

УДК 58226 + 581.9

С. И. Генкал¹, А. Г. Охалкин²

**ЦЕНТРИЧЕСКИЕ ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРΟΣЛИ
(CENTROPHYCEAE) НИЖНЕГО ТЕЧЕНИЯ р. ОКИ
(РОССИЙСКАЯ ФЕДЕРАЦИЯ)¹**

При изучении фитопланктона нижнего течения р. Оки выявлено более 30 видов и разновидностей центрических диатомовых водорослей из 10 родов, включая новые для флоры реки (*Actinocyclus normanii*, *Contricridra weissflogii*, *Cyclotella ambigua*, *Cyclotella choctawhatcheeana*, *C. marina*, *Stephanodiscus delicatus*, *S. volgensis*, *Thalassiosira faurii*, *T. incerta*), а также для Российской Федерации — *Cyclotella marina*. Среди представителей Centrophyceae отмечены пресноводно-солонатоводные и солонатоводно-пресноводные виды, что обусловлено направленной динамикой абиотических условий (потепление климата, рост минерализации, степени загрязнения и евтрофирования вод), протекающей в водоемах бассейна р. Волги со второй половины XX века.

Ключевые слова: р. Ока, приток Волги, фитопланктон, диатомовые водоросли, Centrophyceae, электронная микроскопия.

Река Ока — наиболее значительный из правых притоков р. Волги. Длина реки 1500 км, площадь водосбора 245 тыс. км², средний многолетний расход в низовьях 1230 м³/с. Протекает по центру Российской Федерации, на территории ее водосбора расположено 11 городов, 6 из которых имеют численность населения 100—500 тыс. человек, а г. Нижний Новгород — 1298 тыс. [2, 35, 49, 53].

Ширина реки в межень 300—450 м, у г. Нижнего Новгорода — до 650—700 м. Глубина на перекатах 1,3—2,0 м, на плесах — 4—5, а местами до 10—14 м [35], большая часть правобережья реки сильно распахана [2].

Воды р. Оки гидрокарбонатно-кальциевые, минерализация колеблется в течение года в пределах 260—570 мг/дм³ и повышается в устье реки. В 1970-е годы по сравнению с 1930 г. концентрация хлоридов и щелочных металлов в нижнем течении реки увеличилась примерно в 2 раза, причем около 30% этих компонентов вносится в р. Оку водами р. Москвы [2]. рН водных масс колеблется от 6,2 до 8,1 с максимумом летом, цветность воды достаточно низкая (ее среднемноголетнее значение составляет 56 градусов платиново-кобальтовой шкалы).

¹ Работа поддержана грантом РФФИ (проект № 12-04-00878).

Воды р. Оки богаты соединениями фосфора и азота. В устье реки содержание общего фосфора достигает 208—304 мкг P/л, общего азота 1,8—3,2 мг N/дм³, общего углерода 5,7—11,8 мг/дм³ [49]. Судя по этим показателям, река и сейчас остается сильно загрязненным евтрофно-гипертрофным водоемом и степень ее евтрофирования в течение XX столетия неуклонно возрастала.

Изучение фитопланктона реки проводится с начала XX в. Сведения о составе планктонных водорослей низовья р. Оки (в том числе и по Centrophyceae) для 1920-х гг. приводят К. И. Мейер [24, 25], Р. М. Павлинова [36], для 1930-х гг. — А. А. Коршиков [20], для 1950—1960-х гг. — Н. П. Мокеева [28], А. Д. Приймаченко [37], В. И. Есырева [15], для 1970-х гг. — В. И. Есырева, Г. А. Юлова [16], Г. А. Юлова [38] и А. Г. Охалкин [29]. Данные по центрическим диатомовым водорослям Чебоксарского водохранилища, включая устьевой участок р. Оки, охарактеризованы в работе А. Г. Охалкина и С. И. Генкала [31].

В первых работах по окскому планктону упоминается незначительное число таксонов Centrophyceae. К. И. Мейер [25] указывает 10 видов и разновидностей этих водорослей: *Melosira arenaria* Moore, *M. varians* Ag., *M. distans* var. *laevissima* Grun., *M. italica* Kütz., *M. italica* var. *spiralis* O. Müll., *M. granulata* Ehr. var. *granulata*, *M. granulata* var. *mutabilis* O. Müll., *M. granulata* var. *curvata* Grun., *Cyclotella meneghiniana* Kütz., *Stephanodiscus hantzschii* Grun.

Р. М. Павлинова [36] для низовья р. Оки по результатам исследований 1926—1927 гг. приводит: *Melosira italica* Kütz. f. *italica*, *M. italica* f. *crenulata* Kütz., *M. granulata* Ehr., *M. distans* Kütz., *M. varians* Ag., *Stephanodiscus hantzschii* Grun., *Cyclotella meneghiniana* Kütz., *Cyclotella* sp.

Г. А. Юлова [38], обобщая материалы предыдущих работ по незарегулированной р. Волге и ее притокам в районе будущего Чебоксарского водохранилища приводит в флоре планктона р. Оки следующий список центрических диатомовых водорослей: *Melosira varians* Ag., *M. islandica* O. Müll. f. *islandica*, *M. islandica* f. *curvata* O. Müll., *M. distans* (Ehr.) Kütz., *M. granulata* (Ehr.) Ralfs. var. *granulata* f. *granulata*, *M. granulata* var. *muzzanensis* (Meist.) Hust., *M. granulata* var. *granulata* f. *curvata* (Grun.) Hust., *M. italica* (Ehr.) Kütz. f. *italica*, *M. italica* (Ehr.) Kütz. f. *curvata* Pant., *M. ambigua* (Grun.) O. Müll., *Cyclotella kuetzingiana* Thw., *C. meneghiniana* Kütz., *Stephanodiscus dubius* (Fricke) Hust., *S. astraea* (Ehr.) Grun. var. *astraea*, *S. astraea* var. *intermedius* Fricke, *S. hantzschii* Grun. var. *hantzschii*, *S. hantzschii* var. *pusillus* Grun., *S. incognitus* Kuzmin et Genkal, *S. tenuis* Hust., *Skeletonema subsalsum* (A. Cl.) Bethge. (всего 20 видов с разновидностями и формами).

А. Г. Охалкиным [30] приведен обзор результатов исследований фитопланктона устья р. Оки с 1920-х гг., а также материалы неопубликованных более поздних наблюдений. В составе диатомовых водорослей, с учетом данных В. И. Есыревой, Г. А. Юловой и С. И. Генкала, приводится перечень Centrophyceae из 26 видов, разновидностей и форм: *Melosira varians* Ag., *M. islandica* O. Müll., *M. distans* (Ehr.) Kütz., *M. granulata* (Ehr.) Ralfs. var. *granula-*

ta, *M. granulata* var. *angustissima* (O. Müll.) Hust., *M. italica* (Ehr.) Kütz. subsp. *italica* var. *italica*, *M. italica* subsp. *subarctica* O. Müll., *M. italica* var. *tenuissima* (Grun.) O. Müll., *M. ambigua* (Grun.) O. Müll., *Thalassiosira lacustris* (Grun.) Hasle, *T. pseudonana* Hasle et Heimdal., *T. guillardii* Hasle, *Cyclotella meneghiniana* Kütz., *C. stelligera* Cl. et Grun., *C. atomus* Hust., *Cyclostephanos dubius* (Fricke) Round, *Stephanodiscus rotula* (Ehr.) Grun., *S. minutulus* (Kütz.) Cleve et Möller, *S. hantzschii* Grun., *S. triporus* Genkal et Kuzmin, *S. makarovae* Genkal, *S. incognitus* Kuzmin et Genkal, *S. invisitatus* Hohn et Hellermann, *S. binderanus* (Kütz.) Krieg., *Skeletonema subsalsum* (A. Cl.) Bethge, *S. potamos* (Weber) Hasle.

В 1994 г. С. И. Генкал [34] в качестве новых для флоры р. Оки указывает *Cyclotella atomus* Hust. var. *gracilis* Genkal et Kiss, *C. meduanae* Germ. и *Discostella pseudostelligera* (Hust.) Houk et Klee.

Таким образом, анализ литературы показывает, что состав центрических диатомовых водорослей р. Оки очень богат в видовом отношении, а число таксонов видового и внутривидового ранга неуклонно возрастало на протяжении XX века. Незначительное богатство этих водорослей в период первых альгологических наблюдений на водотоке (8—10 таксонов), очевидно, связано с начальными этапами изученности диатомовых в России и в мире в целом. Впоследствии, по мере накопления новой информации по морфологии и систематике Centrophyceae, их разнообразию исследователи расширяли видовые списки. Но на наш взгляд, увеличение богатства этой группы диатомей (до почти 40 таксонов видового и внутривидового ранга) связано не только с лучшей их изученностью, но и с применением новых методов, появившихся во второй половине XX века (электронная микроскопия). Параллельно постоянно улучшающейся методической основе исследования этой группы водорослей, увеличение разнообразия центрических диатомей, несомненно, определялось воздействием прогрессирующего антропогенного евтрофирования реки и ее загрязнения сточными водами, поскольку многие центрические диатомей имеют оптимум развития в водах высокой трофности и сапробности [32, 33].

Постепенная трансформация сложного комплекса абиотических условий обитания водных организмов в водоемах бассейна Волги (рост температуры воды, изменение минерализации и ионного состава водных масс, полная зарегулированность стока реки начиная с 1981 г. после заполнения Чебоксарского водохранилища [18]) привела к определенным перестройкам структуры фитопланктона, прежде всего водохранилищ волжского каскада и затронули также и систему их боковой приточности.

Цель работы — характеристика современного состава центрических диатомовых водорослей, развивающихся в устье р. Оки, и определение тенденций его изменения в условиях евтрофирования, загрязнения и динамики климата.

Материал и методика исследований. Для анализа качественного состава и количественного развития планктонных водорослей пробы воды отбирали с поверхностного горизонта водоема на станции, установленной у правого берега реки в районе старого Окского моста, 500 м выше устья реки. Всего

за период с 25 апреля по 19 октября 2011 г. отобрано и проанализировано на состав центрических диатомей 12 проб фитопланктона. Дополнительно 24 августа 2011 г. были отобраны пробы в нижнем течении р. Оки, 180 км выше устья (район с. Чудь и устья р. Большой Кутры). Пробы фиксировали иодно-формалиновым фиксатором Г. В. Кузьмина [26], затем обрабатывали комбинацией отстойного и фильтрационного методов. Сначала пробы воды отстаивали в течение двух недель в темной месте, затем фильтровали через мембранные фильтры для улавливания мелкоклеточных видов водорослей. При изучении состава диатомовых водорослей изготавливали постоянные препараты с применением анилин-формальдегидной смолы, подготовку препаратов для электронной микроскопии проводили по общепринятой методике [1], подготовленные препараты исследовали под сканирующим электронным микроскопом (JSM-25S).

Результаты исследований и их обсуждение

Выявлен 31 таксон центрических диатомовых водорослей. Их краткие диагнозы, оригинальные иллюстрации и комментарии приводятся ниже.

**Actinocyclus normanii* (Gregory) Hustedt (рис. 1, 1). Створки диаметром 23,3—28,9 мкм. Вид отмечен во всех волжских водохранилищах, за исключением Углического [19].

Aulacoseira ambigua (Grunow) Simonsen (рис. 1, 2). Створки диаметром 7,8—10,0 мкм, высотой 6,8—14,3 мкм, рядов ареол 10—16 в 10 мкм, ареол в ряду 16—18 в 10 мкм.

Aulacoseira granulata (Ehrenberg) Simonsen (рис. 1, 3, 4). Створки диаметром 5,0—20 мкм, высотой 7,8—17,8 мкм, рядов ареол 8—9 в 10 мкм, ареол в ряду 7—11 в 10 мкм.

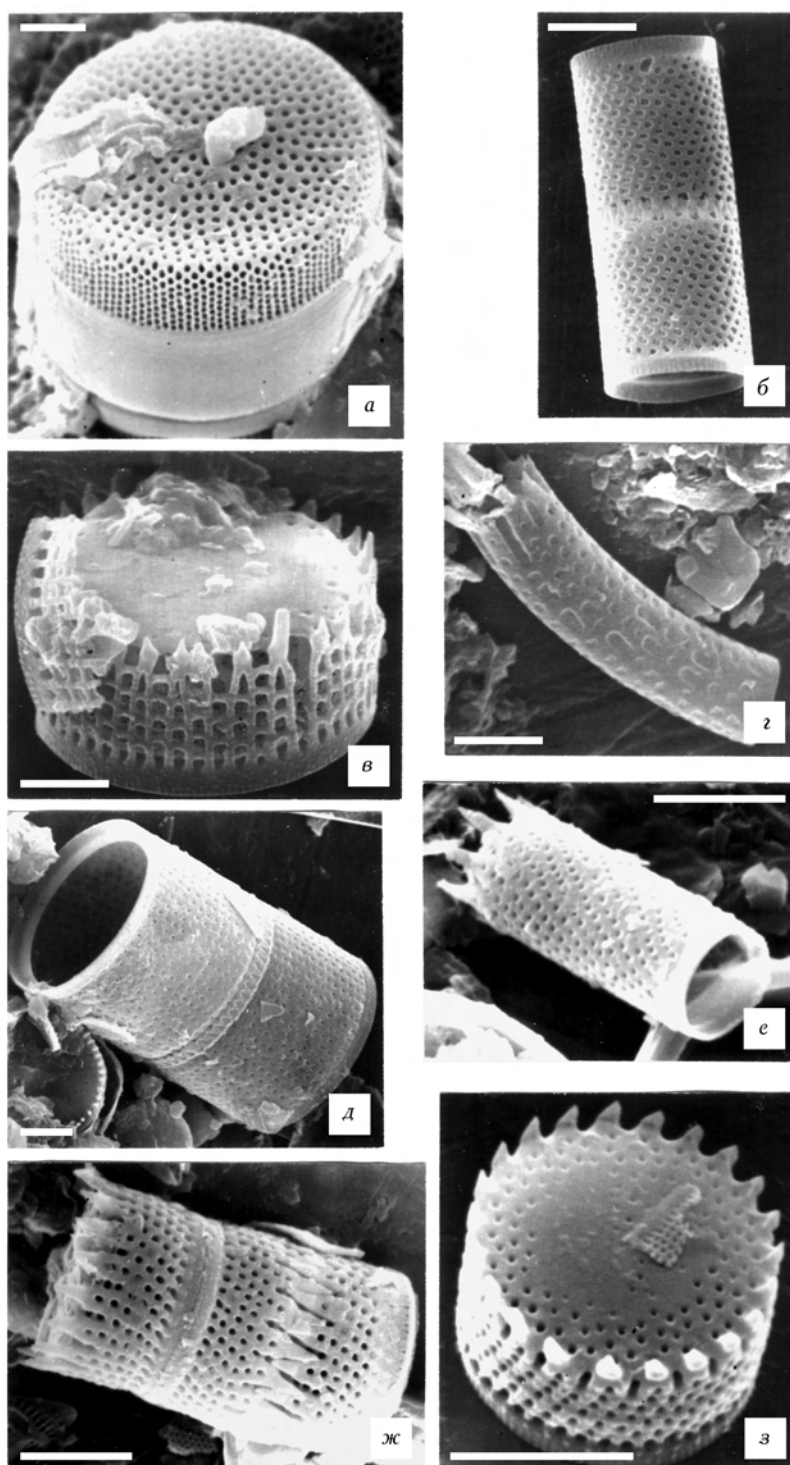
Aulacoseira islandica (O. Müller) Simonsen (рис. 1, 5). Створки диаметром 16,7—23,3 мкм, высотой 10—13,3 мкм, рядов ареол 10—11 в 10 мкм, ареол в ряду 8—12 в 10 мкм.

Aulacoseira subarctica (O. Müller) Haworth emend. Genkal (рис. 1, 6—8). Створки диаметром 5,0—9,1 мкм, высотой 2,6—10 мкм, рядов ареол 16—20 в 10 мкм, ареол в ряду 17—20 в 10 мкм.

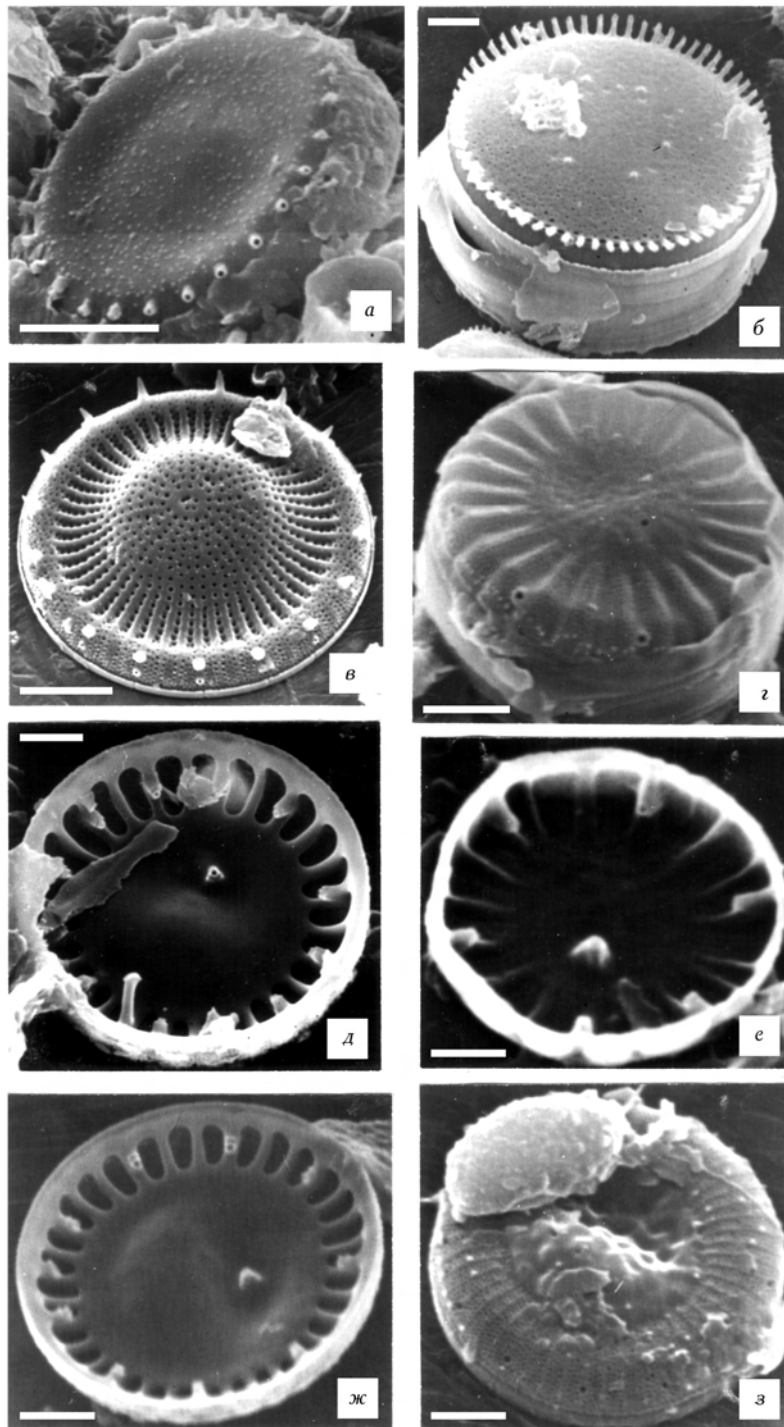
В качестве иллюстраций *A. subarctica* мы привели также формы сходные с *A. subborealis*, которые сведены в синонимику к первому [10]*.

Conticribra guillardii (Hasle) K. Stachura-Suchoples et D. M. Williams (Syn.: *Thalassiosira guillardii* Hasle) (рис. 2, 1). Створки диаметром 12,7—17,0 мкм, краевых выростов 8—9 в 10 мкм. Максимальный размер диаметра створки превышает таковой для этого вида из волжских водохранилищ [3].

* Новый для флоры Оки.



1. Электронные микрофотографии створок (СЭМ): 1 — *Actinocyclus normanii*; 2 — *Aulacoseira ambigua*; 3, 4 — *A. granulata*; 5 — *Aulacoseira islandica*; 6—8 — *A. subarctica*. Створки с наружной поверхности. Масштаб 5 мкм.



2. Электронные микрофотографии створок (СЭМ): 1 — *Conticribra guillardii*; 2 — *C. weissflogii*; 3 — *Cyclostephanos dubius*; 4, 5 — *Cyclotella ambigua*; 6 — *Cyclotella atomus* var. *atomus*; 7 — *C. atomus* var. *gracilis*; 8 — *C. choctawatcheeana*. 1—4, 8 — створки с наружной поверхности; 5—7 — створки с внутренней поверхности. Масштаб: 1—3 — 5 мкм; 4, 5, 7, 8 — 2 мкм; 6 — 1 мкм.

**Conticribra weissflogii* (Grunow) K.Stachura-Suchoples et D.M.Williams (Syn.: *Thalassiosira weissflogii* (Grunow) Fryxell) (рис. 2, 2). Створки диаметром 21,1—27,8 мкм, краевых выростов 7—12 в 10 мкм. Максимальный размер диаметра створки превышает таковой для этого вида из волжских водохранилищ [3] и описания [22], однако наибольшее значение (35 мкм) отмечено другими исследователями для водоемов Японии [47].

Cyclostephanos dubius (Fricke) Round (рис. 2, 3). Створки диаметром 9,5—20,0 мкм, штрихов 8—10 в 10 мкм.

**Cyclotella ambigua* Grunow emend. Genkal (рис. 2, 4, 5). Створки диаметром 10,9—20,0 мкм, штрихов 7—8 в 10 мкм. Известны находки этого вида в Куйбышевском водохранилище [12].

Cyclotella atomus Hustedt var. *atomus* (рис. 2, 6). Створки диаметром 4,2—8,2 мкм, штрихов 9—10 в 10 мкм.

Cyclotella atomus var. *gracilis* Genkal et Kiss (рис. 2, 7). Створки диаметром 7,3—9,5 мкм, штрихов 10—12 в 10 мкм.

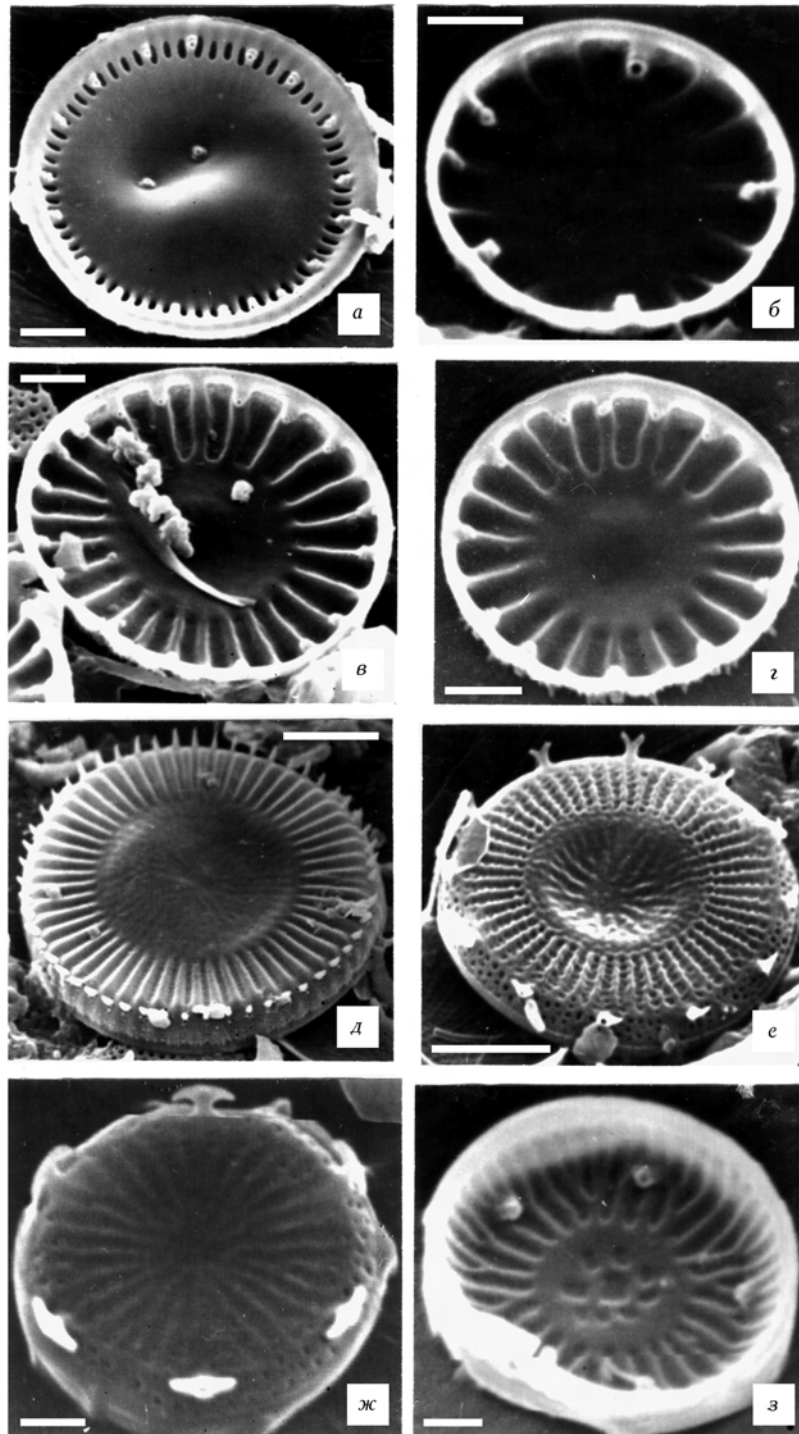
**Cyclotella choctawhatcheeana* Prasad emend. Genkal (рис. 2, 8, рис. 3, 1). Створки диаметром 9,5—12,7 мкм, штрихов 18—22 в 10 мкм, краевые выросты на 3—4 ребре.

C. choctawhatcheeana описана из зал. Хоставчее (Флорида) [50]. Относится к широко распространенным видам, вегетирующим в солоноватых и морских олиготрофно-евтрофных водоемах [7]. Вероятно, вселенец из Каспийского моря, поскольку в последнем был отмечен под названиями *C. caspia* var. *affinis* Proshkina-Lavrenko et Makarova [23], *C. affinis* (Proshkina-Lavrenko et Makarova) Makarova et Genkal [11], *C. tuberculata* Makarova et Logonova [21]. Перечисленные таксоны недавно были сведены в синонимы *C. choctawhatcheeana* [7]. Для Оки приводятся впервые.

**Cyclotella marina* (Tanimura, Nagumo et Kato) Aké-Castillo, Okolodkov et Ector (рис. 3, 2). Створки диаметром 4,2—4,7 мкм, штрихов 15 в 10 мкм, центральные выросты отсутствуют. Вид предпочитает морские водоемы [39], в данном случае, возможно, является вселенцем из Каспийского моря. Новый для флоры России.

Cyclotella meduanae Germain (рис. 3, 3, 4). Створки диаметром 5,3—11,4 мкм, штрихов 8—10 в 10 мкм. Диапазон изменчивости диаметра створки значительно шире, чем таковой приводится для *C. meduanae* из волжских водохранилищ [3]. Для Оки известна из ряда волжских водохранилищ, в том числе из Чебоксарского [3, 19].

Cyclotella meneghiniana Kützing (рис. 3, 5). Створки диаметром 8,5—38,9 мкм, штрихов 5—8 в 10 мкм. Максимальная величина диаметра створки превышает таковую для этого вида из волжских водохранилищ [3].



3. Электронные микрофотографии створок (СЭМ): 1 — *Cyclotella choctawatcheana*; 2 — *C. marina*; 3, 4 — *C. meduanae*; 5 — *C. meneghiniana*; 6—8 — *Discostella pseudostelligera*. 1—4, 8 — створки с внутренней поверхности; 5—7 — створки с наружной поверхности. Масштаб: 1, 3, 4 — 2 мкм; 2, 7, 8 — 1 мкм; 5 — 10 мкм; 6 — 5 мкм.

Discostella pseudostelligera (Hustedt) Houk et Klee (рис. 3, 6—8). Створки диаметром 4,2—15,7 мкм, штрихов 14—30 в 10 мкм.

Melosira varians Agardh (рис. 4, 1). Створки диаметром 22,8—25,7 мкм, высотой 8,5—11,4 мкм.

**Stephanodiscus delicatus* Genkal (рис. 4, 5). Створки диаметром 10—16 мкм, штрихов 9—10 в 10 мкм. Максимальный диаметр створки отличается от такового для волжских водохранилищ [3] и описания в большую сторону, а число штрихов в 10 мкм — в меньшую [5].

Stephanodiscus hantzschii Grunow (рис. 4, 6). Створки диаметром 14,0—34,3 мкм, штрихов 4—8 в 10 мкм. Максимальный диаметр створки превышает таковой для этого вида из волжских водохранилищ [3] и описания [17, 42, 48].

Stephanodiscus invisitatus Hohn et Hellermann (рис. 4, 7, 8; рис. 5, 1). Створки диаметром 12,2—21,0 мкм, штрихов 10—12 в 10 мкм, центральных выростов 1, иногда 2. Максимальный диаметр створки превышает таковой для этого вида из волжских водохранилищ [3] и описания [17].

Stephanodiscus makarovae Genkal (рис. 5, 2). Створки диаметром 6,4—7,9 мкм, штрихов 12—14 в 10 мкм.

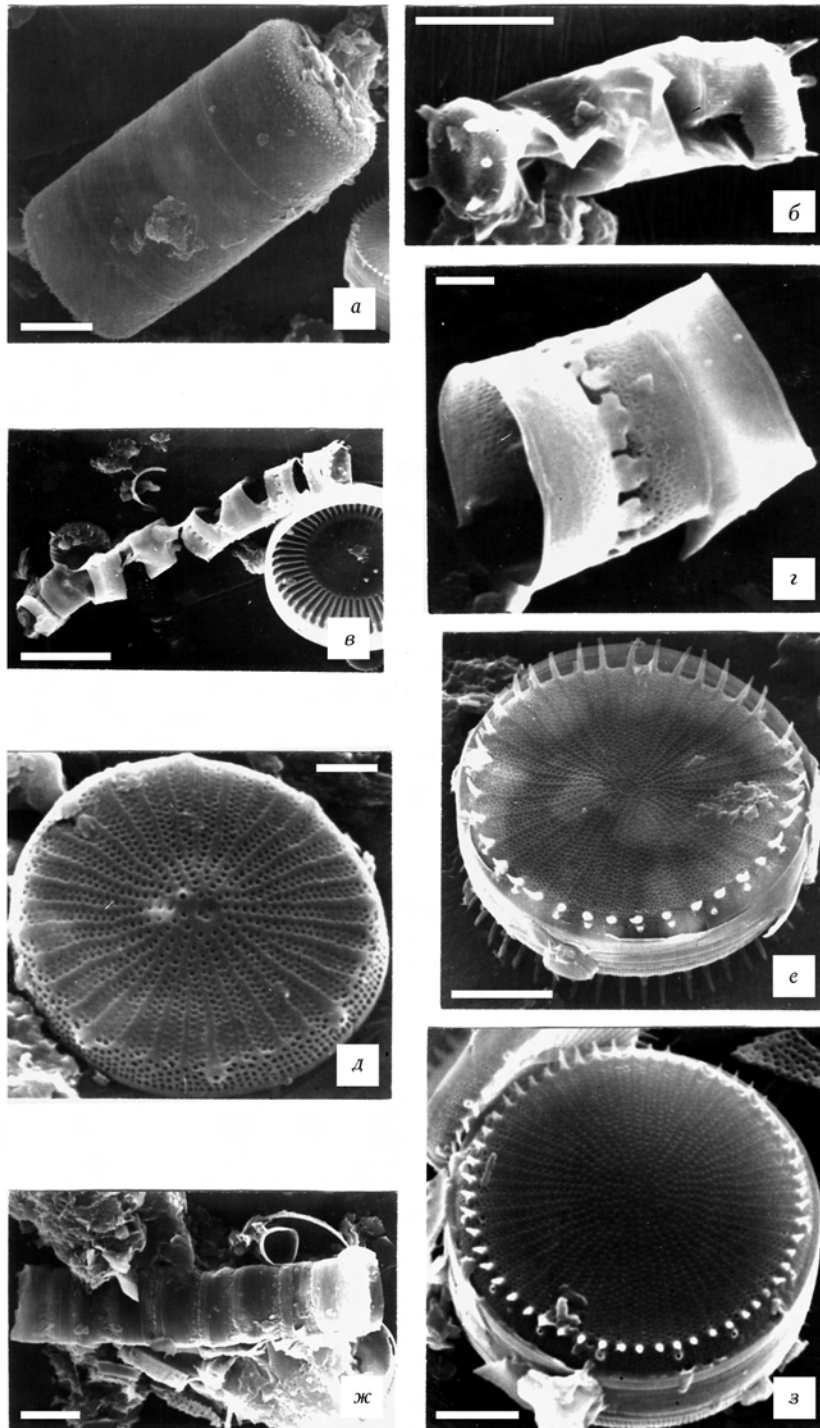
Stephanodiscus minutulus (Kützing) Cleve et Möller (рис. 5, 3). Створки диаметром 6,4—9,0 мкм, штрихов 10 в 10 мкм.

Stephanodiscus neoastraea Håkansson et Hickel emend. Casper, Scheffler et Augsten (рис. 5, 4—6). Створки диаметром 11,3—46,6 мкм, штрихов 6—8 в 10 мкм.

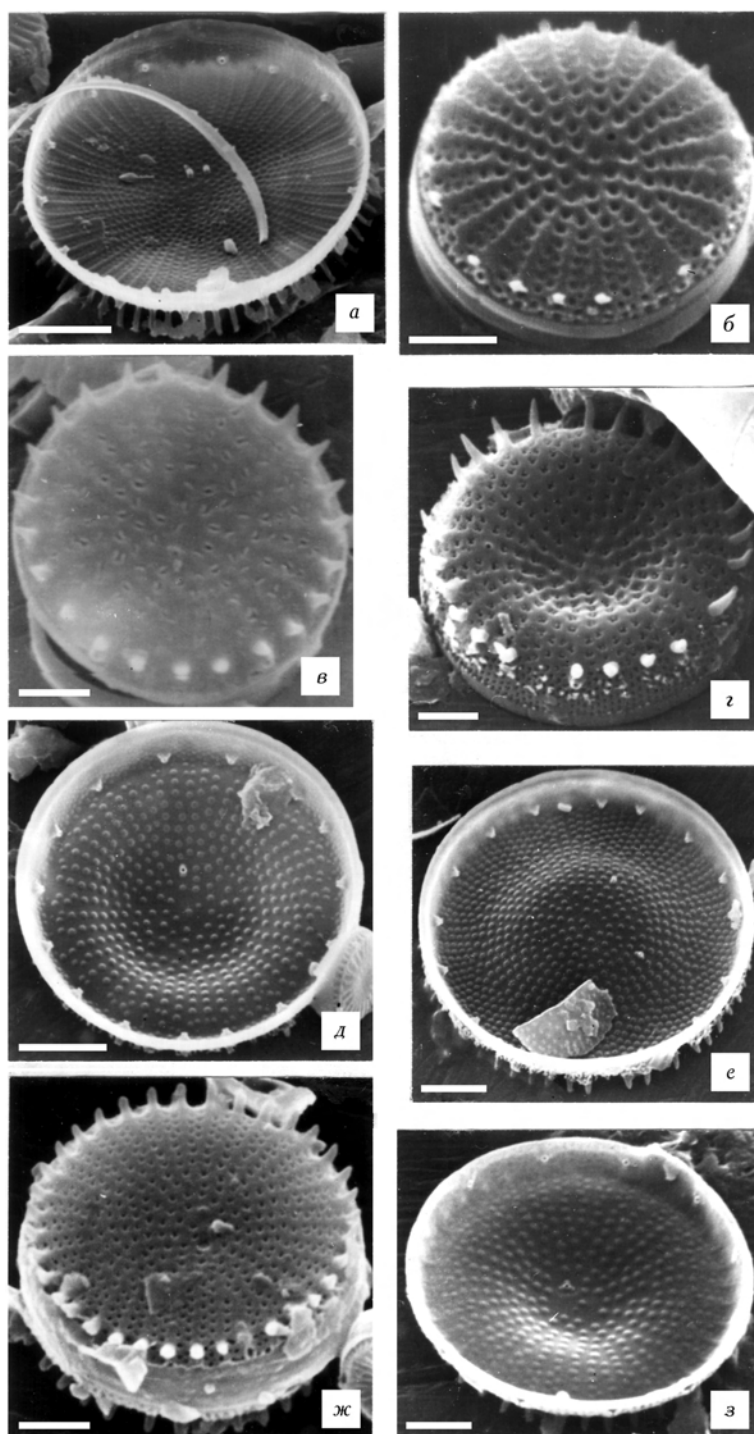
Stephanodiscus triporus Genkal et Kuzmin (рис. 5, 7, 8). Створки диаметром 9,5—12,0 мкм, штрихов 12—14 в 10 мкм.

**Stephanodiscus volgensis* Genkal et Korneva (рис. 6, 1—3). Створки диаметром 8,5—10,4 мкм, штрихов 10—12 в 10 мкм. Вид был описан по материалам из Иваньковского и Чебоксарского водохранилищ [9]. В исследованном материале этот вид вегетировал в значительном количестве, что позволило более подробно изучить морфологию его панциря и уточнить диагноз.

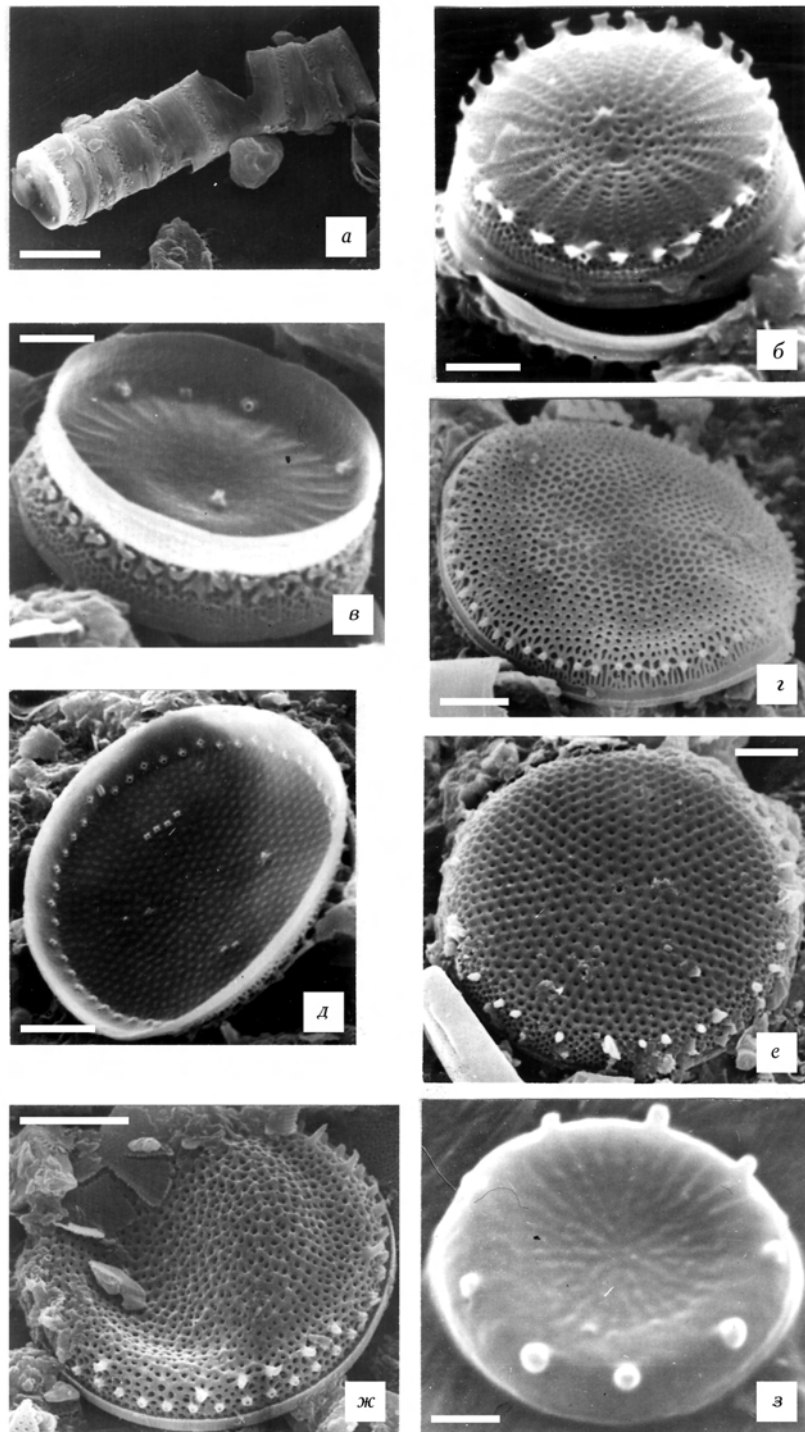
Клетки в нитевидных колониях, панцирь низкоцилиндрический. Створки круглые, плоские или слегка выпуклые или вогнутые в центре, диаметром 6,1—10,4 мкм. Штрихи однорядные в центре, к краю створки переходят в двойные — тройные, 10—18 в 10 мкм, ареол в штрихе 40—60 в 10 мкм. Близ центра створки одиночный вырост с 2 опорами. Шипы разветвленные, отходят от каждого ребра. Загиб створки высокий, с 4—5 ареолами в вертикальных рядах. Краевые выросты с 3 опорами ниже шипов на 3—6 ребре. Сидячий двугубый вырост на загибе створки в кольце краевых выростов, щель ориентирована радиально.



4. Электронные микрофотографии створок (СЭМ): 1 — *Melosira varians*; 2 — *Skeletonema potamos*; 3, 4 — *Sc. subsalsum*; 5 — *Stephanodiscus delicatus*; 6 — *S. hantzschii*; 7, 8 — *S. invisitatus*. 1, 2, 4—6, 8 — створки с наружной поверхности; 3, 7 — колонии. Масштаб: 1, 3, 6, 7 — 10 мкм; 2, 8 — 5 мкм; 4, 5 — 2 мкм.



5. Электронные микрофотографии створок (СЭМ): 1 — *Stephanodiscus invisitatus*; 2 — *S. makarovae*; 3 — *S. minutulus*; 4—6 — *S. neoastreae*; 7, 8 — *S. triporus*. 1, 5, 6, 8 — створки с внутренней поверхности; 2—4, 7 — створки с наружной поверхности. Масштаб: 1, 5, 6 — 5 мкм; 2—4, 7, 8 — 2 мкм.



6. Электронные микрофотографии створок (СЭМ): 1—3 — *Stephanodiscus volgensis*; 4, 5 — *Thalassiosira faurii*; 6 — *T. incerta*; 7 — *T. lacustris*; 8 — *T. pseudonana*. 1 — колония; 2, 4, 6—8 — створки с наружной поверхности; 3, 5 — створки с внутренней поверхности. Масштаб: 1, 7 — 10 мкм; 2, 3 — 2 мкм; 4—6 — 5 мкм; 8 — 1 мкм.

Skeletonema potamos Weber (см. рис. 4, 2). Створки диаметром 4,3—4,5 мкм.

Skeletonema subsalsum (A. Cleve) Bethge (см. рис. 4, 3, 4). Створки диаметром 4,4—7,5 мкм.

**Thalassiosira faurii* (Gasse) Hasle (рис. 6, 4, 5). Створки диаметром 22,8—28,8 мкм, краевых выростов 8—10 в 10 мкм, центральные выросты в виде одной или двух групп по 1—7. Известны находки в Чебоксарском, Куйбышевском и Волгоградском водохранилищах [9].

**Thalassiosira incerta* Makarova (рис. 6, 6). Створки диаметром 17,8—32,2 мкм, центральных выростов 3—5, краевых выростов 4 в 10 мкм. Максимальный диаметр створки превышает таковой для этого вида из волжских водохранилищ [3].

Thalassiosira lacustris (Grunow) Hasle emend. Genkal (рис. 6, 7). Створки диаметром 19,3—33,3 мкм, краевых выростов 5—6 в 10 мкм. Максимальный диаметр створки превышает таковой для этого вида из волжских водохранилищ [3]. Для этих водоемов ранее этот вид приводился под названием *T. bramaputrae* (Ehrenberg) Håkansson et Locker, однако позднее было показано, что волжская форма относится к *T. lacustris* [6].

Thalassiosira pseudonana Hasle et Heimdal (рис. 6, 8). Створки диаметром 3,8—5,5 мкм, краевых выростов на створке 5—9.

Согласно приведенным выше литературным источникам, для Оки приводится 44 вида, разновидности и форм Centrophyceae. К настоящему времени систематическое положение многих водорослей изменилось. Некоторые виды переведены в другие роды: *Melosira arenaria* — в род *Ellerbeckia* (*E. arenaria* (Mooge ex Ralfs) Crawford [27], многие виды рода *Cyclotella* — в род *Discostella* [45], большинство представителей рода *Melosira* в род *Aulacoseira* [51], а несколько видов рода *Thalassiosira* — в род *Conticribr*a [52]. Некоторые виды центрических диатомовых водорослей получили новый таксономический статус: *Melosira distans* var. *laevissima* — *Aulacoseira laevissima* (Grunow), Krammer [48], *Melosira italica* subsp. *subarctica* — *Aulacoseira subarctica* (O. Müller) Haworth [48], *Melosira italica* f. *crenulata* — *Aulacoseira crenulata* (Ehrenberg) Thwaites [48]. Значительная часть таксонов, указанных в литературных источниках, сведена в синонимы: *Cyclotella kuetzingiana* — *C. meneghiniana* [48], *Melosira granulata* var. *angustissima*, *M. granulata* var. *muzzanensis*, *M. granulata* var. *curvata* — к типовой разновидности [14, 48], *Stephanodiscus tenuis* и *S. hantzschii* var. *pusillis* — *S. hantzschii* [8], *S. incognitus* — *S. invisitatus* [41]. *S. astraea* var. *intermedia* неясного систематического положения [17], как и *Melosira granulata* var. *mutabilis* и *M. italica* var. *spiralis*, которые отсутствуют в современных систематических сводках [14, 44, 46, 48]. Среди представителей рода *Stephanodiscus* по литературным данным приводится *S. astraea* var. *astraea*, однако изучение типового материала *Discoplea astraea* Ehrenberg из коллекции последнего показало, что на типовом слайде отмечен представитель рода *Cyclotella*, поэтому название *Stephanodiscus astraea* var. *astraea* приводится в синонимике к *Cyclotella astraea*

(Ehrenberg) Kützing [43], и, вероятней всего, именно эту форму мы отнесли к *S. neoastraea*, а другой сходный по морфологии вид *S. rotula* (Kützing) Hendey, который тоже приводится в литературе, по нашим (С. И. Генкала) многолетним исследованиям в водоемах разного типа и географического положения в России до сих пор не обнаружен, поэтому, вероятней всего, в список он попал ошибочно. Определение некоторых видов, например, *Aulacoseira distans* (Ehrenberg) Simonsen (Syn.: *Melosira distans*) вызывает сомнения, поскольку он встречается преимущественно в ископаемом материале [44] и, возможно, к нему относили низкопанцирные формы *A. subarctica* [4, 40]. По литературным данным, в Оке отмечена *Cyclotella* species, — очевидно, речь идет о каком-то из мелкоразмерных видов этого рода (*C. atomus*, *C. meduanae*, *Discostella pseudostelligera* (Syn.: *Cyclotella pseudostelligera*), которые мы обнаружили в реке. С учетом выше приведенных комментариев по систематическому положению представителей центрических диатомовых водорослей, их число, зафиксированное по литературным данным, сократилось с 44 до 30. При этом в нашем материале выявлено 22 общих таксона и полный видовой список Centrophyceae на сегодняшний день включает 39 видов и разновидностей.

В составе доминирующих видов фитопланктона весной, как и ранее, отмечен *Stephanodiscus hantzschii*, реже преобладали *Aulacoseira granulata* и *S. invisitatus*. Летом состав доминирующих видов центрических диатомовых водорослей более разнообразен и формируется *Cyclotella meneghiniana*, *C. meduanae*, *Stephanodiscus invisitatus*, реже *Cyclotella atomus*, *Stephanodiscus neoastraea* и *Thalassiosira incerta*. Осенью, как и весной, доминировал в основном *Stephanodiscus hantzschii*.

Заключение

В фитопланктоне нижнего течения р. Оки выявлен 31 таксон Centrophyceae из 7 родов: *Actinocyclus* — 1, *Aulacoseira* — 4, *Contricribra* — 2, *Cyclostephanos* — 1, *Cyclotella* — 7, *Discostella* — 1, *Melosira* — 1, *Skeletonema* — 2, *Stephanodiscus* — 8, *Thalassiosira* — 4, в том числе 8 новых для флоры р. Оки. Впервые в пресноводном водоеме обнаружен новый для России вид *Cyclotella marina*, который обильно развивается в морских водах.

Проведена ревизия видового состава центрических диатомовых водорослей р. Оки, которая позволила сократить число зафиксированных ранее видов, разновидностей и форм с 44 до 30 и с учетом наших данных уточнить видовой список, который на сегодняшний день включает 39 таксонов.

По-видимому, в условиях потепления климата и увеличения степени минерализации вод в окский планктон активно проникают виды-вселенцы, ранее не характерные для аборигенной флоры. К ним относятся: *Actinocyclus normanii*, *Contricribra weissflogii*, *Cyclotella ambigua*, *Cyclotella choctawhatcheeana*, *C. marina*, *Stephanodiscus delicatus*, *S. volgensis*, *Thalassiosira faurii*, *T. incerta*. Большинство этих видов характерно для пресных-солончатых и солончатых-пресных водоемов, а часть из них уже в современный период вошла в состав доминирующих видов планктонных сообществ р. Оки. Это свидетельствует о протекании на протяжении второй половины XX — начала XXI века мощнейшей сукцессии фитоп-

ланктона водохранилищ р. Волги и водоемов ее бассейна и является следствием неослабевающего антропогенного воздействия на фоне изменения климата.

**

У фітопланктоні нижньої течії р. Оки виявлено більш ніж 30 видів і різновидів центричних діатомових водоростей з 10 родів, включаючи нові для флори річки (*Actinocyclus normanii*, *Contricridra weissflogii*, *Cyclotella ambigua*, *Cyclotella choctawhatcheeana*, *C. marina*, *Stephanodiscus delicatus*, *S. volgensis*, *Thalassiosira faurii*, *T. incerta*), а також для Російської Федерації (*Cyclotella marina*). Серед представників *Centrophyceae* відмічено прісноводно-солонуватоводні та солонуватоводно-прісноводні види, що зумовлено спрямованою динамікою абіотичних умов (потепління клімату, зростання мінералізації, ступеня забруднення та евтрофування вод), яка відбувається у водоймах басейну р. Волги з другої половини ХХ ст.

**

This phytoplankton study conducted in the lower course of the Oka River has revealed more than 30 species and varieties of centric diatom algae from 10 genera, including new for the flora of the river (*Actinocyclus normanii*, *Contricridra weissflogii*, *Cyclotella ambigua*, *Cyclotella choctawhatcheeana*, *C. marina*, *Stephanodiscus delicatus*, *S. volgensis*, *Thalassiosira faurii*, *T. incerta*) as well as for Russia — *Cyclotella marina*. Freshwater-brackish water and brackish water-freshwater species have been recorded among *Centrophyceae* representatives that can be explained by the dynamics in abiotic factors (climate warming; increase in water mineralization, degree of pollution and eutrophication) in waterbodies of the Volga River basin that has been observed since the second half of the 20th century.

**

1. Балонов И.М. Подготовка диатомовых и золотистых водорослей к электронной микроскопии // Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. — М.: Наука, 1975. — С. 87—90.
2. Волга и ее жизнь. — Л.: Наука, 1978. — 352 с.
3. Генкал С.И. Атлас диатомовых водорослей планктона реки Волги. — СПб: Гидрометеоиздат, 1992. — 128 с.
4. Генкал С.И. О распространении в волжских водохранилищах некоторых представителей диатомовых водорослей рода *Aulacosira* Thw. // Тез. докл. Четвертой всероссийской конф. по водным растениям. — Борок, 1995. — С. 86—87.
5. Генкал С.И. Таксономия мелкоклеточных видов рода *Stephanodiscus* (Bacillariophyta). 1. *Stephanodiscus delicatus*. // Ботан. журн. — 2004. — Т. 89, № 11. — С. 1814—1821.
6. Генкал С.И. К морфологии, таксономии и распространению в России *Thalassiosira bramarputrae* и *T. lacustris* (Bacillariophyta) // Новости систематики низших растений. — 2011. — Т. 45. — С. 20—26.
7. Генкал С.И. Новые данные по морфологии, таксономии, экологии и распространению *Cyclotella choctawhatcheeana* (Bacillariophyta) // Биология внутр. вод. — 2012. — № 2. — С. 1—10.
8. Генкал С.И., Корнева Л.Г. Морфология и систематика некоторых видов рода *Stephanodiscus* Ehrh. // Флора и продуктивность пелагических и ли-

- торальных фитоценозов водоемов бассейна Волги. — Л.: Наука, 1990. — С. 219—236.
9. Генкал С.И., Корнева Л.Г. Новые находки диатомовых водорослей (Centrophyceae) из волжских водохранилищ // Альгология. — 2001 — Т. 11, № 4. — С. 457—461.
 10. Генкал С.И., Куликовский М.С. О систематическом положении *Aulacoseira subborealis* (Bacillariophyta) // Ботан. журн. — 2009. — Т. 94, № 9. — С. 1359—1370.
 11. Генкал С.И., Макарова И.В. Новые данные по морфологии панциря *Cyclotella caspis* (Bacillariophyta) // Там же. — 1986. — Т. 71, № 3. — С. 371—374.
 12. Генкал С.И., Паутова В.Н., Номоконова В.Н., Тарасова Н.Г. О находке *Cyclotella ambigua* (Bacillariophyta) в Куйбышевском водохранилище // Биология внутр. вод. — 2008. — № 1. — С. 9—15.
 13. Генкал С.И., Теренько Л.М., Нестерова Д.А. Новые данные к флоре центральных диатомовых водорослей (Centrophyceae) Придунайского района Черного моря // Гидробиол. журн. — 2009. — Т. 45, № 4. — С. 52—72.
 14. Давыдова Н.Н., Моисеева А.И. Род *Aulacosira* Thw. // Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные). — СПб.: Наука, 1992. — Т. II, вып. 2. — С. 76—85.
 15. Есырева В.И. Фитопланктон р. Оки // Волга-1: Тез. докл. I конф. по изучению водоемов бассейна Волги. — Тольятти, 1968. — С. 85—86.
 16. Есырева В.И., Юлова Г.А. Динамика фитопланктона в устье реки Оки // Структура и динамика растительных сообществ Волго-Вятского региона. — Горький: Изд-во Горьк. ун-та, 1987. — С. 61—67.
 17. Козыренко Т.Ф., Хурсевич Г.К., Логинова Л.П. и др. Род *Stephanodiscus* Ehr. Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные). — СПб.: Наука, 1992. — Т. II, вып. 2. — С. 7—20.
 18. Корнева Л.Г. Формирование фитопланктона водоемов бассейна Волги под влиянием природных и антропогенных факторов: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. — СПб., 2009. — 47 с.
 19. Корнева Л. Г., Генкал С.И. Таксономический состав и эколого-географическая характеристика фитопланктона волжских водохранилищ. Каталог растений и животных водоемов бассейна Волги / Отв. ред. В. Н. Яковлев. — Ярославль: Изд-во Яросл. гос.тех. ун-та, 2000. — С. 5—112.
 20. Коршиков А.А. Материалы к познанию водорослей Горьковской области. Фитопланктон р. Оки в августе 1932 г. // Уч. зап. Горьк. ун-та. — 1939. — Вып. 9. — С. 101—127.
 21. Логинова Л.П. К ревизии видов *Cyclotella caspia* Grun. и *C. affinis* (Pr.-Lavr. et Makar.) Makar. et Genkal (Bacillariophyta) // Докл. АН БССР. — 1990. — Т. 34, № 9. — С. 845—848.
 22. Макарова И.В. Род *Thalassiosira* Cl. Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные). — Л.: Наука, 1988. — Т. II, вып. 1. — С. 58—82.
 23. Макарова И.В., Прошкина-Лавренко А.И. Новые диатомовые водоросли в планктоне Каспийского моря // Новости систематики низших растений. — 1964. — С. 34—43.

24. Мейер К.И. Фитопланктон р. Оки под г. Муромом по сборам 1919—1921 гг. // Работы Окской биол. ст. Муром. — 1923. — Т. 2, № 2. — С. 15—61.
25. Мейер К.И. Введение во флору р. Оки и ее долины. I. Река Ока // Там же. — 1926. — Т. 4. — С. 4—37.
26. Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. — М.: Наука, 1975. — 239 с.
27. Мусеева А.И. Род *Ellerbeckia* Crawfordt. Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные). — СПб.: Наука, 1992. — Т. II, вып. 2. — С. 59—61.
28. Мокеева Н.П. Альгофлора р. Оки // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. — 1964. — Т. 32. — С. 92—105.
29. Охалкин А.Г. Фитопланктон Оки в 1978 г. // Биология внутренних вод. Информ. бюл. Ин-та биологии внутр. вод АН СССР. 1981. — № 49. — С. 11—15.
30. Охалкин А.Г. Фитопланктон Чебоксарского водохранилища. — Тольятти, 1994. — 275 с.
31. Охалкин А.Г., Генкал С.И. Центрические диатомовые водоросли в планктоне Чебоксарского водохранилища // Биология внутр. вод. Информ. бюл. Ин-та биологии внутр. вод АН СССР. — 1989. — № 83. — С. 12—16.
32. Охалкин А.Г., Генкал С.И. Состав и экология доминирующих видов диатомовых водорослей планктона водотоков бассейна Средней Волги. Виды рода *Stephanodiscus* Ehr. // Биол. внутр. вод. — 2000. — № 4. — С. 36—46.
33. Охалкин А.Г., Генкал С.И. Экология массовых видов диатомовых водорослей планктона водотоков бассейна Средней Волги: Виды родов *Aulacoseira* Thw., *Melosira* Ag., *Cyclotella* Kütz., *Cyclostephanos* Round, *Sceletopeta* Grev., пеннатные диатомеи // Там же. — 2001. — № 1. — С. 27—35.
34. Охалкин А.Г., Горохова О.Г., Генкал С.И., Паутова В.Н. К альгофлоре нижнего течения реки Ока // Ботан. журн. — 2010. — Т. 95, № 10. — С. 1422—1436.
35. Панфилов Д.Н. Воды // Природа Горьковской области. — Горький, 1974. — С. 126—179.
36. Павлинова Р.М. Биологическое обследование р. Волги в районе от г. Городца до Собчинского затона в 1926 и 1927 гг. // Тр. Ин-та сооружений Центр. Комитета водохранилищ. — 1930. — Вып. 11. — С. 3—164.
37. Приймаченко А. Д. Фитопланктон Волги от Ярославля до Сталинграда в период до образования водохранилищ // Тр. Ин-та биологии водохранилищ АН СССР. — 1959. — Вып. 2(5). — С. 52—65.
38. Юлова Г.А. Фитопланктон р. Волги от Городца до Чебоксар: Дис. ... канд биол. наук. — Горький, 1981. — 288 с.
39. Aké-Castillo J. A., Okolodkov Y.B., Espinosa-Matias S. et al. *Cyclotella marina* (Tanimura, Nagumo et Kato) Aké-Castillo, Okolodkov et Ector comb. et stat. nov. (Thalassiosiraceae): a bloom-forming diatom in the southeastern Gulf of Mexico // Nova Hedwigia. — 2012. — Beih. 141. — P. 263—274.
40. Genkal S.I. Problems in identifying centric diatom for monitoring the water quality of large rivers // Use of algae for monitoring rivers III. — 1999. — P. 182—187.

41. Genkal S.I., Kiss K.T. New morphological and taxonomical data for *Stephanodiscus invisitatus* Hohn et Hellerman (Bacillariophyta) // Arch. Pratistenkd. — 1991. — Bd. 140, H. 4. — S. 289—301.
42. Håkansson H. A compilation and evaluation of species in the general *Stephanodiscus*, *Cyclostephanos* and *Cyclotella* with a new genus in the family Stephanodiscaceae // Diatom Research. — 2002. — Vol. 17, N 1. — P. 1—139.
43. Håkansson H., Locker S. *Stephanodiscus* Ehrenberg 1846, a revision of the species described by Ehrenberg // Nova Hedwigia. — 1981. — Bd. 35. — S. 117—150.
44. Houk V. Atlas of freshwater centric diatoms with a brief key and descriptions. Part I. Melosiraceae, Orthoseiraceae, Paraliaceae and Aulacoseiraceae // Czech Phycology Supplement. — 2003. — Vol. 1. — 27 p.
45. Houk V., Klee R. The stelligeroid taxa of the genus *Cyclotella* (Kützing) Brébisson (Bacillariophyceae) and their transfer into the new genus *Discostella* gen. nov. // Diatom Research. — 2004. — Vol. 19(2). — P. 203—228.
46. Houk V., Klee R. Atlas of freshwater centric diatoms with a brief key and descriptions Part II. Melosiraceae and Aulacoseiraceae (Supplement to Part I) // Fottea, Olomouc. — 2007. — Vol. 7, N 2. — P. 85—255.
47. Kobayasi, H., M. Idei, S. Mayama et al. H. Kobayashi's atlas of Japanese diatoms based on electron microscopy 1. Uchida Rokakuho. — Tokyo, 2006. — 590 p. (in Japanese and English explanation of plates).
48. Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. Teil 3: Centrales, Fragilariaceae. Eunotiaceae // Süswasser-flora von Mitteleuropa. — Jena: Gustav Fischer Verlag, 1991. — S. 1—576.
49. Litvinov A.S., Mineeva N.M., Papchenkov V.G. et al. Volga River Basin // Rivers of Europe (Tockner K., Uehlinger U., Robinson Ch.T., Eds.). — Amsterdam: Elsevier, 2009. — P. 23—57.
50. Prasad A.K.S.K., Nienow J.A., Livingston R.J. The genus *Cyclotella* (Bacillariophyta) in Choctawhatchee Bat, Florida, with special reference to *C. striata* and *C. choctawhatcheana* sp. nov. // Phycologia. — 1990. — Vol. 29, N 4. — P. 418—436.
51. Simonsen R. The diatom system: ideas on phylogeny // Bacillaria. — 1979. — Vol. 2. — P. 9—71.
52. Stachura-Suchoples K., Williams D. M. Description of *Conticribra tricircularis*, a new genus and species of Thalassiosirales, with a discussion on its relationship to other continuous cribra species of *Thalassiosira* Cleve (Bacillariophyta) and its freshwater origin // Eur. J. Phycol. — 2009. — Vol. 44, N 4. — P. 477—486.
53. *The River Volga and Its Life*. — Hague; Boston; London, 1979. — 350 p.

¹ Институт биологии внутренних вод РАН,
Борок, РФ

² Нижегородский государственный
университет, РФ

Поступила 08.10.12