41. Eleocharetum acicularis aqui-herbosum	-	-	+	+	-	-	-	В
42. Phragmitetum australis aqui-herbosum	++	++	+++	++++	++++	+	+	Ш, 3, В, Ю
43. Phragmitetum australis subpurum	++	++	+++	++++	+++	+	-	Ш, 3, В, Ю
44. Phragmitetum australis littorellosum	-	-	+	-	-	-	-	В
45. Phragmitetum australis elodeosum	-	-	+	-	++	+	-	Ш
46. Phragmitetum australis graminei-potamogetonosum	-	-	+	-	+	-	-	В
47. Phragmitetum australis natantis-potamogetonosum	-	-	-	-	+	+	-	Ю

Ассоциация	Каменистая		Песчаная		Илистая	Глинистая		Геоботанический район
	затишная	прибойная	затишная	прибойная	затишная	затишная	прибойная	
48. <i>Phragmitetum australis polygonosum</i>	-	-	+	-	+	-	-	Ш
49. <i>Phragmitetum australis stratiotosum</i>	-	-	-	-	+	-	-	Ш
50. <i>Phragmitetum australis nupharosum</i>	-	-	+	-	++	-	-	Ш
51. <i>Phragmitetum australis equisetosum</i>	-	-	+	-	+++	+	-	Ш
52. <i>Phragmitetum australis scirposum</i>	+	+	+++	+++	+	-	-	Ш, Ю
53. <i>Phragmitetum australis scolochloosum</i>	-	-	+	+	-	-	-	Ю
54. <i>Phragmitetum australis vesicariae-carissosum</i>	+	+	+	+	-	-	-	Ш, Ю
55. <i>Phragmitetum australis juncosum</i>	-	-	+	-	-	-	-	Ю
56. <i>Scolochloetum festucaceae aqui-herbosum</i>	+	-	++	+	++	-	-	Ш, З, В, Ю
57. <i>Glycerietum maximae aqui-herbosum</i>	-	-	+	-	++	-	-	Ш
58. <i>Glycerietum maximae subpurum</i>	-	-	-	-	+	-	-	Ш
59. <i>Phalaroidetum arundinaceae aqui-herbosum</i>	-	-	-	-	+	-	-	Ш
60. <i>Caricetum aquatilis aqui-herbosum</i>	-	-	-	-	+	-	-	Ш
61. <i>Caricetum acutae mixta herbosum</i>	+	+	+	-	++	-	-	З, В, Ю
62. <i>Caricetum vesicariae aqui-herbosum</i>	+	+	+	-	++	-	-	Ш
63. <i>Caricetum rostratae mixta herbosum</i>	-	-	-	-	+	-	-	В
64. <i>Alismetum plantago-aquaticae aqui-herbosum</i>	-	-	-	-	+	-	-	Ш, В
65. <i>Scirpetum lacustris naumburgiosum</i>	-	-	+	-	-	-	-	В

П р и м е ч а н и е. Обозначение геоботанических районов; Ш - шхерный, Ю - южный, З - западный, В - восточный подрайоны открытых берегов.

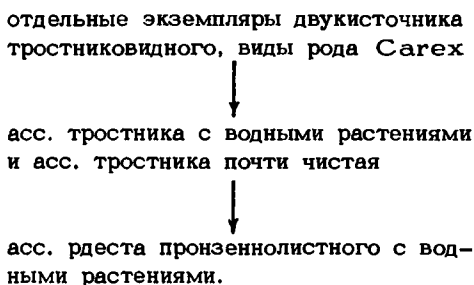
По мере ослабления волнового воздействия в пределах каменистой литорали появляются довольно разреженные группировки тростника обыкновенного, ситняга болотного и погруженных растений – рдеста пронзеннолистного и шелковника (асс. 42, 43, 40, 10 и 6).<sup>3</sup> Типичный полный профиль зарастания затишной каменистой литорали выглядит следующим образом:



В природе нередко какое-нибудь звено из этого профиля выпадает.

Песчаная литораль в шхерном районе занимает небольшую площадь. Ее можно подразделить на крупно-, средне- и мелкопесчаную в зависимости от величины зерен песка. Крупнопесчаная литораль, часто с примесью гальки, относится к прибойной и лишена группировок макрофитов.

К затишным и прибойным участкам средне- и, особенно, мелкопесчаной литорали приурочены соответственно 20 и 13 ассоциаций. Наиболее характерный полный профиль зарастания затишной мелкопесчаной литорали имеет следующий вид:

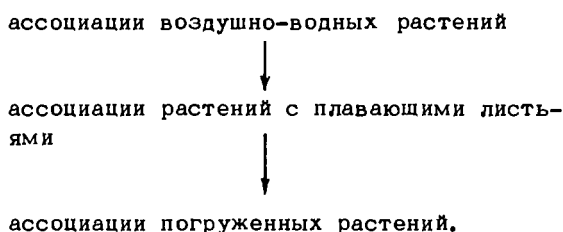


<sup>3</sup> Здесь и далее в скобках – номер ассоциации (асс.), под которым она помещена в соответствующей таблице; порядок номеров указывает на уменьшающуюся значимость ассоциации в зарастании.

По Ладожскому озеру см. табл. 6.

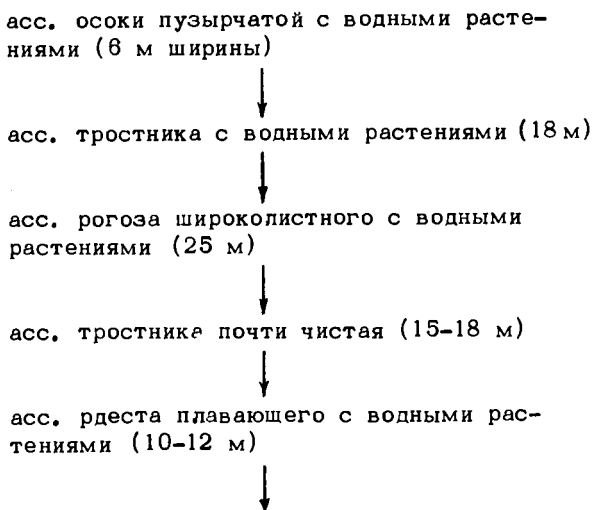
Зарастание мелкопесчаной литорали Валаамского архипелага несколько отлично от приведенного выше — вместо двух ассоциаций тростника господствуют сообщества тростника с камышом (асс. 52) и рдест пронзеннолистный представлен почти чистой группировкой (асс. 9).

Илистая литораль, сложенная преимущественно серым илом, служит основным местом произрастания растений. К этому биотопу приурочено большинство группировок макрофитов в шхерном районе. Илистая литораль бывает как затишной, так и прибойной. Прибойная илистая литораль распространена в средних и верхних частях заливов, где сила гидродинамического воздействия ослабевает. Поэтому для прибойной илистой литорали характерны те же группировки макрофитов, что и для затишной, исключая группировки растений с плавающими листьями. Для илистой литорали характерен классический профиль зарастания:



Всего в пределах илистой литорали в шхерном районе обнаружено 49 ассоциаций.

В качестве примера приведем профиль зарастания залива у о-ва Вясоваренсари в Куркийокских шхерах, на котором в течение 20 лет проводятся исследования динамики водной растительности:



асс. кубышки малой с водными растениями (13-15 м)



асс. урути колосистой с водными растениями (20-25 м)



асс. элодеи с водными растениями (40-50 м)



асс. рдеста пронзеннолистного с водными растениями (35-40 м).

Подобный профиль группировок макрофитов в вершинах заливов - нечастое явление в зарастании даже сильно врезанных заливов. Обычно профиль зарастания менее разнообразен по составу ассоциаций.

Особую группу биотопов составляет темноцветная илистая литораль. Здесь в илах содержится большое количество неполностью разложившегося органического материала. Участки этой литорали встречаются только в затишных условиях в вершинах заливов, большей частью при устьях рек и ручьев, впадающих в Ладожское озеро. Здесь наблюдается значительное разнообразие группировок макрофитов, причем хорошо представлены ассоциации растений с плавающими листьями (асс. 14, 26, 27, 23, 18 и др.).

Поясное распределение растительных сообществ в описываемом биотопе очень часто нарушено, и фитоценозы нередко расположены мозаично, поэтому привести типичный профиль зарастания темноцветной илистой литорали довольно трудно. Всего в зарастании илистой литорали в шхерном районе принимают участие 49 ассоциаций.

Глинистая литораль, сложенная серой глиной, занимает небольшие площади в защищенных от волнения верхних частях заливов. Она благоприятна для произрастания макрофитов, однако из-за крайне ограниченного распространения глинистой литорали в Ладожском озере в ее пределах обнаружено только 18 ассоциаций.

Завершив краткую характеристику типов литорали шхерного района и описание принадлежности ассоциаций высших водных растений к тому или иному типу биотопов, рассмотрим зарастание основных заливов шхерного района.

Западная часть шхерного района до мыса Куркиниemi носит название Куркийокских шхер. Самым западным во всей шхерной системе является залив Лехмалаhti, заключенный между коренным берегом и о-вом Кильпола, одним из крупнейших островов

Ладожского озера. Залив усеян множеством скалистых и каменных островов разной величины. Как и во всем шхерном районе, здесь преобладают скалисто-глыбовая и каменная литораль, первая из них не зарастает макрофитами. Пионерами заселения каменной литорали по мере ослабления волнового воздействия являются тростник обыкновенный, двукисточник тростниковидный, кизляк кистецветный и осоки. Примерно с середины залива вдоль берегов материка и островов начинают появляться разреженные фитоценозы тростника (асс. 42 и 43). Большой частью ширина полосы тростника составляет 5-7 (до 10) м, расширяясь лишь в заливчиках. По краю сообществ тростника произрастают отдельные экземпляры рдеста пронзеннолистного и шелковника щитовидного. Местами встречаются их фитоценозы (асс. 10 и 6) площадью в десятки квадратных метров.

Такой характер зарастания типичен для средних частей всех заливов, входящих в систему Куркийокских шхер - Тиуруланселькя, Найсмери, Риеккаланселькя, Мустоланлахти, Куркийокский залив. Благоприятные условия зарастания и разнообразный набор группировок макрофитов наблюдаются в мелководных, защищенных от волнения вершинах заливов и заливчиках.

Берега вершины залива Лехмалахти и его продолжения, залива Капсаланлахти, низкие, занятые сельскохозяйственными угодьями. Каменная литораль здесь уступила место илистой, где грунтом служит серый ил, и наблюдается большее разнообразие группировок макрофитов. Профиль зарастания вершины залива Капсаланлахти имеет следующий вид:

асс. двукисточника тростниковидного с водными растениями (50-70 м)



асс. осоки острой с разнотравьем (до 100 м)



асс. тростника с горцом земноводным (8-10 м)



асс. горца земноводного с водными растениями (8-10 м)



асс. рдеста пронзеннолистного с водными растениями (5-7 м).

Продолжением залива Лехмалахти на северо-запад является узкий, глубоко врезаемый в сушу залив Тиуруланселькя. По характеру берегов и зарастания он близок заливу Лехмалахти. Лишь при устье р. Асиланйоки хорошо развиты заросли тростника

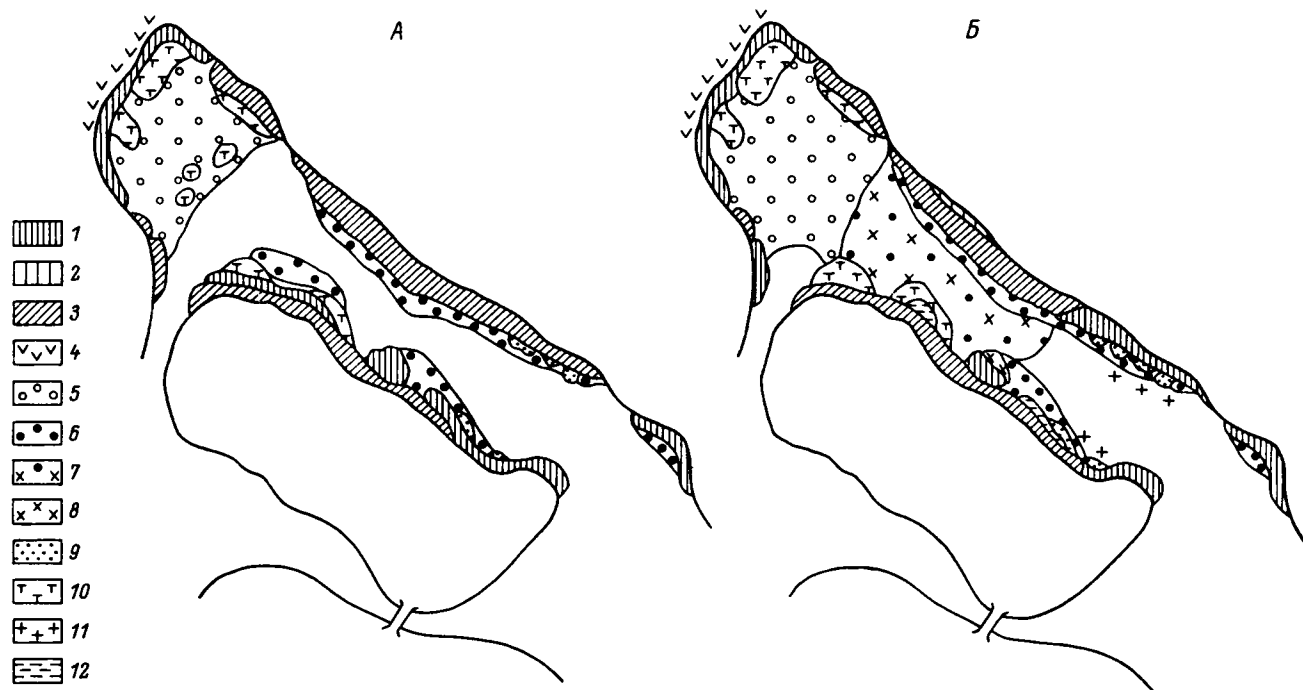


Рис. 13. Зарастание залива Янхинселькя в разные годы.

А - 1982 г., Б - 1983 г. 1 - тростник обыкновенный; 2 - манник большой; 3 - хвощ приречный; 4 - осока острая; 5 - кувшинка чистобелая; 6 - кубышка желтая, 7 - кубышка желтая с ежеголовником узколистным; 8 - ежеголовник узколистный; 9 - горец земноводный; 10 - рдест плавающий; 11 - рдест длиннейший; 12 - уруть колосистая.



с водными растениями. Они образуют барьер между материком и островом, под защитой которого развивается сообщество кубышки (асс. 21). В него вкраплены фитоценозы рдеста плавающего и горца земноводного (асс. 14 и 15). Вдоль тростника идет узкая полоса хвоща приречного (асс. 35).

Наиболее разнообразными по зарастанию в Куркийокских шхерах являются защищенные о-вом Кильпола от волнения открытой Ладоги два небольших залива – Янхинселькя и у о-ва Вясоваренсари. Последний удален от населенных пунктов, берега его поросли смешанным лесом, антропогенного воздействия на зарастание практически нет. Залив Янхинселькя находится в 2 км от поселка, и поблизости от него расположен небольшой телятник. Более 20 лет назад эти заливы были избраны в качестве объектов для изучения межгодовой динамики высшей водной растительности. Наблюдения показали, что высшая водная растительность не остается неизменной из года в год (рис. 13). Более стабильными были группировки воздушно-водных растений. Тем не менее в заливе Вясоваренсари сильно изменялись размеры фитоценозов манника большого (асс. 57 и 58). Возникали при понижении уровня воды сообщества камыша лесного, частухи подорожниковой и рогоза широколистного. Они погибали при повышении уровня воды. Значительные изменения по годам происходили в флористическом составе и площадях сообществ растений с плавающими листьями и погруженных.

При понижении уровня воды в озере увеличивались площади зарослей ежеголовника узколистного и простого, кубышки малой (асс. 26, 27 и 25). Сильно изменились размеры зарослей рдеста плавающего (асс. 14). Менялись по годам площади, занятые сообществами элодеи канадской (асс. 2 и 3). Периодически в заливе Янхинселькя ассоциация урути колосистой с водными растениями замещалась ассоциацией роголистника темнозеленого с урутью. Причем изменения в площадях близких по составу группировок макрофитов в заливах, расположенных в 5 км друг от друга, не всегда происходят синхронно. Вскрыты причины, ведущие к межгодовым изменениям в зарастании заливов Янхинселькя и у о-ва Вясоваренсари, еще предстоит в будущем.

Вершина залива Мустоланлахти имеет отлогие берега и широкую литоральную зону с господством илистых биотопов. Здесь наблюдаются значительные для шхерного района массивы зарастания. Идущую вдоль уреза широкую полосу двукисточника тростниковидного (асс. 59) сменяет массив тростника (асс. 42). Среди тростника распространены фитоценозы манника большого (асс. 57 и 58) и хвоща приречного (асс. 35).

С внешней стороны к тростниковым зарослям примыкают фитоценозы горца земноводного, ежеголовника узколистного, рдеста пронзеннолистного и плавающего (асс. 15, 16, 26, 10 и 14). Здесь же площадь около 0,6 га занимает асс. *Phragmitetum australis stratiotosum*.

Заращение северного отрога в вершине залива Мустоланлаhti характеризуется поясным расположением. Профиль, заложенный поперек отрога, имеет следующий вид:

асс. осоки пузырчатой с водными растениями (20 м)



асс. тростника с водными растениями (5 м)



асс. частухи подорожниковой с водными растениями (5 м)



асс. рдеста плавающего с водными растениями (25 м)



асс. кубышки желтой с рдестом плавающим (40 м)



незарастающее пространство (до 100 м)



асс. кувшинки чистобелой с водными растениями (8 м)



асс. кубышки желтой с водными растениями (15 м)



асс. стрелолиста обыкновенного с водными растениями (12-15 м)



асс. частухи подорожниковой с водными растениями (6 м)



асс. осоки пузырчатой с водными растениями (10 м).

Крупный массив зарослей макрофитов расположен в вершине Куркийокского залива при устье р. Соскуанйоки. Большую часть бухты при устье реки занимает асс. *Scolochloetum festu-*

*cascae aqui-herbosum*, которая оконтуривает сообщества манника большого (асс. 57). У берега значительную площадь занимает осочник (асс. 62). К внешней стороне группировок гелофитов примыкают фитоценозы растений с плавающими листьями — кубышки желтой и рдеста плавающего (асс. 23, 24 и 14), в которые вкраплены куртины кувшинки чистобелой (асс. 21).

Своеобразен характер зарастания мелководий вершины Куркийокского залива. Вдоль всех берегов на глинистом грунте идет полоса осоки (асс. 62). Ширина ее крайне неодинакова и варьирует от 10 до 150 м. Рядом с осочником располагается близкая к нему по строению ассоциация двукисточника (асс. 59). По ее границе на глубине 1 м протягивается узкая полоса частухи подорожниковой (асс. 64). Всю центральную часть вершины залива занимают фитоценозы телореза (асс. 20). Телорез произрастает на сером иле с мощным слоем растительных остатков. Растения прекрасно развиты и буквально заполнили всю полуметровую водную толщу. Далее в сторону открытой воды телорез сменяется группировкой рдеста плавающего (асс. 14).

К северо-востоку от Куркийокских шхер до полуострова Рауталахти на 50 км протягивается участок шхерного района, центром которого является Якимварский залив. Берега материка, а также берега многочисленных островов высокие, скалистые, большей частью подверженные сильному волнению. На этом участке, как и везде в шхерном районе, преобладают биотопы, относящиеся к скалисто-глыбовой литорали. Однако в южной части о-ва Койонсари расположен песчаный пляж — наибольший по размерам участок крупнопесчаной литорали в шхерном районе. Он лишен растительности.

В зарастании каменистой литорали этой части озера сохраняется та же закономерность, что и для Куркийокских шхер, ей присущи те же растения и те же ассоциации. Зарастание вершин заливов отличается большим разнообразием группировок макрофитов.

Залив Лиетлахти, врезанный на 0,7–0,8 км в коренной берег против западного берега о-ва Койонсари, зарастает элодеей канадской (асс. 2). Травяной покров полностью сомкнут. Среди элодеи разбросаны пятна горца земноводного, ежеголовника узколистного и рдеста плавающего (асс. 15, 26 и 14). В самой вершине залива господство переходит к урути колосистой (асс. 4), ассоциация которой в прибрежье сменяется полосой двукисточника (асс. 59). У выхода из залива, где биотопы илестой и глинистой литорали сменяются биотопами мелкопесчаной литорали, элодея уступает место фитоценозам хвоща приречного (асс. 38).

В вершинах заливов Хельмяланселькя, Тюнилахти и Лускалахти за прибрежной полосой хвощовых или тростниковых зарослей (асс. 35, 42 и 51) шириной до 35 м располагаются фитоценозы

либо рдеста плавающего, либо кубышки желтой (асс. 14 и 23).

Как уже упоминалось ранее, при устьях рек поясность в расположении группировок макрофитов часто нарушается и зарастание приустьевой литорали принимает мозаичный вид.

Между полуостровами Рауталахти и Хунукка расположен Сортавальский шхерный район. Берега озера и прилегающие к нему острова возвышенные, скалистые. Здесь, как и в западной части шхерной Ладоги, преобладают биотопы скалистой и каменистой литорали с соответствующим набором ассоциаций. Узкие проливы между крутыми островами и материком имеют отлогие берега и широкую литоральную зону, пригодную для произрастания макрофитов. Во всем Сортавальском шхерном районе в зарастании господствуют ассоциации, построенные тростником обыкновенным (асс. 42 и 43). Средняя ширина полосы тростниковых зарослей составляет 20–25 м. Ближе к открытой Ладоге она сужается до 5 м, а в глубине Сортавальских шхер, наоборот, доходит до 50–70 м. Нередко группировки тростника замещаются ассоциациями хвоща (асс. 35), в более эвтрофированных местах – ассоциациями тростянки (асс. 56), однако площадь ассоциаций этих растений ни в какое сравнение с ассоциациями тростника не идет. С озерной стороны к зарослям воздушно-водных растений обычно примыкает полоса погруженных растений, где господствующее положение занимают группировки, эдификатором в которых является рдест пронзеннолистный (асс. 10). В глубине шхер к нему примешивается, а иногда и замещает его, рдест травяной (асс. 13), а ближе к открытой Ладоге увеличивается примесь к рдесту пронзеннолистному шелковника щитовидного (асс. 11). Шелковник образует здесь асс. *Batrachietum peltati subpurum*. Ширина полосы гидатофитов колеблется в пределах 5–15 м.

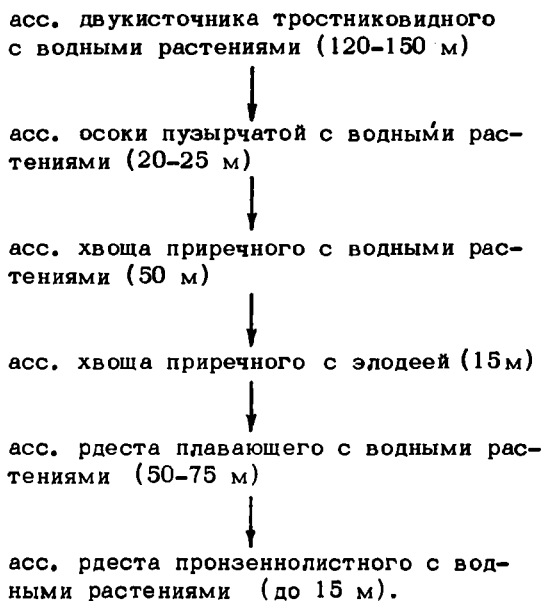
Более пеструю картину можно наблюдать в зарастании заливов, глубоко вдающихся в материк и острова. Однако здесь довольно часто высшая водная растительность не получает должного развития – сказывается неблагоприятное влияние антропогенного фактора.

Массив зарослей у устья р. Хелюляньйоки разнообразен по составу группировок. Благодаря притоку речных вод здесь увеличивается трофность биотопов. В зарастании залива принимают участие девять ассоциаций, шесть из которых образованы гелофитами (асс. 61, 59, 56, 48, 35 и 29), а также ассоциации кубышки желтой (асс. 24), рдеста плавающего (асс. 14) и пронзеннолистного (асс. 10). Они располагаются поясами вдоль берега и на подводной косе, являющейся продолжением русла реки, а также мозаично между поясами воздушно-водных растений.

Небольшой залив севернее устья р. Хелюляньйоки также находится под влиянием речных вод. В зарастании его повторяется только что описанная картина, которая дополняется ассоциацией

кубышки малой (асс. 25), находящейся в центральной части заливчика.

Заращение вершин заливов Ювонен и Кирьявалахти сходно по характеру. Экологический профиль заращения залива Ювонен имеет следующий вид:



Профиль заращения вершины залива Кирьявалахти более короткий по протяженности.

Заканчивая рассмотрение заращения литорали Сортавальских шхер, следует упомянуть о двух узких, глубоко вдающихся в берег о-ва Риекалансари заливах – Катерлакс и залив у мыса Сяркинеми.

Берега залива Катерлакс крутые, каменистые, местами скалистые, поэтому разреженные, узкие, прерывающиеся полосы зарослей тростника, тростянки овсяничной и манника большого (асс. 42, 56 и 57) встречаются в средней части залива. В связи с тем что глубина залива небольшая, в нем развиты группировки плавающих растений. Большую площадь в верхней части залива занимают фитоценозы кубышки желтой и рдеста плавающего, а также горца земноводного (асс. 23, 14 и 18).

Залив у мыса Сяркинеми характеризуется отлогими распаханными берегами и небольшими глубинами. Большая часть залива сплошь заросла, причем заращение носит мозаичный характер. Вдоль берега узкой полосой идет осока пузырчатая (асс. 82). Наибольшую площадь в заливе занимают заросли тростника, кубышки желтой и рдеста пронзеннолистного (асс. 23

и 10). Между массивами тростника, вклиниваясь в ассоциацию кубышки, располагаются фитоценозы рдеста плавающего и хвоща приречного (асс. 14 и 35). У уреза воды встречены небольшие фитоценозы стрелолиста обыкновенного и тростника (асс. 29 и 56).

Восточная часть шхерного района, простирающаяся от о-ва Хунукка до мыса Ристиниеми, обладает меньшей шириной (до 10 км) по сравнению с Куркийокскими и Сортавальскими шхерами и меньшей изрезанностью берегов. Ориентация островов здесь такова, что она слабо защищает заливы от волнения открытой Ладоги, что мешает развитию группировок макрофитов. Биотопы скалисто-глыбовой и каменной литорали с присущими им растениями и группировками в этой части шхерного района также являются преобладающими. Наиболее благоприятные условия для развития группировок макрофитов создаются в заливе Импилахти и у устья р. Сумерианйоки, где и сосредоточена основная масса зарослей макрофитов.

Залив Импилахти вдается в северный берег Ладожского озера на 8 км. Берега залива большей частью высокие, обрывистые, а в вершине низменные. Здесь к воде подходят сельскохозяйственные угодья. К вершине залива и приурочена основная часть группировок макрофитов.

Несколько гектаров занимает осочник, который сменяется полосой хвоща (асс. 62 и 38) шириной до 40 м. Группировка хвоща ближе к средней части залива замещается тростниковой (асс. 42). Вдоль западного берега залива группировка тростника протягивается почти от самой вершины, однако ширина ее уменьшается до 10 м.

В верхней трети залива по границе ассоциаций воздушно-водных растений наблюдаются группировки нимфейных — асс. *Nymphaeetum candidae* *aquii-herbosum* (вдоль восточного берега) и асс. *Nupharetum lutei* *aquii-herbosum*. Ближе к выходу из залива они уступают место фитоценозам погруженных растений (асс. 10, 11, 13 и 6).

Залив Сюскьянлахти расположен к востоку от залива Импилахти. Он вдается на 8 км в северный берег Ладожского озера. Берега залива большей частью высокие. С севера в залив впадают реки Сумерианйоки и Сюскьянйоки.

Заращение залива при впадении р. Сумерианйоки носит мозаичный характер. Ближе к берегам материка и островов распространены, чередуясь друг с другом, фитоценозы хвоща приречного, тростника и осоки острой (асс. 35, 42 и 61), причем последняя занимает значительную площадь. По озерной стороне ассоциаций гелофитов, а также кое-где и между ними развитие получили группировки кубышки желтой (асс. 24) и рдеста плавающего и пронзеннолистного (асс. 14 и 10).

Крайним восточным пунктом шхерного района, где имеет место относительное разнообразие растительных группировок, является залив Койринойлахти. В вершине залива к значитель-

ному по площади осочнику из *Carex acuta* (асс. 61) примыкают фитоценозы манника большого, хвоща приречного, стрелолиста обыкновенного, ежеголовника узколистного (асс. 57, 35, 29 и 26), с озерной стороны которых располагаются заросли кувшинки четырехгранной (до 0.1 га) и элодеи канадской (асс. 22 и 2).

Валаамский архипелаг. Благодаря близким физико-географическим особенностям его можно отнести к шхерному району на правах подрайона. Острова сложены гранитом и диабазом. Их берега, особенно западные, скалистые, круто уходящие под воду. Некоторые острова окаймлены каменными прибрежными рифами. Проливы и Монастырская бухта защищены от волнения, и в них, наряду с затишной каменистой литоралью, распространены участки илистой литорали.

Общий характер зарастания литорали Валаамского архипелага близок к растительности шхерного района. Небольшие участки затишной каменистой литорали заселяются растениями, образуя группировки, аналогичные группировкам затишной каменистой литорали всего шхерного района – асс. *Phragmitetum australis* *aqui-herbosum*, асс. *Eleocharetum palustris* *aqui-herbosum*, асс. *Potamogetonetum perfoliati* *aqui-herbosum* и т.д. Благодаря тому что Валаамский архипелаг обладает более благоприятным микроклиматом, в его проливах получили развитие несвойственные шхерному району сообщества камыша озерного и тростника с камышом, характерные для зарастания литорали южного берега Ладожского озера.

Обычно профиль зарастания илистой литорали в проливе Московансалми и в протоках имеет следующий вид:

асс. осоки пузырчатой с водными растениями (до 25 м)



асс. тростника с камышом (8–10 м)



асс. камыша с водными растениями (5–7 м)



асс. кубышки желтой с водными растениями (8–12 м).

К полосе кубышки желтой часто примыкают фитоценозы рдеста плавающего (асс. 14), площадь которых колеблется от нескольких десятков до сотен квадратных метров.

В шхерном районе Ладожского озера, включая и Валаамский архипелаг, площадь зарастающей литорали около 1500 га, более 80% которой покрыто сообществами воздушно-водных растений.

## Протяженность берегов различного типа

Характер берегов	Западный берег		Восточный берег	
	км	% от длины береговой линии	км	% от длины береговой линии
Скалистые	-	-	15	4.9
Каменистые	96	71.6	193	62.7
Песчаные	38	28.4	98	32.4

Р а й о н о т к р ы т ы х б е р е г о в охватывает западный берег Ладожского озера от мыса Рогатого до мыса Морьин Нос (западный подрайон) и восточный берег от мыса Ристиниеми до мыса Габанов (восточный подрайон).

В морфологии западного и восточного берегов много общего; для них характерно чередование каменистых и песчаных участков (табл. 7).

Как западный, так и восточный берега слабо изрезаны. Вдоль западного берега расположено очень мало островов, крупнейшим из которых является о-в Коневии. Восточный берег изрезан больше. В него вдаются Андрусовская бухта и заливы Лункуланлахти и Уксунлахти. У берега лежат несколько островов, наибольшими из них являются Лункулансари и Мانتсинсари. Местами вдоль берегов протягиваются каменные рифы, а также встречаются подводные и надводные камни. В прибрежной полосе преобладают каменистые и песчаные грунты. Оба берега почти на всем протяжении подвержены прибою, который является решающим фактором, ограничивающим распространение группировок макрофитов в этом районе.

Скалисто-глыбовая литораль постоянно находится под действием прибоа и лишена макрофитов.

Биотопы каменистой и песчаной литорали широко распространены в описываемом районе. Каменистая литораль бывает и прибойной, и затишной. Причем в отличие от каменистой литорали шхерного района, которая почти не зарастает макрофитами, на прибойной каменистой литорали в районе открытых берегов встречаются, правда в небольшом количестве, разреженные группировки тростника, рдеста пронзеннолистного и рдеста травяного (асс. 43, 42, 10 и 13). На затишной каменистой литорали к ним присоединяются фитоценозы осоки острой и тростянки (асс. 61 и 56). Всего на биотопах каменистой литорали отмечены 10 ассоциаций.

Песчаная литораль, подверженная прибою, лишена водной растительности. Затишная песчаная литораль зарастает, ей присущи 16 ассоциаций (см. табл. 6).



Все биотопы илистой литорали относятся к затишным. Они занимают небольшую площадь в защищенных от волнения небольших заливах восточного берега. Здесь встречается 16 ассоциаций.

Как указано выше, район открытых берегов подразделяется на два подрайона.

Западный подрайон характеризуется малой изрезанностью берегов и зарастает очень слабо. Водная растительность занимает всего около 250 га и сосредоточена в основном в двух местах: в Тайпаловском заливе вблизи устья р. Бурной и у устья р. Авлоги. В заливе Тайпаловском и несколько южнее в заливе между мысами Резной и Далекий группировки макрофитов расположены на каменистых и песчаных отмелях, прикрытых с северо-востока островами Узкий, Древний и Ближнецы. Доминирующая роль в зарастании принадлежит тростнику (асс. 42 и 43). Группировки тростника хорошо развиты и полностью сомкнуты, однако массивы тростника не являются сплошными. На свободной от тростника территории наблюдаются небольшие по площади сообщества рдеста травяного и пронзеннолистного (асс. 13 и 12). К тростнику примыкают несколько фитоценозов тростянки (асс. 56).

У устья р. Авлоги на площади около 10 га распространен тростник (асс. 42), к которому примыкают небольшие по площади заросли рдеста пронзеннолистного и травяного (асс. 10 и 13).

Восточный подрайон обладает большей изрезанностью берега по сравнению с западным и благодаря этому большим разнообразием растительных сообществ - их здесь 18 (см. табл. 6). Берега материка и островов от мыса Ристиниеми на севере до южной оконечности о-ва Лункулансари представляют собой каменные россыпи, прерываемые небольшими выходами кристаллических пород. Берега обрамлены подводными и надводными валунами и каменистыми банками. Вдоль подветренных берегов островов встречаются небольшие куртины тростника, рдеста пронзеннолистного и шелковника щитовидного. Сформировавшиеся группировки этих видов прослеживаются лишь в вершинах бухт, защищенных от волнения островами.

Более благоприятна для зарастания литораль больших заливов Уксунлахти и Лункуланлахти, а также центральная часть Мантсинсарского пролива вдоль восточного берега о-ва Мантсинсари. Здесь господствуют фитоценозы тростника (асс. 42 и 43), полоса которых при средней ширине 20-25 м местами расширяется до 150-200 м. К тростниковым зарослям примыкают отдельные растения или небольшие фитоценозы рдеста пронзеннолистного (асс. 12).

В южной части залива Лункуланлахти расположены участки илистой и мелкопесчаной литорали. На них прослеживается следующий профиль зарастания:

асс. осоки острой с разнотравьем (4-5 м)



асс. тростянки овсяничной с водными растениями (20-30 м)



асс. частухи подорожниковой с водными растениями (20 м)



асс. ситняга болотного с водными растениями (до 500 м).

В защищенных от волнения бухтах у Дедовых островов и у подветренных берегов островов Большой Яков и Сodomских расположены почти чистые и обогащенные водными растениями группировки тростника (асс. 42 и 43) и небольшие по размерам фитоценозы рдеста пронзеннолистного и травяного (асс. 12 и 13). Слабо зарастает и Андрусовская бухта, открытая волнению с юга и юго-запада. Только в северо-западном углу бухты обнаружено чередование полос растительности, и только в этой бухте находится единственное место произрастания камыша озерного вдоль открытых берегов. Профиль зарастания выглядит следующим образом:

асс. камыша озерного с кизляком (25 м)



асс. кубышки желтой с водными растениями (10 м)



асс. тростника с водными растениями (40 м)



асс. горца земноводного с водными растениями (3 м)



асс. рдеста пронзеннолистного с водными растениями (12-15 м).

Сравнивая растительность западного и восточного берегов, видим, что вдоль восточного берега, благодаря наличию защищенных от волнения участков, состав растительных сообществ

богаче и разнообразнее. В небольших бухтах развиты фитоценозы горца земноводного, кубышки желтой, ежеголовника просто-го, отсутствующие у западного берега.

Среди ассоциаций, общих для западного и восточного под-районов, не наблюдается заметного различия в видовом составе. Группировок, типичных только для литорали западного побережья Ладожского озера, не встречено.

Общая площадь зарастания литорали района открытых бере-гов около 600 га.

Ю ж н ы й   г е о б о т а н и ч е с к и й   р а й о н  
охватывает южное побережье Ладожского озера от мыса Морь-ин Нос на западе до мыса Габанов на востоке. Берег на всем протяжении низменный, окаймлен отмелью, усеянной надводны-ми и подводными камнями. В отличие от других геоботаниче-ских районов южный район обладает широкой литоральной зоной: 5-метровая изобата местами отходит от уреза воды на рассто-яние до 9 км. В пределах южного района Ладожское озеро принимает многочисленные притоки, приносящие аллювиальный материал и более минерализованную по сравнению с озерной во-ду. Здесь же впадает р. Волхов, основной поставщик в Ладож-ское озеро фосфора, поступление которого сильно увеличилось в последние десятилетия благодаря интенсификации хозяйствен-ной деятельности на речном водосборе.

В литоральной зоне южного района преобладают песчаный и каменистый грунты. Донные отложения других типов имеют огра-ниченное распространение. На значительном протяжении лито-раль южного берега подвержена волнению.

Характер донных отложений и сильное динамическое воздей-ствие вод сгладили эвтрофирующее влияние на высшую водную растительность возросшего поступления фосфора, хотя повыше-ние биогенной нагрузки несомненно на ней сказывается.

В целом в литоральной зоне южного района выявлены 22 ас-социации (см. табл. 8). Все биотопы, за исключением прибой-ной крупнопесчаной литорали, зарастают макрофитами. Наболь-шее разнообразие ассоциаций обнаружено на мелкопесчаной ли-торали - их здесь 17. Типичный профиль зарастания этого типа литорали выглядит следующим образом:

асс. тростника с водными растениями и  
асс. тростника почти чистая  
↓  
асс. тростника с камышом  
↓  
асс. камыша озерного почти чистая  
↓  
асс. рдеста пронзеннолистного почти чистая.

В южном районе очень широко распространены биотопы каменистой литорали, неблагоприятные для произрастания макрофитов, однако накапливающийся между камнями мелкозернистый субстрат дает возможность укореняться макрофитам. В зарастании каменистой литорали участвуют 11 ассоциаций (см. табл. 6) — это прежде всего сообщества тростника (асс. 42, 43 и 52), камыша озерного (асс. 30) и рдеста пронзеннолистного (асс. 9 и 10). Биотопы илистой литорали, сложенной главным образом серым илом, а также темноцветными илами, богатыми органическими остатками, занимают небольшую площадь в южном геоботаническом районе и вследствие этого бедны ассоциациями макрофитов, которых здесь всего шесть (см. табл. 6).

Приведем краткую характеристику зарастания конкретных участков литорали в южном районе. Вдоль западного берега губы Петрокрепость от мыса Сосновец до устья р. Ганнибаловки прослеживается большой массив зарослей водных растений. Вдоль берега и на песчаной отмели идет полоса тростника с ситником (асс. 55) шириной до 200–250 м, свойственная только этому району. С озерной стороны к ней примыкает массив почти чистых зарослей тростника, оконтуренный с юга полосой рдеста пронзеннолистного (асс. 12). Заросли тростника не являются сплошными. Среди них размещаются небольшие фитоценозы камыша озерного и рдеста травяного (асс. 31 и 13).

Губа Глубокая и участок литорали у устья р. Ганнибаловки характеризуются илистым грунтом. За прибрежными зарослями ситняка болотного и стрелолиста обыкновенного (асс. 40 и 29) располагаются заросли тростника (асс. 42), в которые вкраплены фитоценозы элодеи канадской и тростянки (асс. 2 и 56).

Южный берег губы Петрокрепость от истока р. Невы до устья р. Кэбоны однообразен по зарастанию. Сменяя одна другую вдоль берега, идут полосами асс. *Phragmitetum australis* *aqui-herbosum* (80–170 м), асс. *Phragmitetum australis* *subpurum* (100–120 м) и асс. *Phragmitetum australis* *scirposum* (до 300 м). К тростнику примыкают фитоценозы камыша озерного (асс. 31), очень различные по площади.

Наибольшим разнообразием ассоциаций характеризуется профиль зарастания в районе мыса Бугровский:

асс. тростника с тростянкой (20–30 м)



асс. тростника с водными растениями (300–350 м)



асс. тростника с камышом (50–70 м)



асс. камыша почти чистая (отдельные массивы)



асс. урути с харой (пятна по 20–25 м<sup>2</sup>)



асс. рдеста пронзеннолистного почти чистая (40–50 м).

Большой массив тростника (асс. 43) расположен вокруг островов Зеленцы и Ключья.

Губа Петрокрепость зарастает примерно на 15% рдестом пронзеннолистным (асс. 12). Его различные по сомкнутости фитоценозы распространены по всей площади бухты.

К северу от устья р. Кобоны начинается лишенная растительности крупнопесчаная литораль. Она тянется до отмели Поперечной, прерываясь лишь в северной и северо-восточной частях губы Черная Сатама, где на мелкопесчаном грунте с валунами распространены заросли тростника (асс. 42, 43, 46) шириной до 300 м. К ним примыкают отдельные фитоценозы рдеста травяного и пронзеннолистного (асс. 12 и 13). На участке от мыса Пайгач до устья р. Волхов преобладают биотопы каменистой литорали. От берегов в открытую часть озера тянутся многочисленные каменистые гряды, поросшие тростником (асс. 43). Вдоль берегов идут полосы тростниковых зарослей с примесью камыша и других водных растений, к которым примыкают группировки камыша озерного (асс. 30 и 31). Сообщества камыша часто расположены мозаично. Полосы гелофитов обычно обрамляют фитоценозы рдеста пронзеннолистного (асс. 12). Ширина полосы тростниковых сообществ у мысов Пайгач, Лиговский и Воронов колеблется от 50 до 70 м, а у берегов между этими мысами – до 450 м. Вблизи юго-западного берега о-ва Птинов она расширяется до 1,0–1,2 км. Эти массивы тростника частично выкашиваются местным населением.

Темноцветная илистая литораль у юго-восточной оконечности о-ва Птинов покрыта зарослями тростника с осокой вздутой. Небольшие по размерам мезотрофные группировки рдеста плавающего, травяного и горца земноводного (асс. 14, 13, 15 и 17) отмечены около устья р. Дубны.

В западной части Волховской губы за барьером зарослей тростника появилась ранее не существовавшая группировка рогоза узколистного (асс. 33). Увеличились площади фитоценозов кубышки желтой и горца земноводного (асс. 15 и 23), располагающихся в просветах зарослей тростника. Вблизи устья р. Волхов пышное развитие получила группировка стрелолиста (асс. 29), хотя она и занимает небольшую площадь. Обращает на себя внимание повышенное развитие рясок в прибрежных зарослях гелофитов в Волховской губе.

К востоку от устья р. Волхов до мыса Черного господствует подверженная сильному волнению крупнопесчаная литораль. Она лишена зарослей макрофитов. На известном удалении от берега,

в местах, где крупнозернистый песок сменяется мелким песком, располагаются разреженные заросли рдеста пронзеннолистного (асс. 12).

От устья р. Воронежки до мыса Шурыгский Нос крупнопесчаная литораль прерывается каменистой, на которой развиваются фитоценозы ситняга болотного и тростника (асс. 40 и 43). У западного берега Шурыгской бухты чередуются биотопы каменистой, мелкопесчаной и илистой литорали, мало подверженные волнению. Участки илистой литорали здесь заняты сообществами горца земноводного (асс. 15). На каменистых участках произрастают ситняг болотный и тростянка (асс. 40 и 56), а на песчаном грунте развивается камыш озерный (асс. 30). Все фитоценозы несут на себе следы угнетения, вызванного антропогенным воздействием.

К северу от мыса Черного крупнопесчаная литораль сменяется каменистой, простирающейся почти до устья р. Свири. Растительность на этом участке, сильно подверженном волнению, развита слабо. Это небольшие по размеру фитоценозы тростника, переходящие ближе к устью р. Свири в узкую (не более 50 м) полосу тростниковых зарослей (асс. 43, 42 и 52). Вдоль уреза воды распространены небольшие по площади группировки ситняга болотного и стрелолиста (асс. 40 и 29).

Около устья р. Свири песчаные отмели и низкие песчаные острова сплошь покрыты тростником (асс. 42). Под прикрытием тростниковых сообществ на грунтах, обогащенных мелкозернистым материалом, мозаично расположены фитоценозы кубышки желтой, стрелолиста обыкновенного и рдеста травяного (асс. 23, 29 и 13). Кроме того, в тростниковые заросли вкраплены многочисленные фитоценозы камыша озерного (асс. 31) площадью по 30–50 м<sup>2</sup> каждый.

Близ Сodomских островов и мыса Габанов расположен участок литорали, где на каменистом грунте развиты сомкнутые продуктивные фитоценозы тростника (асс. 43). По их краю с озерной стороны протягивается узкая полоса рдеста пронзеннолистного (асс. 12).

Такова высшая водная растительность литорали южного геоботанического района Ладожского озера, основной особенностью которой является массовое развитие камыша озерного, не свойственное другим геоботаническим районам Ладоги. Общая площадь зарослей макрофитов в пределах южного района составляет около 8200 га, из которых более 5 тыс. га занимают группировки воздушно-водных растений и около 3150 га – группировки погруженных и плавающих растений.

Завершая геоботаническую характеристику Ладожского озера, следует подчеркнуть слабое развитие водной растительности, обусловленное неблагоприятными для макрофитов эдафическими и гидродинамическими особенностями водоема. Общая площадь зарастания составляет 103 км<sup>2</sup>. Во всех трех геоботанических

Площади (га) группировок макрофитов Ладожского озера

Эдификатор формации	Шхерный район		Район откры- тых берегов		Южный район	
<i>Batrachium peltatum</i>	12	(0,8)	-		-	
<i>Potamogeton perfolia- tus</i>	200	(13,1)	41	(8,9)	3000	(38,8)
<i>P. gramineus</i>	20	(1,3)	5	(0,8)	130	(1,8)
<i>P. natans</i>	20	(1,3)	-		5	
<i>Polygonum amphibium</i>	12	(0,8)	-		7	(0,1)
<i>Nuphar lutea</i>	18	(1,2)	+		3	
Виды рода <i>Sparga- nium</i>	30	(2,0)	1	(0,2)	-	
<i>Scirpus lacustris</i>	+		+		1000	(12,2)
<i>Equisetum fluvia- tile</i>	20	(1,3)	2	(0,3)	-	
<i>Eleocharis palus- tris</i>	12	(0,8)	-		20	(0,3)
<i>Phragmites austra- lis</i>	1100	(72,0)	530	(88,6)	4000	(48,8)
<i>Scolochloa festu- cacea</i>	22	(1,5)	7	(1,2)	10	(0,1)
<i>Glyceria maxima</i>	10	(0,7)	-		-	
<i>Carex acuta</i>	12	(0,8)	7	(1,2)	7	(0,1)
<i>C. vesicaria</i>	10	(0,7)	-		-	
Прочие виды	25	(1,7)	5	(0,8)	15	(0,2)

П р и м е ч а н и е. В скобках - процент от общей площади зарос-  
лей. Здесь и в табл. 10: (+) - площадь зарослей незначительна, (-) -  
группировка не обнаружена.

районах преобладают сообщества тростника (табл. 8). Только  
в южном районе из гелофитов получил пышное развитие камыш  
озерный. Здесь же большие площади занимают сообщества  
рдеста пронзеннолистного.

#### 4.2. О н е ж с к о е о з е р о

Высшие водные растения образуют фитоценозы, которые объеди-  
няются в 62 ассоциации, относящиеся к 32 формациям. Эдифи-  
каторами являются 31 вид цветковых и 1 вид высших споровых  
растений. Понятно, что эдификаторная роль различных видов  
неравнозначна. Ведущая роль принадлежит воздушно-водным  
растениям - тростнику обыкновенному, образующему 13 ассоци-  
аций, хвощу топяному - 8 ассоциаций и камышу озерному -  
4 ассоциации. Среди растений с плавающими листьями наибольш-  
шее число ассоциаций (6), формирует горец земноводный, хотя  
их общая площадь составляет всего 53 га. Все остальные виды  
макрофитов образуют по 1-2 ассоциации. Распространение

ассоциаций в пределах различных типов литорали представлено в табл. 9. Скалисто-глыбовая литораль здесь не рассматривается, так как среди нагромождений каменных глыб сформированных сообществ макрофитов не обнаружено, хотя отдельные экземпляры рдеста пронзеннолистного, шелковника шитовидного и тростника обыкновенного укореняются в мелкозернистом материале, который накапливается, как указывалось выше, среди обломков скал и глыб.

Вполне понятно, что наибольшим разнообразием группировок обладает защищенная от волнения илистая литораль – 45 ассоциаций. Довольно большое разнообразие группировок имеется на песчаной литорали (34 ассоциации), что можно объяснить широким распространением песчаных донных отложений в пределах литоральной зоны Онежского озера. И, наоборот, относительно бедна группировками макрофитов (23 ассоциации) благоприятная для их развития глинистая литораль из-за небольшой площади последней. Всего 17 ассоциаций развито на каменистой литорали.

Несмотря на то что отдельные экземпляры высших водных растений произрастают на глубине около 10 м, что позволяет считать эту глубину нижней границей литоральной зоны в Онежском озере, примерно 95% площади, занимаемой всеми сообществами макрофитов, находится в пределах 3-метровой изобаты и около 99% – в пределах 5-метровой изобаты.

Заросли макрофитов в Онежском озере распространены неравномерно, поэтому характеристику зарастания литорали целесообразно вести по районам.

Западный берег Онежского озера простирается от г. Петрозаводска до мыса Часовня на юге. На всем его протяжении преобладает прибойная каменистая литораль, которая прерывается небольшими участками песчаной литорали и выходами скальных пород (Кириллова, 1975). Только в бухте Деревянской находится небольшой участок затишной илистой литорали. Здесь, за барьером тростниковых зарослей (асс. 44, 52 и 43),<sup>4</sup> протягивающихся между материком и о-вом Большим Деревянским, располагается большая часть группировок макрофитов, встреченных на литорали западного берега. Тростниковые заросли довольно разреженные. В них вкраплены фитоценозы камыша с водными растениями (асс. 31), а в вершине бухты мозаично располагаются группировки горца земноводного, стрелолиста обыкновенного, ежеголовника узколистного, рдеста плавающего и кубышки желтой (асс. 15, 30, 25, 14 и 22). Площадь каждого сообщества не превышает 100 м<sup>2</sup>.

В западной части бухты небольшую площадь занимают фитоценозы хвоща приречного и ситняга болотного (асс. 39 и 62).

За внешней границей зарослей гелофитов произрастают отдельные экземпляры рдеста пронзеннолистного, шелковника

---

<sup>4</sup> По Онежскому озеру см. табл. 9 и сноску на с. 89.



Распространение ассоциаций высших водных растений в пределах различных типов литорали Онежского озера

Ассоциация	Каменистая		Песчаная		Илистая	Глинистая	
	затиш- ная	прибой- ная	затиш- ная	прибой- ная	затиш- ная	затиш- ная	прибой- ная
1. Elodeetum canadensis aqui-herbosum	-	-	-	-	+	-	-
2. Myriophylletum alterniflori aqui-herbosum	-	+	-	+	+	-	-
3. Myriophylletum spicati aqui-herbosum	-	-	-	-	+	+	-
4. Batrachietum aquatilis aqui-herbosum	-	+	-	+	+	-	-
5. Batrachietum eradicati aqui-herbosum	-	-	-	-	+	-	-
6. Batrachietum circinati subpurum	-	-	-	-	+	-	-
7. Batrachietum peltati subpurum	+	++	+	+	+	-	+
8. Potamogetonetum compressi sparganiosum	-	-	-	-	-	+	-
9. Potamogetonetum lucentis aqui-herbosum	-	-	-	-	++	+	-
10. Potamogetonetum perfoliati aqui-herbosum	-	-	-	+++	+++	-	+
11. Potamogetonetum perfoliati subpurum	++	+++	-	+++	++	+	+++
12. Potamogetonetum graminei aqui-herbosum	-	-	+	+	+	-	-
13. Potamogetonetum natantis aqui-herbosum	-	-	-	-	++	+	-
14. Potamogetonetum natantis subpurum	+	-	-	-	+	-	-
15. Polygonetum amphibii aqui-herbosum	-	-	-	+	++	+	-
16. Polygonetum amphibii myriophyllosum	-	-	-	+	-	-	-
17. Polygonetum amphibii perfoliati-potamogetonosum	-	-	-	+	-	-	-
18. Polygonetum amphibii graminei-potamogetonosum	-	+	-	-	-	-	-
19. Polygonetum amphibii natantis-potamogetonosum	-	-	+	-	+	+	-
20. Polygonetum amphibii nupharosum	-	-	-	-	+	-	-
21. Nymphaeetum candidae aqui-herbosum	-	-	+	+	++	-	-
22. Nupharetum lutei aqui-herbosum	-	-	++	++	++	-	-
23. Nupharetum lutei natantis-potamogetonosum	-	-	-	-	++	-	-
24. Nupharetum pumili subpurum	+	-	-	-	+	-	-
25. Sparganietum angustifolii aqui-herbosum	-	-	+	+	+	-	-
26. Sparganietum graminei aqui-herbosum	-	-	++	+	++	++	-
27. Sparganietum erecti aqui-herbosum	-	-	-	-	+	-	-
28. Sparganietum emersi aqui-herbosum	-	-	-	+	+	-	-
29. Sagittarietum natantis sparganiosum	-	-	-	-	-	+	+
30. Sagittarietum sagittifoliae aqui-herbosum	-	-	-	-	-	+	-
31. Scirpetum lacustris aqui-herbosum	-	-	++	+++	+++	-	++
32. Scirpetum lacustris nymphaeosum	-	-	+	-	+	-	-
33. Scirpetum lacustris nupharosum	-	-	-	-	+	-	-
34. Scirpetum lacustris natantis-potamogetonosum	-	-	+	-	-	-	-
35. Equisetetum fluviatilis aqui-herbosum	-	+	-	++	+++	+	+
36. Equisetetum fluviatilis nymphaeosum	-	-	-	+	-	-	-
37. Equisetetum fluviatilis nupharosum	-	-	-	+	++	+	-
38. Equisetetum fluviatilis natantis-potamogetonosum	-	-	-	-	+	-	-
39. Equisetetum fluviatilis graminei-potamogetonosum	-	-	-	-	+	+	+
40. Equisetetum fluviatilis perfoliati-potamogetonosum	-	-	-	-	+	-	-
41. Equisetetum fluviatilis acicularis-eleocharosum	-	-	-	+	+	-	-
42. Equisetetum fluviatilis calliergonosum	-	-	-	-	+	-	-

Т а б л и ц а 9 (продолжение)

Ассоциация	Каменистая		Песчаная		Илистая	Глинистая	
	за- тиш- ная	прибой- ная	затиш- ная	прибой- ная	затиш- ная	за- тиш- ная	прибой- ная
43. <i>Phragmitetum australis</i> <i>aqui-herbosum</i>	-	+++	-	++++	++++	++	++
44. <i>Phragmitetum australis</i> <i>subpurum</i>	++	++++	+++	++++	++	-	-
45. <i>Phragmitetum australis</i> <i>charosum</i>	-	-	-	-	-	+	-
46. <i>Phragmitetum australis</i> <i>lobeliosum</i>	-	-	-	+	-	-	-
47. <i>Phragmitetum australis</i> <i>perfoliati-potamo- getonosum</i>	-	-	-	++	-	-	-
48. <i>Phragmitetum australis</i> <i>graminei-potamo- getonosum</i>	-	++	-	++	-	-	+
49. <i>Phragmitetum australis</i> <i>polygonosum</i>	-	-	-	+	++	+	-
50. <i>Phragmitetum australis</i> <i>nupharosum</i>	-	-	-	-	+	+	-
51. <i>Phragmitetum australis</i> <i>eleocharosum</i>	-	-	-	+	-	-	-
52. <i>Phragmitetum australis</i> <i>scirposum</i>	-	++	-	++++	-	-	++
53. <i>Phragmitetum australis</i> <i>nigrae-caricosum</i>	-	+	-	+	-	-	-
54. <i>Phragmitetum australis</i> <i>rostratae-carico- sum</i>	-	-	-	-	+	-	-
55. <i>Phragmitetum australis</i> <i>comarosum</i>	-	-	-	-	+	-	-
56. <i>Typhaetum angustifoliae</i> <i>aqui-herbosum</i>	-	-	-	-	+	-	-
57. <i>Caricetum acutae mixta</i> <i>herbosum</i>	++	++	-	+	++	-	-
58. <i>Caricetum nigrae mixta</i> <i>herbosum</i>	++	++	-	+	+	-	-
59. <i>Caricetum vesicariae</i> <i>aqui-herbosum</i>	+	-	-	-	+	-	-
60. <i>Caricetum rostratae mixta</i> <i>herbosum</i>	-	-	-	-	+	-	-
61. <i>Alismetum plantago-aquaticae</i> <i>aqui- herbosum</i>	-	-	-	-	+	-	-
62. <i>Eleocharetum palustris</i> <i>aqui-herbosum</i>	+	+	++	++	-	-	-

жестколистного и шелковника шитовидного. В ряде случаев они образуют разреженные группировки.

Южный и восточный берега Онежского озера (от мыса Часовня до мыса Крестовый Наволок). На всем их протяжении преобладает прибойная песчаная литораль, полностью лишенная высшей водной растительности. Лишены растительности и небольшие участки имеющейся здесь скалистой литорали. Водная растительность в этом районе приурочена главным образом к каменистой литорали Свирской губы.

От мыса Часовня почти до устья р. Ошты идет полоса тростниковых зарослей, представленных пятью ассоциациями (асс. 43, 44, 42, 47 и 46) шириной около 50 м. К тростнику примыкают небольшие по размерам группировки камыша с водными растениями. Ассоциации гелофитов оконтуриваются довольно широкой (до 20 м) полосой погруженных растений, в основном рдеста пронзеннолистного, а также рдеста травяного и шелковника шитовидного (асс. 11, 12 и 7).

После устья р. Ошты полоса зарослей тростника распадается на отдельные массивы, которые вскоре совсем исчезают. Тростник растет в 30–40 м от уреза воды. Между ним и берегом располагаются небольшими пятнами группировки, построенные ситнягом болотным, рдестом травяным и пронзеннолистным (асс. 62, 55 и 57). Вдоль уреза воды протягивается полоса (2–5 м) осоки черной (асс. 58).

Около протоки в оз. Мегрское на каменистых грядах вдоль берега вновь появляются группировки тростника в виде отдельных массивов площадью от нескольких десятков до нескольких тысяч квадратных метров.

К зарослям тростника примыкают небольшие фитоценозы камыша с водными растениями. С внешней стороны к группировкам воздушно-водных растений примыкают разреженные фитоценозы рдеста пронзеннолистного и шелковника водного (асс. 10 и 4).

На всем протяжении литорали восточного берега водная растительность почти полностью отсутствует. Отмечены разреженные фитоценозы тростника площадью до 100 м<sup>2</sup> на каменистой литорали около мысов Петропавловского и Бесова и к северу от устья р. Водлы.

В зарастании литорали основного плеса (без залива Большое Онего) участвуют 20 ассоциаций. Размеры площадей, занятых формациями макрофитов, приведены в табл. 10.

Площадь водной растительности составляет 102 га, почти полностью отсутствуют ассоциации плавающих растений, а погруженные занимают всего лишь 8,7% заросшей площади литорали; 91,3% площади падает на долю группировок гелофитов, из которых более 80% приходится на заросли тростника.

Залив Большое Онего является северо-западным продолжением основного плеса озера. Залив глубоководный, его западный берег сильно изрезан – сюда вдаются несколько больших губ:

Площадь (га) литоральной зоны Онежского озера, занятая сообществами высших водных растений

Эдификатор формации	Основ- ной плес	Большое Онего, в том числе Ялгуба, Пиньгуба, Илемгуба	Малое Онего и Заонеж- ский залив	Пове- нецкий залив	Губы				Всего
					Униц- кая	Лижем- ская	Кондо- пожская	Великая	
Виды рода <i>Carex</i>	6.3	5.5	34.5	16.3	21.7	2.5	11.5	8.0	106.3
<i>Phragmites australis</i>	81.0	103.0	100.0	730.0	85.0	20.0	73.0	268.0	1460.0
<i>Typha angustifolia</i>	-	-	-	1.5	0.3	-	-	-	1.8
<i>Equisetum fluviatile</i>	0.1	22.5	3.0	15.0	5.0	5.5	1.0	8.0	60.1
<i>Scirpus lacustris</i>	5.1	0.4	71.2	18.0	29.0	0.2	1.1	13.0	138.0
<i>Eleocharis palustris</i>	0.3	-	8.8	4.0	4.5	1.0	1.1	-	19.7
Виды рода <i>Sagittaria</i>	+	-	-	0.1	-	-	-	-	0.1
Виды рода <i>Sparganium</i>	+	0.6	0.8	1.2	2.8	0.4	1.1	10.0	16.9
<i>Polygonum amphibium</i>	+	6.2	1.5	13.0	6.6	2.5	0.2	23.0	53.0
<i>Nuphar lutea</i>	+	8.8	22.5	26.2	29.0	5.3	31.3	18.0	141.1
Виды рода <i>Nymphaea</i>	-	10.1	0.4	5.7	3.8	0.2	0.1	15.0	35.3
<i>Potamogeton natans</i>	+	-	0.2	28.4	10.0	0.1	0.2	5.0	43.9
<i>P. perfoliatus</i> , <i>P. gramineus</i> , <i>P. lucens</i>	} 7.5	5.8	16.0	120.1	6.3	4.0	5.0	32.0	194.7
Виды рода <i>Batrachium</i>	1.5	24.3	2.2	42.2	0.2	0.5	0.3	12.0	83.2
Виды рода <i>Myriophyllum</i>	-	0.1	-	1.4	2.3	0.2	-	-	4.0
<i>Elodea canadensis</i>	-	1.0	0.3	-	+	0.1	+	-	1.4
Всего	102.0	188.3	258.0	1023.0	206.5	42.5	125.9	412.0	2358.5

Пиньгуба, Ялгуба, Чеболакша, Илемгуба и ряд маленьких. Для губ характерно разнообразие группировок макрофитов, свойственное заливу в целом.

Берега заливов Илемгуба и Чеболакша либо скалистые, либо каменистые. На каменистой литорали у самого уреза воды тянется прерывающаяся полоса осоки острой (асс. 57) шириной 1-2 м, к которой примыкают разреженные заросли тростника, а также единичные экземпляры или небольшие по площади фитоценозы рдеста пронзеннолистного и шелковника шитовидного (асс. 11 и 7). На каменистых отмелях между островами встречаются фитоценозы урути очередноцветковой (асс. 2) площадью менее 100 м<sup>2</sup> каждый. Разнообразно зарастают только заиленные верховья обеих губ. В Илемгубе вдоль всех берегов идет широкая полоса шелковника водного (асс. 4). На низменных участках берегов, заходя в воду, произрастает осока вздутая (асс. 60), к которой примыкает полоса хвоща (асс. 35 и 37). Рядом с сообществами хвоща располагается группировка кубышки желтой (асс. 22). В центре залива отмечены фитоценозы рдеста пронзеннолистного (асс. 10).

В вершине губы Чеболакша четко прослеживается чередование полос различных типов макрофитов и наблюдается следующий профиль зарастания:

асс. осоки вздутой с разнотравьем (35-40 м)



асс. хвоща приречного с водными растениями (15 м)



асс. горца земноводного с кубышкой (60-80 м)



асс. рдеста пронзеннолистного с водными растениями (15 м).

Здесь же встречен участок около 500 м<sup>2</sup> редкой на Онеге ассоциации тростника с осокой вздутой. Водная растительность губы Горская Повежа в основном схожа с растительностью описанных выше заливов. Кроме того, в юго-восточном углу губы совместно с тростником произрастает камыш (асс. 31) и располагается редкая на Онеге группировка горца земноводного с урутью (асс. 16). Всю центральную часть залива занимают ассоциации кувшинки чистобелой и кубышки желтой с водными растениями (асс. 21 и 22). Фитоценозы кубышки встречаются и южнее в маленьких заливчиках, вдающихся в берега полуострова Чаж. По соседству с сообществами кубышки обычно раз-

виваются группировки ежеголовника узколистного и простого (асс. 25 и 28) площадью до 200 м<sup>2</sup> каждая. В губах Ялгуба и Пиньгуба, на прилегающем к ним мелководье с подветренной стороны разбросанных около побережья островов и в заливчиках материкового берега полосой в 70–80 (до 100) м располагаются разреженные заросли тростника, обрамленные фитоценозами рдеста пронзеннолистного и шелковника щитовидного. Вдоль уреза воды узкой прерывистой полосой протягиваются сменяющие друг друга группировки осоки острой и черной (асс. 57 и 58). В верховьях Ялгубы доминирующее положение вдоль берегов заняли группировки хвоща, вдоль которых наблюдаются фитоценозы кубышки. Ширина каждой полосы колеблется от 15 до 20 м.

С востока залив Большое Онего ограничен западными берегами Заонежского полуострова, Большого Леликовского острова и юго-западной оконечностью Большого Климецкого острова. Песчаная, каменистая, а местами скалистая прибойная литораль почти исключает развитие высших водных растений у этих берегов. Растительность развита только в заливчиках, где небольшое распространение получила осока острая, отдельные растения тростника обыкновенного, двухкосточника тростниковидного и дербенника иволистного (*Lythrum salicaria*). С подветренной стороны островов Липовских и Кузова произрастают тростник и шелковник водный, образующие в этих местах разреженные группировки (асс. 44 и 4).

В зарастании литорали залива Большого Онего и его губ принимает участие 21 ассоциация макрофитов. Площадь покрытой группировками высших водных растений литорали около 190 га (табл. 10). На долю воздушно-водных растений приходится 70% зарастающей литорали, плавающих – 13,5 и погруженных – 16,5%.

Заливы Малое Онего и Заонежский. На всем протяжении восточного берега названных выше заливов преобладает каменистая литораль, прорежаемая небольшими участками скалистой и песчаной литорали. Берега подвержены волнению, за исключением верхних частей многочисленных бухточек, вдающихся в материк.

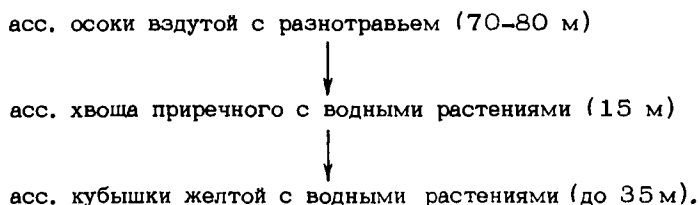
В общей форме зарастание имеет следующий вид. Участки прибойной песчаной и скалистой литорали лишены растений. Каменистая литораль зарастает в разной степени в зависимости от силы воздействия прибоя. Вначале появляются у уреза воды отдельные куртины осоки острой и черной, дербенника иволистного, вербейника обыкновенного (*Lysimachia vulgaris*), двухкосточника тростниковидного и тростника обыкновенного. На некотором удалении от берега можно видеть единичные экземпляры или очень разреженные ценозы рдеста пронзеннолистного, шелковника водного и шелковника щитовидного (асс. 11, 4 и 7).

По мере ослабления силы прибоя тростник начинает образовывать вдоль берегов материка и островов сначала очень разреженные, а затем более сомкнутые фитоценозы, относящиеся к асс. *Phragmitetum australis subpurum* и асс. *Phragmitetum australis aqui-herbosum*. Ширина полосы тростниковых зарослей колеблется в пределах 5–10 м. Наконец, в защищенных от волнения бух-

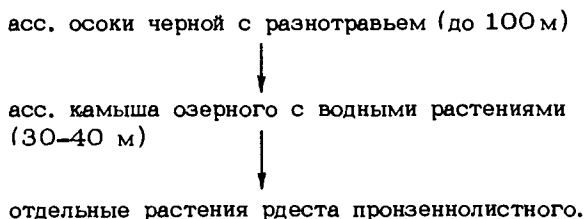
точках, где накапливается на дне органический материал и преобладают илистые грунты, помимо воздушно-водных, произрастают и растения с плавающими листьями.

Обычно в бухточках зарастание носит мозаичный характер. К занимающим вершины бухт осоковым ассоциациям (асс. 60 и 57) примыкают фитоценозы кубышки желтой (асс. 22), перемежающиеся сообществами тростника и камыша и небольшими пятнами хвоща (асс. 43, 31 и 39). За группировками гелофитов располагаются сообщества двух видов рдеста – пронзеннолистного и разнолистного (асс. 10 и 12).

В отличие от описанного выше зарастания мелких бухточек в Унойгубе четко выражено чередование полос макрофитов. Профиль зарастания западного берега этой губы имеет следующий вид:



Зарастание литорали восточного берега отлично от зарастания западного:



Восточный берег Заонежского залива на севере заканчивается Челмужской губой. Отчлененная песчаными Западной и Восточной Челмужскими косами губа сообщается с основной акваторией озера только узким (около 600–700 м) и мелким проливом. Основная масса растительности в Челмужской губе сосредоточена в ее вершине, где впадает небольшая речка, поставляющая макрофитам питательные вещества.

Вдоль северного берега на илистом грунте большую площадь занимает группировка кубышки желтой с рдестом плавающим, по внешнему краю сообщества которой расположен тростник, занимающий песчаные возвышения дна. На илистом грунте в понижениях между песчаными грядами произрастает камыш (асс. 31). Между фитоценозами гелофитов находятся богатые флористически фитоценозы

рдеста плавающего (асс. 13). Их обрамляют разреженные заросли рдеста блестящего и пронзеннолистного (асс. 9 и 10).

К востоку от вторгающегося в северную часть залива каменистого полуострова характер зарастания меняется. Вдоль низменного берега на песчаном грунте идет полоса камыша с водными растениями шириной 150–200 м. Она сменяется очень разреженной ассоциацией тростника с камышом до 100 м шириной, которую обрамляет прерывающаяся узкая (5–10 м) полоса фитоценозов, относящихся к асс. *Potamogetonetum perfoliati subpurum*. Разреженные тростниковые заросли шириной около 20 м развиваются вдоль восточного песчаного берега губы на удалении 50–80 м от уреза воды.

При устье р. Нёмина вновь наблюдается разнообразие группировок. Площадь около 3 га занимает хорошо развитая ассоциация ситняга болотного (асс. 62), к которой примыкают небольшие фитоценозы тростника, камыша озерного, кубышки желтой и ежеголовника простого с водными растениями. Вдоль обоих берегов Западной Челмужской косы располагаются чистые фитоценозы рдеста пронзеннолистного, причем вдоль западного берега растения произрастают на илистом грунте на глубине до 4 м.

Западный берег заливов Малого Онего и Заонежского по своей морфологии и по зарастанию напоминает восточный берег. На всем протяжении господствует каменистая литораль. Береговая линия сильно изрезана со множеством небольших бухточек, к которым приурочены основные площади, занятые сообществами макрофитов. Более разнообразно зарастание Типиницкой бухты. Берега ее большей частью каменистые, и вдоль них в защищенных от волнения местах наблюдаются небольшие почти чистые фитоценозы тростника и редкое для Онеги сообщество кубышки малой (асс. 24). Лишь в самом верховье, в месте впадения ручья, дно бухты песчаное. Вода ручья, видимо, более минерализована по сравнению с озерной, что способствует пышному развитию ситняга болотного, строящего очень сомкнутую группировку (асс. 62). К ситнягу примыкают несколько небольших по площади фитоценозов горца земноводного (асс. 15). Как бы живые берега ручья в озере создает пышно развитая ассоциация ежеголовника прямого с водными растениями. Дно бухты по продолжению течения ручья зарастает элодеей канадской (асс. 1).

В зарастании литорали заливов Малого Онего и Заонежского участвуют 28 ассоциаций, площадь которых 260 га (табл. 10). Группировки воздушно-водных растений занимают 84% площади, плавающих 10% и погруженных – 6%.

Повенецкий залив, составляя продолжение Заонежского залива, является самой северной частью Онежского озера. Значительный по площади и глубоководный в центральной части залив вместе с тем включает в себя целый ряд глубоко врезаемых в материк узких губ, таких как Святуха, Кефтенгуба, Шуньга, Оровгуба, а также мелко-водных участков, расположенных между грядами островов и материком, – губы Толвуйская, Повенецкая, Щучья и Ижгуба. Поэтому вполне естественно, что здесь встречаются все типы литорали и наибольшее разнообразие ассоциаций макрофитов.



На всем протяжении юго-западного и западного берегов и части северо-восточного берега Повенецкого залива, исключая губы, господствует каменистая и галечно-песчаная прибойная литораль, большей частью вообще лишенная растительности. Лишь за грядами камней, в небольших бухточках и с подветренной стороны островков тростник образует почти чистые или с примесью других водных растений разреженные фитоценозы, вдоль которых с внешней стороны идут разреженные фитоценозы рдеста пронзеннолистного, шелковника водного и щитовидного (асс. 10, 4 и 7). Вдоль северо-восточного берега Повенецкого залива преобладающим типом становится песчаная литораль, прерываемая на мысах каменными грядами. Между мысом Рач-Паволок и Щучьей губой идет непрерывная полоса зарослей тростника, средняя ширина которой 200 м. В 30-40 м от нее располагаются сообщества рдеста пронзеннолистного, шелковника водного и щитовидного.

В юго-западный берег Повенецкого залива вдаются несколько губ. Вершина Толвуйской губы прикрыта от волнения островами, что способствует накоплению в литоральной зоне илистого материала. Тут же впадает р. Тарутинка, обогащающая озерную воду минеральными солями. Совокупность перечисленных факторов способствует пышному развитию разнообразных группировок, хотя занимаемая ими территория невелика. В зарастающей части губы наибольшая площадь приходится на различные группировки тростника (асс. 42, 52, 49 и 50). В свободном пространстве между зарослями тростника располагаются сообщества хвоща, ситняга болотного, камыша озерного, ежеголовника злаколистного (асс. 40, 62, 31 и 26). Площадь каждого фитоценоза колеблется от 80 до 400 м<sup>2</sup>.

Губа Шуныга характерна тем, что в ней по песчаной отмели вдоль восточного берега наблюдаются обширные и самые продуктивные на Онеге почти чистые заросли тростника, протягивающиеся полосой шириною до 200 м. Однако полоса тростника не является сплошной, а состоит из крупных массивов, между которыми произрастает рдест травяной. По внешней границе тростника идет полоса погруженных растений шириной 20-25 м, состоящая из чередующихся фитоценозов рдеста пронзеннолистного и шелковника водного. Наконец, в верховье губы Шуныги около 0,2 га занимает сообщество камыша с водными растениями и несколько сот квадратных метров - асс. *Sparganietum graminei aqui-herbosum*.

Губы Святуха и Кефтьегуба имеют много общих черт. Обе они глубоко врезаются в Заонежский полуостров (длина Святухи превышает 35 км, а Кефтьегубы - 15 км), довольно узкие и мелкие, сообщаемые с основной акваторией озера проливами.

В этих губах представлены все типы литорали, начиная от скалистой и кончая илистой и глинистой: разнообразие экотопов обусловило и разнообразие сообществ высших водных растений: в зарастании губ участвуют 37 ассоциаций макрофитов. Среди них встреченные только здесь ассоциации тростника с *Chara delicatula* и тростника с ситнягом, хвоща с кувшинкой, стрелолиста плавающего

с ежеголовником и довольно редкие ассоциации тростника с лобелией, рогоза узколистного с другими водными растениями и урути колосистой с другими водными растениями. Большинство редких ассоциаций встречается на илистом грунте и занимает небольшую площадь. Господство же, как и везде на озере, принадлежит обычным группировкам тростника, которые протягиваются полосами различной ширины вдоль берегов материка, окружают многочисленные мелкие островки. Группировки тростника оконтуриваются прерывающейся полосой фитоценозов рдеста блестящего и пронзеннолистного и трех видов шелковника. Все погруженные растения хорошо развиты, однако создаваемые ими фитоценозы довольно разреженные.

Общая площадь, занятая группировками макрофитов в Повенецком заливе, немногим более 1000 га, из которых половина приходится на губы Святуху и Кефтенгубу (табл. 10).

Данные, приведенные в табл. 10, показывают значительную долю участия плейстофитов и гидатофитов в зарастании литорали отчлененных губ: площади их группировок составляют соответственно 13.3 и 23.7% в губах против 7.3 и 1.6% для всего Повенецкого залива. Группировки гелофитов занимают 63% зарастающей литорали в губах и 7.6% зарастающей литорали всего залива.

Уницкая губа — наиболее глубоко вдающийся в материк залив Онежского озера; здесь встречаются все типы литорали.

Восточный берег и прибрежные острова от входа до средней части Уницкой губы скалистые, лишённые прибрежной растительности. Первые сомкнутые заросли макрофитов — почти чистые группировки тростника и рдеста пронзеннолистного — появляются у о-ва Кузин, где они опоясывают северную и южную части острова полосой 10-метровой ширины и идут к северу вдоль берега материка до Мелойгубы. Растительность Мелойгубы и расположенной несколько севернее Мытойгубы схожа. Заиленные вершины обеих губ заняты сообществами осоки шершавоплодной. В воде на границе осочника пятнами располагаются богатые видами фитоценозы тростника (асс. 43 и 50). Центральные части обеих губ занимают мозаично расположенные фитоценозы горца земноводного и рдеста плавающего группировки кубышки желтой и рдеста блестящего (асс. 19, 13, 22 и 9). В расширяющейся части Мелойгубы илистые грунты уступают место песчано-илистым и песчаным. На них вдоль обоих берегов протягивается полоса (до 30 м ширины) ситняга болотного (асс. 62). Здесь же отмечен маленький участок ассоциации камыша с рдестом плавающим.

Песчаная литораль восточного берега в районе упомянутых выше губ зарастает тростником, чистые заросли которого начинаются примерно в 25 м от уреза воды и тянутся 50–70-метровой полосой на 5 км — до тех пор, пока песчаная литораль не сменится каменистой, на которой развиваются чередующиеся между собой группировки тростника и камыша. Зарастание верховьев Уницкой губы носит поясной характер. Профиль зарастания имеет следующий вид:

асс. осоки шершавоплодной с разнотравьем (60–80 м)



асс. тростника с камышом (30–40 м)



асс. камыша озерного с кубышкой (40 м)



асс. кубышки желтой с водными растениями (30–40 м).

Залив полностью защищен от волнения. В нем господствует илистая и глинистая литораль. В зарастании литорали залива участвуют все растительные группировки, которые наблюдались в Мелойгубе. В центральной части залива произрастают отдельные экземпляры рдеста блестящего и пронзеннолистного.

Каменистая литораль западного берега очень слабо зарастает – главным образом тростником, и только небольшие заливчики, вдающиеся в материк в районе о-ва Колг, и залив Калий обладают известным разнообразием группировок. В заливчике против о-ва Колг прослеживается следующий профиль зарастания:

асс. осоки острой с разнотравьем (5–7 м)



асс. камыша озерного с водными растениями (до 100 м)



асс. горца земноводного с водными растениями (20 м)



асс. кубышки желтой с водными растениями (8–10 м)



отдельные группы рдеста пронзеннолистного.

В заливе Калий наблюдается картина зарастания, сходная с только что описанной. Ширина каждой из полос 20–25 м. На выходе из залива группировка камыша замещается тростниковой.

В зарастании литоральной зоны Уницкой губы принимают участие 29 ассоциаций макрофитов. Общая площадь зарастания немногим более 206 га (табл. 10); 70.5% площади зарастающей литорали занимают заросли воздушно-водных растений, 25.2 – плавающих и только 4.3% – погруженных макрофитов.

Большая Лижемская губа, также как и Уницкая, глубоко вдается в материк, в литоральной зоне преобладают каменистый и скалистый

субстраты, но в отличие от Унишккой Лижемская губа доступна волнению со стороны основного плеса. Губа глубоководна, и литоральная зона очень сужена. Все эти факторы ограничивают развитие сообществ высших водных растений, большая часть которых находится в заиленном проливе между островами Кальк и Лукин и материком.

В проливе ясно выражено поясное распределение растительных группировок. Вдоль берегов тянутся полосы шириною около 15 м, состоящие из фитоценозов, относящихся к различным ассоциациям хвоща. Группировки хвоща сменяются сообществами кубышки желтой (асс. 22), которые уступают затем свое место группировкам горца земноводного (асс. 19 и 20). Ширина каждой из полос плавающих растений равняется 5–7 м. По их границе располагаются фитоценозы рдеста пронзеннолистного (асс. 10), не образующие сплошной полосы.

В верховье большой Лижемской губы и небольшом заливе, отчлененном от основного плеса грядой скалистых и каменистых островов и называемом Малой Лижемской губой, тоже наблюдается чередование полос водной растительности:

асс. осоки острой с разнотравьем (5 м)



асс. хвоща приречного с водными растениями (7–10 м)



асс. кубышки желтой с водными растениями (5 м)



асс. горца земноводного с водными растениями (3–5 м)



отдельные растения рдеста пронзеннолистного.

На галечно-песчаной отмели, расположенной в 2.5 км от вершины губы у западного берега, описана довольно редкая на озере группировка тростника с осокой черной, площадью в несколько сот квадратных метров.

Восточное и западное побережья материка и островов, расположенных в Большой Лижемской губе, почти нацело лишены водной растительности. Лишь между островами и на отмелях у западного берега небольшую площадь занимают очень разреженные, почти чистые фитоценозы тростника. На некотором удалении от берегов располагаются почти чистые фитоценозы рдеста пронзеннолистного

и шелковника водного. На каменных лугах произрастает уруть очередноцветковая, образующая фитоценозы площадью всего лишь по несколько квадратных метров, относимые к асс. *Myriophylletum alterniflori aqui-herbosum*.

Зарастающая литораль занимает площадь 42.5 га (табл. 10), но в силу изрезанности берегов растительный покров ее разнообразен. В зарастании литорали участвуют 25 ассоциаций макрофитов. Заросли гелофитов занимают 69% площади зарастающей литорали, плейстофитов – 20% и гидатофитов – 11%.

Кондопожская губа напоминает Большую Лижемскую губу: она далеко вдается в материк, открыта волнению, глубокая, с узкой литоральной зоной, в которой преобладают каменистые и скалистые субстраты.

Литоральная зона Кондопожской губы неблагоприятна для развития макрофитов. Большая часть побережий вообще лишена растительности. Лишь в проливах между островами и в углублениях коренного берега на каменистом грунте развиваются не образующие группировок двукисточник тростниковидный, кизляк кистецветный, отдельные куртины осоки острой и черной, а также очень разреженные заросли тростника, рдеста пронзеннолистного и шелковника щитовидного (асс. 44, 43, 11 и 7).

Основное разнообразие растительных группировок и наибольшие площади зарастающей литорали находятся в небольших, но сильно отчлененных от основного плеса заливах – Тулгубе, Кулмуксе и заливе о-ва Суйсари. Наибольшим разнообразием группировок отличается Кодогуба, сообщаемая с основной акваторией Кондопожской губы только узким проливом. Берега Кодогубы заболоченные, в нее впадает небольшая речка, дно илистое.

Вдоль всех берегов Кодогубы у уреза воды наблюдается ассоциация осоки шершавоплодной, за которой идут группировки тростника различной конфигурации. У восточного и южного берегов губы господствует асс. *Phragmitetum australis aqui-herbosum*, а вдоль западного берега идет неширокая (до 10 м) полоса тростника с сабельником. Кодогуба – единственное место на Онеге, где встречена эта группировка, указывающая на процесс заболачивания. Значительную площадь занимают сообщества камыша с кувшинкой. Рядом с сообществами гелофитов, а подчас и вклиниваясь между ними располагаются группировки ежеголовника простого, кувшинки чистобелой и двух видов рдеста – плавающего и пронзеннолистного с примесью других макрофитов (асс. 28, 21, 13 и 10). Всю центральную часть губы занимает разреженная группировка кубышки желтой (асс. 22).

К северу от Кодострова до устья р. Суны вдоль берега идет полоса тростниковых зарослей шириной около 50 м, по краю которой наблюдаются отдельные растения или небольшие куртины рдеста пронзеннолистного и шелковника водного.

Следующий, довольно большой для Кондопожской губы массив тростника располагается к северу от о-ва Ламп. Вдоль восточного берега протягиваются чистые заросли тростника, ширина которых

60–70 м. К ним примыкают фитоценозы рдеста травяного (асс. 12).

В Тулгубе за прибрежной полосой осоки острой (асс. 57) следует полоса кубышки с примесью других макрофитов (асс. 22) шириной около 25 м, по ее границе, чередуясь, располагаются фитоценозы ежеголовника узколистного и горца земноводного (асс. 25 и 20), площадь каждого из которых 200–300 м<sup>2</sup>.

Около 4–5 га занимает группировка осоки шершавоплодной в мелководном западном заливе о-ва Суйсары. По ее границе располагаются ассоциации рдеста плавающего, хвоща с другими водными растениями и ежеголовника узколистного (асс. 13, 35 и 25). У западного берега залива произрастает тростник, к которому примешивается рдест травяной (асс. 12). Наконец, в Суйсарском проливе на песчаной отмели располагаются массив тростника около 1.5 га и очень разреженные фитоценозы рдеста пронзеннолистного.

Растительный покров литоральной зоны Кондопожской губы состоит из 22 ассоциаций гидрофитов и водно-болотных растений. Общая площадь зарастающей литорали составляет около 126 га (табл. 10), около 70% этой площади занимают заросли воздушно-водных растений, на группировки плавающих макрофитов приходится 26% площади, погруженных – немногим более 4%.

Великая губа и Кижские шхеры. Берега материка и большей части многочисленных островов, расположенных в Великой губе и вдоль Кижского фарватера, каменистые. Зарастание Великой губы удивительно однообразно. Почти вдоль всех берегов материка и островов идет полоса тростниковых сообществ. С наветренной стороны полоса тростника очень узкая (до 7 м) и местами прерывающаяся. Преобладает почти чистая ассоциация тростника. В ряде случаев к тростнику примешивается осока черная. Кроме того, разреженные фитоценозы образует осока острая (асс. 57), располагающаяся у самого уреза воды. С подветренной стороны островов ширина полосы тростниковых зарослей увеличивается в среднем до 25–30 м, достигая в бухточках 100 м. По границе группировок тростника (асс. 44, 52 и 43), а иногда и на некотором удалении от них произрастают отдельные экземпляры рдеста пронзеннолистного, шелковника щитовидного и жестколистного или отдельные, очень разреженные группировки этих растений (асс. 7 и 6).

В защищенных от волнения местах, среди островов и в заливчиках большое распространение получили фитоценозы кубышки желтой и горца земноводного (асс. 22, 15 и 20), оконтуривающие полосу тростника, хотя площадь, занимаемая каждым из них, невелика.

Рдест сплюснутый (*Potamogeton compressus*) – довольно редкое растение на Онеге, предпочитающее эвтрофированные водоемы. Тем не менее в проливе между островами Сычевец и Карельским этим видом рдеста совместно с ежеголовником злаколистным сформирована асс. *Potamogetonetum compressi sparganium*, занимающая площадь около 600 м<sup>2</sup>.

Мозаично зарастает Сенная губа. В центральной ее части поперек залива располагаются заросли тростника (асс. 43), между

которыми и прибрежным осочником из *Carex lasiocarpa* находятся фитоценозы хвоща приречного, кубышки желтой и рдеста плавающего (асс. 37, 42, 22 и 13). Аналогичную картину можно наблюдать и в других бухточках, вдающихся в западный берег о-ва Большой Климецкий.

Благоприятные условия для развития нимфейных создались в заливе о-ва Кижь. Всю верхнюю часть залива занимает ассоциация кувшинки чистобелой (асс. 21), к которой примыкают фитоценозы кубышки желтой и горца земноводного. Группировки плейстофитов отчленены от остальной части залива берьером зарослей тростника и камыша, произрастающих на луге, идущей поперек залива. За группировками гелофитов всю центральную часть залива занимают очень разреженные фитоценозы рдеста блестящего (асс. 9).

Водная растительность разных заливов в вершинке Великой губы сходна друг с другом, поэтому в качестве примера приведем характер зарастания залива, в который впадает р. Судма. Близ устья реки по берегу у воды распространен осочник, к которому примыкает группировка тростника с рдестом травяным. От устья р. Судмы в сторону островков и вблизи них большую площадь занимают сообщества хвоща и камыша (асс. 35 и 31). Между массивами воздушно-водных растений произрастают, образуя довольно сомкнутые группировки, кубышка желтая, гореч и ежеголовник злаколистный. С озерной стороны заросли гелофитов обрамляются полосой погруженных растений, состоящей из уже упомянутых группировок рдеста блестящего и пронзеннолистного.

Комплексный характер имеет зарастание участка илистой литорали у устья р. Яндымы. Вдоль восточного берега залива, в который впадает река, прослеживается чередование фитоценозов камыша и тростника с примесью других водных растений и тростника с горцом. Вдоль западного берега пышное развитие получили фитоценозы кувшинки чистобелой, кубышки желтой с другими водными растениями, а также обычные для Великой губы группировки горца и ежеголовника злаколистного (асс. 15, 20 и 26).

Растительный покров литоральной зоны Великой губы и Кижских шхер состоит из 24 ассоциаций макрофитов общей площадью 412 га (табл. 10); 72% этой площади занимают ассоциации воздушно-водных растений, 11% – сообщества погруженных, 17% – группировки растений с плавающими листьями.

Материалы, приведенные в табл. 10, показывают, что во всех без исключения районах Онежского озера господствующее положение принадлежит тростнику обыкновенному. На сообщества камыша озерного и хвоща приречного приходится небольшая площадь, хотя известно, что они являются доминантами гидрофильных сообществ, весьма распространенных в северных районах Советского Союза (Быков, 1960, 1962, 1965).

Довольно широкое для такого олиготрофного водоема, как Онежское озеро, распространение получили группировки растений с плавающими листьями, в особенности кубышки желтой и горца земно-

Величина всей акватории, литоральной зоны, а также площадь и процент зарастания различных районов Онежского озера

Район	Вся акватория ( $S$ ), тыс.га	Литоральная зона, тыс. га		Площадь зарастания, га	Процент зарастания		
		общая ( $S^1$ )	в пределах 5-метровой изобаты ( $S^2$ )		от $S$	от $S^1$	от $S^2$
Основной плес	544.40	58.03	19.06	102	0.02	0.2	0.6
Заливы:							
Большое Онего	117.10	13.50	7.60	190	0.11	1.4	2.5
Малое Онего и Заонежский	156.30	46.13	23.14	260	0.17	0.6	1.1
Повенецкий	87.17	31.42	19.88	1023	0.90	3.3	5.1
Губы:							
Великая и Кижские	16.48	16.02	10.08	412	2.50	2.6	4.2
шхеры							
Унишкая	14.31	8.67	6.37	206	1.50	2.3	3.2
Лижемская	11.38	3.80	3.04	42.5	0.37	1.1	1.4
Кондопожская	22.11	6.45	3.28	126	0.50	2.0	3.9
Озеро	969.25	184.02	92.45	2360	0.24	1.3	2.6

водного. Их развитию способствует обилие небольших, защищенных от волнения заливов и бухточек в северной и средней частях Онеги. Напротив, в Онежском озере очень слабо развиты ассоциации погруженных растений, в особенности рдестов. Площадь, занимаемая последними, — около 200 га.

Сопоставим площади зарастающей литорали в различных районах Онежского озера с общей площадью водной поверхности, общей площадью литоральной зоны и площадью литоральной зоны в пределах 5-метровой изобаты в тех же районах и вычислим процент зарастания для названных выше территорий, а также сравним их с данными, касающимися озера в целом (табл. 11). Группировки водных растений занимают около 2360 га, что составляет 0.24% площади озера. Понятно, что процент зарастания отчлененных и мелководных губ выше, чем в среднем по озеру (Святуха и Кефтьегуба — 11.3%, Великая — 2.5%, Унишкая — 1.5%). Однако если отнести площади зарослей к общей площади литоральной зоны и к площади литоральной зоны в пределах 5-метровой изобаты, т.е. к зоне озера, доступной для заселения высшими водными растениями, то картина несколько меняется. Резко повышается процент зарастания основного плеса и глубоководных заливов, таких как Большое Онего, Повенецкий, Кондопожская губа. Для Большого Онего, например, эти величины составляют соответственно 0.1, 1.4 и 2.5%, т.е. площадь зарослей, отнесенная к общей площади залива, в 14 и 25 раз ниже соответствующих отношений для ее литоральной зоны и прибрежных мелководий в пределах 5-метровой изобаты.



В целом высшая водная растительность в Онежском озере развита очень слабо и имеет локальное значение в экологии прибрежных экосистем.

#### 4.3. О з е р о   И л ь м е н ь

В зарастании оз. Ильмень участвуют фитоценозы, относящиеся к 20 ассоциациям (табл. 12), эдификаторами которых являются 15 видов растений. Площади всех сообществ макрофитов приведены в табл. 13, из которой видно, что главенствующая роль принадлежит 4 видам макрофитов – рдесту пронзеннолистному и блестящему, камышу озерному и горцу земноводному. Общая площадь зарослей 100,4 км<sup>2</sup>, что составляет 8,5% площади акватории. Озеро зарастает неравномерно. Мелководные заливы северо-восточной, восточной и юго-восточной частей озера и приустьевое района р. Шелонь зарастают очень интенсивно – на 70–90 (до 100)%. На долю заливов, площадь которых около 93 км<sup>2</sup>, приходится 76,4 км<sup>2</sup>, или 76% общей площади зарослей макрофитов в оз. Ильмень. Основной плес озера зарастает на 2% – около 24 км<sup>2</sup> (рис. 14, см. вкл.). В основном здесь распространены сообщества рдеста пронзеннолистного и блестящего (асс. 4, 3 и 2),<sup>5</sup> протягивающиеся полосой (местами прерывающейся) от истока р. Волхов вдоль северо-восточного берега до Синецкого залива. Фитоценозы рдеста пронзеннолистного оконтуривают дельту р. Ловать, а также хорошо развиты при устье р. Шелонь, где 0,2 га на заиленном песке занимает ассоциация рдеста гребенчатого (асс. 1), встречающаяся и в юго-восточной части озера. Отдельными массивами в северо-восточной части озера встречаются фитоценозы рдеста травяного (асс. 5). Его небольшие по площади сообщества распространены также на плотном песке вблизи устья р. Мсты.

Зарастание заливов в целом довольно однообразно. Центральные их части, как правило, занимают разреженные фитоценозы рдеста пронзеннолистного (асс. 4), ближе к берегам сомкнутость зарослей рдеста пронзеннолистного возрастает (асс. 4а). Вдоль берегов протягиваются заросли камыша озерного. Полоса камыша обычно не является сплошной, а состоит из отдельных массивов различной величины (асс. 12). Группировки камыша с водными растениями, как правило, располагаются в прибрежных частях и вершинах заливов, а более разреженные почти чистые заросли камыша (асс. 13) несколько удалены от берега. Между сообществами камыша обычно располагаются фитоценозы рдеста пронзеннолистного и горца земноводного (асс. 4, 6 и 7); размеры, количество и сомкнутость последних заметно возрастают в вершинах заливов. В верхних частях заливов фитоценозы камыша, помимо прибрежной полосы, располагаются пятнами по всей акватории, что особенно характерно для Синецкого залива.

<sup>5</sup>

По оз. Ильмень см. табл. 12 и сноску на с. 89.

Распространение ассоциаций высших водных растений в пределах различных типов оз. Ильмень

Ассоциация	Каменистая	Песчаная		Илистая	
		затишная	прибойная	затишная	прибойная
1. Potamogetonum pectinati aqui-herbosum	-	+	+	-	-
2. Potamogetonum lucentis aqui-herbosum	-	-	-	+	-
3. Potamogetonum lucentis subpurum subass. compactum	-	+++	++	+++	+
4. Potamogetonum perfoliati subpurum subass. sparsum	+	+++	++++	++	+
4a. Potamogetonum perfoliati subpurum subass. compactum	-	++++	+++	++++	++
5. Potamogetonum graminei subpurum	+	+	++	-	-
6. Polygonetum amphibii aqui-herbosum	-	+++	++	+++	+
7. Polygonetum amphibii subpurum	-	++	++	+++	-
8. Stratiotetum aloidis aqui-herbosum	-	-	-	+	-
9. Sparganietum emersi aqui-herbosum	-	++	+	+	-
10. Sparganietum erecti aqui-herbosum	-	+	-	-	-
11. Sagittarietum sagittariae aqui-herbosum	-	+	-	++	-
12. Scirpetum lacustris aqui-herbosum	-	+++	+++	+++	++
13. Scirpetum lacustris subpurum	+	+++	+++	++++	++
14. Equisetetum fluviatilis aqui-herbosum	-	+	+	+	-
15. Eleochareto-equisetetum aqui-herbosum	-	+	+	-	-
16. Eleocharetum palustris aqui-herbosum	+	++	++	+	-
17. Caricetum acutae mixta-herbosum	+	++	++	++	++
18. Butometum umbellati aqui-herbosum	+	++	++	++	+
19. Butometum umbellati purum	+	+	-	-	-
20. Rorippetum amphibii aqui-herbosum	-	-	-	+	-

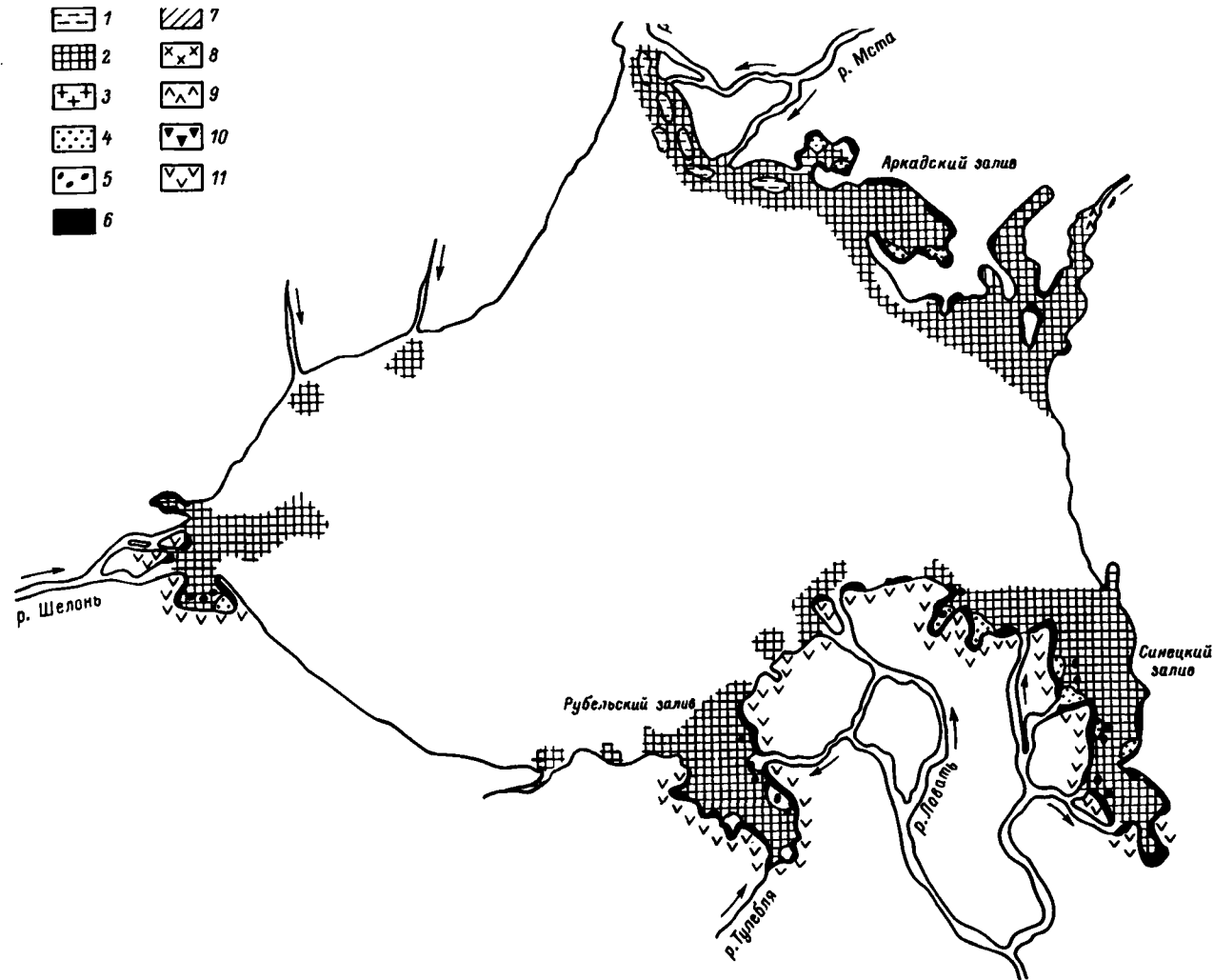


Рис. 14. Схема зарастания оз. Ильмень.

1 - рдест блестящий; 2 - рдест пронзеннолистный; 3 - уруть колосистая и уруть очередноцветковая; 4 - горец земноводный; 5 - кубышка желтая; 6 - камыш озерный; 7 - тростник обыкновенный; 8 - ежеголовник прямой и ежеголовник простой; 9 - стрелолист обыкновенный; 10 - жерушник земноводный; 11 - осока острая и осока черная.

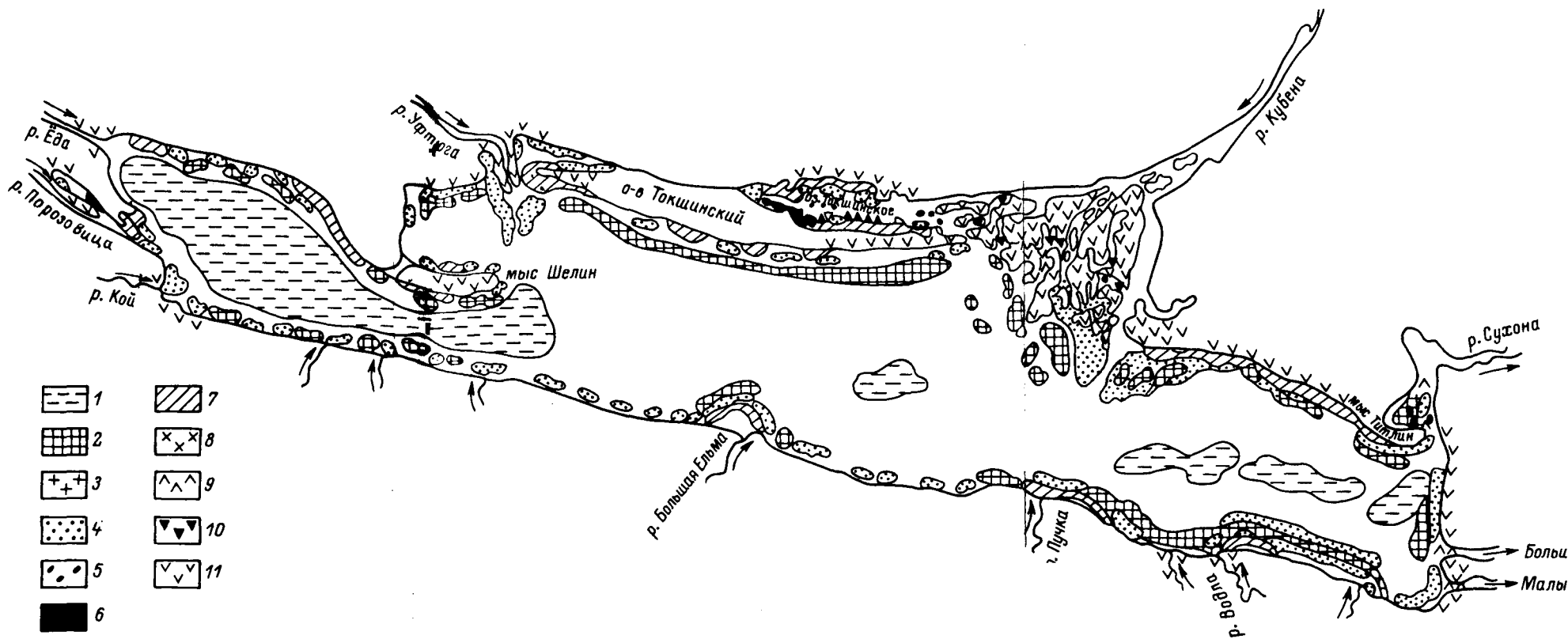


Рис. 18. Схема зарастания оз. Кубенского.

Условные обозначения те же, что и на рис. 14.

## Площади (га) группировок макрофитов оз. Ильмень

Эдификатор формации	В откры- той части	В за- ливах	Всего по озеру	% от об- щей пло- щади зарас- тания
<i>Potamogeton lucens</i>	285.0	0.1	285.1	2.84
<i>P. perfoliatus</i>	1926.0	6304.0	8230.0	82.00
<i>Polygonum amphibium</i>	5.0	165.5	170.5	1.70
<i>Sparganium emersum</i>	-	35.0	35.0	0.35
<i>S. erectum</i>	-	12.4	12.4	0.12
<i>Sagittaria sagittifolia</i>	-	10.5	10.5	0.10
<i>Scirpus lacustris</i>	98.0	1036.0	1134.0	11.30
<i>Eleocharis palustris</i>	36.0	19.0	55.0	0.55
<i>Carex acuta</i> *	-	34.0	34.0	0.34
<i>Butomus umbellatus</i>	28.5	25.5	54.0	0.54
Прочие виды	14.5	3.0	17.5	0.17

П р и м е ч а н и е. \* - указана лишь площадь сообществ осоки, находящихся в воде.

В дельте р. Ловать вблизи устьев проток и около устьев притоков в других районах озера вдоль берега на песчаном грунте и заиленном песке полосами протягиваются разреженные группировки сусака зонтичного, ситняга болотного и ежеголовника простого (асс. 18, 19, 16 и 9). В Синецком, Рубельском и Маковском заливах, примыкая к сообществам камыша или ситняга болотного, на заиленном песке расположена полоса стрелолиста обыкновенного (асс. 11) шириной от 5 до 30 м. В глубоко врезанном заливе, называемом оз. Зеленским, что находится в дельте р. Ловать, на заиленном песке значительную площадь занимает группировка ежеголовника прямого (асс. 10).

Прибрежья островов в дельтах притоков оз. Ильмень заняты группировками осоки острой со значительной примесью поручейника широколистного (асс. 17). Площадь осочников, произрастающих в воде, невелика. Однако поемные осоковые луга, обогащенные разнотравьем, занимают огромные площади, исчисляемые тысячами гектаров, на островах в дельтах рек, впадающих в оз. Ильмень.

Завершая геоботаническую характеристику оз. Ильмень, следует подчеркнуть некоторые особенности зарастания этого водоема: большое разнообразие группировок в различных частях водоема, слабое развитие сообществ макрофитов в открытой части озера, связанное главным образом с активной динамикой водных масс, ин-

тенсивное развитие рдеста пронзеннолистного, фитоценозы которого составляют 82% общей площади зарослей макрофитов, значительное развитие, особенно в заливах, сообществ камыша озерного (11.3% зарастающей площади озера). Обращает на себя внимание полное отсутствие злаков, в особенности тростника – характерного вида для растительного покрова озер Северо-Запада СССР.

#### 4.4. О з е р о   Б е л о е

Высшая водная растительность занимает небольшую площадь, равную 1320 га, что составляет немногим более 1% средней площади водоема. До включения оз. Белого в систему Волго-Балта оно зарастало на 10%. Вблизи уреза воды располагались сообщества *Polygonum amphibium*, за которыми шли заросли *Potamogeton perfoliatus*, опоясывающие, местами прерываясь, берега. В озере наблюдались обширные заросли тростника, но слабо развивался камыш озерный. Об обилии водной растительности в прежнее время говорит тот факт, что отмершие части высших растений выбрасывались в большом количестве на отмели во время прибоя, а в устьях рек (например, р. Ухтомы) они скоплялись иногда в таком количестве, что образовывали непроходимые топи (так называемая мурда), в которых тонули люди и скот (Арнольд, 1925). Подъем воды на 2 м при создании Шекснинского водохранилища привел к гибели сообществ макрофитов на прежних площадях и формированию новых фитоценозов в новых местах.

К моменту нашего обследования в 1975–1976 гг. фитоценозы водных растений вполне сформировались. Большинство из них расположено на месте затопленных сельскохозяйственных угодий при устьях рек Ковжи, Кемы, Мегры, Чалексы, Ухтомки и у истока Шексны. В зарастании озера участвуют 27 ассоциаций (табл. 14). Площади формаций макрофитов и их процентное соотношение приведены в табл. 15.

Большая часть зарослей литорали находится в двух районах озера: первый – вдоль западного и северо-западного берегов на участке, начинающемся немного южнее устья р. Чалексы и заканчивающемся северо-восточнее Ковжинских разливов, и второй – в расширении у истока р. Шексны. Отмечены небольшие заросли макрофитов и у устья р. Ухтомки (рис. 15).

Основные закономерности зарастания северо-западной части озера таковы: к северу от устья р. Чалексы вдоль берега на расстоянии от 0.5 до 1.2 км от уреза воды на глубине около 1 м протягивается полоса тростниковых зарослей (асс. 18 и 19),<sup>6</sup> расположение которой примерно совпадает с прежней береговой линией, о чем свидетельствует присутствие в зарослях тростника отмерших кустарников и деревьев. Средняя ширина полосы тростника около

---

<sup>6</sup>

По оз. Белому см. табл. 14 и сноску на с. 89.

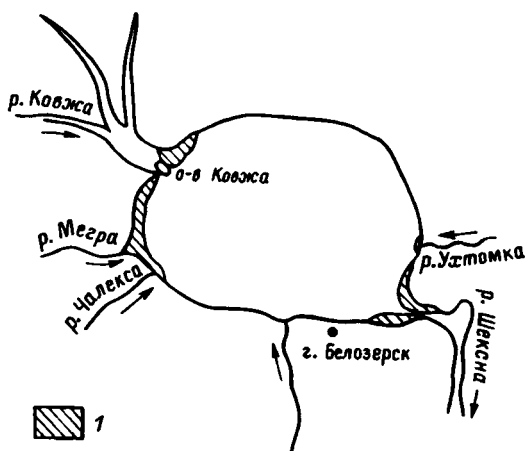


Рис. 15. Схема зарастания оз. Белого.

1 — места распространения сообществ макрофитов.

100 м, местами она суживается до 50 м. У устьев рек Чалексы и Мегры и к северу от о-ва Ковжа за полосой тростника параллельно урезу воды располагаются полосы воздушно-водных, плавающих и погруженных макрофитов, чередующиеся между собой. У самого берега на глубине до 30 см располагаются фитоценозы хвоща приречного (асс. 17). Далее между берегом и зарослями тростника располагаются три полосы шириной от 200 до 300 м, состоящие из сменяющих друг друга фитоценозов горца земноводного и рдеста пронзеннолистного (асс. 8 и 5а), которые перемежаются полосами с преобладанием гелофитов. Ближе к берегу идет полоса, состоящая из комбинации фитоценозов ежеголовника простого и прямого, сусака зонтичного (асс. 11, 12, 13 и 26), с включением фитоценозов рдеста пронзеннолистного и маленького (асс. 5, 5а и 1), зарослей горца земноводного и небольших по размерам сообществ рогоза широколистного и узколистного, тростянки овсяничной, частухи подорожниковой, двукисточника тростниковидного и осоки водной и черной (асс. 9, 15, 16, 20, 22, 24, 25 и 27). Следующая полоса воздушно-водных растений состоит главным образом из фитоценозов сусака зонтичного, а также из группировок ежеголовника прямого, между которыми произрастает гореч земноводный (асс. 26, 12, 13 и 8). Ширина каждой из полос воздушно-водных растений в среднем составляет около 200 м. С внешней стороны полосу тростника обрамляют почти чистые сообщества горца земноводного и рдеста пронзеннолистного (асс. 9, 5 и 5а).

Вдоль северного и северо-восточного берегов озера макрофиты практически отсутствуют. Лишь вблизи устьев небольших притоков отмечено несколько разреженных, почти чистых фитоценозов тростника площадью по 100–150 м<sup>2</sup> и рдеста пронзеннолистного площадью по 200–300 м<sup>2</sup> каждый.

Распространение ассоциаций высших водных растений в пределах различных типов литорали оз. Белого

Ассоциация	Каме- нистая	Песчаная		Илистая	
		затишная	прибойная	затишная	прибойная
1. Potamogetonetus pusilli aqui-herbosum	-	+	-	-	-
2. Potamogetonetus lucentis aqui-herbosum	-	-	-	++	+
3. Potamogetonetus lucentis subpurum subass. compactum	-	-	-	++	++
4. Potamogetonetus perfoliati aqui-herbosum	-	++	+++	+++	++
5. Potamogetonetus perfoliati subpurum subass. sparsum	++	+	+++	+	++
5a. Potamogetonetus perfoliati subpurum. subass. compactum	+	++	+++	+++	++
6. Potamogetonetus graminei aqui-herbosum	-	+	+	++	+
7. Potamogetonetus natantis aqui-herbosum	-	-	-	+	-
8. Polygonetum amphibii aqui-herbosum	-	++	+	+++	++
9. Polygonetum amphibii subpurum	-	++	++	+++	++
10. Polygonetum amphibii lucentis-potamogetonosum	-	+	-	+	+
11. Sparganietum emersi aqui-herbosum	-	+	-	++	+
12. Sparganietum erecti aqui-herbosum	-	+	-	+++	+
13. Sparganietum erecti potamogetonosum	-	-	-	+	-
14. Scirpetum lacustris subpurum	-	+	+	++	+
15. Typhaetum angustifoliae aqui-herbosum	-	-	-	+	-
16. Typhaetum latifoliae lemnosum	-	-	-	+	-
17. Equisetetum fluviatilis aqui-herbosum	-	-	-	++	-
18. Phragmitetum australis subpurum subass. compactum	+	+++	+++	+++	++
19. Phragmitetum australis polygonosum	-	++	++	+++	+
20. Scolochloetum festucaceae aqui-herbosum subass. compactum	-	-	-	+	+
21. Glycerietum maximae aqui-herbosum	-	-	-	+	-
22. Phalaroidetum arundinaceae subpurum	-	-	-	+	-
23. Caricetum aquatilis aqui-herbosum	-	-	-	+	-
24. Caricetum acutae mixta herbosum	-	+	+	++	-
25. Caricetum nigrae subpurum	-	+	-	-	-
26. Butometum umbellati aqui-herbosum	-	++	+	+++	++
27. Alismetum plantago-aquaticae aqui-herbosum	-	-	-	+	+



Площадь группировок макрофитов оз. Белого

Эдификатор формации	Площадь, га	% от общей площади за- растания
<i>Potamogeton pusillus</i>	2.00	0.2
<i>P. lucens</i>	23.00	1.8
<i>P. perfoliatus</i>	168.00	12.7
<i>P. gramineus</i>	16.15	1.2
<i>Polygonum amphibium</i>	405.00	30.8
<i>Sparganium emersum</i>	28.50	2.2
<i>S. erectum</i>	80.00	6.0
<i>Scirpus lacustris</i>	10.20	0.8
<i>Equisetum fluviatile</i>	36.00	2.7
<i>Phragmites australis</i>	331.00	25.0
<i>Scolochloa festucaceae</i>	5.30	0.4
<i>Carex acuta</i>	1.52	0.1
<i>Butomus umbellatus</i>	211.10	16.0
Прочие виды	1.65	0.1

Небольшой массив зарослей находится у устья р. Ухтомки. Вдоль северного берега реки при ее впадении в озеро у самого уреза воды распространены фитоценозы манника большого, рогоза узколистного и осоки острой, по границе которых простираются группировки горца земноводного (асс. 21, 15, 24 и 9). За ними в 50–60 м от берега идет полоса тростника (асс. 18) длиной около 300 м и шириной в среднем 25 м. В небольшом заливе южнее устья р. Ухтомки произрастает горец земноводный, площадь зарослей которого не превышает 0.3 га. Здесь же отмечены фитоценозы сусака зонтичного площадью по 25–30 м<sup>2</sup>. До подъема уровня воды заросли макрофитов в районе впадения р. Ухтомки в озеро были во много раз больше (Арнольд, 1925).

Второй после северо-западного основной массив сообществ макрофитов находится в заливе у истока р. Шексны. Здесь между прибрежными группировками осоки острой и водной (асс. 24 и 23) и широкой полосой сомкнутых, почти чистых зарослей тростника обыкновенного (ширина до 250 м, длина до 3 км) располагаются группировки тростянки овсяничной (асс. *Scolochloetum festucaceae aquiherbosum*) и сусака зонтичного, идущие параллельно берегу (шириной 5–10 м), и мозаично разбросанные фитоценозы камыша озерного (асс. 26 и 14). Большая часть пространства, не занятого воздушно-водными растениями, заросла горцом земноводным, рдестом травяным, блестящим и пронзеннолистным (асс. 8, 10, 2, 3 и 6). Соотношение площадей, занятых фитоценозами растений с плавающими листьями и погруженных, таково: примерно по 30% зани-

мают группировки горца земноводного и рдеста блестящего и по 20% – рдеста травяного и пронзеннолистного.

Завершая характеристику зарастания оз. Белого, следует еще раз подчеркнуть, что современное состояние высшей водной растительности полностью обусловлено влиянием антропогенного фактора на водоем. Подъем уровня воды в оз. Белом почти на 2 м при наполнении Шехснинского водохранилища до НПУ привел к гибели растительности на прежних площадях и к формированию новых сообществ, главным образом на месте затопленных сельскохозяйственных угодий.

#### 4.5. Озеро Кубенское

Высшая водная растительность в оз. Кубенском занимает значительную площадь – 120 км<sup>2</sup> (без учета поемных осоковых лугов), что составляет 30% акватории озера при среднем многолетнем уровне. Процесс зарастания довольно высокий.

Осоковые луга занимают огромную площадь по берегам и особенно на островах, расположенных главным образом в дельтах рек – притоков оз. Кубенского. Прикубенские осоковые „озерские пожни“ неоднократно подвергались обследованию при изучении лугов Вологодской области (Шенников, 1914, 1925; Ильинский, 1916, 1922; Бобровский, 1959; Козлова, 1963). Они раньше других высвобождаются из-под воды, и поэтому в своих исследованиях высшей водной растительности мы ограничились изучением осочников, находящихся в июле–августе в воде. Их площадь относительно небольшая.

В зарастании оз. Кубенского участвуют фитоценозы, относящиеся к 26 ассоциациям (табл. 16), эдификаторная роль в которых принадлежит 19 видам макрофитов. Естественно, что роль различных ассоциаций в зарастании озера неодинакова. Площади, занятые формациями макрофитов, представлены в табл. 17, из которой видно, что почти 90% площади зарослей акватории приходится на формации 3 видов растений: чрезвычайно разреженные почти чистые сообщества рдеста блестящего (асс. 1)<sup>7</sup> – 58.6%, две ассоциации рдеста пронзеннолистного (асс. 3 и 2) – 15.3 и четыре ассоциации горца земноводного (асс. 5, 8, 6 и 7) – 16.5%.

Площадь зарослей воздушно-водных растений (гелофитов) составляет около 5.7% от площади зарослей, из которых 4.5% приходится на тростниковые группировки, представленные тремя ассоциациями (асс. 18, 19 и 20).

Основными факторами, ограничивающими распространение цветковых растений в озере, следует считать резкие внутригодовые колебания уровня воды, характер донных отложений, среди которых, как указано выше, в прибрежной зоне преобладают песчаные, и динамическое воздействие водной массы. Ф.Ф. Воронцов (1977) рассчитал

7

По оз. Кубенскому см. табл. 16 и сноску на с. 89.

Распространение ассоциаций высших водных растений в пределах различных типов литорали Кубенского озера

Ассоциация	Каме- нистая	Песчаная		Илистая		Глинистая, затиш- ная
		затишная	прибойная	затишная	прибойная	
1. Potamogetonetus lucentis subpurum subass. sparsum	-	-	-	+++	++++	-
2. Potamogetonetus perfoliati aqui-herbosum	+	++	+++	+++	++	+
3. Potamogetonetus perfoliati subpurum subass. compactum	+	++	+++	+++	+++	+
4. Potamogetonetus graminei subpurum	-	+++	++	-	-	-
5. Polygonetum amphibii subpurum	-	++++	++	+	+	+
6. Polygonetum amphibii perfoliati-potamogetonosum	-	+++	++	-	-	-
7. Polygonetum amphibii lucentis-potamogetonosum	-	++	+	++	+	-
8. Polygonetum amphibii graminei-potamogetonosum	+	+++	++	-	-	-
9. Stratiotetum aloidis nymphaeosum	-	+	-	+	-	-
10. Nymphaeetum candidae stratiotosum	-	-	-	-	-	-
11. Nupharetum lutei aqui-herbosum	-	+	-	+	-	-
12. Sparganietum erecti aqui-herbosum	-	+	-	+	-	-
13. Sagittarietum sagittifoliae aqui-herbosum	-	+++	+	+++	+	+
14. Scirpetum lacustris aqui-herbosum	-	++	+	++	+	-
15. Equisetetum fluviatilis aqui-herbosum	-	++	+	+	+	-
16. Eleocharetum palustris aqui-herbosum	-	+	+	-	-	-
17. Eleocharetum acicularis aqui-herbosum	-	+	+	-	-	-
18. Phragmitetum australis subpurum subass. compactum	+	++	+++	++	++	-
19. Phragmitetum australis graminei-potamogetonosum	+	+	++	-	+	-
20. Phragmitetum australis eleocharosum	-	+	+	-	-	-
21. Glycerietum maximae aqui-herbosum	-	-	-	+	-	-
22. Caricetum acutae equisetosum	-	++	++	-	-	-
23. Caricetum acutae mixta herbosum	-	++	+	++	+	-
24. Caricetum nigrae mixta herbosum	-	++	+	++	+	-
25. Butometum umbellati aqui-herbosum	-	+	+	+	-	-
26. Rorippetum amphibii aqui-herbosum	-	-	-	++	+	-

## Площади формаций макрофитов в оз. Кубенском

Эдификатор формации	Площадь, га	% от общей площади зарастания
<i>Potamogeton lucens</i>	7000	58.6
<i>P. perfoliatus</i>	1820	15.3
<i>P. gramineus</i>	175	1.5
<i>Polygonum amphibium</i>	1965	16.5
<i>Sagittaria sagittifolia</i>	209	1.8
<i>Scirpus lacustris</i>	85.5	0.7
<i>Equisetum fluviatile</i>	12	0.1
<i>Eleocharis palustris</i>	19	0.2
<i>Phragmites australis</i>	540	4.5
<i>Butomas umbellatus</i>	25	0.2
<i>Rorippa amphibia</i>	75	0.6
Прочие виды	5.4	<0.05

П р и м е ч а н и е. Не указаны площади осочников из *Carex acuta*, *C. nigra* и *C. aquatilis*, места распространения которых находятся на 0.5 м и более над средним многолетним уровнем воды в озере.

энергию волн и потерю энергии волн в придонном слое, а также горизонтальную составляющую орбитальной скорости движения воды у дна в различных частях озера с учетом направления и силы ветров и морфометрических особенностей котловины озера. Оказалось, что минимальные орбитальная скорость и энергия волн у дна обнаруживаются в северо-западной и в центральной части озера против дельты р. Кубены. Именно к этим районам приурочены огромные массивы разреженных зарослей рдеста блестящего, их граница в северо-западной части проходит на некотором удалении от уреза воды – примерно в тех местах, где происходит перелом поперечного профиля котловины и где возрастает энергия волн, и, скорее всего, повышением придонной энергии волн можно объяснить отсутствие таких зарослей по всей акватории мелководного оз. Кубенского (рис. 16)

Все другие сообщества макрофитов встречаются в прибрежной полосе, но, за исключением отдельных фитоценозов тростника обыкновенного, сообщества высших водных растений находятся на некотором удалении от уреза воды. Главными причинами такого распределения являются динамическое воздействие волн и резкое внутригодовое колебание уровня (рис. 17). Почти все ассоциации, за исключением двух, находятся в пределах крайних значений внутригодового хода уровня. Таким образом, большинство фитоценозов макрофитов со второй половины сентября–октября до апреля находятся на обсыхающем дне водоема.

Наиболее интересен в геоботаническом отношении район озера

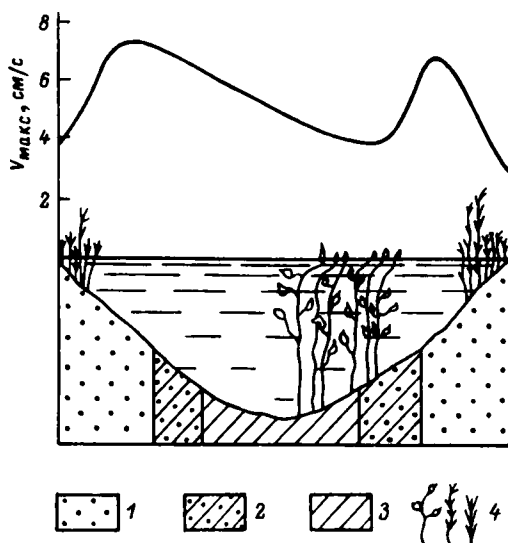


Рис. 16. Распределение зарослей высших водных растений в оз. Кубенском в зависимости от величины орбитальной скорости ( $V_{\text{макс}}$ , см/с) движения воды у дна.

1 - песок; 2 - песок заиленный; 3 - крупноалевритовый ил; 4 - заросли макрофитов.

при дельте р. Кубены, являющейся поставщиком аллювия и биогенных соединений, способствующих развитию продуктивных сообществ макрофитов (рис. 18, см. вкл.).

Многочисленные аллювиальные острова и значительная часть о-ва Токшинский (Заболотская гряда) покрыты длительно поемными осоковыми группировками с доминированием осоки острой (асс. 23).

В протоках и плесах, разделяющих дельтовые острова р. Кубены, наблюдается большое разнообразие группировок макрофитов. Прерывистой полосой шириной 3–5 м (до 7 м) вдоль берегов островов тянутся фитоценозы сусака зонтичного (асс. 25). Местами их сменяют небольшие фитоценозы манника большого (асс. 21). Широкой полосой (шириной от 10 до 20 м) опоясывают острова и развиваются на плесах группировки стрелолиста обыкновенного (асс. 13). С ними соседствуют сообщества жерушника земноводного (асс. 26). В начале лета в период массового цветения жерушника плесы между островами напоминают пятнистый ковер с преобладанием желтого цвета. В дальнейшем цветовая гамма меняется на розовую – зацветает горец земноводный, фитоценозы которого в дельте многочисленны и обширны. Особенно велики массивы зарослей горца земноводного, в которые входят как его почти чистые фитоценозы, так и фитоценозы с примесью рдеста травяного и пронзеннолистного (асс. 5, 6 и 8) при впадении основного рукава р. Кубены в озеро. Вода р. Кубены, втекая в озеро, теряет свою скорость (Охлопкова,

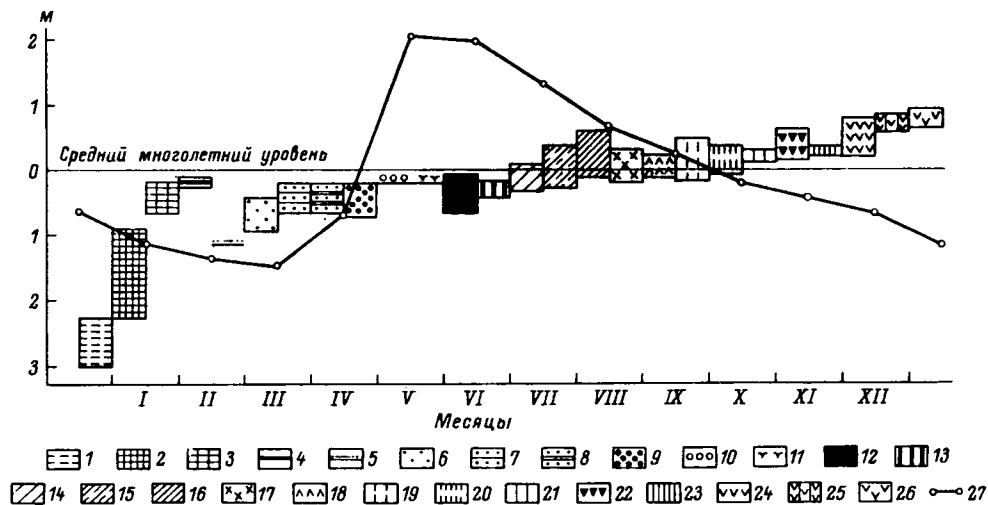


Рис. 17. Положение ассоциаций макрофитов по отношению к уровню воды оз. Кубенского.

Ассоциации: 1 – рдеста блестящего почти чистая, 2 – рдеста пронзеннолистного почти чистая, 3 – рдеста пронзеннолистного с водными растениями, 4 – рдеста травяного почти чистая, 5 – горца земноводного с рдестом блестящим, 6 – горца земноводного почти чистая, 7 – горца земноводного с рдестом пронзеннолистным, 8 – горца земноводного с рдестом травяным, 9 – кубышки желтой с другими водными растениями, 10 – кувшинки чистобелой с телорезом, 11 – телореза алоэвидного с кувшинкой, 12 – камыша озерного с водными растениями, 13 – манника большого с водными растениями, 14 – тростника обыкновенного с рдестом травяным, 15 – тростника обыкновенного с ситнягом, 16 – тростника обыкновенного почти чистая, 17 – ежеголовника прямого с водными растениями, 18 – стрелолиста обыкновенного с водными растениями, 19 – ситняга большого с водными растениями, 20 – ситняга игольчатого с водными растениями, 21 – сусака зонтичного с водными растениями, 22 – жерушника земноводного с водными растениями, 23 – хвоща приречного с водными растениями, 24 – осоки острой с водными растениями, 25 – осоки острой с разнотравьем, 26 – осоки черной с разнотравьем; 27 – уровень воды.

1977), вследствие чего справа и слева от руслового потока образуются подводные валы и мелководья, на которых и произрастают высокопродуктивные сообщества горца земноводного, а также рдеста травяного (асс. 5, 8 и 4).

По внешней границе островов тянутся барьерные заросли тростника обыкновенного (асс. 18), состоящие из отдельных массивов, ширина которых обычно не превышает 20 м, а длина достигает нескольких сотен метров. Со стороны озера, отступая примерно на 100 м от берега (что связано, как указывалось выше, с динамикой вод), их оконтуривают сообщества рдеста пронзеннолистного (асс. 3 и 2), достигающие значительных размеров. Фитоценозы рдеста пронзеннолистного широко развиты в протоках в дельте р. Кубены. Они тянутся полосой вдоль берегов и занимают участки на плесах, где среди них возвышаются фитоценозы камыша озерного, площадь которых обычно колеблется в пределах 100–300 м<sup>2</sup>.

К придельтовой части р. Кубены относится и Токшинское озеро — глубоко врезанный залив, отделенный от основной акватории оз. Кубенского Токшинским островом. В зарастании этого залива можно заметить следующие закономерности: вдоль берегов тянется полоса мокрых осоковых лугов с преобладанием осоки острой, которая оконтуривается полосой жерушника. К ним примыкает прерывистая полоса фитоценозов стрелолиста обыкновенного и тростника. Вдоль зарослей гелофитов располагаются пятна горца земноводного, особенно многочисленные в головной и средней частях залива и вблизи устьев притоков. В центральной части оз. Токшинского много фитоценозов рдеста травяного (площадью от 200 до 1000 м<sup>2</sup> и более); только в оз. Токшинском встречены кольцевые заросли тростника и камыша озерного (асс. 19 и 14), не обнаруженные в других районах оз. Кубенского. Диаметр колец колеблется от 20 до 50 м при ширине около 5 м. В центральной части колец располагаются либо фитоценозы кубышки желтой и, значительно реже, кувшинки чистобелой, либо рдеста пронзеннолистного и травяного (асс. 11, 10, 2 и 4).

Вдоль северо-восточных берегов основной акватории озера от дельты р. Кубены до устья р. Порозовицы у уреза воды расположены отдельные фитоценозы тростника площадью в среднем по 300–500 м<sup>2</sup>. В 50–100 м от уреза воды тянется прерывающаяся полоса горца земноводного, ширина которой колеблется от 60 до 80 м. На расстоянии 300–400 м от берега вдоль о-ва Токшинского идет непрерывная полоса рдеста пронзеннолистного, которая после устья р. Уфтьюги разбивается на отдельные массивы длиной до 1 км и шириной около 100 м. В глубоко врезанном заливе при устье р. Порозовицы, длина которого около 3 м, а ширина 2 км, наблюдается большое разнообразие группировок.

Зарастание оз. Кубенского макрофитами вдоль юго-западного берега на участке от устья р. Порозовицы до устья р. Пучки довольно однообразное. На расстоянии примерно 100 м от уреза воды распространены фитоценозы горца земноводного (асс. 5 и 6). Как правило, пятно горца указывает на впадение близ этого места речки или

ручья, приносящих более минерализованную и обогащенную биогенными элементами воду. Фитоценозы горца перемежаются с группировками рдеста пронзеннолистного (асс. 2 и 3), удаленными от берега на большое расстояние.

Около устьев притоков водная растительность более разнообразна. Здесь наблюдаются сообщества хвоща приречного, жерушника земноводного, стрелолиста обыкновенного, ситняга болотного (асс. 15, 26, 13 и 16). Площадь каждого из перечисленных сообществ обычно составляет десятки доли гектара. Несколько большие площади при впадении рек в озеро занимают осочники (асс. 23, 22 и 24). Тростниковые группировки встречаются только на отмелях у устья самой крупной реки, впадающей с юго-запада, — Большой Ельмы, а также при впадении р. Пучки. Заросли тростника, состоящие из отдельных массивов, занимают площадь около 80 га.

Прибрежья южной части озера зарастают более интенсивно по сравнению с центральной частью. Южнее устья р. Пучки на 3–4 км тянется полоса тростниковых зарослей шириной до 60 м (асс. 18, 19 и 20). Массивы тростника меньшей площади отмечены у впадения р. Водлы. С внешней стороны к ним примыкают фитоценозы горца земноводного (асс. 5, 6, 8 и 7). Переходящие южнее устья р. Водлы в сплошную полосу, тянущуюся с небольшими перерывами почти до истока р. Сухоны. В сторону озера горцы сменяется поясом рдеста пронзеннолистного, который вновь уступает место полосе горца. Ширина каждой из полос около 300–350 м. Около истоков проток Большого и Малого Пучкасов заболоченные и поросшие осокой острой берега оконтуривает полоса стрелолиста обыкновенного, ширина которой 20–30 м.

Более разнообразно зарастание залива в истоке р. Сухоны за мысом Титлиным. Сам мыс Титлин покрыт группировками, сложенными осокой острой (асс. 23 и 22). Со стороны озера и со стороны залива вдоль берегов и по песчаной отмели, являющейся продолжением мыса Титлин, тянутся довольно сомкнутые чистые фитоценозы тростника обыкновенного. Затем за небольшой протокой на отмели начинает господствовать группировка ситняга болотного (асс. 16). К ней примыкают фитоценозы ежеголовника прямого и манника большого (асс. 12 и 21) площадью по 500–650 м<sup>2</sup> каждый. Их опоясывает группировка стрелолиста (асс. 13) шириной до 30 м и протяженностью около 300 м. Вся центральная часть залива заросла рдестом пронзеннолистным, сообщества которого занимают 80% акватории, и горцом земноводным (асс. 2, 3, 6 и 5). Среди погруженных и плавающих растений возвышаются небольшие по площади фитоценозы камыша озерного, имеющие округлую форму. Вдоль северного берега залива идет прерывистая полоса тростника шириной 15–20 м.

Вдоль юго-восточного заболоченного берега, покрытого осоковыми сообществами, между устьем р. Кубены и мысом Титлин протягивается узкая (до 20 м ширины) прерывающаяся полоса тростниковых сообществ (асс. 28 и 19). На расстоянии примерно 50 м от уреза воды расположены прерывистой полосой (шириной 40–



50 м) фитоценозы горца земноводного, к которым со стороны озера примыкает пояс зарослей рдеста пронзеннолистного (асс. 6, 5, 8, 7, 3 и 2). Сомкнутые фитоценозы этого растения чередуются с более разреженными. Между полосами горца и рдеста пронзеннолистного вклиниваются группировки рдеста травяного (асс. 4).

В целом зарастание оз. Кубенского макрофитами имеет следующие особенности:

1) в озере широкое распространение получили очень разреженные заросли рдеста блестящего, занимающие акваторию в местах, где ослабевает волновое воздействие на дно водоема, и сомкнутые сообщества рдеста пронзеннолистного, протягивающиеся полосой вдоль берегов на некотором удалении от уреза воды — там, где ослабевает сила прибоя;

2) большую площадь занимают группировки горца земноводного, распространение которых приурочено главным образом к устьям рек и других более мелких притоков озера;

3) очень небольшое развитие получили группировки гелофитов, среди которых господствуют сообщества тростника.

#### 4.6. О з е р о В о ж е

Оз. Воже на 18,3% зарастает макрофитами, их сообщества занимают площадь 76 км<sup>2</sup>. Несмотря на малые глубины, благодаря сильно-му промерзанию в зимний период и воздействию волнения, которое вызывает как механическое повреждение растений, так и замутнение водной массы, затрудняющее фотосинтез макрофитов, значительная часть озера лишена сообществ высших растений.

В зарастании оз. Воже участвуют фитоценозы, относящиеся к 23 ассоциациям (табл. 18); эдификаторами являются 19 видов макрофитов; площади (га) основных формаций приведены ниже:

<i>Phragmites australis</i> . . . . .	3200	<i>Potamogeton perfo-</i>	
<i>Scirpus lacustris</i> . . . . .	235	<i>liatus</i> . . . . .	163
<i>Nuphar lutea</i> . . . . .	83	<i>P. lucens</i> . . . . .	3765
<i>Polygonum amphibium</i> . . . . .	8	<i>Myriophyllum spica-</i>	
		<i>tum</i> . . . . .	150
		Прочие виды . . . . .	120

Общая картина зарастания оз. Воже выглядит следующим образом (рис. 19): сплошная полоса почти чистых зарослей тростника тянется вдоль западного берега озера от истока р. Свида на севере до устья р. Модлоны. Она прерывается лишь в средней части берега, где вдоль уреза воды протягиваются узкой полосой донные отложения, сложенные крупным песком с обломками камней и валунов (Курочкина, 1979).

Полоса тростниковых зарослей, идущая вдоль западного берега, неодинакова как по ширине, так и по сомкнутости растительного покрова. Вдоль уреза воды шириной 50–80 м расположены сомкнутые группировки тростника (асс. 18а).<sup>8</sup> Затем в направлении

<sup>8</sup> По оз. Воже см. табл. 18 и сноску на с. 89.

Распространение ассоциаций высших водных растений в пределах различных типов литорали оз. Воже

Ассоциация	Каменистая	Песчаная		Илистая	
		затишная	прибой- ная	затишная	прибой- ная
1. Charetum fragilis aqui-herbosum	-	-	-	+	-
2. Nitelletum macronatae aqui-herbosum	-	-	-	+	-
3. Myriophylletum spicati aqui-herbosum	-	-	-	+++	+
4. Myriophylletum spicati hippurosum	-	-	-	+	-
5. Potamogetonnetum pusilli aqui-herbosum	-	-	-	+	-
6. Potamogetonnetum lucentis subpurum subass. sparsum	-	+	++	+	++
6a. Potamogetonnetum lucentis subpurum subass. compactum	-	+	+	++++	++++
7. Potamogetonnetum perfoliati subpurum subass. sparsum	+	+	++	-	+
7a. Potamogetonnetum perfoliati subpurum subass. compactum	-	+	+	+++	++
8. Potamogetonnetum natantis aqui-herbosum	-	-	-	+	-
9. Polygonetum amphibii subpurum	-	+	-	-	-
10. Nymphaeetum candidae aqui-herbosum	-	-	-	+	-
11. Nupharetum lutei aqui-herbosum	-	+	-	++	+
12. Sparganietum emersi aqui-herbosum	-	-	-	+	-
13. Scirpetum lacustris subpurum	+	++	+	++	+
14. Scirpetum lacustris graminei-potamogetonosum	-	-	-	+	-
15. Scirpetum lacustris myriophyllosum	-	-	-	+	+
16. Typhaetum angustifoliae aqui-herbosum	-	-	-	+	-
17. Equisetetum fluviatilis acicularis-eleocharosum	-	-	-	+	-
18. Phragmitetum australis subpurum subass. sparsum	+	++	+	+	+
18a. Phragmitetum australis subpurum subass. compactum	-	++	++	++	+++
19. Phragmitetum australis perfoliati-potamogetonosum	-	-	+	+	+
20. Phragmitetum australis lucentis-potamogetonosum	-	++	+	-	-
21. Scolochloetum festucaceae aqui-herbosum subass. compactum	-	-	-	+	+
22. Glycerietum maximae aqui-herbosum	-	+	-	+	-
23. Caricetum acutae mixta herbosum	-	+	-	+	+

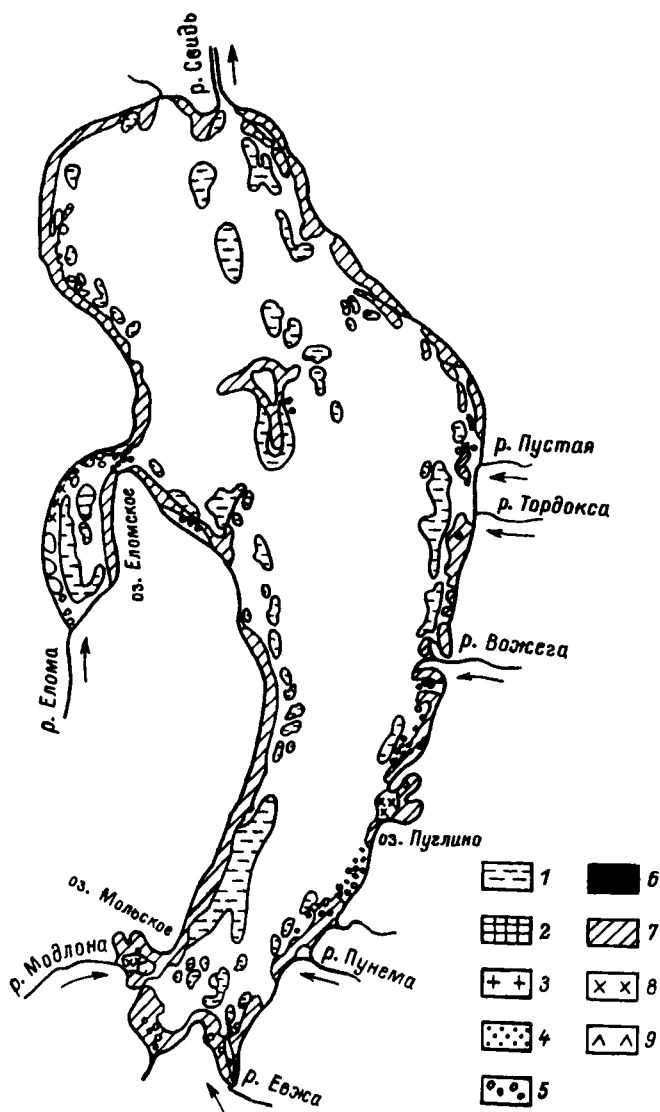


Рис. 19. Схема зарастания оз. Воже.

Условные обозначения те же, что и на рис. 14.

открытой акватории находится полоса шириной до 200–300 м разреженных фестончатых зарослей тростника (асс. 18). На мысах и песчано-каменистых грядах ширина пояса тростника увеличивается до 500 м, а к западу от истока р. Свидь – даже до 1.5–2 км. Берег во многих местах озера представляет собой болото, группировки

тростника отходят от уреза воды, а образовавшееся пространство между топким берегом и сообществами тростника занято фитоценозами рдеста пронзеннолистного и кольцевыми зарослями камыша (асс. 7, 13 и 14), отмеченными также в северо-западной части озера в 6–8 км к юго-западу от истока р. Свидь.

Широкая полоса тростниковых зарослей (асс. 18), произрастающих на крупнозернистых минеральных донных отложениях с большой примесью каменисто-валунного материала, окружает о-в Спасский.

Заросли тростника протягиваются непрерывной полосой и вдоль восточного берега от истока р. Свидь примерно до устья р. Пустая, где в прибрежных частях озера господствуют песчаные грунты с примесью (особенно на продолжении вдающихся в озеро мысов) каменистого материала. Вдоль уреза воды идет 30–50-метровая полоса сомкнутых группировок тростника (асс. 18а), расширяющаяся на мысах до 500 м. Сомкнутые группировки обрамляются разреженными сообществами тростника. Ширина полосы разреженных зарослей колеблется от 100 до 150 м, на мысах – до 400 м.

В разреженные заросли тростника вдоль всех берегов вкраплены фитоценозы урути колосистой и рдеста пронзеннолистного разной сомкнутости (асс. 3, 7 и 7а). Вблизи устья р. Пустой и в 4 км к северу от устья р. Модлоны у западного берега развиты несколько фитоценозов горца земноводного (асс. 9).

Почти вдоль всех берегов большей частью на некотором удалении от границы сообществ тростника в сторону центральной части озера идет прерывающаяся полоса почти чистых фитоценозов рдеста блестящего, относящихся к двум субассоциациям – *subass. sparsum* и *subass. compactum* (асс. 6 и 6а), причем сомкнутые фитоценозы преобладают. Размеры массивов колеблются от нескольких сот квадратных метров до десятков гектаров. Большие площади занимают сомкнутые группировки рдеста блестящего в центральной части северной половины озера. Направление их распространения определяется, вероятно, донными отложениями.

Иной характер имеет зарастание южной половины озера вдоль восточного берега. Здесь, по данным А.А. Курочкиной (1979), господствуют буровато-серые илы с темным жидким наилком. Тростниковые заросли, состоящие из отдельных массивов, тянутся вдоль уреза воды. Кроме того, массивы тростника округлой формы или его кольцевые заросли растут в удалении от берега. Большая часть фитоценозов, встречающихся в южной части озера, относится к асс. *Phragmitetum australis perfoliati-potamogetonosum*.

По всей площади заливов южной части озера округлые группировки и кольцевые заросли слагает камыш озерный (асс. 13 и 15). В центре колец камыша нередко произрастает уруть колосистая (асс. 3). Фитоценозы урути колосистой обычны в этой части озера, они встречаются среди сообществ гелофитов и занимают значительную площадь вблизи устьев рек и в заливе, носящем название оз. Пуглино, в котором на небольшой площади расположены редко встречающиеся сообщества тростянки овсяничной, ежеголовника пророг и рдеста маленького (асс. 21, 12 и 5).

В тех же местах по соседству с группировками гелофитов и урути находятся фитоценозы нимфеидов: кубышки желтой и кубшинки чистобелой (асс. 11 и 10). В заливе при устье р. Евжа встречаются небольшие по площади фитоценозы хвоща приречного, манника большого и рогоза узколистного (асс. 17, 22 и 16).

Необычная группировка урути колосистой с водяной сосенкой (асс. 4) обнаружена в заливе при устье р. Модлоны – в Мольском озере. Она занимает площадь около 800 м<sup>2</sup>.

Сильно заросло Еломское озеро – западный залив оз. Воже. Вдоль его восточного берега идет разреженная полоса зарослей тростника шириной 50–70 м. Вдоль западного берега тростник сплошной полосы не образует. Группировки тростника перемежаются с небольшими по площади, но довольно многочисленными фитоценозами ежеголовника простого (асс. 12). У устья р. Еломы несколько округлых массивов образуют камыш озерный и кубышка желтая (асс. 13 и 11), которая распространена также и в проливе, соединяющем залив с озером. Около 50% площади залива заросло погруженными растениями: возвышение дна, идущее по оси залива, занимает сообщество рдеста пронзеннолистного, заросли рдеста блестящего расположены ближе к устью р. Еломы (асс. 7а и 6а).

Такова в общих чертах картина зарастания оз. Воже. Более 90% всей заросшей литорали озера падает на тростниковые заросли и фитоценозы рдеста блестящего. Хотя доля тростника составляет всего 42% заросшей площади, он создает 81% общей годовой продукции макрофитов.

#### 4.7. О з е р о Л а ч а

Оз. Лача – самое заросшее из больших озер Северо-Запада СССР: 48%, или 166 км<sup>2</sup>, его площади при среднем многолетнем уровне покрыты группировками макрофитов. Причем в отличие от всех других больших озер, в том числе и мелководных Воже и Кубенского, как по площади, так и по продуцированию органического вещества главенствующая роль принадлежит погруженным макрофитам, а среди них – рдесту пронзеннолистному (*Potamogeton perfoliatus*) и урути колосистой (*Myriophyllum spicatum*). Их сообщества занимают площадь более 14 тыс. га, т.е. почти 86% всей зарастающей территории.

В 60-х годах значительную площадь, по неопубликованным данным Г.Е. Новосельцева, занимали заросли роголистника (*Ceratophyllum demersum*), которые отмечались и в 40-х годах. В 1972–1974 гг. роголистник обнаружен не был. Подобное явление наблюдалось и в заливах Ладожского озера (Распопов, Рычкова, 1964), и его, вероятно, можно объяснить циклами в развитии роголистника, а также увеличивающимся антропогенным воздействием на водоем и повышенным режимом летних температур в 1972–1973 гг. Новосельцев отмечал, что на песчаных отмелях в озере часто встречается полушник озерный (*Isoetes lacustris*). Это указав

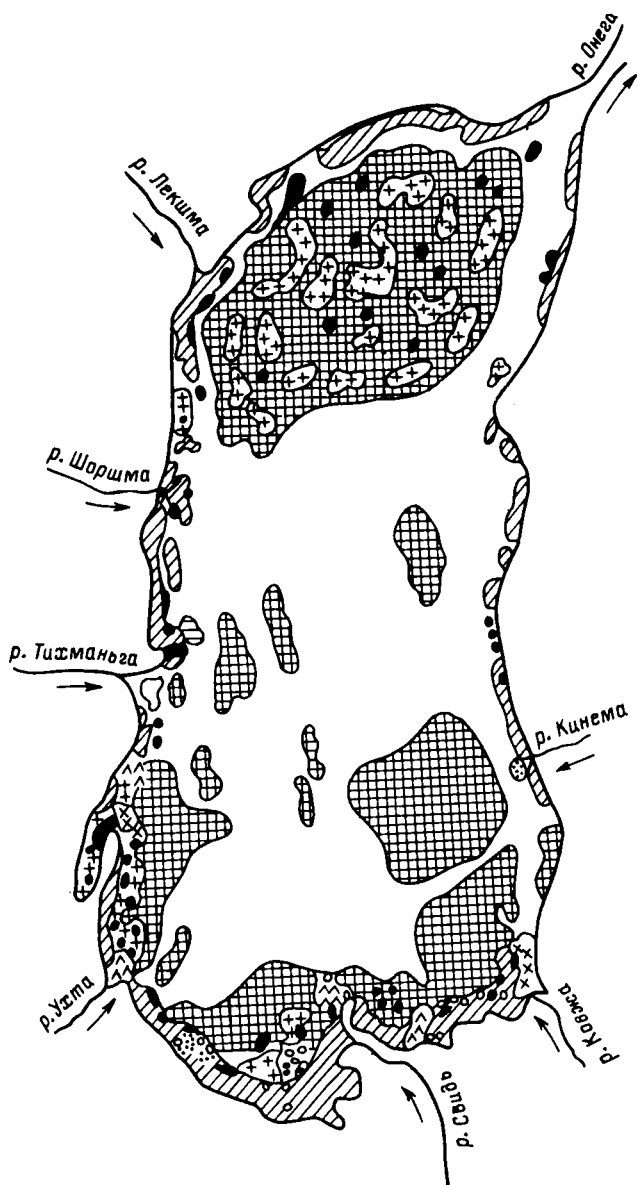


Рис. 20. Схема зарастания оз. Лача.

Условные обозначения те же, что и на рис. 14.

ние ошибочно. По всей вероятности, за полушник он принял ситняг игольчатый (*Eleocharis acicularis*), который отсутствует в флористическом списке этого автора.

В общем в зарастании оз. Лача принимают участие фитоценозы, относящиеся к 27 ассоциациям (табл. 19), эдификаторная роль в которых принадлежит 18 видам макрофитов; площади (га) основных формаций приведены ниже:

<i>Phragmites australis</i> . . . . .	1835	<i>Potamogeton perfolia-</i>	
<i>Scirpus lacustris</i> . . . . .	277	<i>tus</i> . . . . .	11450
<i>Nuphar lutea</i> . . . . .	104	<i>P. lucens</i> . . . . .	39
<i>Polygonum amphibium</i> . . . . .	19	<i>Myriophyllum spica-</i>	
<i>Characeae</i> . . . . .	46	<i>tum</i> . . . . .	2720
		Прочие виды . . . . .	109

Распределение формаций в оз. Лача изображено на рис. 20. Заметна большая разница в зарастании западного и восточного прибрежий озера, а также северной и южной мелководных частей. Вдоль восточного берега протягивается желоб наибольших глубин. Донные отложения, как отмечено выше, представлены преимущественно песчаным материалом с примесью камней (Курочкина, 1979).

На расстоянии 30–50 м от уреза воды (в июле) севернее устья р. Ковжи вдоль восточного берега к северу гянется полоса гелофитов, состоящая из отдельных массивов тростника (преимущественно асс. *Phragmitetum australis subpurerum subass. sparsum*), чередующихся с менее распространенными массивами камыша озерного (асс. 25, 24 и 17).<sup>9</sup> Ширина полосы колеблется от 50 до 100 м, и лишь у истока р. Онеги она расширяется до 150–200 м. Между мысом Ольским и устьем р. Ольги группировки гелофитов отсутствуют.

На мелководье под защитой полосы тростника и камыша развиваются небольшие по размерам разреженные фитоценозы рдеста маленького и травяного, ситняга болотного и игольчатого (асс. 5, 11, 22 и 23). Местами желтыми пятнами площадью до нескольких квадратных метров на обсохшем дне выделяются куртины цветущего лютика стелющегося (*Ranunculus reptans*).

Единственное место у восточного берега, где наблюдается разнообразие группировок макрофитов – это залив при устье р. Кинемы. Здесь произрастают фитоценозы горца земноводного и рдеста травяного (асс. 12 и 11). Полосой параллельно берегу располагаются фитоценозы ежеголовника простого, к которым с озерной стороны примыкает сообщество кубышки желтой (асс. 14 и 13). Ширина полосы кубышки около 10 м при длине 300–350 м.

Западный и северо-западный берега оз. Лача обрамлены непрерывной полосой зарослей тростника (асс. 24 и 25), ее ширина колеблется в пределах 200–300 м. К тростнику примыкают массивы

<sup>9</sup> По оз. Лача см. табл. 19 и сноску на с. 89.

Распространение ассоциаций высших водных растений в пределах различных типов литорали оз. Лача

Ассоциация	Каменистая	Песчаная		Илистая	
		затиш- ная	прибой- ная	затиш- ная	прибой- ная
1. Charetum asperae aqui-herbosum	-	-	-	++	-
2. Elodeetum canadensis subpurum	-	-	-	+	-
3. Myriophylletum alterniflori aqui-herbosum	-	-	-	+	+
4. Myriophylletum spicati aqui-herbosum	-	-	-	++++	++++
5. Potamogetonetum pusilli myriophylosum	-	-	-	+	-
6. Potamogetonetum pectinati charosum	-	+	-	+	-
7. Potamogetonetum lucentis subpurum subass. sparsum	-	+	-	-	-
8. Potamogetonetum perfoliati aqui-herbosum	+	++	+	++	++
9. Potamogetonetum perfoliati subpurum subass. sparsum	+	++	++	++++	++++
9a. Potamogetonetum perfoliati subpurum subass. compactum	-	++	++	+++	++
10. Potamogetonetum perfoliati lemnosum	-	-	-	+	-
11. Potamogetonetum graminei acicularis-eleocharosum	-	-	-	+	-
12. Polygonetum amphibii aqui-herbosum	-	+	-	+	+
13. Nupharetum lutei aqui-herbosum	-	+	-	++	++
14. Sparganietum emersi aqui-herbosum	-	+	-	+	+
15. Sagittarietum sagittifoliae aqui-herbosum	-	-	-	+	-
16. Scirpetum lacustris aqui-herbosum	-	+	-	+	++
17. Scirpetum lacustris subpurum	-	+	+	++	++
18. Scirpetum lacustris stratiotosum	-	-	-	+	-
19. Scirpetum lacustris myriophyllosum	-	-	-	+	+
20. Scirpetum lacustris charosum	-	+	-	+	+
21. Equisetetum fluviatilis aqui-herbosum	-	+	-	+	+
22. Eleocharetum palustris aqui-herbosum	+	-	+	-	-
23. Eleocharetum acicularis aqui-herbosum	-	+	+	-	-
24. Phragmitetum australis aqui-herbosum	+	+++	++	++	++
25. Phragmitetum australis subpurum subass. compactum	+	++++	+++	++	++
26. Phragmitetum australis charosum	-	-	-	+	-
27. Glycerietum maximae subpurum	-	-	-	+	-



камышовых группировок (асс. 17 и 16). Очень небольшую площадь у северо-западного берега, где притоки приносят воду повышенной минерализации с преобладанием гидрокарбонатно-кальциевых ионов (Гусаков, Расплетина, 1975), занимают ассоциации тростника и камыша озерного с харой (асс. 26 и 20). Сообщества гелофитов оконтуривает прерывающаяся полоса зарослей рдеста пронзеннолистного (асс. 9, 9а и 8), то примыкающая к воздушно-водным растениям, то отходящая от них на 150–200 м. Ширина полосы рдеста пронзеннолистного колеблется в пределах 100–150 м.

Около устья р. Шоршмы рдест пронзеннолистный уступает место рдесту блестящему (асс. 7). Кроме западного берега, фитоценозы рдеста блестящего наблюдаются на небольшой площади у восточного берега к северу от мыса Ольского. Сообщества *Potamogeton lucens* в зарастании оз. Лача играют небольшую роль, в то время как в оз. Воже, соединенном с оз. Лача р. Свидь, и в расположенном несколько южнее оз. Кубенском они распространены очень широко.

В приустьевых участках рек развиваются небольшие по площади группировки кубышки желтой и близкие по видовому составу и по строению фитоценозы стрелолиста обыкновенного и ежеголовника простого (асс. 13, 14 и 15).

Почти все мелководья – северная треть озера и южная часть – заняты сообществами, эдификаторная роль в которых принадлежит рдесту пронзеннолистному и урути *Myriophyllum spicatum*. Заросли рдеста в северной и юго-западной частях водоема перемежаются зарослями урути (асс. 8, 9, 9а и 4) и возвышающимися над ними фитоценозами камыша озерного (асс. 17, 16 и 19) площадью от нескольких десятков до сотен квадратных метров, создавая таким образом мозаичный растительный покров.

Группировки рдеста пронзеннолистного значительной площади – от десятков до сотен гектаров – встречаются в центральной и юго-восточной частях оз. Лача. Юго-западное побережье озера, включая залив, именуемый Вочкозером, покрыто главным образом группировками урути колосистой и рдеста пронзеннолистного (асс. 4 и 8). Среди этих сообществ вкраплены фитоценозы камыша, а также сообщества тростника, ежеголовника простого и хары (асс. 16, 17, 18, 19, 24, 14 и 1).

Мелководный заиленный южный залив между устьями рек Ухты и Свиدي и побережье далее в сторону устья р. Ковжи сплошь заросли макрофитами. За широкой полосой прибрежных тростниковых зарослей по площади залива мозаично разбросано большинство встречающихся в озере ассоциаций, в том числе и редких. Основной фон, однако, создают заросли рдеста пронзеннолистного.

---

Завершая геоботаническую характеристику озера Лача и Воже, следует отметить, что хотя они относятся к одному бассейну, соединены между собой довольно короткой р. Свидью и имеют много общего

и по гидрохимическим, и по гидрологическим показателям, тем не менее по характеру зарастания эти озера различны. Среди 27 ассоциаций макрофитов оз.Лача и 23 ассоциаций оз.Воже общими являются только 9. Оз.Лача заросло в 2,5 раза больше. Из гелофитов в обоих озерах преобладают сообщества тростника, среди погруженных растений в оз.Лача господствует рдест пронзеннолистный и уруть колосистая, а в оз.Воже – рдест блестящий, обычно указывающий на бóльшую трофность водоема.

## 5. ПРОДУКЦИЯ И ДЕСТРУКЦИЯ МАКРОФИТОВ

Одной из основных задач комплексных лимнологических исследований является составление биотического баланса водоема. Поэтому продукционные исследования макрофитов на крупных озерах Северо-Запада СССР постоянно находятся в сфере внимания исследователей.

### 5.1. М е т о д и к а п р о д у к ц и о н н ы х и с с л е д о в а н и й

В основу расчета продукции макрофитов положены величины фитомассы и площадь зарослей.

Под фитомассой мы понимаем (Программа и методика..., 1966) совокупность всех растений с единицы площади, характеризующуюся определенными массой, объемом, поверхностью, химизмом и калорийностью, но выражаем ее не в сырой, а, как правило, в абсолютно сухой массе (см. также: Дылис и др., 1974).

Величина фитомассы определялась методом отбора укосов. Укосы взяты почти во всех ассоциациях макрофитов на всех обследованных озерах. Вполне естественно, что число укосов соответствовало частоте встречаемости фитоценозов макрофитов и площади, занимаемой тем или иным типом зарослей. Укосы отбирались большей частью с площади  $1 \text{ м}^2$ . В однородных и сомкнутых фитоценозах укосы были взяты с меньшей площади – от 0,5 до  $0,8 \text{ м}^2$ . В то же время в разреженных группировках погруженных макрофитов площадь, с которой скашивались растения, доходила до  $10 \text{ м}^2$ .

Исследования советских и зарубежных авторов показали, что годовая продукция отличается от максимальной фитомассы (Боруцкий, 1949, 1950; Westlake, 1965, 1966; Rich et al., 1971, и др.). Наблюдения над приростом и опадом тростника, проведенные на Ладожском озере, позволили установить, что фитомасса надземных частей растений меньше годовой продукции на 15–20% (Распопов, Рычкова, 1963). На Онежском озере опад был меньше. Аналогичные наблюдения над погруженными растениями (*Potamogeton perfoliatus*, *P. gramineus*, *Batrachium eradicatum*), проведенные на Онежском озере в 1970 г., показали, что за вегетационный период масса разрушившихся листьев у различных растений колебалась от 5 до 9%, составляя в среднем 6–7% от общей массы растений. Нельзя забывать, что наряду с естественным опадом листьев и побегов макрофитов их выедают водные животные. Прекрас-

ная сводка по этому вопросу опубликована Н.С. Гаевской (1966). Следовательно, при подсчете продукции следует вносить поправку и на выедание растений животными. В отличие от воздушно-водных и погруженных, годовая продукция растений с плавающими листьями не тождественна их максимальной фитомассе. Наблюдения над кубышкой желтой (*Nuphar lutea*) и рдестом плавающим (*Potamogeton natans*), проведенные на Онежском озере, показали, что плавающие листья этих растений возобновляются примерно три раза за вегетационный период. Поэтому при подсчете годовой продукции большинства видов воздушно-водных и погруженных летневегетирующих гидрофитов нами применялась простейшая формула

$$P = 1.2 B_{\max},$$

а для расчета годовой продукции растений с плавающими листьями была применена формула

$$P = 1.2 B + \bar{\omega} n,$$

где  $P$  - годовая продукция,  $B$  - фитомасса растений,  $\bar{\omega}$  - средняя масса листа,  $n$  - число мутовок, лишенных листьев. В качестве аналога за среднюю массу разрушающихся или разрушенных листьев принималась средняя масса неповрежденных листьев, срезаемых при взятии укоса (Распопов, 1972, 1973).

В то же время межгодовые флуктуации фитомассы и случайный выбор площадок для сбора ее образцов приводят к довольно большой ошибке при подсчете годовой продукции. Поэтому некоторые ученые считают возможным приравнивать максимальную фитомассу растений к чистой годовой продукции при условии, что начальная фитомасса растений незначительна (Straškraba, 1968; Белавская, Серафимович, 1973, и др.).

Для расчета потоков энергии, проходящих через различные водные экосистемы, и для балансовых исследований водоемов целесообразно фитомассу и продукцию выражать в энергетических единицах (калориях, джоулях). Количество энергии, заключенной в макрофитах Онежского озера, было подсчитано двумя способами. В основу первого способа подсчета было взято балансовое равенство фотосинтеза, при котором предполагается, что первичным продуктом фотосинтеза является глюкоза. Из этого равенства следует, что 1 мг углерода соответствует 9.36 кал (Винберг, 1960). Основой второго способа служили результаты прямого калориметрирования водных растений, полученные американскими исследователями (Cummins, Wuyscheck, 1971).

Величины, подсчитанные первым способом, всегда примерно на 5-6% меньше. Это вполне естественно, так как глюкоза в организме растения преобразуется в другие органические соединения, на что неизбежно должна тратиться энергия. Вероятно, запас калорий в растениях, подсчитанный с привлечением данных калориметрии, ближе к истинному. В этой связи для общих энергетических расчетов удобно пользоваться коэффициентом, предложенным Литом

(Lieth, 1965), который считает, что 1 г углерода эквивалентен 10 ккал. Это на 6% больше, чем величина, выведенная из балансового равенства фотосинтеза, что соответствует разнице в подсчетах количества энергии, проведенных двумя указанными выше способами (Распопов, 1973).

Были проведены химические анализы макрофитов, наиболее характерных для Ладожского и Онежского озер. Анализы выполнены Центральной химической лабораторией Эстонского научно-исследовательского института земледелия и мелиорации. Кальций и калий определяли сухим озолением в солянокислом растворе золы пламенно-фотометрическим методом при помощи ацетилена (Reissig, 1956); магний – калориметрическим методом при помощи титана-желтого ( $Mg + 1.645 = MgO$ ); марганец – калориметрическим персульфатным методом; фосфор – сухим озолением в солянокислом растворе золы калориметрическим молибдатным методом (Михельсон, 1961); углерод – йодометрически, по методу Альтон-Вандровски (см. по: Reissig, 1956); клетчатку – по методу Ран (цит. по: Пех, 1960); жир – экстрагированием эфиром в течение 6 ч (Михельсон, 1961); редуцирующие сахара – по методу Х.Н. Починок (1958); белок – ускоренным методом определения белкового азота, предложенным Б. Захаровым (см. по: Петербургский, 1968); для определения белкового азота массу белка делим на 6.25.

## 5.2. Ф и т о м а с с а

Как уже упоминалось ранее, в большинстве ассоциаций в период максимального развития растений были взяты укусы, общее количество которых превысило 500. Значительное число укусов приходится на широко распространенные группировки. С меньшей точностью найдена фитомасса группировок, занимающих небольшую площадь, но это не имеет существенного значения при подсчете годовой продукции макрофитов для всего водоема, так как последняя величина определялась с учетом площадей, занятых каждой из группировок.

В табл. 20 для большинства ассоциаций больших озер Северо-Запада СССР приведены величины средней абсолютно сухой фитомассы [для Псковского и Чудского озер величины воздушно-сухой фитомассы указаны по данным Г.В. Недоспасовой (1974)]. Обращают на себя внимание наиболее низкие величины фитомассы растений подавляющего количества ассоциаций макрофитов Онежского озера по сравнению с другими озерами. Даже в соседнем Ладожском озере фитомасса аналогичных группировок макрофитов обычно в 1.5–2 раза выше.

Основной причиной низкой фитомассы гидрофитов Онежского озера следует считать слабую минерализацию воды озера и недостаточную обеспеченность биогенными веществами. Мы не применяли метода тканевого анализа, модифицированного и приспособленного для работы с водными растениями Герлоффом и Фицджеральдом (Gerloff et al., 1964; Gerloff, Krombholz, 1966; Gerloff,

Средняя фитомасса растений (г/м<sup>2</sup>, абсолютно сухая масса) в ассоциациях

Ассоциация	Ладожское	Онежское	Ильмень
Charetum as. aqui-herbosum	-	-	-
Elodeetum can. aqui-herbosum	72.3±12.6	+	-
Elodeetum can. subpurum	80.0	-	-
Myriophylletum alt. aqui-herbosum	-	+	-
Myriophylletum sp. aqui-herbosum	50.7±34.4	+	-
Batrachietum aq. aqui-herbosum	-	93.3±70.8	-
Batrachietum e. aqui-herbosum	-	39.0±9.0	-
Batrachietum c. subpurum	-	-	-
Batrachietum p. subpurum	78.0	-	-
Potamogetonetus pus. aqui-herbosum	-	-	-
Potamogetonetus pec. aqui-herbosum	-	-	11.0±3.0
Potamogetonetus luc. aqui-herbosum	-	88.0	162.0±34.2
Potamogetonetus luc. subpurum subass. sparsum	-	24.0	-
Potamogetonetus luc. subpurum subass. compactum	-	-	150.0±30.6
Potamogetonetus pr. aqui-herbosum	450.0	-	-
Potamogetonetus perf. aqui-herbosum	115.2±17.1	46.4±6.4	-
Potamogetonetus perf. batrachiosum	108.3±21.6	-	-
Potamogetonetus perf. subpurum subass. sparsum	62.8±25.7	30.7±6.0	71.3±10.0
Potamogetonetus perf. subpurum subass. compactum	143.7±41.7	-	133.0±7.4
Potamogetonetus g. aqui-herbosum	112.8±39.6	32.0	-
Potamogetonetus g. subpurum	-	-	50.0
Potamogetonetus g. acicularis-eleocharosum	-	-	-
Potamogetonetus n. aqui-herbosum	154.7±59.0	168.0±10.4	-
Potamogetonetus n. subpurum	-	137.7±17.3	-
Polygonetum a. aqui-herbosum	110.0±10.2	91.5±13.8	213.3±31.1
Polygonetum a. subpurum	-	-	105.7±38.8
Polygonetum a. caricosum	-	-	-
Polygonetum a. perfoliati-potamogetonosum	79.5±34.5	94.5±38.5	-
Polygonetum a. lucentis-potamogetonosum	-	-	-
Polygonetum a. graminei-potamogetonosum	102.0	78.0	-
Polygonetum a. natantis-potamogetonosum	122.0	+	-
Stratiotetum al. aqui-herbosum	887.0	-	148.0

макрофитов больших озер Северо-Запада СССР

Белое	Кубенское	Воже	Лача	Псковское	Чудское
-	-	-	500.0	-	-
-	-	-	-	-	-
-	-	-	+	1402	-
-	-	-	104.0±6.3	-	-
-	-	80.0±1.3	110.0±5.6	-	-
-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	800	-
-	-	-	-	-	-
60.0	-	+	-	-	-
-	-	-	-	-	20.0
184.0	-	-	-	-	-
-	14.5±6.5	65.0±8.1	-	-	-
184.0	-	158.0±56.0	148.0	-	-
-	-	-	-	-	-
104.8±34.4	44.7±7.8	-	220.0±30.4	-	-
-	-	-	-	-	-
66.6±21.3	-	55.0±14.9	77.5±33.5	-	-
134.7±60.5	105.8±15.6	172.0±48.0	181.7±24.3	690.0	680.0
200.0	-	-	-	-	-
-	30.0±10.0	-	-	700.0	510.0
-	-	-	152.0	-	-
100.0	-	+	-	680.0	1540.0
-	-	-	-	-	-
148.5±13.5	-	-	+	-	-
116.4±22.2	111.7±23.5	170.0	-	460.0±40.0	-
-	-	-	-	570.0	-
-	216.0	-	-	-	-
144.0	50.0	-	-	-	-
-	132.0±44.5	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	820.0	780.0

Т а б л и ц а 20 (продолжение)

Ассоциация	Ладожское	Онежское	Ильмень
Stratiotetum al. nymphaeosum	-	-	-
Nymphaetum ca. aqui-herbosum	265.0±45.0	141.7±29.4	-
Nymphaetum ca. stratiotosum	-	-	-
Nymphaetum t. aqui-herbosum	95.5±5.5	-	-
Nupharetum lut. aqui-herbosum	180.0±70.0	149.0±64.0	-
Nupharetum lut. natantis potamogetonosum	142.0	+	-
Nupharetum pum. aqui-herbosum	130.0	64.0	-
Sparganietum g. aqui-herbosum	-	48.6±20.8	-
Sparganietum an. aqui-herbosum	182.4±66.9	73.0±4.0	-
Sparganietum em. aqui-herbosum	245.5±25.0	69.0	102.0
Sparganietum er. aqui-herbosum	-	312.0	854.0
Sparganietum er. potamogetonosum	-	-	-
Sagittarietum n. sparganiosum	-	61.0	-
Sagittarietum s. aqui-herbosum	129.7±68.5	-	32.0
Scirpetum l. aqui-herbosum	466.7±186.7	213.6±40.0	225.0±103.1
Scirpetum l. subpurum	389.0±177.0	-	398.2±72.5
Scirpetum l. eleocharidosum	-	-	-
Scirpetum l. polygonosum	-	-	-
Scirpetum l. nupharosum	-	204.0	-
Scirpetum l. natantis-potamogetonosum	-	210.0±6.0	-
Scirpetum l. graminei-potamogetonosum	-	-	-
Scirpetum l. batrachiosum	-	-	-
Scirpetum l. myriophyllosum	-	-	-
Scirpetum l. charosum	-	-	-
Typhaetum an. aqui-herbosum	-	448.0	-
Typhaetum an. lemnosum	566.0	-	-
Typhaetum lat. lemnosum	-	-	-
Equisetetum f. aqui-herbosum	200.6±42.1	199.0±44.0	138.0
Equisetetum f. nupharosum	181.5±14.5	167.0±16.3	-
Equisetetum f. natantis-potamogetonosum	-	158.0	-
Equisetetum f. graminei-potamogetonosum	480.0	180.0	-
Equisetetum f. perfoliati-potamogetonosum	-	140.5±18.5	-
Equisetetum f. elodeosum	194.1±30.1	-	-
Equisetetum acicularis-eleocharosum	-	61.0	-
Eleochareto-equisetetum aqui-herbosum	50.0	-	94.0±4.4
Eleocharetum pal. aqui-herbosum	115.0±25.0	51.0±18.1	54.0±4.1
Eleocharetum ac. aqui-herbosum	+	-	-
Phragmitetum au. aqui-herbosum	577.0±98.8	223.6±61.3	-
Phragmitetum au. subpurum sub-ass. sparsum	292.0±40.0	175.0±17.8	-
Phragmitetum au. subpurum sub-ass. compactum	928.9±91.6	427.7±53.5	-
Phragmitetum au. charosum	-	+	-
Phragmitetum au. lobeliosum	-	218.0	-
Phragmitetum au. perfoliati-potamogetonosum	-	185.3±15.0	-

Белое	Кубенское	Воже	Лача	Псковское	Чудское
-	400.0	-	-	-	-
-	-	+	-	-	400.0
-	704.0	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-
-	80.0	125.0±25.0	96.0±20.6	-	-
-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-
350.0±10.0	-	+	54.0	-	-
932.7±102.2	286.0	-	-	-	-
831.0	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-
-	-	-	95.0±19.7	-	-
72.5±18.6	-	-	1110.0	450.0±190.0	230.0
-	585.0±355.0	-	1116.0±393.7	-	-
714.0	-	768.0	-	150.0	-
-	-	-	-	360.0	-
-	-	-	-	450.0	-
-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-
-	-	326.0	-	-	-
-	-	-	-	-	490.0
-	-	586.0	860.0	-	-
-	-	-	407.0	-	-
732.0	-	+	-	-	-
-	-	-	-	-	-
680.0	-	-	-	-	-
312.0±12.0	176.7±46.7	-	508.0±105.7	-	420.0
-	-	-	-	420.0	-
-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-
-	-	588.0	-	-	-
-	-	-	-	-	-
-	61.5±14.5	-	332.0	-	120.0
-	16.0	-	+	-	-
-	-	-	1038.0±151.4	550.0	-
-	-	-	-	-	-
-	-	275.4±13.5	-	130.0	200.0
1205.0±159.0	1146.5±289.8	1464.±367.1	1195.0±377.0	-	-
-	-	-	447.0	-	-
-	-	-	-	-	-
-	-	1100.0	-	755.0	420.0

Т а б л и ц а 20 (продолжение)

Ассоциация	Ладожское	Онежское	Ильмень
Phragmitetum au. graminei-potamogetonosum	354.4±19.1	241.8±61.6	-
Phragmitetum a. natantis-potamogetonosum	615.0	-	-
Phragmitetum au. polygonosum	506.0	301.0	-
Phragmitetum au. stratiotosum	1108.0	-	-
Phragmitetum au. nupharosum	470.0	274.0	-
Phragmitetum au. eleocharosum	-	225.0	-
Phragmitetum au. equisetosum	208.4±32.7	-	-
Phragmitetum au. scirposum	313.7±89.6	129.0±31.5	-
Phragmitetum au. scolochloosum	260.0	-	-
Phragmitetum au. sparganiosum	-	-	-
Phragmitetum au. sagittariosum	-	-	-
Phragmitetum au. vesicariae-caricosum	515.0	-	-
Scolochloetum fes. aqui-herbosum subass. sparsum	183.0±68.1	-	-
Scolochloetum fes. aqui-herbosum subass. compactum	682.5±251.0	-	-
Glycerietum m. aqui-herbosum	783.0	-	-
Glycerietum m. subpurum	1180.0	-	-
Phalaroidetum ar. aqui-herbosum	720.0	-	-
Phalaroidetum ar. subpurum	-	-	-
Caricetum aq. aqui-herbosum	+	-	-
Caricetum acu. equisetosum	-	-	-
Caricetum acu. mixta herbosum	447.0	404.0±28.3	231.3±59.6
Caricetum nig. subpurum	-	-	-
Caricetum nig. mixta herbosum	-	+	-
Caricetum v. aqui-herbosum	461.5±93.2	+	-
Caricetum r. mixta herbosum	474.0±51.0	+	-
Butometum u. aqui-herbosum	-	-	185.0±58.8
Butometum u. purum	-	-	275.0±47.8
Alisietum pl.-aq. aqui-herbosum	675.0	+	-
Rorippetum a. aqui-herbosum	-	-	+
Acoretum cal. aqui-herbosum	-	-	-
Scirpetum l. sagittariosum	-	-	-
Scirpetum l. equisetosum	-	-	-
Scirpetum l. butomosum	-	-	-
Scirpetum l. acoritosum	-	-	-

Примечание. Приняты следующие сокращения: а. - amphibii, ас. - acicularis, acu. - acutae, al. - aloidis, alt. - alterniflori, an. - angustifolii, aq. - aquatilis, ar. - arundinaceae, as. - asperae, au. - australis, c. - circinati, ca. - candidae, cal. - calami, can. - canadensis, e. - eradicati, em. - emersi, er. - eradicati, f. - fluviatilis, fes. - festucaceae, g. - graminei, l. - lacustris, lat. -

Белое	Кубенское	Воже	Лача	Псковское	Чудское
-	568.5±27.5	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-
760.0±10.0	-	-	-	910.0	-
-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	215.0
-	186.0	-	-	150.0	230.0
-	-	-	-	320.0	-
-	-	-	-	370.0	300.0±60.0
-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	960.0
-	-	-	-	-	840.0
-	-	-	-	-	-
330.0±30.0	-	-	-	-	-
-	-	+	-	-	-
900.0±20.0	160.0	252.0	-	-	-
-	-	-	1488.0	-	-
-	-	-	-	-	-
248.0	-	-	-	-	-
1040.0	-	-	-	-	-
-	232.0	-	-	-	-
820.0	235.0±19.2	+	-	-	-
865.0	-	-	-	-	-
-	172.7±34.7	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-
606.0	75.0	-	-	-	750.0
-	-	-	-	-	-
102.0	-	-	-	1570.0	-
-	250.0±80.0	-	-	-	-
-	-	-	-	930.0	870.0
-	-	-	-	840.0	420.0
-	-	-	-	190.0	-
-	-	-	-	-	550.0
-	-	-	-	-	560.0

lifoliae, luc. - lucentis, lut. - lutei, m. - maximae, n. - natantis, g. - nigrae, p. - peltati, pal. - palustris, pec. - pectinati, perf. - rfoliati, pl.-aq. - plantago-aquaticae, pr. - praelongi, pum. - mili, pus. - pusilli, r. - rostratae, s. - sagittifoliae, sp. - spicata - tetragonae, u. - umbellati, v. - vesicariae. (+) - фитомасса значительна, (-) - растение не обнаружено.



1969; Gerloff, Fishbeck, 1973; Fitzgerald, 1968, 1969) и с успехом использованного Т.Н. Покровской на водоемах Советского Союза (Покровская, 1974, 1976, 1978, 1979; Покровская и др., 1983), при котором проводится биохимический анализ наиболее активных апикальных сегментов побегов макрофитов. Однако анализы надземных частей растений, собранных в различных районах Онежского озера, показали, что содержание фосфора в их тканях в ряде случаев было ниже критического уровня, позволяющего растению создавать максимальную фитомассу, т.е. ниже 0.13% (или 0.30% при пересчете на  $P_2O_5$ ). Из 30 проанализированных проб тростника в 20 содержание фосфора было ниже критического (0.02–0.12%), а среднее содержание фосфора в тростнике Онежского озера  $0.10\% \pm 0.015\%$ . Тростник в районе дер. Суйсари содержал фосфора 0.34%; кроме тростника, в этом районе более высокое содержание фосфора обнаружено в остатках кубышки желтой, хвоща приречного и рдеста плавающего, что является следствием выноса фосфорных удобрений с полей, расположенных у берега озера. Повышенное содержание фосфора обнаружено и в растениях, произрастающих в Толвуйской губе, в вершине Лижемской губы и в Типиницком заливе, на берегах которых находятся поселки. Кроме того, следует отметить, что растения с плавающими листьями (кубышка желтая и малая, горец земноводный, рдест плавающий) содержат несколько большее количество фосфора, что объясняется их распространением в защищенных от волнения местах с донными отложениями, богатыми органическими веществами.

Во всех озерах (за исключением Ильмень и Псковско-Чудского) наиболее высокие показатели абсолютно-сухой фитомассы относятся большей частью к сообществам воздушно-водных растений, и прежде всего к почти чистым сомкнутым зарослям тростника. В Ладожском озере, при средней фитомассе тростника  $929 \text{ г/м}^2$ , масса отдельных укосов колебалась от 523 до  $1820 \text{ г/м}^2$ , в оз. Белом средняя фитомасса составляла  $1205 \text{ г/м}^2$  (от 740 до 1460), в Кубенском –  $1146 \text{ г/м}^2$  (от 518 до 1860), в Воже –  $1464 \text{ г/м}^2$  (от 836 до 2106), и в Лача  $1195 \text{ г/м}^2$  (от 648 до 1936). Хотя в Онежском озере и обнаружена в сомкнутых, почти чистых тростниковых зарослях наибольшая для гидрофитов этого озера средняя фитомасса, однако она достигала всего лишь  $428 \text{ г/м}^2$  (от 240 до 712). Сравнительно низка фитомасса тростниковых зарослей в Псковско-Чудском озере [в среднем от 130 (20?) до  $960 \text{ г/м}^2$ ], тогда как для группировок гидатофитов приводятся удивительно высокие показатели фитомассы (Недоспасова, 1974), о чем будет сказано ниже.

Очень небольшое развитие в озерах Ладожском, Онежском, Ильмень и Воже получили заросли рогоза широколистного и узколистного – характерных видов в зарастании крупных водохранилищ европейской части СССР (Экзерцев, Довбня, 1974; 1979, 1980; Корелякова, 1977, 1982; Довбня, 1979а, 1979б, 1981; Магомаев, Шашаев, 1983, и др.). В наших озерах абсолютно сухая фитомасса рогоза  $448\text{--}732 \text{ г/м}^2$ ; в Волжских водохранилищах – 662–1873, а рогозовых сплавин на Игнатьевском водохранилище –  $960 \text{ г/м}^2$ .

Высокой фитомассой характеризуются ассоциации манника большого: асс. *Glycerietum maximae aqui-herbosum*, асс. *Glycerietum maximae subpurum*, на озерах Ладожском ( $783-1180 \text{ г/м}^2$ ), Ильмень ( $900 \text{ г/м}^2$ ) и Лача ( $1488 \text{ г/м}^2$ ), однако площади этих ассоциаций в указанных озерах очень небольшие.

Значительную фитомассу в литоральной зоне Ладожского, Онежского и Белого озер создают различные виды осок, однако осоковые группировки Белого озера в два раза продуктивнее ( $820-1040 \text{ г/м}^2$ ) ладожских и онежских, фитомасса которых находится в пределах  $202-694 \text{ г/м}^2$ . Развивающиеся в литоральной зоне озер Ильмень и Кубенского осоковые группировки менее продуктивны —  $114-428 \text{ г/м}^2$ .

Большую фитомассу создает камыш озерный в оз. Лача ( $720-1950 \text{ г/м}^2$ ), а также в озерах Белом ( $714 \text{ г/м}^2$ ) и Воже ( $586-768 \text{ г/м}^2$ ), тогда как его фитомасса как одного из основных ценообразователей группировок макрофитов в озерах Ильмень и Ладожском колеблется соответственно в пределах  $205-512$  и  $280-660 \text{ г/м}^2$ .

На эвтрофных местообитаниях в литорали озер Ильмень и Белого продуктивные заросли образует *Sparganium erectum* с фитомассой соответственно  $854$  и  $808-1040 \text{ г/м}^2$ .

Продуктивные заросли айры, показателя эвтрофных местообитаний с фитомассой  $870-930 \text{ г/м}^2$ , зарегистрированы Г.В. Недоспасовой (1974) в Псковско-Чудском озере, на других больших озерах Северо-Запада СССР они отсутствуют.

Фитомасса растений с плавающими листьями или плавающих невелика. Исключение составляют очень небольшие по площади группировки телореза алоэвидного в озерах Ладожском ( $887 \text{ г/м}^2$ ) и Псковско-Чудском ( $780-820 \text{ г/м}^2$ ). Очень высокая фитомасса указана Г.В. Недоспасовой (1974) для рдеста плавающего —  $1540 \text{ г/м}^2$ .

Сообщества гидатофитов в большинстве обследованных озер занимают значительное место в процентном отношении от общей площади зарастания, однако фитомасса большинства погруженных растений невысока: масса растений даже в сомкнутых фитоценозах редко превышала  $200 \text{ г/м}^2$ .

Фитомасса широко распространенных в оз. Лача зарослей урути колосистой достигает  $104-116 \text{ г/м}^2$ . Масса растений в сомкнутых группировках рдеста блестящего, развитых в озерах Ильмень, Белом, Воже и Лача, колеблется от  $100$  до  $213 \text{ г/м}^2$ . Занимающие огромную площадь в оз. Кубенском разреженные заросли рдеста блестящего очень малопродуктивны —  $7-20 \text{ г/м}^2$ .

Самым широко распространенным видом гидатофитов является рдест пронзеннолистный. Он образует как разреженные, так и сомкнутые, почти чистые заросли и группировки с примесью других водных растений. Фитомасса рдеста пронзеннолистного в сомкнутых зарослях в Ладожском озере находится в пределах  $105-340$  (до  $480 \text{ г/м}^2$ , в оз. Ильмень —  $107-152$ , Белом —  $80-200$ , Кубенском —  $60-140$ , Воже —  $126-220$  и Лача —  $140-224 \text{ г/м}^2$ . Фито-

масса в разреженных группировках рдеста пронзеннолистного в этих озерах 25–95 (до 111) г/м<sup>2</sup>, в Онежском озере – 24–36 г/м<sup>2</sup>.

Удивительно высокие величины фитомассы (воздушно–сухая масса) погруженных макрофитов получены Г.В. Недоспасовой (1974) для Псковско–Чудского озера – рдеста пронзеннолистного 680–690 г/м<sup>2</sup> и элодеи канадской 1400 г/м<sup>2</sup>, что в несколько раз выше, чем фитомасса гидатофитов обследованных нами озер, а также эвтрофных озер Пестово и Едрово (Кутова и др., 1973), расположенных недалеко от Псковско–Чудского озера. Значительно более низкую величину фитомассы погруженных растений приводят И.Л. Корелякова (1972, 1977, 1982) и И.В. Довбня (1979) для водохранилищ днепровского и волжского каскадов и водохранилищ лесной, лесостепной и степной зон СССР – 200–400 г/м<sup>2</sup>. В волжских водохранилищах средняя фитомасса гидатофитов составляет 213 (87–569) г/м<sup>2</sup> (Экзерцев, Довбня, 1974, 1979; Экзерцев и др., 1974, и др.). В защищенных от волнения частях р. Селенги фитомасса зарослей рдеста пронзеннолистного достигает 300–350 г/м<sup>2</sup>, а в заливах оз. Байкал она в 3–10 раз ниже – 26–110 г/м<sup>2</sup> (Паутова, 1974). Для сравнения укажем, что в эвтрофных водоемах ГДР нормально развитые заросли погруженных растений имеют фитомассу 300–350 г/м<sup>2</sup> и только максимальная сухая фитомасса пышно развитых группировок достигает 600 г/м<sup>2</sup> (Krausch, 1976). Превышение фитомассой погруженных растений величины в 250 г/м<sup>2</sup>, по мнению ряда авторов (Jorga, Weise, 1977; Mayer, 1982, и др.), может приводить к негативным последствиям для экосистем водоемов и ухудшению качества воды. Поэтому необходимо внимательно наблюдать за развитием сообществ гидатофитов Псковско–Чудского водоема.

### 5.3. П р о д у к ц и я

Чистая годовая продукция водных растений в озерах была подсчитана по формулам для пересчета фитомассы в продукцию, основанным на экспериментальных исследованиях, выполненных на Онежском и малых озерах Карелии (Распопов, 1973). Она выражена в тоннах абсолютно сухого вещества и органического углерода, а также в энергетических единицах для расчета потоков энергии в экосистемах и балансовых исследований, позволяющих сравнивать как биологические, так и физические и химические процессы, протекающие в водоеме (табл. 21).

При пересчете в единицы энергии 1 г углерода приравнен к 10 ккал (Lieth, 1965), или 41.9 кДж. Правомочность такого действия подтверждают результаты прямой калориметрии образцов скошенных растений – их калорийность приближается к 4.6 ккал, или 19.3 кДж на 1 г абсолютно сухой фитомассы (Cummins, Wuyscheck, 1971).

Благодаря огромной площади литоральной зоны наибольшее количество органического вещества продуцируют макрофиты в Ладожском озере – 54 тыс. т, что составляет 21.6 тыс. т углерода, или  $90 \cdot 10^{10}$  кДж.

Более 90% продукции создают воздушно-водные растения и, главным образом, тростник – 78% общей продукции, на камыш озерный приходится 11%. Погруженные растения дают 9.1% годовой продукции, из которых 7.9% падает на рдест пронзеннолистный. Растения с плавающими листьями в Ладожском озере развиты крайне слабо, и их продукция составляет 0,5% от общей.

Почти в 9 раз меньшее количество органического вещества, углерода и энергии заключено в водных растениях Онежского озера – соответственно 5.84 тыс. т, 2.8 тыс. т,  $11.84 \cdot 10^{10}$  кДж – главным образом из-за недостаточной обеспеченности растений биогенами. Наибольшая фитомасса обнаружена у растений, произрастающих в заливах и губах, входящих в систему Повенецкого залива (губы Святуха, Кефтенгуба, Толвуйская, Шуньга), что связано с несколько большей минерализацией воды притоков Онежского озера, впадающих в эти водоемы (Форш-Меншуткина, 1967, 1968, 1973; Расплетина, Соловьева, 1968; Соловьева, Расплетина, 1973), защищенностью губ от волнений и антропогенным воздействием прилегающих сельскохозяйственных угодий и поселков.

В Онежском озере, как и в Ладожском, основными продуцентами органического вещества среди макрофитов являются воздушно-водные растения (86.6% общей чистой годовой продукции), среди которых главная роль принадлежит тростнику (79.6%). Значительный вклад вносят в общую продукцию плейстофиты – 10.3%, а кубышка желтая среди продуцентов стоит на втором месте, создавая 6% годовой продукции. Доля же гидатофитов составляет всего 3.1%.

Еще в двух обследованных нами озерах – Белом и Воже, а также в Псковском озере (Недоспасова, 1974) наибольшая продукция приходится на долю воздушно-водных растений. Однако если в оз. Воже в фитомассе господствует тростник (80.8%), то в оз. Белом доля тростника хотя и превышает половину общей величины – 50.3%, но значительна роль и сусака зонтичного (16.9%) и ежеголовника прямого (7.8%). Широко распространенный в оз. Белом горец земноводный дает 16% годовой продукции. В то же время значение плейстофитов в озерах Воже и Псковском невелико – 1.1–0.5%.

Общая годовая продукция макрофитов в оз. Белом составляет около 3.6 тыс. т углерода, или  $15 \cdot 10^{10}$  кДж, в оз. Воже – немногим более 6 тыс. т, или  $47.7 \cdot 10^{10}$  кДж, в Псковском озере – 4 тыс. т, или  $16.8 \cdot 10^{10}$  кДж.

Чистая годовая продукция макрофитов оз. Кубенского немного превышает 5.8 тыс. т углерода, что в энергетических единицах составляет  $24.5 \cdot 10^{10}$  кДж. Основными создателями органического вещества являются воздушно-водные растения. На их долю приходится 48% общей продукции, хотя площади, занимаемые воздушно-водными растениями, составляют всего 8.5% от площади зарослей. Значительный вклад в годовую продукцию вносят плейстофиты, среди которых господствуют обширные заросли горца земноводного, создающего фон в зарастании озера – 37.7% годовой продукции при 18% площади заросшей акватории. Наконец, огромные по площади разреженные заросли рдеста блестящего (70 км<sup>2</sup>) и сомкнутые за-

Растение	Ладожское		
	АСМ	C <sub>орг</sub>	1 · 10 <sup>7</sup> кДж
Carex acuta	40.0	16.0	70.0
C. nigra	0.7	0.3	1.3
C. aquatilis	25.0	10.0	42.0
C. vesicaria	2.0	0.8	3.3
C. rostrata	3.0	1.2	5.0
Alisma plantago-aquatica	+	+	+
Butomus umbellatus	+	+	+
Sparganium erectum	25.0	10.0	42.0
S. emersum	7.0	3.0	12.5
Sagittaria sagittifolia	600.0	240.0	1000.0
Equisetum fluviatile	50.0	20.0	84.0
Eleocharis palustris	6000.0	2400.0	10 060.0
Scirpus lacustris	42 100.0	16 840.0	70 000.0
Phragmites australis	60.0	24.0	100.0
Scolochloa festucaceae	80.0	32.0	135.0
Glyceria maxima	12.0	5.0	21.0
Typha angustifolia	0.8	0.4	1.6
T. latifolia	38.0	15.2	64.0
Polygonum amphibium	100.0	40.0	170.0
Nuphar lutea	12.0	5.0	21.0
Виды рода Nymphaea	120.0	48.0	200.0
Potamogeton natans	250.0	100.0	420.0
P. gramineus	4250.0	1700.0	7125.0
P. perfoliatus	+	+	+
P. lucens	+	+	+
P. pectinatus	+	+	+
P. pusillus	+	+	+
Виды рода Batrachium	56.0	22.5	95.0
Виды рода Myriophyllum	35.0	14.0	60.0
Elodea canadensis	12.0	5.0	21.0
Виды рода Characeae	+	+	+
Прочие	110.0	44.0	185.0
Всего	53 988.5	21 596.4	89 998.7

П р и м е ч а н и е. АСМ – абсолютно сухая масса, т; C<sub>орг</sub> – углерод органического вещества, т; (+) – фитомасса незначительна; (–) – растение не обнаружено.

росли рдеста пронзеннолистного (18 км<sup>2</sup>) дают 13.7% годовой растительной продукции.

В озерах Ильмень, Лача и Чудском погруженные растения создают основную часть чистой годовой продукции – от 52 до 88.8%, среди гидатофитов господствует во всех трех озерах рдест пронзеннолистный (Лача – 44.2%, Ильмень – 59.2%). Из воздушно-водных заметный вклад в годовую продукцию в оз. Лача дает тростник (41.9%), в оз. Ильмень – камыш озерный (30.4%). В целом в оз. Лача годовая продукция составляет 19 тыс. т углерода, или 80 · 10<sup>10</sup> кДж, в оз. Ильмень – 6.7 тыс. т, или 28 · 10<sup>10</sup> кДж.

По доминированию в продукционном процессе той или иной группы макрофитов озера могут быть подразделены на четыре группы (табл. 22). В первую группу (I) входят озера, в которых главенствующая роль принадлежит воздушно-водным растениям. Эта группа

Онежское			Ильмень		
АСМ	C <sub>орг</sub>	1 · 10 <sup>7</sup> кДж	АСМ	C <sub>орг</sub>	1 · 10 <sup>7</sup> кДж
–	–	–	64.0	25.4	106.4
–	–	–	–	–	–
380.0	154.0	645.0	–	–	–
–	–	–	–	–	–
1.2	0.4	1.7	+	+	+
+	+	+	142.4	57.0	240.0
+	+	+	127.2	51.0	215.0
15.0	6.0	25.0	42.6	17.0	70.5
0.1	+	+	10.0	4.0	17.0
68.0	27.2	115.0	13.4	5.4	23.0
15.0	6.0	25.0	37.5	15.0	63.0
290.0	116.0	490.0	5100.0	2040.0	8550.0
4650.0	2140.0	9000.0	–	–	–
+	+	+	–	–	–
+	+	+	–	–	–
10.0	4.0	17.0	–	–	–
+	+	+	–	–	–
80.0	32.0	134.0	800.0	320.0	1340.0
350.0	140.0	590.0	+	+	+
75.0	30.0	126.0	+	+	+
96.0	38.4	161.0	–	–	–
+	+	+	4.1	1.6	6.7
100.0	40.0	170.0	9950.0	3980.0	16 700.0
9.0	3.6	19.0	515.0	206.0	860.0
+	+	+	0.4	0.2	0.8
+	+	+	–	–	–
+	+	+	–	–	–
48.0	19.2	80.0	–	–	–
2.6	1.2	50.0	–	–	–
1.0	0.4	1.7	–	–	–
+	+	+	+	+	+
30.0	12.0	50.0	0.8	0.4	1.3
5840.9	2801.4	11 844.4	16 807.0	6723.0	28 194.0

подразделяется на две подгруппы в зависимости от того, погруженные (подгруппа А) или плавающие растения (подгруппа Б) играют большую роль в продуцировании органического вещества. Оз. Кубенское отнесено ко второй группе (II), в которой значительная роль принадлежит плейстофитам. В третью группу (III) входят озера Лача и Ильмень, в которых господствуют гидатофиты, создающие больше половины растительной массы, но все же доля воздушно-водных растений значительна. Наконец, к четвертой группе (IV) отнесено оз. Чудское, в котором подавляющее значение имеет погруженная растительность.

Для сравнения годовой продукции макрофитов с продукцией других групп растительных и животных организмов, целесообразно отнести ее к единице площади озера, литоральной зоны, мелководий или зарослей.

Таблица 21 (продолжение)

Растение	Белое		
	АСМ	C <sub>орг</sub>	1·10 <sup>7</sup> кДж
Carex acuta	15.00	6.0	25.0
C. nigra	1.3	0.5	2.1
C. aquatilis	3.6	1.4	6.0
C. vesicaria	+	+	+
C. rostrata	-	-	-
Alisma plantago aquatica	0.4	0.2	0.6
Butomus umbellatus	1520.0	608.0	2540.0
Sparganium erectum	880.0	352.0	1476.0
S. emersum	120.0	48.0	201.0
Sagittaria sagittifolia	+	+	+
Equisetum fluviatile	13.0	5.2	21.3
Eleocharis palustris	+	+	+
Scirpus lacustris	87.0	35.0	147.0
Phragmites australis	4515.0	1806.0	7550.0
Scolochloa festucaceae	21.0	8.5	35.5
Glyceria maxima	8.0	3.2	13.4
Typha angustifolia	0.4	0.2	0.6
T. latifolia	0.4	0.2	0.6
Polygonum amphibium	1440.0	576.0	2410.0
Nuphar lutea	+	+	+
Виды рода Nymphaea	-	-	-
Potamogeton natans	0.1	0.1	0.2
P. gramineus	40.0	16.0	65.0
P. perfoliatus	253.2	101.2	424.0
P. lucens	51.0	20.2	85.0
P. pectinatus	-	-	-
P. pusillus	1.4	0.6	2.3
Виды рода Batrachium	-	-	-
Виды рода Myriophyllum	-	-	-
Elodea canadensis	-	-	-
Виды рода Characeae	-	-	-
Прочие	0.2	0.1	0.3
Всего	8971.0	3588.6	15 005.9

Наименьшая годовая продукция на 1 м<sup>2</sup> площади водоема отмечена в Онежском озере - 0.28 г углерода (табл. 23), что, как указывалось выше, является следствием высокой динамической активности вод в литоральной зоне, неблагоприятными эдафическими условиями и недостатком биогенных веществ. В Ладожском озере, в котором характер динамического воздействия водных масс в литоральной зоне и типы донных отложений схожи с Онежским, годовая продукция макрофитов в 4,5 раза выше (1.32 г С/м<sup>2</sup>), в силу того что под антропогенным воздействием оно перешло в мезотрофный тип. Небольшая продукция макрофитов в оз. Белом (2.8 г С/м<sup>2</sup>) объяснена современной морфометрией зарегулированного водоема.

Значительная динамичность вод и связанная с нею повышенная мутность ограничивают развитие макрофитов в озерах Ильмень и Псковско-Чудском, где, несмотря на достаточное количество биоген-

Кубенское			Воже		
АСМ	C <sub>орг</sub>	1·10 <sup>7</sup> кДж	АСМ	C <sub>орг</sub>	1·10 <sup>7</sup> кДж
46.4	18.6	77.8	42.0	16.8	70.0
+	+	+	-	-	-
-	-	-	-	-	-
+	+	+	+	+	+
22.5	9.0	37.6	+	+	+
2.5	1.0	4.2	+	+	+
-	-	-	40.0	16.0	67.0
140.0	56.0	234.0	+	+	+
36.4	14.6	61.0	30.0	12.0	50.0
12.5	5.0	21.0	+	+	+
340.0	137.0	547.0	1900.0	800.0	3350.0
6220.0	2480.0	10 400.0	29 000.0	11 600.0	48 600.0
-	-	-	20.0	8.0	34.0
2.0	0.8	3.4	32.0	13.0	55.0
-	-	-	10.0	4.0	17.0
-	-	-	-	-	-
5500.0	2200.0	9200.0	40.0	16.0	80.0
5.0	2.0	8.4	300.0	120.0	500.0
1.8	0.7	2.9	20.0	8.0	34.0
-	-	-	18.0	7.2	30.0
82.5	33.0	130.0	+	+	+
1750.0	700.0	2930.0	200.0	80.0	340.0
250.0	100.0	419.0	4100.0	1600.0	6700.0
+	+	+	-	-	-
+	+	+	+	+	+
-	-	-	-	-	-
-	-	-	115.0	50.0	210.0
+	+	+	+	+	+
-	-	-	+	+	+
201.1	80.4	336.7	30.0	12.0	50.0
14 612.7	5 838.1	24 503.0	35 897.0	14 363.0	60 187.0

ных веществ, продукция макрофитов достигает соответственно 5.7 и 3.8 г С/м<sup>2</sup>.

В больших литоральных озерах, глубины которых незначительны и сила волнения ослаблена (хотя она и имеет значение, см.: Распов и др., 1976, 1978), высок процент зарастания площади озер и, как следствие, значительна годовая продукция высших водных растений на 1 м<sup>2</sup> площади водоемов. В оз. Кубенском производится 14.6 г С/м<sup>2</sup>, в Воже - 35 г С/м<sup>2</sup>, а в самом северном из обследованных озер, Лаца, продукция макрофитов наивысшая и достигает 60 г С/м<sup>2</sup>.

Даже в больших водохранилищах волжского и днепровского каскадов годовая продукция (за исключением Иваньковского водохранилища) значительно ниже (табл. 23), что, по-видимому, наряду с физико-географическими особенностями водохранилищ, можно объяснить молодостью водоемов, тогда как низкая продукция макрофитов в оз.

Таблица 21 (продолжение)

Растение	Лача		
	АСМ	С <sub>орг</sub>	1·10 <sup>7</sup> кДж
Carex acuta	+	+	+
C. nigra	-	-	-
C. aquatilis	-	-	-
C. vesicaria	-	-	-
C. rostrata	+	+	+
Alisma plantago-aquatica	+	+	+
Butomus umbellatus	+	+	+
Sparganium erectum	+	+	+
S. emersum	8.0	3.0	10.0
Sagittaria sagittifolia	43.0	17.0	70.0
Equisetum fluviatile	38.0	15.2	64.0
Eleocharis palustris	12.0	5.0	21.0
Scirpus lacustris	2600.0	1040.0	4300.0
Phragmites australis	20 000.0	8000.0	33 500.0
Scolochloa festucaceae	+	+	+
Glyceria maxima	32.0	12.8	55.0
Typha angustifolia	-	-	-
T. latifolia	-	-	-
Polygonum amphibium	65.0	26.0	110.0
Nuphar lutea	150.0	60.0	250.0
Виды рода Nymphaea	+	+	+
Potamogeton natans	-	-	-
P. gramineus	17.0	6.8	28.5
P. perfoliatus	21 100.0	8440.0	35 000.0
P. lucens	70.0	28.0	120.0
P. pectinatus	2.0	0.8	3.3
P. pusillus	1.0	0.4	1.7
Виды рода Batrachium	+	+	+
Виды рода Myriophyllum	3420.0	1370.0	5750.0
Elodea canadensis	8.0	3.2	13.5
Виды рода Characeae	144.0	58.0	240.0
Прочие	10.0	4.0	17.0
Всего	47 720.0	19 116.2	79 554.0

Севан (7.9 г С/м<sup>2</sup>) связана с тем, что некогда пышно развитые сообщества растений погибли при искусственном понижении уровня воды в озере на 18 м. Восстановлению зарослей макрофитов мешают продолжающиеся перепады уровня воды и массовое развитие фитопланктона, конкурирующего с макрофитами (Маркосян, 1966; Покровская, 1973).

Если проанализировать данные по величине чистой годовой продукции, отнесенной к площади зарослей, то бросается в глаза прежде всего то, что в озерах с преобладанием зарослей гидатофитов и плейстофитов продукция ниже (Ильмень, Кубенское, Лача, Псковско-Чудское) по сравнению с озерами, в которых господствуют воздушно-водные растения. То же самое можно отметить и для водохранилищ - в Киевском водохранилище, где пышно развиты заросли элодеи, продукция высшей водной растительности ниже, чем в других водохранилищах днепровского каскада.

Процентное соотношение величин чистой годовой продукции, создаваемой различными группами макрофитов

Группа	Озеро	Годовая продукция растений		
		воздушно-водных	плавающих и с плавающими листьями	погруженных
I А	Ладожское	90,4	0,5	9,1
	Псковское	88,9	0,5	11,1
	Воже	86,6	1,1	12,3
I Б	Онежское	86,6	10,3	3,1
	Белое	80,1	16,0	3,9
II	Кубенское	48,0	37,7	14,3
III	Лача	47,6	0,5	51,9
	Ильмень	32,9	4,8	62,3
IV	Чудское	9,2	2,0	88,8

С другой стороны, заросли воздушно-водных растений, развитие которых большей частью наблюдается в заливах и бухтах (здесь обычно впадают притоки), создают значительную годовую продукцию (за исключением олиготрофного Онежского озера). Величина годовой продукции в Ладожском и Белом озерах одного порядка с таковой в больших водохранилищах европейской части СССР. Это говорит о том, что локальные участки крупных водоемов по высшей водной растительности могут принадлежать к другому классу трофности, чем водоем в целом, и о том, что высшая растительность является естественным биофильтром биогенных веществ, поступающих с водосбора в озеро или водохранилище.

#### 5.4.Б и о г е н н ы е э л е м е н т ы

Для оценки роли макрофитов в балансе биогенных элементов в исследованных озерах мы подсчитали количество азота и фосфора в надземных частях растений, накапливаемое в течение вегетационного периода. Расчеты сделаны на основании химических анализов водных растений, собранных в Ладожском и Онежском озерах, с привлечением материалов о среднем содержании этих элементов в макрофитах водоемов всего мира (Дукулова, 1979; Дикиёва, Петрова, 1983). Доказано, что различные виды макрофитов в одинаковой степени накапливают азот и фосфор (Boyd, 1968, 1970; Дукулова, 1973; Якубовский, Мережко, 1974; Мережко и др., 1975;



Доминирующие виды растений, площади зарастания и годовая продукция макрофитов

Водоем	Площадь зарастания		Годовая продукция			
	км <sup>2</sup>	% от ак- ватории	абсолютно сухая мас- са, тыс. т	углерод, г/м <sup>2</sup>		
				площадь водоема	площадь зарастания	
О з е р а						
Псковско-Чудское	84.1	2.40	34.0*	3.80**	161.7	
Ильмень	100.4	8.50	16.8	5.70	66.9	
Ладожское	103.0	0.60	54.0	1.32	220.8	
Онежское	23.6	0.24	6.0	0.28	118.7	
Белое	13.2	1.10	9.0	2.80	271.0	
Кубенское	120.0	30.0	14.6	14.60	48.4	
Воже	76.0	18.3	36.0	35.0	190.0	
Лача	166.0	48.0	48.0	60.0	115.7	
Чаны	305-355	20-25	325-350	81.2	395-426	
Севан	-	-	24.0	7.9**	-	
Иссык-Куль	-	-	173.0	12.0**	-	
В о д о х р а н и л и щ а						
Иваньковское	76.3	23.0	60.0	83.0	354.0	
Угличское	12.3	5.0	7.0	16.2	327.4	
Рыбинское	76.0	1.3	-	3.5	184.0	
Горьковское	23.0	1.4	11.0	3.8	225.0	
Саратовское	6.6	0.4	-	1.3	361.0	
Волгоградское	32.5	0.9	20.3	3.0	313.0	
Киевское	295.5	32.0	44.4	19.3	60.0	
Кременчугское	153.5	6.8	108.4	15.5	226.8	

П р и м е ч а н и е. \* - воздушно-сухая фитомасса, которая примерно соответствует годовой продукции в абсолютно сухом состоянии; \*\* - при расчете

в больших озерах и водохранилищах

Доминирующие виды макрофитов	Литературный источник
<p>Potamogeton perfoliatus, P. lucens, Phragmites australis, Scirpus lacustris  Potamogeton perfoliatus, Scirpus lacustris  Phragmites australis, Scirpus lacustris, Potamogeton perfoliatus  Phragmites australis  Phragmites australis, Butomus umbellatus, Polygonum amphibium, Sparganium erectum  Polygonum amphibium, Potamogeton perfoliatus  P. lucens, Phragmites australis  Phragmites australis, Potamogeton lucens  Potamogeton perfoliatus, Phragmites australis, Myriophyllum spicatum  Phragmites australis, Potamogeton pectinatus  Cladophora u Enteromorpha, Fontinalis antipyretica, Potamogeton pectinatus, Myriophyllum spicatum  Виды семейства Characeae, Phragmites australis</p>	<p>Недоспасова, 1974  Доенко, Распопов, 1983  Распопов, 1968  Распопов и др., 1977  Распопов, 1973  Распопов, 1981  Распопов, 1977a  Распопов, 1978a  Тот же  Катанская, 1982  Гамбарян, 1979  Романовский, 1978</p>
<p>Сплавины Equisetum fluviatile, Stratiotes aloides, Phragmites australis, Nymphaea candida  Glyceria maxima, Phragmites australis, Equisetum fluviatile, Stratiotes aloides, Potamogeton, pectinatus, P. perfoliatus  Glyceria fluitans, Agrostis stolonifera, Potamogeton gramineus, P. lucens, Rorippa amphibia  Equisetum fluviatile, Potamogeton pectinatus, P. perfoliatus, Phragmites australis  Typha angustifolia, T. laxmannii, Potamogeton lucens, Carex acuta  Typha angustifolia, Phragmites australis, Ceratophyllum demersum, Typha latifolia  Phragmites australis, Elodea canadensis, Butomus umbellatus, Glyceria maxima  Phragmites australis, Typha angustifolia, Potamogeton pectinatus, Glyceria maxima</p>	<p>Экзерцев, 1978; Довбня, 1979a, 1979b, 1981  Экзерцев и др., 1974;  Довбня, 1981; Экзерцев, 1978  Белавская, Кутова, 1966; Экзерцев, 1978  Экзерцев, 1978; Довбня, 1979a, 1979b, 1981  Экзерцев, 1978  Небольсина, 1974, 1977;  Экзерцев, Довбня, 1974;  Экзерцев, 1978; Довбня, 1979a, 1979b, 1981  Корелякова, 1972, 1975, 1982  Корелякова, 1977, 1982</p>

было принято, что в абсолютно сухой фитомассе содержание углерода составляет 40%.

Общее количество биогенных веществ, заключенное в надземных частях макрофитов озер Северо-Запада СССР (т)

Озеро	Фосфор	Азот	Углерод
Ладожское	150,5	1100	21600
Онежское	5,4	74	2800
Ильмень	42,0	418	6723
Белое	24,3	219	3600
Кубенское	39,8	350	5840
Воже	100,0	862	14400
Лача	129,4	1104	19000
Псковско-Иудское	93,2	840	13600

Úlehlová, 1976; Howard-Williams, Junk, 1977; Мережко, 1978а, 1978б, и др.). В среднем в водных растениях содержится соединений азота в пересчете на азот 1.5-2.5% от абсолютно сухой массы, фосфора - 0.2-0.3% (табл. 24),

Меньше всего фосфора и азота накапливается в тканях водных растений в Онежском озере. Тем не менее содержание в них фосфора эквивалентно его количеству во всем объеме воды в пределах литоральной зоны (по: Шерман, Ульянова, 1973). В воде озера содержится в среднем 1 мг/м<sup>3</sup> фосфора, объем воды в литоральной зоне в пределах глубин 0-5 м составляет 2.5-2.8 км<sup>3</sup>, а до глубины 10 м - 4.8-5.5 км<sup>3</sup> (Черняева, 1973). Растения накапливают в сотни и тысячи раз больше биогенных веществ по сравнению с их содержанием в окружающей воде. Конечно, воздушно-водные растения и растения с плавающими листьями, имеющие развитую корневую систему и корневища, большей частью черпают запасы биогенов из донных отложений, так как грунты всегда имеют значительно большую концентрацию питательных веществ, чем вода. Однако содержание биогенных веществ даже в донных отложениях в мелководных мезотрофных озерах (Курочкина, 1977, 1979) в несколько раз ниже содержания их в органах макрофитов.

Возникает вопрос, не являются ли водные растения своего рода „насосом“ по транспортировке соединений фосфора из донных отложений в водную массу, в связи с тем что соединений фосфора в осадках содержится во много раз больше, чем в воде. Исследования такого рода проводились неоднократно, но однозначного ответа получено не было (Caines, 1965; Brislow, Whitecombe, 1971; Denny, 1972; Мережко и др., 1974, 1975; Marte de, Hartman, 1974; Мережко, Якубовский, 1976; Мережко, 1978а, 1978б; Vermaak et al., 1982а, 1982б, и др.). МакРой с соавторами (McRoy, Barsdate, 1970; McRoy et al., 1972), Гопал и Кулшрестха (Gopal, Kulshrestha, 1980) отмечают, что макрофиты играют важную роль в круговороте био-

генов, перекачивая их из грунтов в воду. С другой стороны, большая часть исследователей придерживается противоположной точки зрения, считая, что погруженные растения сорбируют фосфор из воды стеблем и листьями (Fasley, Shirley, 1976; Peyerly, Brittain, 1978, и др.). Даже воздушно-водные растения, например тростник и рогоз узколистый, для поглощения биогенных элементов из водной среды образуют придаточные корни различного типа, причем стеблевые и водные корневишные придаточные корни сорбируют биогенные вещества интенсивнее, чем почвенные корневишные (Мережко, Смирнова, 1977; Смирнова, 1980, и др.).

В процессе жизнедеятельности растения не только поглощают вещества из окружающей среды, но и выделяют биогенные соединения, в частности, фосфорные. Во все периоды года надземные части погруженных растений выделяют фосфора в окружающую среду больше, чем корни, но это выделение составляет незначительную часть по сравнению с его накоплением в тканях. Выделение фосфора в водную среду воздушно-водными растениями значительно меньше, чем гидатофитами. В целом гидатофиты являются резервуаром-накопителем биогенных веществ, изымая их из воды на длительный срок (Vermaak et al., 1982b). В связи с тем что в большинстве рассматриваемых озер продукция макрофитов создается главным образом гелофитами и плейстофитами (табл. 21), биогенные вещества изымаются из водной массы в ограниченном объеме. Исключение составляют озера Лача, Ильмень и Чудское, в которых при небольшом объеме водных масс гидатофитами сорбируется от 26.2 до 67.0 т фосфора и от 260 до 574 т азота и таким образом на длительное время биогенные вещества изымаются из круговорота в водной массе озер. К концу вегетационного периода органические и минеральные соединения, образованные и накопленные в надземных частях макрофитов, перемещаются в корневые системы. Так, в листьях и стеблях тростника в днепровских водохранилищах в сентябре содержание азота составляло 80% от его количества в этих органах в мае-июне, а в корневой системе оно возросло в 3-4 раза (Якубовский, Мережко, 1974).

## 5.5. Д е с т р у к ц и я

Надземные части большинства видов высших водных растений в исследованных водоемах отмирают в конце вегетационного периода и подвергаются разложению, в процессе которого идет высвобождение и возвращение в водную среду и донные отложения биогенных веществ и некоторых органических соединений. Даже не вдаваясь в анализ биохимических процессов, протекающих при разложении макрофитов, представляет интерес установить скорость разложения растительных остатков, сведений о которой еще недостаточно (Мессинева, Горбунова, 1946; Горбунов, 1953; Кузнецов и др., 1955; Корелякова, 1958, 1959; Крашенинникова, 1958; Бекасов, Кокин, 1962; Schwoerbel, 1968; Майстренко и др., 1969; Кузнецов,

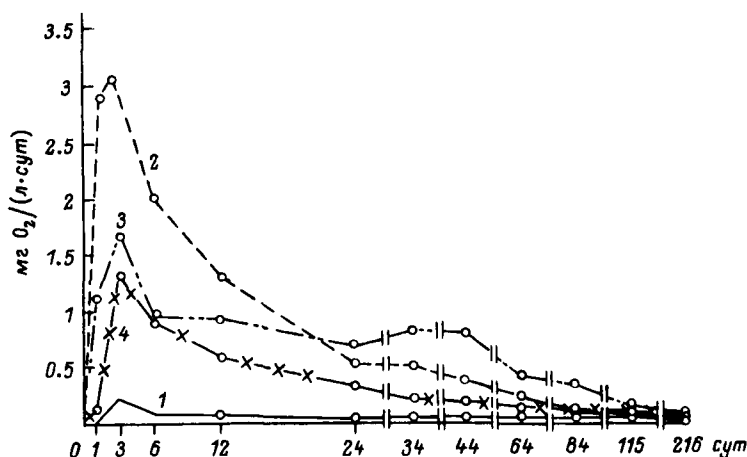


Рис. 21. Динамика потребления кислорода при разложении макрофитов (по: Кудрявцев, 1981).

1 - контроль; опыт: 2 - с кувшинкой, 3 - с камышом, 4 - с рдестом. По оси абсцисс - продолжительность опыта; по оси ординат - потребление кислорода.

1970; Úlehlová, 1971). Правда, с конца 70-х годов резко возросло количество публикаций, посвященных деструкции макрофитов (Hunter, 1976; Úlehlová, 1976, 1978; Davis, 1978; Goldshalk, Wetzel, 1978; Денисова, 1979; Bastardo, 1979; Puriveth, 1980; Кудрявцев, 1981, 1983; Кудрявцев, Кудрявцева, 1982; Rogers, Breen, 1982; Клюкина, Фрейндлинг, 1983, и др.). Работы проводились авторами как непосредственно на водоемах, так и в лабораторных условиях, и для эксперимента отбирались растения на различной стадии вегетации, вплоть до перезимовавших их остатков. Длительность наблюдений также была различна. Исследованию подвергались водные объекты различного географического положения, поэтому результаты разных авторов нередко сильно отличаются друг от друга.

Рассмотрим исследования, проведенные на водоемах Северо-Запада СССР. И.Л. Корелякова (1959) установила, что срезанные в начале лета и помещенные в воду в Рыбинском водохранилище побеги *Phragmites australis* за 2,5 мес (июнь-август) потеряли 63% массы, а *Polygonum amphibium* и *Carex gracilis* - по 55%, причем 40% потерь массы приходилось на первые 3 недели опыта. Медленнее всех разлагаются *Potamogeton perfoliatus*.

Заложенные в капроновые мешочки и помещенные в воду на 3,5 мес (май-август) перезимовавшие остатки *Phragmites australis*, *Polygonum amphibium* и *Sparganium erectum* поте-

ряды к концу опыта соответственно 53 и 38% первоначальной массы, а ежеголовник разложился полностью (Корелякова, 1958).

В.М. Кудрявцев (1981) проводил лабораторные опыты по разложению измельченных высушенных навесок *Scirpus lacustris*, *Nymphaea candida* и *Potamogeton lucens*, собранных в Рыбинском водохранилище и помещенных в 20-литровые бутылки с водой из этого водоема. Опыты длились 216 сут. За это время разложилось 94% остатков камыша, 80% кувшинки и 58% рдеста блестящего. Динамика потребления кислорода при деструкции макрофитов изображена на рис. 21. Видно, что процессы разложения макрофитов интенсивно происходят в начале опытов, и в течение первых 24 сут разлагается 50% навески кувшинки, 32% камыша и 28% рдеста блестящего.

На протяжении двух лет – с сентября 1978 по август 1980 г. – проводились опыты по разложению шести видов макрофитов в разнотипных озерах южной Карелии. Небольшие снопики остатков растений помещались в просторные металлические сетки, которые погружались в воду среди зарослей водных растений. Периодически снопики извлекались и взвешивались, а затем вновь погружались в воду. Скорость разложения *Phragmites australis* и *Scirpus lacustris* была примерно одинаковой, потеря массы за два года у этих растений была соответственно 60.3 и 62.6% от первоначальной. За первые 10 мес (сентябрь 1978–июнь 1979 г.) тростник потерял 26.8%, в течение июля–октября 1979 г. – еще 21%. В осенне–зимнее время процесс разложения тростника замедлился, и с октября 1979 по март 1980 г. потеря массы составила лишь 4.8% от первоначальной, а затем интенсивность деструкции вновь возросла (до 7.7%). Навески *Equisetum fluviatile* и *Nuphar lutea* экспонировались 13 мес. К концу этого периода осталось соответственно 6.0 и 6.7% от первоначальной массы этих растений. Наконец, опыт с *Polygonum amphibium* и *Potamogeton natans* длился 10 мес. За это время убыль массы у горца составила 30%, а у рдеста плавающего – 78% (Фрейндлинг, 1982).

Сравнивая приведенные данные различных авторов, видим, что время взятия укоса макрофитов на разложение, а также географическое положение водоема, на котором проводится исследование, могут существенно сказаться на скорости распада растений. Так, в Карелии интенсивность разложения тканей тростника и камыша, собранных в конце вегетационного периода, значительно ниже, чем в Рыбинском водохранилище. В то же время можно отметить и общие тенденции – медленно разлагаются остатки горца земноводного и погруженных видов рдеста (*Potamogeton perfoliatus*, *P. lucens*).

Следует, однако, обратить внимание на то, что навески плавающих листьев, как высушенные, так и в сыром состоянии, помещенные на время опыта в воду, разлагались медленно, тогда как плавающие на поверхности воды листья плейстофитов в естественных

Чистая годовая продукция макрофитов, поступающая в водоемы

Озеро	Абсолютно сухая масса, тыс. т	Углерод	
		тыс. т	г/м <sup>2</sup> площади озера
Ладожское	39.30	17.75	1.00
Онежское	4.34	2.08	0.21
Ильмень	15.07	6.06	5.10
Белое	6.81	2.73	2.13
Кубенское	12.55	5.00	12.54
Воже	26.60	10.62	26.30
Лача	40.91	16.40	51.42
Псковско-Чудское	30.00	12.00	3.35

группировках разрушаются довольно быстро и сменяются, по наблюдениям на Ладожском и Онежском озерах, 2–3 раза за вегетационный период.

Суммируя сказанное, можно сделать вывод о том, что большинство макрофитов интенсивно разлагается в первые 3–4 недели после отмирания. В дальнейшем темп распада замедляется, в озерах Северо-Запада даже через два года около 40% остатков тростника и камыша остаются неразложившимися, и содержащиеся в них органическое вещество и биогенные элементы на длительный срок исключаются из круговорота веществ в воде. Кроме того, часть отмерших стеблей воздушно-водных растений, в особенности тростника, не поступает в водоем: мертвые стебли могут находиться в стоячем положении более года, во время волнения они обламываются и частично выносятся на берег.

Другая часть отмерших стеблей может длительное время находиться в плавучем состоянии. Росс (Ross, 1982), чтобы проследить судьбу мертвых стеблей тростника, проделал следующий опыт: 27 отрезков стеблей метровой длины поместил на поверхность пруда; через 100 сут 18 отрезков стеблей плавали, 3 находились в полупогруженном состоянии и 6 лежали на дне; на 253-и сутки плавало 3 стебля, полупогруженных было 6, на дне 18. Подобное явление происходит и на озерах Северо-Запада СССР. Затонувшие стебли движением озерной воды сортируются и перемещаются по дну в затишные места или отлагаются на глубине, превышающей глубину волнового воздействия, где образуется зона аккумуляции, в которой скапливаются остатки мертвых стеблей тростника разных лет. В целом следует считать, что около 30% чистой годовой продукции воздушно-водных растений с заключенными в них биогенными элементами исключается из круговорота веществ в озере. С учетом выноса части отмерших воздушно-водных растений из водоема подсчитана чис-

тая годовая продукция макрофитов в озерах (табл. 25). Было принято, что гидатофиты и плейстофиты полностью остаются в водной массе, хотя известно, что некоторая доля остатков этих групп растений выбрасывается волнением на берег, однако оценить величину выбросов пока что не представляется возможным.

Подводя итог сказанному, можно отметить, что макрофиты в большинстве крупных озер Северо-Запада в целом по водоему не играют существенной роли в круговороте биогенных веществ, однако роль макрофитов в литоральной зоне как в продукционном отношении, так и в общеэкологическом достаточно велика.



Расположенные на Северо-Западе СССР большие пресноводные озера в зависимости от степени развития литоральной зоны – среды обитания высших водных растений – относятся к различным типам. Крупнейшие в Европе Ладожское и Онежское озера являются полизональными с четким разграничением водных масс на несколько зон. Большие мелководные озера – Кубенское, Воже и Лача – относятся к типу литоральных (монозональных), так как на всей акватории каждого из них проявляются особенности, свойственные литоральной зоне, и в принципе высшая водная растительность могла бы развиваться по всей площади водоема. Между этими типами существует переходный, бизональный тип крупных озер – Ильмень и Белое, в которых, несмотря на их относительную мелководность, существуют литоральная и лимническая водные массы и, таким образом, площадь возможного распространения высших водных растений в них ограничена.

Озера Ладожское, Онежское и Белое зарастают очень слабо – 0,24–1,10% от площади акватории. Однако слабое зарастание первых двух является следствием естественного хода их развития, а для оз. Белого является следствием его превращения в водохранилище с преобразованием котловины. Оз. Ильмень зарастает на 8,5%. Процент зарастания литоральных озер – Кубенского, Воже и Лача – значительно выше и находится в пределах 18–48%. Для большинства изученных озер доминирующими сообществами высших водных растений являются группировки тростника. Однако поражает полное отсутствие злаков в фитоценозах макрофитов оз. Ильмень, где доминируют заросли рдеста пронзеннолистного и камыша озерного. Основной фон в зарастании оз. Лача также создает рдест пронзеннолистный, к которому присоединяется уруть колосистая. Наконец, в оз. Кубенском широко распространены сообщества горца земноводного.

В общую величину чистой годовой продукции в озерах Ладожском, Онежском, Псковском, Белом и Воже основной вклад вносят воздушно-водные растения – от 80 до 90%. Примерно в равных количествах продуцируют органическое вещество растения с плавающими листьями и погруженные (совместно), а также воздушно-водные в оз. Кубенском – 52 и 48%. В озерах Лача и Ильмень 52–62% годовой продукции создается погруженными растениями, а в Чудском озере эта величина достигает почти 90%. В целом все большие

озера Северо-Запада СССР, за исключением оз. Лача, являются планктотрофными, т.е. в них большую часть новообразованного органического вещества создают планктонные водоросли. Величина годовой продукции макрофитов на единицу площади водоема колеблется в большинстве озер в пределах  $0.3-14.6 \text{ г С/м}^2$  и лишь в оз. Лача достигает  $60 \text{ г С/м}^2$ . Вместе с тем, если проанализировать величины чистой годовой продукции, отнесенные к площади зарослей, то оказывается, что они в Ладожском и Белом озерах одного порядка с таковыми для расположенных южнее крупных водохранилищ европейской части СССР и достигают  $220-270 \text{ г С/м}^2$ . Это свидетельствует о том, что отдельные участки больших озер относятся к типу экосистем, в которых в продуцировании органического вещества преобладающая роль принадлежит не фитопланктону, а высшим водным растениям, и о том, что макрофиты являются естественным биофильтром: они перехватывают биогенные вещества, поступающие в озера с водосбора, и накапливают их в концентрации, на 2-3 порядка большей по сравнению с окружающей растительной водой. Таким образом, регулируя площади зарослей макрофитов и изымая растительную продукцию, мы можем управлять качеством воды в озерах.

- А л е к с а н д р о в а В.Д. Классификация растительности. Л., 1969. 275 с.
- А р н о л ь д И.Н. Материалы по описанию рыболовства на Белом озере. - Изв. Отд-ния прикл. ихтиологии и науч.-промысл. исслед., 1925, т. 3, вып. 1, с. 5-27.
- Б а р а н о в И.В. Лимнологические типы озер СССР. Л., 1962. 276 с.
- Б а р с е г я н А.М. Водно-болотная флора и растительность Армении: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Ереван, 1982. 57 с.
- Б е з а й с Э.К. Отчет о ботаническом исследовании берегов Онежского озера от Петрозаводска до Повенца. - Тр. СПб. о-ва естествоиспытателей, 1911, т. 42, вып. 3. Отд. ботан., № 2-8, с. 271-358.
- Б е к а с о в О.Д., К о к и н К.А. О влиянии разложения некоторых пресноводных макрофитов на качество воды. - Бюл. МОИП. Отд. биол., 1962, т. 67, вып. 3, с. 152-153.
- Б е л а в с к а я А.П. Ботанические наблюдения с вертолета и самолета на Рыбинском водохранилище. - Ботан. журн., 1961, т. 46, № 1, с. 107-108.
- Б е л а в с к а я А.П. Высшая водная растительность. - В кн.: Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., 1975, с. 117-132.
- Б е л а в с к а я А.П., К у т о в а Т.Н. Растительность зоны временного затопления Рыбинского водохранилища. - В кн.: Растительность волжских водохранилищ. М.; Л., 1966, с. 162-189.
- Б е л а в с к а я А.П., С е р а ф и м о в и ч Н.Б. Продукция макрофитов некоторых озер Псковской области. - Раст. ресурсы, 1973, т. 9, № 3, с. 355-369.
- Б е л а в с к а я А.П., С е р а ф и м о в и ч Н.Б. Растительная продукция некоторых малых озер Псковской области. - Раст. ресурсы, 1977, т. 13, № 1, с. 118-126.
- Б и с к э Г.С. Четвертичные отложения и геоморфология Карелии. Петрозаводск, 1959. 307 с.
- Б и с к э Г.С., Л а к Г.Ц., Л у к а ш о в А.Д., Г о р ю н о в а Н.Н., И л ь и н В.А. Геолого-геоморфологическое строение побережья Онежского озера. - В кн.: Предварительные результаты работ комплексной экспедиции по исследованию Онежского озера. Петрозаводск, 1968, вып. 3, с. 11-14.
- Б и с к э Г.С., Л а к Г.Ц., Л у к а ш о в А.Д., Г о р ю н о в а Н.Н., И л ь и н В.А. Строение и история котловины Онежского озера. Петрозаводск, 1971. 74 с.
- Б о б р о в с к и й Р.В. К истории ботанических исследований Вологодской области.-Учен. зап. Вологод. гос. пед. ин-та, 1959, т. 24. Вып. естеств.-географ., с. 3-82.

- Богдановская-Гиенэф И.Д. Материалы к познанию озер поймы Волги в Саратовской области. - Тр. Ленингр. о-ва естествоиспытателей, 1950, т. 70, вып. 3, с. 192-257.
- Богдановская-Гиенэф И.Д. Водная растительность СССР. - Ботан. журн., 1974, т. 59, № 12, с. 1728-1733.
- Борущий Е.В. Изменение зарослей макрофитов в Белом озере (в Косине) с 1888 по 1938 г. - Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва, 1949, т. 1, с. 44-56.
- Борущий Е.В. Материалы по динамике биомассы макрофитов озер. - Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва, 1950, т. 2, с. 43-68.
- Быков Б.А. Доминанты растительного покрова Советского Союза. Алма-Ата, 1960, т. 1. 316 с.; 1962, т. 2. 435 с.; 1965, т. 3. 462 с.
- Веселова М.Ф. Природные условия бассейна озер. - В кн.: Гидрология озер Воже и Лача. Л., 1979, с. 5-17.
- Веселова М.Ф., Дружинин Г.В. Природные условия, этапы освоения и история исследования. - В кн.: Антропогенное влияние на крупные озера Северо-Запада СССР. Ч. 1. Гидрология и гидрохимия озера Белого. Л., 1981, с. 5-23.
- Веселова М.Ф., Кириллова В.А. Климатические особенности Ладожского озера. - В кн.: Гидрологический режим и водный баланс Ладожского озера. Л., 1966, с. 81-103.
- Винберг Г.Г. Первичная продукция водоемов. Минск, 1960. 329 с.
- Водохранилища Верхней Волги. Л., 1975. 291 с.
- Воронцов Ф.Ф. Режим волнений. - В кн.: Озеро Кубенское. Ч. 1. Гидрология. Л., 1977, с. 118-130.
- Воронцов Ф.Ф. Режим волнений. - В кн.: Гидрология озер Воже и Лача. Л., 1979, с. 85-98.
- Гаевская Н.С. Роль высших водных растений в питании животных пресных водоемов. М., 1966. 327 с.
- Гамбарян П.П. Распределение макрофитов озера Севан. - В кн.: Экология гидробионтов озера Севан. Ереван, 1979, с. 123-129.
- Герд С.В. Биоценозы бентоса больших озер Карелии. Петрозаводск, 1949. 197 с. (Тр. Карело-Финск. гос. ун-та; Т. 4).
- Горбунов К.В. Распад остатков высшей водной растительности и его экологическая роль в водоемах нижней зоны дельты Волги. - Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва, 1953, т. 5, с. 158-202.
- Гусakov Б.Л. Гидрохимический режим оз. Лача. - В кн.: Гидрология озер Воже и Лача. Л., 1979, с. 229-249.
- Гусakov Б.Л., Агаркова С.П. Гидрохимический режим. - В кн.: Антропогенное влияние на крупные озера Северо-Запада СССР. Ч. 1. Гидрология и гидрохимия озера Белого. Л., 1981, с. 199-219.
- Гусakov Б.Л., Расплетина Г.Ф. Гидрохимическая характеристика. - В кн.: Озера Лача и Воже. Л., 1975, с. 13-16.
- Гюнтер А.К. Материалы к флоре Обонежского края. - Тр. СПб. о-ва естествоиспытателей, 1880, т. 11, вып. 2, с. 17-69.
- Денисова А.И. Формирование гидрохимического режима водохранилищ Днепра и методы его прогнозирования. Киев, 1979. 290 с.
- Дикиёва Д., Петрова И.А. Химический состав макрофитов и факторы, определяющие концентрацию минеральных веществ в высших водных растениях. - В кн.: Гидробиологические процессы в водоемах. Л., 1983, с. 107-213.

- Д о в б н я И.В. Значение гидрофильной растительности волжских водохранилищ в круговороте веществ. – В кн.: Флора и растительность водоемов бассейна Верхней Волги. Рыбинск, 1979а, с. 155–167.
- Д о в б н я И.В. Фитомасса гидрофильной растительности волжских водохранилищ. – В кн.: Флора и растительность водоемов бассейна Верхней Волги. Рыбинск, 1979б, с. 140–154.
- Д о в б н я И.В. Продукция высшей растительности волжских водохранилищ: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1981. 24 с.
- Д о ц е н к о О.Н., Р а с п о п о в И.М. Зараствание оз. Ипмень. – В кн.: Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1983, № 58, с. 21–25.
- Д р у ж и н и н Г.В. Берега озера Белого. – В кн.: Антропогенное влияние на крупные озера Северо-Запада СССР. Ч. 1. Гидрология и гидрохимия озера Белого. Л., 1981, с. 225–232.
- Д ы л и с Н.В., К а р п о в В.Г., Ц е л ь н и к е р Ю.Л. Изучение высшей растительности как компонента биогеоценоза. – В кн.: Программа и методика биогеоценологических исследований. М., 1974, с. 68–109.
- Е г о р о в А.Н. Закономерности формирования термического режима. – В кн.: Антропогенное влияние на крупные озера Северо-Запада СССР. Ч. 1. Гидрология и гидрохимия озера Белого. Л., 1981, с. 170–185.
- Е г о р о в А.Н., Т и х о м и р о в А.И. Термический режим и теплозапасы. – В кн.: Гидрология озер Воже и Лача. Л., 1979, с. 150–168.
- Е р м и л о в И., К р а с н о р у ц к а я А., С е м е н о в И., С у д о в и к о в Н. Южная часть полуострова Заонежье. – Геогр. вестн., 1925, т. 2, вып. 3–4, с. 46–52.
- Ж е х н о в с к а я Н.Ф. Гидрохимическая характеристика оз. Кубенского и его притоков. – В кн.: Озеро Кубенское. Ч. 2. Гидрохимия, донные отложения, растительные сообщества. Л., 1977, с. 5–38.
- З е р н о в С.А. Общая гидробиология. М.; Л., 1934. 504 с.
- И в а н о в Л. Наблюдения над водной растительностью Озерной области. – Тр. Пресновод. биол. станции СПб. о-ва естествоиспытателей, 1901, т. 1, с. 1–152.
- И ж б о л д и н а Л. А. Бентосные макрофиты открытых вод Южного Байкала. – Изв. Биол.-геогр. НИИ при Иркут. ун-те, 1970, т. 23, вып. 1, с. 13–41.
- И ж б о л д и н а Л.А. Фитобентос (макрофиты) литорали и сублиторали открытых прибрежий Южного Байкала: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 1971. 24 с.
- И ж б о л д и н а Л.А. Сезонная динамика биомассы макрофитов Южного Байкала. – В кн.: Круговорот вещества и энергии в озерных водоемах. Новосибирск, 1975, с. 107–111.
- И з о т о в а А.Ф., К р ю ч к о в А.М., М а л и н и н а Т.И., О х л о п к о в а А.Н., Р у м я н ц е в В.Б., Т а т а р и н о в а Т.А., Т и х о м и р о в А.И. Гидрологические особенности литоральной зоны Онежского озера. – В кн.: Литоральная зона Онежского озера. Л., 1975, с. 22–75.
- И л ь и н с к и й Н.В. Луга в долине реки Кубины Кадниковского уезда. Вологда, 1916. 72 с.
- И л ь и н с к и й Н.В. Сенокосные угодья по берегу Кúбинского озера (Вологодский и Кадниковский уезды Вологодской губ.). – В кн.: Материалы по изучению и использованию производительных сил Северного края. Вологда, 1922, вып. 3, с. 1–82.

- К а т а н с к а я В.М. Методика исследования высшей водной растительности. – В кн.: Жизнь пресных вод. М.; Л., 1956, т. 4, ч. 1, с. 160–182.
- К а т а н с к а я В.М. Высшая водная растительность озера Красного. – В кн.: Озера Карельского перешейка. Л., 1971, с. 375–451.
- К а т а н с к а я В.М. Высшая водная растительность континентальных водоемов СССР. Л., 1981. 187 с.
- К а т а н с к а я В.М. Высшая водная растительность. – В кн.: Пульсирующее озеро Чаны. Л., 1982, с. 216–234.
- К и е в с к о е в о д о х р а н и л и щ е / Под ред. Я.Я. Цееб, Ю.Г. Майстренко. Киев, 1972. 455 с.
- К и р и л л о в а В.А. Морфометрическая характеристика литоральной зоны Онежского озера. – В кн.: Литоральная зона Онежского озера. Л., 1975, с. 15–21.
- К и р и л л о в а В.А. Водный баланс и уровенный режим оз. Кубенского. Водный режим рек-притоков. – В кн.: Озеро Кубенское. Ч. 1. Гидрология. Л., 1977, с. 48–77.
- К л ю к и н а Е.А. О биомассе и химическом составе высшей водной растительности Кондопожской губы Онежского озера. – В кн.: Научная конференция биологов Карелии, посвященная 50-летию образования СССР: Тез. докл. Петрозаводск, 1972, с. 89–90.
- К л ю к и н а Е.А., Ф р е й н д л и н г А.В. Об интенсивности разложения макрофитов в водоемах Карелии. – В кн.: Органическое вещество и биогенные элементы во внутренних водоемах: Тез. докл. IV Всесоюз. симпозиума. Петрозаводск, 1983, с. 48–49.
- К о ж о в М.М. Животный мир озера Байкал. Иркутск, 1947. 302 с.
- К о ж о в М.М. Биология озера Байкал. М., 1962. 315 с.
- К о ж о в М.М. Очерки по байкаловедению. Иркутск, 1972. 254 с.
- К о ж о в М., И ж б о л д и н а Л., К а п л и н а Г., Ш а п о в а л о в а И. Бентос Байкала в районе возможного загрязнения вод промышленными стоками целлюлозной промышленности. – В кн.: Вопросы гидробиологии. М., 1965а, с. 218.
- К о ж о в М.М., И ж б о л д и н а Л.А., К а п л и н а Г.С., Ш а п о в а л о в а И.М., Ч е р е н к о в а В.И. Бентос литорали и сублиторали оз. Байкал вдоль юго-восточных берегов. – Гидробиол. журн., 1965б, т. 1, № 4, с. 3–11.
- К о з л о в а Г.И. Основные формации лугов Вологодской области и их связь с условиями среды. – Вестн. ЛГУ, 1963, № 6. Сер. геол. и геогр., вып. 1, с. 71–82.
- К о к и н К.А. Экология высших водных растений. М., 1982. 160 с.
- К о р е л я к о в а И.Л. Некоторые наблюдения над распадом перезимовавшей прибрежноводной растительности Рыбинского водохранилища. – Бюл. Ин-та биологии водохранилищ, 1958, № 1, с. 22–25.
- К о р е л я к о в а И.Л. О распаде скошенной прибрежноводной растительности. – Бюл. Ин-та биологии водохранилищ, 1959, № 3, с. 13–16.
- К о р е л я к о в а И.Л. Продукция высшей растительности Киевского водохранилища. – В кн.: Киевское водохранилище. Киев, 1972, с. 155–162.
- К о р е л я к о в а И.Л. Краткая характеристика мелководий и их растительного покрова в Кременчугском водохранилище. – Гидробиол. журн., 1975, т. 11, № 2, с. 12–17.
- К о р е л я к о в а И.Л. Растительность Кременчугского водохранилища. Киев, 1977. 200 с.
- К о р е л я к о в а И.Л. Растительность днепровских водохранилищ: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Кишинев, 1982. 42 с.

- Крашенинникова С.А. Микробиологические процессы распада водной растительности в литорали Рыбинского водохранилища. - Бюл. Ин-та биологии водохранилищ, 1958, № 2, с. 3-6.
- Кудрявцев В.М. Деструкция органического вещества высшей водной растительности в экспериментальных условиях. - Гидробиол. журн., 1981, т. 17, № 2, с. 58-62.
- Кудрявцев В.М. Бактериальная деструкция органического вещества водорослей и макрофитов. - В кн.: Органическое вещество и биогенные элементы во внутренних водоемах: Тез. докл. IV Всесоюз. симпозиума. Петрозаводск, 1983, с. 58-60.
- Кудрявцев В.М., Кудрявцева Н.А. Разложение *Potamogeton lucens* L. в литорали Рыбинского водохранилища. - Гидробиол. журн., 1982, т. 18, № 5, с. 82-87.
- Кузнецов С.И. Микрофлора озер и ее геохимическая деятельность. Л., 1970. 440 с.
- Кузнецов С.И., Карзинкин Г.С., Егорова А.А., Кастальская М.А., Карасикова А.А., Иванов М.В., Заварзин Г.А., Дерюгина З.П. Жесткая растительность как зеленое удобрение для повышения рыбопродуктивности нерестово-выростных хозяйств. - Волр. ихтиологии, 1955, вып. 5, с. 119-137.
- Курочкина А.А. Донные отложения литоральной зоны Онежского озера. - В кн.: Литоральная зона Онежского озера. Л., 1975, с. 76-93.
- Курочкина А.А. Донные отложения оз. Кубенского. - В кн.: Озеро Кубенское. Ч. 2. Гидрохимия, донные отложения, растительные сообщества. Л., 1977, с. 39-67.
- Курочкина А.А. Донные отложения. - В кн.: Гидрология озер Воже и Лача. Л., 1979, с. 250-287.
- Курочкина А.А. Донные отложения. - В кн.: Антропогенное влияние на крупные озера Северо-Запада СССР. Ч. 2 Гидробиология и донные отложения озера Белого. Л., 1981, с. 132-149.
- Куртова Т.Н. О соотношении развития высших водных растений и фитопланктона в оз. Пестово. - В кн.: Улучшение и увеличение кормовой базы рыб во внутренних водоемах СССР. Л., 1968, с. 167-183 (Изв. НИИ оз. и реч. рыб. хоз-ва; Т. 67).
- Куртова Т.Н. География водных растений в пределах СССР. - В кн.: Первая Всесоюз. конф. по высшим водным и прибрежноводным растениям: Тез. докл. Борок, 1977, с. 18-19.
- Куртова Т.Н., Пидгайко М.Л., Савватеева Е.Б. Некоторые закономерности гидробиологического режима озер в связи с зарастанием. - В кн.: Биологические ресурсы озер и водохранилищ и их рыбохозяйственное значение. Л., 1973, с. 119-129. (Изв. НИИ оз. и реч. рыб. хоз-ва; Т. 84).
- Лабзовский Н.А. Формирование береговой отмели водоема. - Вод. ресурсы, 1977, № 1, с. 151-157.
- Ладожское озеро: Развитие рельефа и условия формирования четвертичного покрова котловины. Петрозаводск, 1978. 208 с.
- Линевич А.А., Ижболдина Л.А., Окунева Г.Л., Каплина Г.С. Сезонная и годовая динамика численности и биомассы бентоса литорали Южного Байкала и влияние промышленных стоков ЗЦЗ на состояние ее донных биоценозов в районе сброса. - В кн.: Биологические процессы в морских и континентальных водоемах. Кисинев, 1970, с. 220-221.

- Л и с и ц и н а Л.И. К изучению флоры Угличского водохранилища. - В кн.: Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1972, № 16, с. 13-16.
- Л и т и н с к и й Ю.Б. Некоторые вопросы геоморфологии озер Карельского региона. - В кн.: Материалы по гидрологии (лимнологии) Карелии. Петрозаводск, 1960, с. 10-59.
- М а г о м а е в Ф.М., Ш а ш а е в Ю.А. Зарастание и продукция водной растительности Нижнетерских водоемов. - В кн.: Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1983, № 57, с. 12-14.
- М а й с т р е н к о Ю.Г., Д е н и с о в а А.И., Б а г н ю к В.А., А р я п о в а Ж.М. Роли высшей водной растительности в накоплении органических и биогенных веществ в водоемах. - Гидробиол. журн., 1969, т. 5, № 6, с. 28-40.
- М а л и н и н а Т.И. Водный баланс. - В кн.: Гидрология озер Воже и Лача. Л., 1979, с. 44-61.
- М а л и н и н а Т.И., Р а с п о п о в И.М. Изменения в озере Белом как результат антропогенного воздействия. - Acta Hydrophys., 1982, Bd 27, N. 3/4, S. 273-282.
- М а р к о с я н А.Г. Некоторые итоги влияния спуска озера Севан на его режим. - В кн.: Экология водных организмов. М., 1966, с. 119-123.
- М е р е ж к о А.И. Роль высших водных растений в самоочищении водоемов. - Гидробиол. журн., 1973, т. 9, № 4, с. 118-125.
- М е р е ж к о А.И. Высшие водные растения и их значение для формирования качества воды. - В кн.: Проблемы гидробиологии и альгологии. Киев, 1978а, с. 213-224.
- М е р е ж к о А.И. Эколого-физиологические особенности высших водных растений и их роль в формировании качества воды: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1978б. 46 с.
- М е р е ж к о А.И., С м и р н о в а Н.Н. Адсорбирующая поверхность и интенсивность поглощения аминокислот придаточными корнями тростника обыкновенного. - В кн.: Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1977, № 34, с. 23-27.
- М е р е ж к о А.И., Я к у б о в с к и й К.Б. Значение высших водных растений в формировании качества воды. - В кн.: Формирование и контроль качества поверхностных вод: Киев, 1976, вып. 3, с. 34-38.
- М е р е ж к о А.И., Я к у б о в с к и й К.Б., Ш и я н П.Н. Изменение основных физиолого-биохимических показателей у *Phragmites communis* Trin. при различных условиях минерального питания. - Гидробиол. журн., 1974, т. 10, № 3, с. 90-93.
- М е р е ж к о А.И., Я к у б о в с к и й К.Б., Ш и я н П.Н. Поглощение биогенных веществ и пестицидов тростником и рогозом. - В кн.: Формирование и контроль качества поверхностных вод. Киев, 1975, вып. 1, с. 109-115.
- М е с с и н е в а М.А., Г о р б у н о в а А.И. Процесс разложения макрофитов пресноводных озер и участие их остатков в формировании озерных иловых отложений. - Изв. АН СССР. Сер. биол., 1946, № 5, с. 565-580.
- М и р к и н Б.М., Р о з е н б е р г Г.С. Фитоценология. Принципы и методы. М., 1978. 212 с.
- М и р о н о в а Н.Я. Опыт типизации озерной литорали. - В кн.: Антропогенное эвтрофирование озер. М., 1976, с. 5-16.
- М и х е л ь с о н Х.К. О рационализации химических анализов в научно-исследовательской работе по растениеводству. - В кн.: Вопросы долготлетних культурных пастбищ. Таллин, 1961, с. 228-238.



- М о к и е в с к и й К.А. Радиационный баланс Онежского озера. – В кн.: Тепловой режим Онежского озера. Л., 1973, с. 52–134.
- Н а с т а в л е н и е гидрометеорологическим станциям и постам. Л., 1979, вып. 7, ч. 1. 476 с.
- Н е б о л ь с и н а Т.К. Растительность мелководий Волгоградского водохранилища. – Изв. НИИ оз. и реч. рыб. хоз-ва, 1974, т. 89, с. 164–167.
- Н е б о л ь с и н а Т.К. Биопродукционные возможности водохранилища при современном гидрологическом режиме. – Тр. Саратов. отд-ния НИИ оз. и реч. рыб. хоз-ва, 1977, т. 15, с. 11–20.
- Н е д о с п а с о в а Г.В. Высшая водная растительность Псковско-Чудского озера. – В кн.: Тез. докл. I науч.-практ. конф. по изуч., комплексному использованию и охране водных ресурсов Белорусского Понезья. Витебск, 1969, с. 86–89.
- Н е д о с п а с о в а Г.В. Высшая водная растительность Псковско-Чудского водоема. – Изв. НИИ оз. и реч. рыб. хоз-ва, 1974, т. 83, с. 26–32.
- Н и к о л а е в И.И. История гидробиологических исследований больших озер Северо-Запада СССР. – В кн.: Очерки по истории гидробиологических исследований в СССР. М., 1981, с. 96–105.
- О д у м Ю. Основы экологии. М., 1975. 740 с.
- О х л о п к о в а А.Н. Течения Онежского озера. – В кн.: Динамика водных масс Онежского озера. Л., 1972, с. 74–113.
- О х л о п к о в а А.Н. Течения и внутренний водообмен. – В кн.: Кубенское озеро. Ч. 1. Гидрология. Л., 1977, с. 130–154.
- П а у т о в а В.Н. Высшая водная растительность озера Байкал. – В кн.: Продуктивность Байкала и антропогенные изменения его природы. Иркутск, 1974, с. 17–26.
- П е т е р б у р г с к и й А.В. Практикум по агрономической химии. 6-е изд. М., 1968. 496 с.
- П е х Х. Подготовка растительного материала для анализа. – В кн.: Биохимические методы анализа растений. М., 1960, с. 9–33.
- П о к р о в с к а я Т.Н. Типизация озер – накопителей органического вещества. – Изв. АН СССР. Сер. геогр., 1973, № 1, с. 43–51.
- П о к р о в с к а я Т.Н. Условия, регулирующие фотосинтез фитопланктона в озерах Валдайской возвышенности. – Изв. АН СССР. Сер. геогр., 1974, № 3, с. 89–98.
- П о к р о в с к а я Т.Н. К типологии озер – накопителей органического вещества. – В кн.: Типология озерного накопления органического вещества. М., 1976, с. 46–89.
- П о к р о в с к а я Т.Н. О двух путях евтрофирования озер. – Изв. АН СССР. Сер. геогр., 1978, № 2, с. 46–53.
- П о к р о в с к а я Т.Н. Устойчивость макрофитных озер к антропогенным евтрофирующим воздействиям. – Изв. АН СССР. Сер. геогр., 1979, № 4, с. 37–46.
- П о к р о в с к а я Т.Н., М и р о н о в а Н.Я., Ш и л ь к р о т Г.С. Макрофитные озера и их евтрофирование. М., 1983. 153 с.
- П о п л а в с к а я Г.И. Экология растений. М., 1948. 295 с.
- П о ч и н о к Х.Н. Определение глюкозы, фруктозы и сахарозы в растениях из одной навески. – Бюл. по физиологии растений (Киев), 1958, № 2, с. 27–33.
- П р о г р а м м а и м е т о д и к а биогеоэкологических исследований. М., 1966. 334 с.

- Р а м е н с к а я М.Л. Анализ флоры Мурманской области и Карелии. Л., 1983, 216 с.
- Р а с п л е т и н а Г.Ф. Гидрохимический режим оз. Воже. - В кн.: Гидрология озер Воже и Лача. Л., 1979, с. 189-213.
- Р а с п л е т и н а Г.Ф., Г у с а к о в Б.Л. Применение прямого и косвенного методов для расчета биогенной нагрузки и концентрации веществ в воде Ладожского озера. - В кн.: Антропогенное эвтрофирование Ладожского озера. Л., 1982, с. 222-242.
- Р а с п л е т и н а Г.Ф., С о л о в ъ е в а Н.Ф. Сравнительная гидрохимическая характеристика притоков Повенецкого залива. - В кн.: Предварительные результаты работ комплексной экспедиции по исследованию Онежского озера. Петрозаводск, 1968, вып. 3, с. 94-96.
- Р а с п о п о в И.М. Высшая водная растительность малых водоемов междуречья Хопра и Медведицы. - В кн.: Труды Лаборатории озероведения. М.; Л., 1958, т. 7, с. 112-117.
- Р а с п о п о в И.М. К экологии полушника озерного (*Isoetes lacustris* L.). - Докл. АН СССР, 1959, т. 126, № 5, с. 1137-1138.
- Р а с п о п о в И.М. Высшая водная растительность шхерного района Ладожского озера. - В кн.: Комплексные исследования шхерной части Ладожского озера. М.; Л., 1961, с. 193-210. (Тр. Лаб. озероведения; Т. 12).
- Р а с п о п о в И.М. О применении водолазной аппаратуры при изучении высшей водной растительности заливов северной Ладоги. - В кн.: Биология внутренних водоемов Прибалтики. М.; Л., 1962, с. 241-244.
- Р а с п о п о в И.М. Аэровизуальные наблюдения над зарастанием литорали Онежского озера. - В кн.: Предварительные результаты работ комплексной экспедиции по исследованию Онежского озера. Петрозаводск, 1965, вып. 1, с. 20-21.
- Р а с п о п о в И.М. Высшая водная растительность Ладожского озера. - В кн.: Растительные ресурсы Ладожского озера. Л., 1968, с. 16-72.
- Р а с п о п о в И.М. Макрофиты Онежского озера. - В кн.: Растительный мир Онежского озера. Л., 1971, с. 21-87.
- (Р а с п о п о в И.М.) R a s p o p o v I.M. Zur Methode der Bestimmung der Jahresproduktion der Makrophyten in den Seen der nordwestlichen UdSSR. - Verh. Intern. Ver. teor., angew. Limnol., 1972, Bd 18, T. 1, S. 171-175.
- Р а с п о п о в И.М. Фитомасса и продукция макрофитов Онежского озера. - В кн.: Микробиология и первичная продукция Онежского озера. Л., 1973, с. 123-142.
- Р а с п о п о в И.М. Высшая водная растительность литоральной зоны Онежского озера. - В кн.: Литоральная зона Онежского озера. Л., 1975, с. 76-93.
- Р а с п о п о в И.М. Высшая водная растительность оз. Кубенского. - В кн.: Озеро Кубенское. Ч. 2. Гидрохимия, донные отложения, растительные сообщества. Л., 1977а, с. 68-88.
- Р а с п о п о в И.М. Макрофиты, высшие водные растения (основные понятия). - В кн.: Первая Всесоюз. конф. по высшим водным и прибрежным водным растениям: Тез. докл. Борок, 1977б, с. 91-94.
- Р а с п о п о в И.М. Высшая водная растительность озер Воже и Лача. - В кн.: Гидробиология озер Воже и Лача. Л., 1978а, с. 12-27.

- Распопов И.М. О некоторых понятиях гидробиологии. – Гидробиол. журн., 1978б, т. 14, № 3, с. 20–26.
- Распопов И.М. Высшая водная растительность. – В кн.: Антропогенное влияние на крупные озера Северо-Запада СССР. Ч. 2. Гидробиология и донные отложения озера Белого. Л., 1981, с. 194–210.
- Распопов И.М., Белавская А.П. Основные понятия продукционной биологии и методы определения продукции макрофитов пресноводных озер. – В кн.: Вопросы современной лимнологии. Л., 1973, с. 183–194.
- Распопов И.М., Рычкова М.А. Биомасса некоторых группировок макрофитов Ладожского озера в сезонном аспекте. – В кн.: Гидробиология и ихтиология внутренних водоемов ЛатвССР. Рига, 1963, с. 177–182. (Тр. Ин-та биол. АН ЛатвССР; Т. 7).
- Распопов И.М., Рычкова М.А. Динамика зарастания заливов шхерного района Ладожского озера. – В кн.: Элементы режима Ладожского озера. Л., 1964, с. 67–79.
- Распопов И.М., Слепухина Т.Д., Воронцов Ф.Ф., Рычкова М.А. Роль динамики вод в формировании биоценозов литорали оз. Кубенского. – III съезд Всесоюз. гидробиол. о-ва: Тез. докл. Рига, 1976, ч. 2, с. 235–236.
- Распопов И.М., Слепухина Т.Д., Воронцов Ф.Ф., Рычкова М.А. Динамика вод и формирование биоценозов литорали (на примере Кубенского озера). – Экология, 1978, № 6, с. 83–86.
- (Распопов И.М., Экзерцев В.А., Корелякова И.Л.) Rasporov I.M., Eksertzev V.A., Korelyakova I.L. Production by freshwater vascular plant (macrophyte) communities of lakes and reservoirs in the European part of the USSR. – Folia geobot., phytotaxon., 1977, vol. 12, N 2, p. 113–120.
- Романовский В.В. Водная растительность. – В кн.: Озеро Иссык-Куль. Фрунзе, 1978, с. 149–156.
- Россолимо Л.Л. Проблема антропогенного эвтрофирования озер и пути ее решения. – Изв. АН СССР. Сер. геогр., 1971, т. 1, с. 35–45.
- (Россолимо Л.Л., Шилькрот Г.С.) Rossolimo L.L., Shilkrot G.S. Eutrophisation antropogène des lacs an URSS. – Verh. Intern. Ver. teor., angew. Limnol., 1972, Bd 18, T. 1, S. 548–553.
- Румянцев В.Б., Васильев В.В., Дружинин Г.В. Прозрачность. – В кн.: Антропогенное влияние на крупные озера Северо-Запада СССР. Ч. 1. Гидрология и гидрохимия озера Белого. Л., 1981, с. 96–109.
- Семенович Н.И. Донные отложения Ладожского озера. М.; Л., 1966, 124 с.
- Семенович Н.И. Донные отложения Онежского озера. Л., 1973, 104 с.
- Смирнова Н.Н. Эколого-физиологические особенности корневой системы прибрежноводных растений. – Гидробиол. журн., 1980, т. 6, № 3, с. 60–72.
- Соловьева Н.Ф., Расплетина Г.Ф. Гидрохимия притоков Онежского озера и элементы его химического баланса. – В кн.: Гидрохимия Онежского озера и его притоков. Л., 1973, с. 3–129.

- С у к а ч е в В.Н. Избранные труды. Л., 1972. Т. 1. 418 с.; 1973. Т. 2. 352 с.
- Т а т а р и н о в а Т.А. Уровенный режим. – В кн.: Гидрология озер Воже и Лача. Л., 1979, с. 61–70.
- Т а т а р и н о в а Т.А. Уровенный режим. – В кн.: Антропогенное влияние на крупные озера Северо-Запада СССР. Ч. 1. Гидрология и гидрохимия озера Белого. Л., 1981, с. 53–57.
- Т а х т а д ж я н А.Л. Система и филогения цветковых растений. Л., 1966, 611 с.
- Т а х т а д ж я н А.Л. Происхождение и расселение цветковых растений. Л., 1970, 146 с.
- Т и т е н к о в И.С. Рыбохозяйственное значение Кубенского озера. – В кн.: Рыболовство на Белом и Кубенском озерах. Вологда, 1955, с. 111–116.
- Т и х о м и р о в А.И. О термическом баре в Якимварском заливе Ладжского озера. – Изв. Всесоюз. геогр. о-ва, 1959, т. 91, № 5, с. 424–438.
- Т и х о м и р о в А.И. О термическом баре Ладжского озера. – Изв. Всесоюз. геогр. о-ва, 1963, т. 95, № 2, с. 134–142.
- Т и х о м и р о в А.И. Основные черты термического режима Ладжского озера. – Изв. Всесоюз. геогр. о-ва, 1964, т. 96, № 5, с. 383–392.
- Т и х о м и р о в А.И. Районирование Онежского озера по температуре поверхности воды. – Изв. Всесоюз. геогр. о-ва, 1971, т. 103, № 3, с. 223–228.
- Т и х о м и р о в А.И. Температура воды, теплозапасы, тепловой баланс и термический режим Онежского озера. – В кн.: Тепловой режим Онежского озера. Л., 1973а, с. 202–323.
- Т и х о м и р о в А.И. Термический режим крупных озер европейской части СССР. – В кн.: Вопросы современной лимнологии. Л., 1973б, с. 74–93.
- Т и х о м и р о в А.И. Термика крупных озер. Л., 1982. 232 с.
- Т и х о м и р о в А.И., Е г о р о в А.Н. Температурный режим озера и его возможные изменения. – В кн.: Кубенское озеро. Л., 1974, с. 7–9.
- Т и х о м и р о в А.И., Е г о р о в А.Н. Термический режим. – В кн.: Озера Лача и Воже. Л., 1975, с. 8–10.
- Т и х о м и р о в А.И., Е г о р о в А.Н. Термический режим и теплозапасы. – В кн.: Озеро Кубенское. Ч. 1. Гидрология. Л., 1977, с. 252–286.
- Т р а й н а у с к а й т е И.Ю. Продукция макрофитов Мятляйских озер. – В кн.: Основы биопродуктивности внутренних водоемов Прибалтики. Вильнюс, 1975, с. 183.
- Т у в и к е н е Х.М. О высшей водной растительности Чудско-Псковского озера. – В кн.: Гидробиология и рыбное хозяйство Псковско-Чудского озера. Таллин, 1966, с. 75–78.
- Ф е д о р о в а Е.И. Динамика литоральных фитоценозов (опыт методического исследования). – В кн.: Антропогенное евтрофирование озер. М., 1976, с. 45–81.
- Ф е д ч е н к о Б.А. Высшие растения. – В кн.: Жизнь пресных вод. М.; Л., 1949, т. 2, с. 311–338.
- Ф о р т у н а т о в М.А. Опыт применения самолета и вертолета для изучения Рыбинского водохранилища. – Бюл. Ин-та биологии водохранилищ, 1958, № 2, с. 49–51.

- Фортунатов М.А. Аэрометоды и их применение при лимнологическом изучении континентальных водоемов. - В кн.: Тр. VI совещания по проблемам биологии внутренних вод 10-19. VI. 57 г. М.; Л., 1959, с. 533-561.
- Фортеншуткина Т.Б. О гидрохимическом районировании Онежского озера. - В кн.: Предварительные результаты работ комплексной экспедиции по исследованию Онежского озера, Петрозаводск, 1967, вып. 2, с. 27-30.
- Фортеншуткина Т.Б. Особенности гидрохимического режима Повенецкого залива. - В кн.: Предварительные результаты работ комплексной экспедиции по исследованию Онежского озера, Петрозаводск, 1968, вып. 3, с. 97-99.
- Фортеншуткина Т.Б. Общая минерализация и основной ионный состав воды. - В кн.: Гидрохимия Онежского озера и его притоков. Л., 1973, с. 132-175.
- Фрейдлинг А.В. Заращение разнотипных озер Карелии (продукционный и динамический аспекты): Автореф. дис. ... канд. биол. наук, М., 1982. 24 с.
- Черепанов С.К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.
- Чернов В.Н., Чернова Е.П. Флора озер Карелии. Петрозаводск, 1949. 162 с.
- Черняева Ф.А. Морфометрическая характеристика Ладожского озера. - В кн.: Гидрологический режим и водный баланс Ладожского озера. Л., 1966, с. 58-80.
- Черняева Ф.А. Морфометрическая характеристика Онежского озера. - В кн.: Тепловой режим Онежского озера. Л., 1973, с. 7-24.
- Шаркин Н.В. Анализ флоры и растительности макрофитов озер восточной и южной частей Литовской ССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук, Вильнюс, 1964. 16 с.
- Шенников А.П. Материковые и озерные луга Олонецкой губернии. СПб., 1914. 86 с. (Материалы по организации и культуре кормовой площади; Вып. 9).
- Шенников А.П. Сведения о водной осоке (*Carex aquatilis* Wahlb.) и об ее местообитаниях в районе Вологодской областной с.-х. опытной станции. - В кн.: Материалы Вологодской обл. с.-х. опытной станции. Вологда, 1925, вып. 2. с. 98-107.
- Шенников А.П. Экология растений. М., 1950. 375 с.
- Шерман Э.Э. Гидрохимия литоральной зоны Онежского озера. - В кн.: Литоральная зона Онежского озера. Л., 1975, с. 94-102.
- Шерман Э.Э., Ульянова Д.З. Органическое вещество и биогенные элементы в водах Онежского озера. - В кн.: Гидрохимия Онежского озера и его притоков. Л., 1973, с. 175-212.
- Шилькрот Г.С. Черты типологических изменений Валдайского озера. - В кн.: Антропогенный фактор в развитии озер. М., 1967, с. 58-80.
- Шилькрот Г.С. Процессы превращения вещества в литорали водоема. - В кн.: Комплексные исследования водохранилищ. М., 1973, вып. 2, с. 201-206.
- Шилькрот Г.С. Литоральный природный комплекс и его роль в эвтрофировании водоемов. - В кн.: Антропогенное эвтрофирование озер. М., 1976, с. 82-117.
- Экзерцев В.А. Растительность литорали Волгоградского водохранилища на третьем году существования. - В кн.: Растительность волжских водохранилищ. М.; Л., 1966, с. 143-161.

- Экзерцев В.А. О растительности Саратовского водохранилища. - В кн.: Биология внутренних вод: Информ. бюл. 1975, № 26, с. 22-28.
- Экзерцев В.А. Гидрофильная растительность. Формирование растительности водохранилищ. - В кн.: Волга и ее жизнь. Л., 1978, с. 203-221.
- Экзерцев В.А., Белавская А.П. О растительности Шекснинского водохранилища. - В кн.: Биология внутренних вод: Информ. бюл. 1970, № 8, с. 29-34.
- Экзерцев В.А., Белавская А.П. К изучению флоры Шекснинского водохранилища. - В кн.: Биология внутренних вод: Информ. бюл. 1975, № 25, с. 20-23.
- Экзерцев В.А., Довбня И.В. Годовая продукция гидрофильной растительности водохранилищ Волги. - В кн.: Вторая конф. по изучению водоемов бассейна Волги: Волга-2. Борок, 1974, с. 24-28.
- Экзерцев В.А., Довбня И.В. Продукция растительности мелководий Ивановского водохранилища и ее изменения в последнее десятилетие. - В кн.: Биология внутренних вод: Информ. бюл. 1979, № 41, с. 35-39.
- Экзерцев В.А., Довбня И.В. Продукция гидрофильной растительности Ивановского водохранилища и ее роль в круговороте вещества водоема. - В кн.: Формирование и контроль качества поверхностных вод. Киев, 1980, с. 129-135.
- Экзерцев В.А., Лисицина Л.И., Довбня И.В. Флористический состав и продукция водной растительности Угличского водохранилища. - В кн.: Флора, фауна и микроорганизмы Волги. Рыбинск, 1974, с. 78-89.
- Якубовский К.Б., Мережко А.И. Поглощение биогенных веществ высшими водными растениями как фактор предотвращения эвтрофирования водоемов. - В кн.: Антропогенное эвтрофирование водоемов. Черноголовка, 1974, с. 119-121.
- Якубовский К.Б., Мережко А.И., Нестеренко Н.П. Накопление высшими водными растениями элементов минерального питания. - В кн.: Биологическое самоочищение и формирование качества воды. М., 1975, с. 57-62.
- Якушко О.Ф., Мысливец И.А., Гигевич Г.С. Высшая водная растительность Браславских озер. - Вестн. Белорус. гос. ун-та им. Ленина, 1976. Сер. 2, вып. 2, с. 64-69.
- Agami M., Litav M., Waisel J. The effects of various components of water pollution on the behaviour of some aquatic macrophytes of the coastal rivers of Israel. - *Aquat. Bot.*, 1976, vol. 2, N 3, p. 203-213.
- Bastardo H. Laboratory studies on decomposition of littoral plants. - *Pol. arch. hydrobiol.*, 1979, vol. 26, N 3, p. 267-299.
- Beeton A.M., Edmondson W.T. The eutrophication problem. - *J. Fish. Res. Board Can.*, 1972, vol. 29, N 6.
- Boyd C.E. Some aspects of aquatic plant ecology. - In: *Reservoir Fishery Resources Symposium Athens, Georgia*, April 5-7, 1967. Athens, 1968, p. 114-129.

- B o y d C.E. Chemical analyses of some vascular aquatic plants. - Arch. Hydrobiol., 1970, Bd 67, N 1, S. 78-85.
- B r i s l o w J.M., W h i t e c o m b e M. The role of roots in the nutrition of aquatic vascular plants. - Amer. J. Bot., 1971, vol. 58, N 1, p. 8-13.
- C a i n e s L.A. The phosphorus content of some aquatic macrophytes with special reference to seasonal fluctuations and applications of phosphate fertilizers. - Hydrobiologia, 1965, vol. 25, N 4, p. 289-301.
- C o o k C.D.K. Water plants of the world: A manual for the identification of the genera of freshwater macrophytes. Hague, 1974. 561 p.
- C u m m i n s K.W., W u y c h e c k J.C. Caloric equivalents for investigations in ecological energetics. Stuttgart, 1971. 158 S. (Mitt. Intern. Ver. Limnol., N 18).
- D a v i s C.B. The decomposition of standing and fallen litter of *Typha glauca* and *Scirpus fluviatilis*. - Can. J. Bot., 1978, vol. 56, N 6, p. 662-675.
- D e n n y P. Sites of nutrient absorption in aquatic macrophytes. - J. Ecol., 1972, vol. 60, p. 819-829.
- D u R i e t z E.G. Zur methodologischen Grundlage der modernen Pflanzensociologie. Uppsala, 1921. 272 S.
- D u R i e t z E.G. Life forms of terrestrial flowering plants. Uppsala, 1931. 95 p. (Acta phytogeogr. suec.; Vol. 3).
- D y k y j o v a D. Accumulation of mineral nutrients in the biomass of reedswamp species. - In: Ecosystem study on wetland biome in Czechoslovakia; Czechosl. IBP/PT-PP Report. Trébon, 1973, N 3, p. 151-161.
- D y k y j o v a D. Selective uptake of mineral ions and their concentration factors in aquatic higher plants. - Folia geobot., phytotaxon (Praha), 1979, vol. 14, p. 267-325.
- F a s l e y J.E., S h i r l e y R.L. Element content of hydrilla and water in Florida. - Florida Scientist., 1976, vol. 39, N 4, p. 240-245.
- F i t z g e r a l d G.P. Detection of limiting or surplus nitrogen in algae and aquatic weeds. - J. Phycol., 1968, vol. 4, N 2, p. 158-173.
- F i t z g e r a l d G.P. Field and laboratory evaluations of bioassays for nitrogen and phosphorus with algae and aquatic weeds. - Limnol., Oceanogr., 1969, vol. 14, N 2, p. 202-212.
- F o r e l F.A. Handbuch der Seekunde: Allgemeine Limnologie. Stuttgart, 1901. 249 S.
- G a m s H. Prinzipienfragen der Vegetationsforschung: Ein Beitrag zur Begriffsklärung und Methodik der Biocoenologie. - Vierteljahresschr. Naturforsch. Ges., Zürich, 1918, Bd 63, N 3-4, S. 293-493.
- G a m s H. Die höhere Wasservegetation. - In: Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden. Berlin, Wien. 1926. Abt. 9, T. 2, Hälfte 1. H. 4. Methoden der Süßwasserbiologie, S. 713-750.

- G e r l o f f G.C. Evaluating nutrient supplies for the growth of aquatic plants in natural waters. - In: Eutrophication: causes, consequences, correctives. Washington, 1969, S. 537-555.
- G e r l o f f G.C., F i s h b e c k K.A. Plant content of elements as a bioassays of nutrient availability in lakes and streams. - In: Bioassay techniques and environmental chemistry. Ann. Arbor, 1973, p. 159-176.
- G e r l o f f G.C., K r o m b h o l z P.H. Tissue analysis as a measure of nutrient availability for the growth of angiosperm aquatic plants. - Limnol., Oceanogr., 1966, vol. 11, N 4, p. 529-537.
- G e r l o f f G.C., M o o r e D.D., C u r t i s J.T. Mineral content of native plants of Wisconsin. - In: Research Report, Madison, 1964, N 14, p. 3-27. (Agricultural Experimental Station, University of Wisconsin).
- G e s s n e r F. Hydrobotanik. Berlin, 1955, Bd 1. 517 S.
- G o d s h a l k G.L., W e t z e l R.G. Decomposition of aquatic angiosperms. - Aquat. Bot., 1978, vol. 5, N 4, p. 281-354.
- G o p a l B., K u l s h r e s t h a M. Role of aquatic macrophytes as reservoir of nutrients and in their cycling. - Intern. J. Ecol., Environ. Sci., 1980, vol. 6, p. 145-152.
- H e j n ý S. Ein Beitrag zur ökologischen Gliederung der Makrophyten in den Niedrigungsgewässern der Tschechoslowakei. - Preslia, 1957, sv. 29, N 4, s. 349-368.
- H e j n ý S. Ökologische Charakteristik der Wasser- und Sumpfpflanzen in den Slowakischen Tiefebene. Bratislava, 1960. 489 S.
- H e j n ý S. The dynamic characteristic of littoral vegetation with respect to changes in water level. - Hidrobiologia (București), 1971, t. 12, p. 71-86.
- H e j n ý S., K v ě t J. Introduction to the ecology of fishpond littorals. - In: Pond littoral ecosystems: Structure and function. Berlin etc., 1978, p. 1-9.
- H o w a r d - W i l l i a m s C., J u n k W.J. The chemical composition of Central Amazonian aquatic macrophytes with special reference to their role in the ecosystem. - Arch. Hydrobiol., 1977, Bd 79, N 4, S. 446-464.
- H u n t e r R.D. Changes in carbon nitrogen content during decomposition of three macrophytes in freshwater and marine environments. - Hydrobiologia, 1976, vol. 51, N 2, p. 119-128.
- H u t c h i n s o n G.E. A treatise on limnology. 2. Introduction to lake biology and the limnoplankton. New York, 1967. 1115 p.
- J o r g a W., W e i s e G. Biomassenentwicklung submerger Makrophyten in langsam fließenden Gewässern in Beziehung zum Sauerstoffhaushalt. - Intern. Rev. gesamt. Hydrobiol., 1977, Bd 62, N 2, S. 209-234.
- K r a u s c h J.-X. Die Makrophyten der mittleren Saale und deren Biomasse. - Limnologica (Berlin), 1976, Bd 10 N 1, S. 57-72.



- L i e t h H. Ökologische Fragestellungen bei der Untersuchung der biologischen Stoffproduktion. 1. Einführung, Definitionen und Wachstumsanalysen. - Qual. plant., materiae vegetabilis, 1965, vol. 12, N 3, p. 241-261.
- L u t h e r H. Vorschlag zu einer ökologischen Grundeinteilung der Hydrophyten. - Acta bot. fenn., 1949, vol. 44, p. 1-15.
- L u t h e r H. Verbreitung und Ökologie der höheren Wasserpflanzen im Brackwasser der Ekenäs Gegend in Südfinnland. - Acta bot. fenn., 1950, vol. 49, p. 1-179; 1951, vol. 50, p. 1-370.
- M a r t e J.A. de, H a r t m a n R.T. Studies on absorption of  $^{32}\text{P}$ ,  $^{59}\text{Fe}$  and  $^{45}\text{Ca}$  by water milfoil (*Myriophyllum exalbescent* Fernald.) - Ecology, 1974, vol. 55, p. 188-194.
- M a y e r H.-G. Biomassen submerser Wasserpflanzen - ein landwirtschaftlicher Sekundärrohstoff. - Acta hydrochim., hydrobiol., 1982, vol. 10, N 1, p. 55-59.
- M c R o y C.P., B a r s d a t e R.J. Phosphate absorption in eelgrass. - Limnol., Oceanogr., 1970, vol. 15, p. 6-13.
- M c R o y C.P., B a r s d a t e R.J., N e r b e r t M. Phosphorus cycling in an eelgrass (*Zostera marina* L.) ecosystem. - Limnol., Oceanogr., 1972, vol. 17, p. 58-67.
- M e a d o w s P.S., A n d e r s o n J.G. Micro-organisms attached to marine and freshwater sand grains. - Nature, 1966, vol. 212, p. 1059-1060.
- P a l m e n F. Zur Kenntnis der Flora und Vegetation eines Uferabschnitts am Laatokkasee nördlich der Syväre Mündung. - Ann. bot. Soc. zool.-bot. fenn., „Vanamo“, 1943, vol. 19, N 2, p. 1-48.
- P e n f o u n d W.T. An outline for ecological life histories of herbaceous vascular hydrophytes. - Ecology, 1952, vol. 33, p. 123-128.
- P e y e r l y J.H., B r i t t a i n J. Effect of milfoil (*Myriophyllum spicatum* L.) on phosphorus movement between sediment and water. - J. Great Lakes Res., 1978, vol. 4, N 1, p. 62-68.
- P i e c z y Ń s k a E. Rola materii allochtonicznej w jeziorach. - Wiadomości ekologiczne, 1972, t. 18, res. 2, s. 131-140.
- P u r i v e t h P. Decomposition of emergent macrophytes in a Wisconsin marsh. - Hydrobiologia, 1980, vol. 72, N 3, p. 231-242.
- R e i s s i g W. Kleines agrikulturchemisches Praktikum. Berlin, 1956. 376 S.
- R i c h H., W e t z e l R.G., N g u y e n V a n T h u y. Distribution, production and role of aquatic macrophytes in a Southern Michigan Marl Lake. - Hidrobiologia (București), 1971, t. 12, p. 199-201.
- R o g e r s K.H., B r e e n C.M. Decomposition of *Potamogeton crispus* L.: the effect of drying on the pattern

- of mass and nutrient loss. - *Aquat. Bot.*, 1982, vol. 12, N 1, p. 1-12.
- R o s s P.J. Fate and final distribution of dead reed stems in Lake Maarsseveen. - *Hydrobiol. Bull.*, 1982, vol. 16, N 1, p. 113-114.
- R u t t n e r F. Grundriß der Limnologie. 3. Auflage. Berlin, 1962. 332 S.
- S c h r ö d e r R. Die Freisetzung von Pflanzennährstoffen im Schilf-Gebiet und ihr Transport in das Freiwasser am Beispiel des Bodensee-Untersees. - *Arch. Hydrobiol.*, 1973, Bd 71, N 2, S. 145-158.
- S c h w o e r b e l J. Untersuchung über die Rolle der submersen Wasserpflanzen bei der Eliminierung von Phosphaten. - In: *Münchener Beiträge Wasser-Abwasser Fischerei und Flußbiologie.* München, 1968, Bd 5, S. 361-374.
- S c u l t h o r p e C.D. The biology of aquatic vascular plants. 2nd ed. New York, 1971. 610 p.
- S ø r e n s e n T. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content. - *Kgl. Dan. Vid. Selskab. Biol.*, Krifter, 1948, bd 5, N 4, s. 1-34.
- S p e n c e D.H.N. The zonation of plants in freshwater lakes. - *Adv. Ecol. Res.*, 1982, vol. 12, p. 37-125.
- S t r a š k r a b a M. Der Anteil der höheren Pflanzen an der Produktion der stehenden Gewässer. - *Mitt. Intern. Ver. Limnol.*, 1968, Bd 14, S. 212-230.
- T h i e n e m a n n A. Die Binnengewässer Mitteleuropas. Stuttgart, 1925. 255 S. (Die Binnengewässer; Bd 1).
- Ú l e h l o v á B. Decomposition and humification of plant material in the vegetation of *Stratiotes aloides* in N.W. Overijssel - Holland. - *Hidrobiologia (București)*, 1971, t. 12, p. 279-285.
- Ú l e h l o v á B. Microbial decomposers and decomposition processes in wetland. Praha, 1976. 112 p. (Stud. ČSAV; T. 17).
- Ú l e h l o v á B. Decomposition processes in the fish-pond littoral. - In: *Pond littoral ecosystems*/Ed. D. Dykxjova, J. Květ. Berlin etc., 1978, p. 341-356.
- V a a r a m a A. Wasservegetationsstudien am Grosse Kallavesi. Helsinki, 1938. 318 S.
- V e r m a a k J.F., S w a n e p o e l J.H., S c h o o n b e e H.J. The phosphorus cycle in Germiston Lake. 2. The in vitro and in situ absorption of  $^{32}\text{P}$  by *Potamogeton pectinatus* L. - *Water S.A.*, 1982a, vol. 8, N 1, p. 52-57.
- V e r m a a k J.F., S w a n e p o e l J.H., S c h o o n b e e H.J. The phosphorus cycle in Germiston Lake. 3. Seasonal patterns in the absorption, translocation and release of phosphorus by *Potamogeton pectinatus* L. - *Water S.A.*, 1982b, vol. 8, N 3, p. 138-141.

- W e s t l a k e D.F. Some basic data for investigations of the productivity of aquatic macrophytes. - In: Primary productivity in aquatic environments/ Ed. C.R. Goldman. Palanza, 1965, p. 229-248. (Mem. ist. ital. idrobiol.; Vol. 18, Suppl.).
- W e s t l a k e D.F. The biomass and productivity of *Glyceria maxima*. 1. Seasonal changes in biomass. - J. Ecol., 1966, vol. 54, p. 745-753.
- W e s t l a k e D.F. Macrophytes. - In: River Ecology. Oxford etc., 1975, p. 106-128.
- W e t z e l R.C. Limnology. Philadelphia etc., 1975. 743 p.
- W h i t t a k e r R.H. Classification of natural communities. - Bot. Rev., 1962, vol. 28, N 1, p. 1-239.
- (W h i t t a k e r R.H.) У и т т е к е р Р. Сообщества и экосистемы. М., 1980. 328 с.
- W o o d R.D. Adapting SCUBA to aquatic plant ecology. - Ecology, 1963, vol. 44, N 2, p. 416-419.

	Стр.
Введение . . . . .	3
1. Литоральная зона озер как среда обитания высших водных растений . . . . .	6
2. Флористический состав. Растительные сообщества. . . . .	14
2.1. Некоторые понятия . . . . .	14
2.2. Материал и методика исследований . . . . .	16
2.3. Флористический состав . . . . .	17
2.4. Сообщества высших водных растений . . . . .	26
2.4.1. Ассоциации погруженных растений (гидатофитов) . . . . .	27
2.4.2. Ассоциации растений с плавающими листьями (плейстофитов) . . . . .	35
2.4.3. Ассоциации надводных растений (гелофитов) . . . . .	41
3. Некоторые физико-географические особенности больших озер Северо-Запада СССР . . . . .	66
3.1. Ладожское озеро . . . . .	66
3.2. Онежское озеро . . . . .	70
3.3. Озеро Ильмень . . . . .	74
3.4. Озеро Белое . . . . .	75
3.5. Озеро Кубенское . . . . .	77
3.6. Озеро Воже . . . . .	78
3.7. Озеро Лача . . . . .	81
4. Геоботаническая характеристика больших озер Северо-Запада СССР . . . . .	84
4.1. Ладожское озеро . . . . .	84
4.1.1. Особенности зарастания литорали . . . . .	85
4.2. Онежское озеро . . . . .	108
4.3. Озеро Ильмень . . . . .	127
4.4. Озеро Белое . . . . .	130
4.5. Озеро Кубенское . . . . .	134
4.6. Озеро Воже . . . . .	141
4.7. Озеро Лача . . . . .	145
5. Продукция и деструкция макрофитов . . . . .	151
5.1. Методика продукционных исследований . . . . .	151
5.2. Фитомасса . . . . .	153
5.3. Продукция . . . . .	162
5.4. Биогенные элементы . . . . .	169
5.5. Деструкция . . . . .	173
Заключение . . . . .	178
Литература . . . . .	180