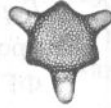


УДК 581.526.325

ФИТОПЛАНКТОН ОЗЕРА ПАЛАНСКОГО. ТАКСОНОМИЯ, ЭКОЛОГИЯ, ДИНАМИКА КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ХАРАКТЕРИСТИК

Е. В. Лепская



Планктонное альгосообщество оз. Паланское формируют планктонные космополитные холодноводные, типично пресноводные алкалифильные виды. Среди видов-индикаторов органического загрязнения преобладают виды-индикаторы природно-чистых вод. Из 80 видов, идентифицированных в планктоне, лишь небольшая группа относится к структурообразующим. Наибольший вклад в формирование численности вносят диатомея *Aulacoseira subarctica* (42%) и синезеленые водоросли рода *Microcystis* (31%). Наибольшая доля в фитопланктонной биомассе принадлежит *Aulacoseira subarctica* (59%). Менее значимый вклад в создание биомассы вносят *Tabellaria flocculosa*, *Stephanodiscus alpinus*, *Asterionella formosa*, *Cyclotella tripartita*, *Synedra ulna*, *Synedra* cf. *actinastroides* и *Diatoma elongatum*. Доля *Microcystis* ничтожна. Для внутрисезонных колебаний общей численности фитопланктона характерен постепенный ее подъем с июня по сентябрь, который сменяется резким спадом в октябре. Хотя явной зависимости биомассы фитопланктона от поступления фосфора с рыбой и удобрениями не прослеживается, но в многолетней динамике численности и биомассы фитопланктона намечается тенденция увеличения от второй половины 1990-х годов к 2001–2005 гг., которую, вероятно, можно связать с накоплением фосфора в озерной экосистеме.

E. V. Lepskaya. Phytoplankton of the lake Palanskoye: taxonomy, ecology, dynamics of quantitative characteristics // Research of water biological resources of Kamchatka and of the northwest part of Pacific Ocean: Selected Papers. Vol. 9. Petropavlovsk-Kamchatski: KamchatNIRO. 2007. P. 10–20.

The plankton algae community of Palanskoye Lake consists of plankton cosmopolitan, cold-water, typically freshwater, alkali-prefer species. Among species able to indicate organic pollution the species of naturally pure waters predominate. Only a small group in the pool of 80 species identified in plankton is structure-forming. The species contributing maximally to the abundance are diatom *Aulacoseira subarctica* (42%) and blue-green algae (31%) of *Microcystis* genera. The main part in the phytoplankton biomass (59%) consists of *Aulacoseira subarctica*. The species to contribute to the biomass less are *Tabellaria flocculosa*, *Stephanodiscus alpinus*, *Asterionella formosa*, *Cyclotella tripartita*, *Synedra ulna*, *Synedra* cf. *actinastroides* and *Diatoma elongatum*. The part of *Microcystis* is miserable. The intraseasonal dynamics of the total abundance of phytoplankton typically demonstrates a consequent increase of the abundance from June to September suddenly changing into decrease in October.

Although there is no observed a clear answer of phytoplankton biomass to the income of phosphorous from fish carcasses or mineral fertilizers, the long-term dynamics of phytoplankton abundance and biomass exhibits the tendency of growth since the second half of the 1990th to 2001–2005, which probably can be reckoned as an effect of the phosphorous accumulation in this lake system.

Озеро Паланское расположено на севере Камчатского полуострова, на высоте 276 м над уровнем моря. Площадь озерного зеркала — 28,35 км², средняя глубина 14,8 м (Николаев, 1993). Несмотря на высокую изменчивость нерестовых площадей в бассейне озера (Остроумов, 1993), в его притоках нерестится второе по численности стадо западнокамчатской нерки.

Первые сведения о планктонных водорослях оз. Паланское приводятся в отчете Ф.В. Крогуса за 1954 г. Определение видового состава фитопланктона и его количественную оценку провел И.И. Куренков в сетной пробе, отобранной 16 сентября 1954 г. в центральной части водоема. Им были отмечены большое количество *Melosira italica*, *Melosira* sp., *Asterionella formosa*, *Tabellaria fenestrata* и отдельные экземпляры *Cymatopleura solea* и *Surirella robusta*. Исследование планктонного сообщества водоема, в том

числе фитопланктона, было возобновлено в 1990 г. сотрудниками лаборатории мониторинга озерных экосистем. С 1995 г. начали систематический отбор фитопланктонных проб, что позволило проследить сезонную динамику численности и биомассы доминирующих и субдоминантных видов фитопланктона. Предварительные результаты этих работ, с уточнением видовой принадлежности водорослей структурообразующего комплекса, их численности и биомассы, приведены в работе Е.В. Лепской с соавторами (1996). Таксономический состав и структура планктонных водорослей, их краткая эколого-географическая характеристика и на этой основе оценка трофического статуса озера даны в работах Е.В. Лепской с соавторами (1998, 2003). Видовая принадлежность доминирующего в планктоне вида диатомовых *Aulacoseira subarctica* уточнена в работе Е.В. Лепской (2003). По результатам исследо-

ваний питания одного из доминирующих в планктоне озера вида ракообразных, *Cyclops scutifer*, был выделен комплекс «кормовых» планктонных водорослей (Лепская, Бонк, в печати). В дальнейшем происходило накопление материала по видовому составу, численности и биомассе фитопланктона. Целью работы является обобщение полученных результатов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Таксономический состав планктонных водорослей исследовали в фиксированных формалином сетных и батометрических пробах.

Видовую принадлежность доминирующего отдела водорослей — диатомовых — изучали методом световой микроскопии в постоянных препаратах (среда Эляшева), очищенных по стандартным методикам (Диатомовые водоросли СССР, 1974). Для уточнения таксономической принадлежности диатомовых из классов *Coscinodiscophyceae* и *Fragilariophyceae* ультраструктуры панцирей исследовали в электронном сканирующем микроскопе (СЭМ) JEOL JSM-25S.

При систематизации планктонного фитосообщества использовали деление водорослей по отделам, принятое отечественными альгологами в серии «Определитель пресноводных водорослей СССР». Исключение составил отдел *Dinophyta*.

В таксономической характеристике отдела диатомовых (*Bacillariophyta*) классификация до рода проведена по системе Ф. Роунда и др. (Round et al., 1996).

Видовые названия приняты согласно определителям «Диатомовые водоросли» (Забелина и др., 1951); «Диатомовые водоросли СССР» (Глезер и др., 1992); *Süßwasserflora: Band 2/1, 2/3* (Krammer, Lange-Bertalot, 1991, 1997).

В работе также были использованы: Атлас микрофотографий пресноводных водорослей Великобритании (Canter-Lund, Lund, 1998); Атлас диатомовых Британии (ed. Sims, 1996); Определитель пресноводных водорослей США (Dillard, 1999). Синезеленые водоросли определяли по Голлербах и др. (1953), золотистые водоросли — по Матвиенко (1954). Таксономическая принадлежность организмов отдела *Dinophyta* определена Г.В. Коноваловой, за что автор приносит ей искреннюю благодарность.

Эколого-географическая характеристика отдельных видов проведена, главным образом, по литературным данным (Забелина и др., 1951; Глезер и др., 1992; Экология фитопланктона..., 1999; Барина, Медведева, 1996; Барина и др., 2000,

2006; Бухтиярова, 1999), с введением поправок согласно собственным наблюдениям.

Количество «живых» водорослей в планктоне подсчитывали в 50 мл батометрической пробы, отфильтрованной на мембранные фильтры СЫНПОР № 3 или 2 с диаметром пор не более 0,8 мкм после окрашивания осадка карболовым раствором эритрозина (Сорокин, Павельева, 1972). Биомассу рассчитывали для отдельных составляющих фитопланктона, с учетом их численности и средних клеточных объемов (табл. 1).

Табл. 1. Объемы (V) клеток водорослей структурообразующего комплекса фитопланктона

| Таксон | V, мкм ³ |
|-----------------------------------|---------------------|
| <i>Asterionella formosa</i> | 408 |
| <i>Aulacoseira subarctica</i> | 704,2 |
| <i>Cyclotella tripartita</i> | 134,2 |
| <i>Stephanodiscus alpinus</i> | 3154,7 |
| <i>Synedra cf. actinastroides</i> | 599,8 |
| <i>S. cf. acus</i> | 280,1 |
| <i>S. cf. tabulata</i> | 168,3 |
| <i>S. ulna</i> | 1383,7 |
| <i>Diatoma elongatum</i> | 300 |
| <i>Tabellaria flocculosa</i> | 2943,6 |
| <i>Staurosira construens</i> | 78,1 |
| <i>Gomposphaeria cf. aponina</i> | 33,9 |
| <i>Microcystis</i> sp. | 0,5 |
| <i>Chrysophyta</i> d=2,7 мкм | 10,3 |
| d=5,0 мкм | 65,4 |
| d=5,3 мкм | 77,9 |
| d=10,0 мкм | 523,3 |
| d=14,0 мкм | 1436 |

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Общая характеристика пелагического фитопланктонного сообщества

Список обнаруженных в планктоне оз. Паланское водорослей приводится в таблице 2. Название каждого таксона сопровождается эколого-географической характеристикой. Из таблицы следует, что пелагиаль озера насыщена водорослями отдела *Bacillariophyta* и, в гораздо меньшей степени, водорослями из других отделов. Чаще всего встречаются *Aulacoseira subarctica*, *Asterionella formosa*, *Cyclotella tripartita*, *Tabellaria flocculosa*, *Stephanodiscus alpinus*, *Synedra ulna* et *ulna* var. *danica*, *S. cf. actinastroides*, *Diatoma elongatum*. В относительно небольшом количестве, но постоянно, в планктоне отмечаются облигатные планктонные диатомовые *Stephanodiscus minutulus*, *Cyclotella ocellata*, *Nitzschia cf. holsatica*,

Таблица 2. Таксономический список водорослей, отмеченных в планктоне, и их эколого-географическая характеристика

| № | Таксон | Географическая приуроченность | Экологическая приуроченность | Отношение к рН | Отношение к галобности | Отношение к сапробности | Примечание * |
|-----------------------|--|-------------------------------|------------------------------|----------------|------------------------|-------------------------|---------------|
| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 |
| Отдел Cyanophyta | | | | | | | |
| 1 | <i>Anabaena</i> sp. | — | П | — | — | — | — |
| 2 | <i>Gomphosphaeria</i> cf. <i>aponina</i> Kütz. | К | П | Ал | Гл | — | — |
| 3 | <i>Microcystis pulverea</i> (Wood) Elenk. | К | П | — | Инд | β | — |
| Отдел Bacillariophyta | | | | | | | |
| 4 | <i>Achnanthes calcar</i> Cl. | A-A | Б | Ал | ОГИнд | о | — |
| 5 | <i>A. lanceolata</i> (Bréb.) Grun. | К | Б | Ал | Инд | β | Ксеносапроб |
| 6 | <i>A. pinnata</i> Hust. | A-A | Б | Инд | Инд | о | Глубоководный |
| 7 | <i>Amphipleura</i> cf. <i>pellicuda</i> Kütz. | Б | Б | Ал | Инд | о-а | — |
| 8 | <i>Amphora ovalis</i> Kütz. | К | Б | Ал | ОГ | о-β | Ксеносапроб |
| 9 | <i>Amphora perpusilla</i> Grun. | Б | Б | Ац | Инд | — | Эврисапроб |
| 10 | <i>Asterionella formosa</i> Hass | К | П | Ал | Инд | о-β | Ксеносапроб |
| 11 | <i>Aulacoseira subarctica</i> (O. Müll) Haworth | A-A | П | Ал | Инд | χ | — |
| 12 | <i>Campilodiscus noricus</i> var. <i>hibernicus</i> (Ehr.) Grun. | Б | Б | Ал | Инд | χ-о | — |
| 13 | <i>Cocconeis placentula</i> var. <i>euglipta</i> (Ehr.) Cl. | К | Б | Ал | Гл | β | Эврисапроб |
| 14 | <i>Cyclotella ocellata</i> Pant. | Б | П | Инд | Инд | о | Эврисапроб |
| 15 | <i>C. tripartita</i> Håkansson | Б | П | Ал | Гб | о | — |
| 16 | <i>Cymatopleura elliptica</i> var. <i>hibernica</i> (W. Sm.) Hust. | Б | Б | Ал | Инд | β | — |
| 17 | <i>C. elliptica</i> var. <i>nobilis</i> (Hantzsch) Hust. | Б | Б | Инд | Инд | о-β | — |
| 18 | <i>C. solea</i> (Breb.) W.Sm. | К | Б | Ал | Инд | β | — |
| 19 | <i>Cymbella cistula</i> (Hemp.) Grun. | К | Б | Ал | Инд | о-β | Ксеносапроб |
| 20 | <i>C. ventricosa</i> Kütz. | К | Б | Инд | Инд | о-β | Эврисапроб |
| 21 | <i>Diatoma elongatum</i> (Lyngb.) Ag. | Б | П | Инд | Гл | о-β | Ксеносапроб |
| 22 | <i>Diatoma hiemale</i> (Lyngb.) Heib. | A-A | П-Б | Инд | Гб | χ | Ксеносапроб |
| 23 | <i>D. hiemale</i> var. <i>mesodon</i> (Ehr.) Grun. | A-A | Б | — | Гб | о-β | Ксеносапроб |
| 24 | <i>D. vulgare</i> Bory | К | П-Б | Инд | Инд | β | Ксеносапроб |
| 25 | <i>Diploneis elliptica</i> (Kütz.) Cl. | К | Б | Ал | Инд | о | Ксеносапроб |
| 26 | <i>D. pseudoovalis</i> Hust. | Б | Б | Ал | МГ | — | Ксеносапроб |
| 27 | <i>Encyonema hebridica</i> Grun. | Б | Б | Ац | Инд | — | — |
| 28 | <i>Eunotia parallela</i> Ehr. | Б | Б | Ац | Инд | о | — |
| 29 | <i>E. praerupta</i> Ehr. | К | Б | Ац | Гб | — | Ксеносапроб |
| 30 | <i>Fragilaria intermedia</i> Grun. | Б | Б | Ал | Инд | о-β | Ксеносапроб |
| 31 | <i>F. pinnata</i> Ehr. | Б | П-Б | Ал | Гл | о | Эврисапроб |
| 32 | <i>F. pinnata</i> var. <i>lancettula</i> (Schum.) Hust | Б | Б | Ал | Инд | о | Эврисапроб |
| 33 | <i>Gyrosigma acuminatum</i> (Kütz.) Rabench. | Б | Б | Ал | Инд | о-χ | — |
| 34 | <i>Hannaea arcus</i> (Ehr.) Patr. | A-A | Б | Ал | Инд | о | Эврисапроб |
| 35 | <i>Meridion circulare</i> Ag. | К | П-Б | Ац | Гб | χ | Эврисапроб |
| 36 | <i>Navicula</i> cf. <i>fossalis</i> Krasske | — | — | Ац | Гб | — | — |
| 37 | <i>N. gastrum</i> Ehr. | К | Б | Инд | Инд | β | — |
| 38 | <i>N. cf. radiosa</i> Kütz. | К | Б | Инд | Инд | β | Эврисапроб |
| 39 | <i>Nitzschia acicularis</i> W. Sm. | К | П | Инд | Инд | а | Эврисапроб |
| 40 | <i>N. acuminata</i> (W. Sm.) Grun. | — | — | — | МГ | β | — |
| 41 | <i>N. angustata</i> f. <i>acuminata</i> A. Myer | К | Б | — | Инд | — | — |
| 42 | <i>N. gracilis</i> Hantzsch | К | Б | Инд | Инд | о | Полисапроб |
| 43 | <i>N. cf. holsatica</i> Hust. | Б | П | Инд | Инд | β | Эврисапроб |
| 44 | <i>N. cf. palea</i> (Kütz.) W. Sm. | К | Б | Инд | Инд | а | Полисапроб |
| 45 | <i>N. cf. vermicularis</i> (Kütz.) Grun. | К | Б | Ал | Инд | β | — |
| 46 | <i>Pinnularia mesolepta</i> (Ehr.) W. Sm. | К | Б | Инд | Инд | — | — |

Окончание таблицы 2.

| № | Таксон | Географическая приуроченность | Экологическая приуроченность | Отношение к рН | Отношение к галобности | Отношение к сапробности | Примечание * |
|-------------------|--|-------------------------------|------------------------------|----------------|------------------------|-------------------------|------------------------------|
| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 |
| 47 | <i>P. cf. microstauron</i> (Ehr.) Cl. | К | Б | Инд | Инд | о-β | Полисапроб |
| 48 | <i>Pseudostaurosira brevistriata</i> (Grun.) Williams et Round | К | П-Б | Ал | Инд | о | — |
| 49 | <i>Rhoicosphenia curvata</i> (Kütz.) Grun. | К | Б | Ал | Гл | β | Эврисапроб |
| 50 | <i>Rhopalodia gibba</i> (Ehr.) O. Müll. | К | Б | Ал | Инд | о | Эврисапроб |
| 51 | <i>Sellaphora pupula</i> (Kütz.) Meresch. | К | Б | Инд | Гл | β | Полисапроб, эпипелоид |
| 52 | <i>S. pupula</i> var. <i>elliptica</i> Hust. | К | Б | Инд | Гл | — | Эврисапроб |
| 53 | <i>S. seminulum</i> (Grun.) Mann | К | Б | Инд | Инд | α-β | Полисапроб, колония |
| 54 | <i>Staurosira construens</i> Ehr. | К | П-Б | Ал | Инд | о-β | — |
| 55 | <i>S. elliptica</i> (Schum.) Williams et Round | К | Б | — | — | β-α | — |
| 56 | <i>Staurosirella leptostauron</i> (Ehr.) Williams et Round | Б | Б | Ал | Гл | — | — |
| 57 | <i>Stephanodiscus alpinus</i> Hust. | Б | П | Ал | Гб | о | Ксеносапроб |
| 58 | <i>S. cf. minutulus</i> (Kütz.) Grun. | Б | П | Ал | Инд | β-α | Эврисапроб |
| 59 | <i>Surirella linearis</i> W. Sm. | Б | Б | Инд | Инд | β | Эврисапроб |
| 60 | <i>S. robusta</i> Ehr. | Б | Б | Инд | Гб | β | Эврисапроб |
| 61 | <i>S. robusta</i> var. <i>splendida</i> Ehr. | К | Б | Инд | Инд | о-β | — |
| 62 | <i>Synedra cf. actinastroides</i> Lemm. | — | П | — | — | — | — |
| 63 | <i>S. cf. acus</i> Kütz. | — | П | — | — | — | — |
| 64 | <i>S. cyclosum</i> | К | — | Инд | ОГИнд | χ | Эпибионт циклопов и дафний |
| 65 | <i>S. ulna</i> (Nitzsch.) Ehr. | К | П-Б | Ал | Инд | β | Эврисапроб |
| 66 | <i>S. ulna</i> var. <i>danica</i> (Kütz.) Grun. | К | П-Б | Ал | Инд | β | Эврисапроб |
| 67 | <i>S. vaucherae</i> Kütz. | К | П-Б | Инд | Инд | β | — |
| 68 | <i>Synedra</i> sp. | — | П | — | — | — | Пучками на детритных хлопьях |
| 69 | <i>Tabellaria flocculosa</i> (Roth.) Kütz. | А-А | П-Б | Ал | Гб | — | Эврисапроб |
| 70 | <i>Urosolenia</i> sp. (споры) | — | П | — | — | — | — |
| Отдел Chlorophyta | | | | | | | |
| 71 | <i>Crucigenia</i> sp. | — | П | — | — | — | — |
| 72 | <i>Micrasterias</i> sp. | — | — | — | — | — | — |
| 73 | <i>Oocystis</i> sp. | — | П | — | — | — | — |
| 74 | <i>Pediastrum</i> sp. | — | П | — | — | — | — |
| Отдел Chrysophyta | | | | | | | |
| 75 | <i>Dinobryon</i> sp. | — | — | — | — | — | — |
| 76 | <i>Mallomonas</i> sp. | — | П | — | — | — | — |
| 77 | Genus sp. sp. (домики и цисты) | — | — | — | — | — | — |
| Отдел Dinophyta | | | | | | | |
| 78 | <i>Ceratium hirundinella</i> (O.F.M.) Bregh | К | П | Инд | Инд | о | — |
| 79 | <i>Peridinium bipes</i> Stein | К | П | Ац | ОГ | о-β | Эвритрофный |
| 80 | <i>P. willei</i> HutiFeldt-Kaas | К | П | Ац | — | β-α | — |

Условные обозначения:

Географическая приуроченность: К — космополит; Б — бореальный; А — аркто-альпийский; (—) — малоизученный в биогеографическом отношении; Экологическая приуроченность: П — планктон; Б — бентос; лит — литораль; Отношение к галобности: Инд — индифферент; Гл — галофил; Гб — галофоб; Ог — олигогалоф; МГ — мезогалоф; (—) — нет данных; Отношение к рН: Инд — индифферент; Ал — алкалофил; Ац — ацидофил; (—) — нет данных; Отношение к сапробности: χ — ксеносапробный; о — олигосапробный; о-β — олиго-β-мезосапробный; β — β-мезосапробный; α-β — α-β-мезосапробный; α — α-мезосапробный; (—) — нет данных.

* — в графе «Примечание» характеристика сапробности дана по шкале Ватанабе, в графе «Отношение к сапробности» — по шкале Пантле-Бука в модификации Сладечека (Баранова, Медведева, Анисимова, 2000).

а также динофитовые *Peridinium bipes*, *P. willei*, а в придонных слоях *Nitzschia acicularis* (Bacillariophyta) и колонии *Gomphosphaeria* cf. *aponina* (Cyanophyta). Факультативные планктонные диатомеи из родов *Staurosira*, *Staurosirella*, *Fragilaria*, попадая в толщу воды из литорали, долго сохраняют жизнеспособность в планктоне. Реофильные виды диатомовых (*Diatoma hiemale*, *D. hiemale* var. *mesodon*, *Hannae arcus* и *Meridion circulare*) заносятся в озеро мощным речным стоком из реки Верхняя Палана. В начале сентября 1999 г. в планктоне и на *Cyclops scutifer* отмечен эпибионт *Synedra cyclopum*, представители которого имеют устойчивый морфотип, охарактеризованный как «нормальный» (Лепская, 2005). Как правило, в северо-американских (Gaiser, Bachmann, 1993) и некоторых камчатских озерах (Лепская, 2005) эта диатомея появляется на короткое время сразу после таяния льда и живет прикрепленной к веслоногим (*C. scutifer*) и ветвистоусым ракообразным (*Daphnia* spp.), независимо от их возрастной стадии. Нахождение ее в оз. Паланское в сентябре — явление нетипичное.

Отдел Chlorophyta представлен небольшим количеством видов, хотя в летний период его представители постоянно встречаются в планктонном альгоценозе. Синезеленые водоросли (отдел Cyanophyta) — нечастые представители в пелагической планктонной флоре, однако летом в отдельные годы на некоторых глубинах они могут в массе развиваться в планктоне. Разнообразно представлен в планктоне отдел золотистых водорослей (Chrysophyta), но их видовой состав требует отдельного исследования. Следует выделить также группу видов, которые на протяжении всего периода наблюдений (1994–2005 гг.) в массе развивались только один раз. Например, в 1997 г. это были *Diatoma elongatum*, *Campilodiscus noricus* (Bacillariophyta) и *Ceratium hirundinella* (Dinophyta).

Флористическая структура планктонного альгоценоза

Флористическая структура планктонного альгоценоза не учитывает количественных характеристик таксонов различного ранга и поэтому наименее всего зависит от величины исследуемых площадей и довольно устойчива во времени, если тестируемая система не подвергается мощным стрессовым воздействиям. К настоящему времени в составе пелагической планктонной альгофлоры оз. Паланское определено 80 видовых и внутривидовых таксонов, относящихся к пяти отделам (таблица 3).

Таблица 3. Флористическая структура фитопланктона

| Отдел | Количество видов |
|---------------|------------------|
| Суанопхита | 3 |
| Вацилларифита | 67 |
| Хлорофита | 4 |
| Хризифита | 3 |
| Динофита | 3 |

Со знаком открытой номенклатуры приведены 1 таксон Суанопхита и 10 — Вацилларифита. До рода описаны 1 таксон Суанопхита; 2 — Вацилларифита; 4 — Хлорофита и 2 — Хризифита. Не определенные до рода золотистые водоросли объединены в группу Genus sp. sp. Наибольшее видовое богатство свойственно диатомовым водорослям, к которым относятся 67 таксонов. Флористическая структура отдела Вацилларифита показана в таблице 4. Наиболее богат видами класс Вацилларифузеае, но, как будет показано ниже, в планктоне его представители не играют значительной роли. Подавляющее большинство видов этого класса относятся к бентосным формам. Их случайное присутствие в планктоне свидетельствует о богатстве бентосной диатомовой флоры, а по численности каждого из этих видов можно косвенно оценить их обилие в фитобентосе.

Из общего количества семейств (18) к ведущим, исходя из количества принадлежащих им родов, можно причислить только *Fragilariaceae* (9 родов). Довольно велико в планктоне число семейств Вацилларифита (13), представленных одним родом. Как правило, планктон для этих таксонов, исключая *Aulacoseira*, семейство *Aulacoseiraceae*: *Urosolenia* (семейство *Urosoleniaceae*), а также *Tabellaria* (семейство *Tabellariaceae*) — не свойственная им экологическая ниша. В толщу воды они заносятся в результате ветрового перемешивания и встречаются нечасто и в малых количествах, поэтому находки их в планктонных образцах случайны. Гораздо больший интерес представляют облигатные и факультативные планктеры, формирующие ядро планктонного альгоценоза. В озере они представлены 7 семействами диатомовых. Ведущим семейством по насыщенности видами (19) является, несомненно, *Fragilariaceae*. Истинно планктонных видов диатомовых немного (22) и относятся они к пяти семействам: *Fragilariaceae* (13), *Stephanodiscaceae* (4), *Bacillariaceae* (2), *Tabellariaceae* (1), *Aulacoseiraceae* (1), *Urosoleniaceae* (1). К истинным (облигатным) планктерам относятся также 3 вида Суанопхита, 3 — Хлорофита, 3 — Динофита, что в сумме составляет 30 идентифицированных таксонов. Такой показатель видового

Таблица 4. Флористическая структура отдела Bacillariophyta планктонного комплекса

| Класс | Порядок | Семейство | Род | | | | |
|---------------------|-------------------|---------------------|-------------------|---------------|----------------|---------------|-------------|
| Coscinodiscophyceae | Thalassiosirales | Stephanodiscaceae | Cyclotella | | | | |
| | | | Stephanodiscus | | | | |
| Rhizosoleniophyceae | Rhizosoleniales | Rhizosoleniaceae | Aulacoseira | | | | |
| | | | Urosolenia | | | | |
| Fragilariophyceae | Fragilariales | Fragilariaceae | Asterionella | | | | |
| | | | Diatoma | | | | |
| | | | Fragilaria | | | | |
| | | | Hannae | | | | |
| | | | Meridion | | | | |
| | | | Pseudostaurosira | | | | |
| | | | Staurosira | | | | |
| | | | Staurosirella | | | | |
| | | | Synedra | | | | |
| | | | Tabellaria | | | | |
| | | | Bacillariophyceae | Tabellariales | Tabellariaceae | Tabellaria | |
| | | | | | | Achnanthes | Achnanthes |
| | | | | | | | |
| Cymbellales | Rhoicospheniaceae | Rhoicosphenia | | | | | |
| | | Cymbellaceae | | Cymbella | | | |
| | | | | | Encyonema | Encyonema | |
| Naviculales | Amphipleuraceae | | | | | | Amphipleura |
| | | Diploneidaceae | | Diploneis | | | |
| | | | | | Naviculaceae | Navicula | |
| Gyrosigma | Gyrosigma | | | | | | |
| | | Pinnulariaceae | | Pinnularia | | | |
| | | | | | Sellaphoraceae | Sellaphora | |
| Catenulaceae | Amphora | | | | | | |
| | | Thalassiosiphysales | Bacillariaceae | Nitzschia | | | |
| | | | | Bacillariales | Rhopalodiaceae | Rhopalodia | |
| Rhopalodiales | Surirellaceae | | | | | Campilodiscus | |
| | | Surirellales | Surirella | | | Cymatopleura | |
| | | | | Surirella | Surirella | | |
| 4 класса | 12 порядков | | | | | 18 семейств | 31 род |

го богатства можно охарактеризовать как невысокий.

Флора планктонных диатомовых оз. Паланское в большей или меньшей степени обнаруживает сходство с таковой других крупных нерестово-нагульных лососевых озер Камчатки. Например, в озерах Курильское и Азабачье семейство Aulacoseiraceae также представлено одним видом *Aulacoseira subarctica* (Лепская и др., 2003). Заметную роль в планктоне этих озер играет семейство Stephanodiscaceae. В оз. Паланское оно сформировано *Stephanodiscus alpinus*, *S. minutulus*, *Cyclotella tripartita* и *C. ocellata* (Лепская и др., 1998; Genkal, Lupikina, Lepskaya, 2004), а в оз. Азабачье — *Stephanodiscus* cf. *minutulus* (Lepskaya, 2001), а также *S. alpinus*. В оз. Курильское отмечен комплекс, составленный как *Stephanodiscus alpinus*, *S. sp.*, так и *Cyclotella tripartita*, *C. pseudostelligera*, *C. antiqua* и *C. bodanica*. Общими для трех озер планктонными видами семейства

Fragilariaceae являются *Synedra ulna*, *S. ulna* var. *danica*, *S. cf. tabulata*. Гораздо чаще в озерах Паланское и Азабачье, по сравнению с оз. Курильское, отмечаются диатомовые семейства Tabellariaceae.

Эколого-географическая характеристика

Планктонный альгоценоз оз. Паланское является типичным для холодноводных водоемов бореальной зоны. Большая часть водорослей (48%) представлена видами-космополитами. Велика доля бореальных (14%) и северо-альпийских (11%) видов (таблица 5). Для 27% таксонов не удалось найти сведения о географическом распространении.

По географической приуроченности большинство видов водорослей (45%) в планктоне относятся к космополитам. 26% — это холодноводные бореальные и аркто-альпийские виды. В данную группу входят и планктонные виды доминантного ядра

Таблица 5. Эколого-географическая характеристика планктонных водорослей

| Характеристика | Число видов |
|-------------------------------|-------------|
| Географическая приуроченность | |
| Космополитные | 36 |
| Бореальные | 21 |
| Аркто-альпийские | 7 |
| Малоизученные | 16 |
| Экологическая приуроченность | |
| Планктон | 27 |
| Бентос | 40 |
| Эпибионты | 1 |
| Малоизученные | 12 |
| Отношение к рН | |
| Индифференты | 23 |
| Алкалифилы | 29 |
| Ацидофилы | 8 |
| Малоизученные | 19 |
| Отношение к галобности | |
| Индифференты | 43 |
| Галофилы | 8 |
| Галофобы | 8 |
| Олигогалобы | 2 |
| Мезогалобы | 2 |
| Малоизученные | 17 |
| Отношение к сапробности | |
| Ксеносапробы | 4 (12)* |
| Олигосапробы | 12 (-) |
| Мезосапробы (α, α-α, α-β, β) | 31 |
| (эврисапробы) | (18) |
| Полисапробы | -(5) |
| Малоизученные | 33 (45) |

* — в скобках дано количество таксонов по шкале Ватанабе, без скобок по шкале Пантле-Бука в модификации Сладечека

фитопланктона *Aulacoseira subarctica*, *Cyclotella tripartita*, *Tabellaria flocculosa*.

В озерном планктоне обнаружены водоросли, занимающие различные экологические ниши. В данном случае это интегральное понятие включает набор характеристик, которые в сумме дают общее представление о способе обитания организма, а также о термическом режиме и о химическом составе озерных вод. По экологической приуроченности большинство найденных в планктоне видов относится к бентосным организмам (40 таксонов, или 51%). Однако, как уже обсуждалось выше, их находки в планктоне в большой степени единичны и, следовательно, случайны. Из-за относительно небольших глубин озера бентосные формы попадают в толщу воды со дна водоема во время штормов. 27 таксонов, или 33%, составляют облигатные и факультативные планктеры. В группу облигатных планктонных организмов входят все водоросли структурообразующего комплекса

Aulacoseira subarctica, *Asterionella formosa*, *Cyclotella tripartita*, *Tabellaria flocculosa*, *Stephanodiscus alpinus*, *Synedra ulna* et *ulna* var. *danica*, *S. cf. actinastroides*, *Diatoma elongatum*. Наряду с облигатными планктерами в состав планктонного сообщества входят факультативные планктеры из родов *Staurosira*, *Staurosirella*, *Pseudo-staurosira*, *Diatoma*, *Meridion* и *Synedra*. В сентябре 1999 г. в оз. Паланское впервые была отмечена *Synedra cyclopum* — эпибионтная водоросль, живущая в этом водоеме прикрепленной к покровам тела *Cyclops scutifer*.

По отношению к галобности (солености) большинство водорослей в планктоне (43 таксона, 54%) относится к группе индифферентов. 10 таксонов (13%) относятся к группе олигогалобов-галофобов и группе мезогалобов-галофилов. Виды, формирующие структурообразующий комплекс, распределены по отношению к галобности таким образом. Большую часть их составляют индифференты (*Asterionella formosa*, *Aulacoseira subarctica*, *Cyclotella ocellata*, *Synedra*-complex). К галофобам относятся 3 вида — *Cyclotella tripartita*, *Stephanodiscus alpinus*, *Tabellaria flocculosa*. И лишь 1 вид — *Diatoma elongatum* — галофил. Доминантное ядро формируют индифференты и галофобы (*Asterionella formosa*, *Aulacoseira subarctica*, *Cyclotella tripartita*, *Stephanodiscus alpinus*, *Tabellaria flocculosa*).

Величина водородного показателя в поверхностном слое воды оз. Паланское может колебаться от 6,0 до 8,0. Средние значения его в столбе воды в слое 0–20 м незначительно превышают нейтральный уровень. По отношению к значениям рН подавляющее большинство видов относятся к алкалифилам (37%) или индифферентам (29%), и всего 10% составляют виды-ацидофилы. Они представлены либо бентосными формами, случайно попавшими в толщу воды, либо немногочисленными планктонными водорослями из отдела Dinophyta.

По отношению к сапробности (степень органического загрязнения или, в случае с водоемами, не подверженными антропогенному влиянию, уровень содержания органического вещества) большинство видов в оз. Паланское относятся к малоизученным. 4 (12) видов — это ксеносапробы, и 12 (–) относятся к олигосапробам. Вместе ксеносапробы и олигосапробы образуют группу водорослей-индикаторов природно-чистых вод (Баринаева, Медведева, 1996). К ним относится большинство таксонов структурообразующего комплекса (*Aulacoseira subarctica*, *Asterionella*

formosa, *Cyclotella tripartita*, *Stephanodiscus alpinus*, *Diatoma elongatum*). Мезосапробы (эврисапробы) включают 31 и 18 таксонов соответственно. Из структурообразующих видов к ним относятся *Tabellaria flocculosa*, *Synedra*-complex, *Fragilaria*-complex. Остальные таксоны — это водоросли, попавшие в толщу воды из бентоса. Пять полисапробных таксонов — это исключительно бентосные формы, один из них, *Sellaphora pupula*, указан как типичный обитатель илов.

Таким образом, планктонное альгосообщество оз. Паланское формируют планктонные космополитные холодноводные, типично пресноводные алкалифильные виды. Среди видов-индикаторов органического загрязнения преобладают виды-индикаторы природно-чистых вод.

Структурообразующий комплекс фитопланктонного сообщества. Сезонная и межгодовая динамика численности и биомассы

Описание флористической структуры опирается на эколого-географические свойства видов, формирующих флору, и не учитывает их значимость в сообществе. При рассмотрении структуры растительного сообщества обязательно учитывается значимость каждого вида, иными словами, количественный вклад в его формирование. Можно, конечно, провести тотальный учет степени значимости всех видов сообщества. Но можно ограничиться выделением структурообразующего комплекса и рассматривать динамику его структуры, подразумевая, что она адекватно отразит процессы в сообществе в целом. Это удобно при проведении долговременных мониторинговых работ на большом количестве водоемов. Такой подход был использован при характеристике структуры фитопланктона плесов Рыбинского водохранилища (Корнева, 1988) и оз. Курильское (Лепская, 2003, 2004).

В оз. Паланское из 80 видов водорослей, идентифицированных в планктоне, лишь небольшая группа относится к структурообразующим. Наибольший вклад в формирование численности вносят диатомея *Aulacoseira subarctica* (42%) и синезеленые водоросли рода *Microcystis* (31%). 1–7% от общей численности фитопланктона составляют *Asterionella formosa*, *Stephanodiscus alpinus*, *Cyclotella tripartita*, *Synedra* cf. *actinastroides*, *Tabellaria flocculosa* и *Diatoma elongatum*. Однако вклад в формирование биомассы распределяется иным образом (рис. 1).

Наибольшая доля в биомассе фитопланктона принадлежит *Aulacoseira subarctica* (59%). Далее, в порядке убывания, вклад в биомассу фитопланктона таксонов распределяется таким образом: *Tabellaria flocculosa* — 21%, *Stephanodiscus alpinus* — 11%, *Asterionella formosa* — 3%, *Cyclotella tripartita* и *Synedra ulna* — по 2%, *Synedra* cf. *actinastroides* и *Diatoma elongatum* — по 1%. Доля *Microcystis* составляет 0,03%. Структурообразующий комплекс формируют группа доминирующих видов (*Aulacoseira subarctica*, *Stephanodiscus alpinus*, *Tabellaria flocculosa*) и группа субдоминантных видов первого порядка (*Asterionella formosa*, *Cyclotella tripartita*, *Sy-*

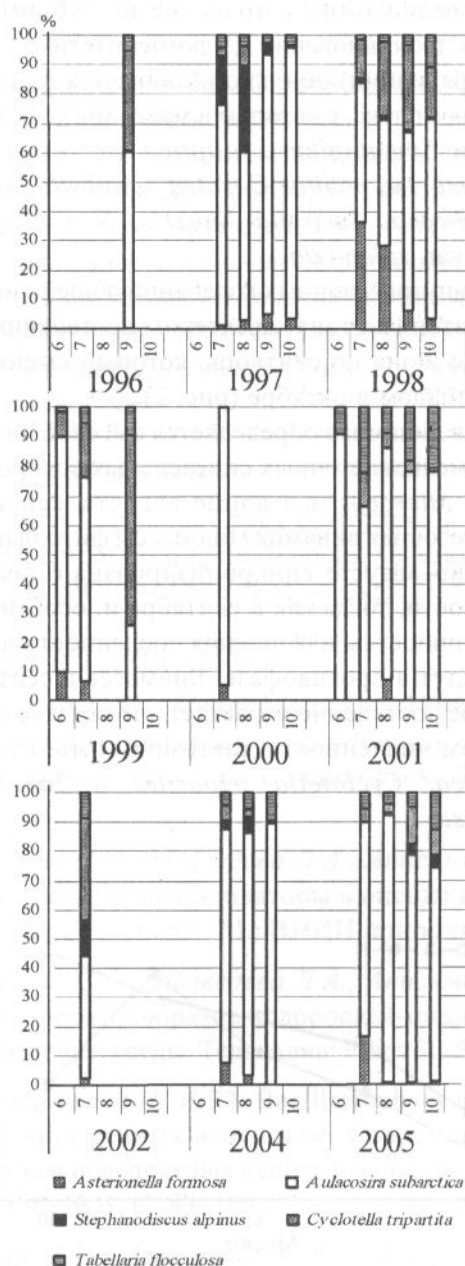


Рис. 1. Доля биомассы каждого вида в структурообразующем комплексе фитопланктона

nedra ulna et *ulna* var. *danica*, *S.* cf. *actinostroides*, *Diatoma elongatum*). К субдоминантам второго порядка отнесены водоросли, которые в небольшом количестве, но постоянно присутствуют в планктоне. Это диатомовые *Cyclotella ocellata*, *Fragilaria-complex*, *Nitzschia acicularis*, *Staurosira construens*, *Stephanodiscus minutulus*, *Synedra* cf. *acus*, *S. vaucheria*, *Synedra* sp., *Urosolenia* sp.; зеленые водоросли из родов *Crucigenia*, *Oocystis*, *Pediastrum*; золотистые *Mallomonas* sp., *Genus* sp. sp.; динофитовые *Ceratium hirundinella*, *Peridinium bipes*, *P. williei*. Как уже отмечалось, в планктоне довольно часто находятся бентосные диатомеи. Исходя из этого, можно предположить, что на дне до глубины 14 м (глубина проникновения 1% фотосинтетически активной радиации) обильно развивается фитобентосный комплекс, в котором в массе могут присутствовать *Cumatopleura elliptica* var. *hibernica*, *C. elliptica* var. *nobilis*, *C. solea*, *Cymbella cistula*, *C. ventricosa*, *Surirella linearis*, *S. robusta* et *robusta* var. *splendida*.

Для внутрисезонных колебаний общей численности фитопланктона характерны постепенный ее подъем с июня по сентябрь, который сменяется резким спадом в октябре (рис. 2).

Такая динамика определяется высокой численностью мелкоклеточных синезеленых водорослей из рода *Microcystis* в конце августа–сентябре. Внутрисезонная динамика биомассы фитопланктона в июне–августе синхронизирована с таковой численности, тогда как в сентябре и, особенно, в октябре процессы накопления численности и биомассы идут в противофазе. Биомасса в сентябре и октябре постепенно нарастает, что связано с увеличением численности диатомовых *Aulacoseira subarctica*, *Cyclotella tripartita* и *Tabellaria flocculosa*.

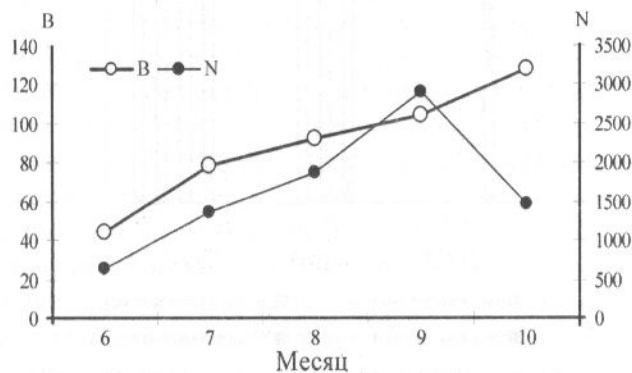


Рис. 2. Внутрисезонная динамика численности (N, клеток/мл) и биомассы (B, мг C/м³) фитопланктона оз. Паланское

В многолетней динамике численности и биомассы структурообразующего комплекса можно предположительно выделить квазипятилетнюю цикличность с максимумами в 1997 и 2004 гг. и минимумом в 2000 г. (рис. 3).

Так как структуру фитопланктона формируют диатомовые водоросли, цикличность его развития можно объяснить особенностями жизненных циклов последних (Jewson, 1992).

Явной зависимости квазипятилетней цикличности от поступления фосфора с рыбой и удобрениями (рис. 4) не прослеживается.

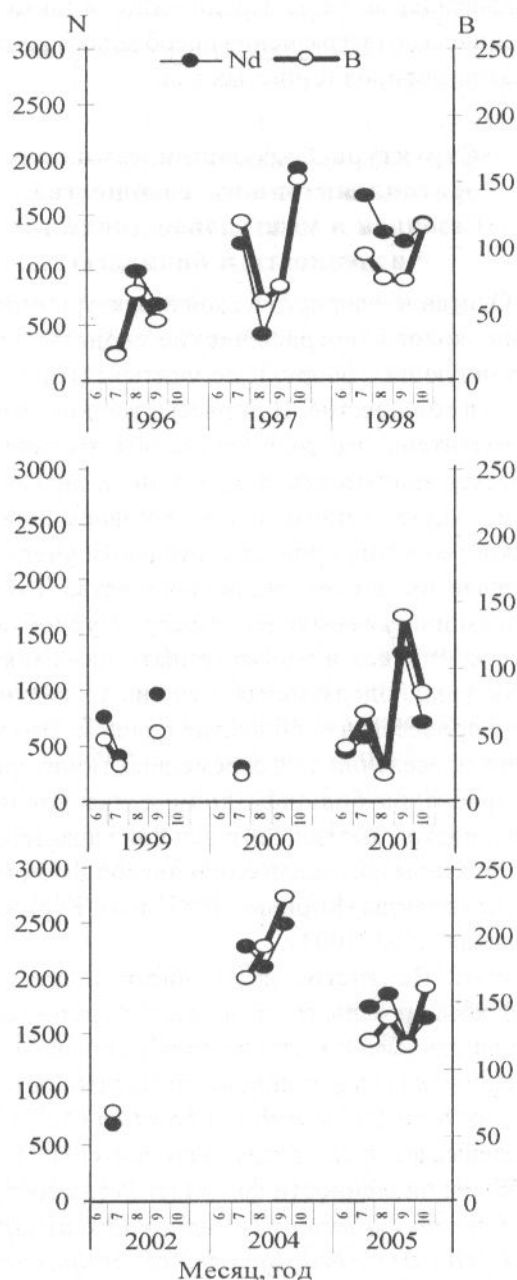


Рис. 3. Многолетняя динамика численности (N, клеток/мл) и биомассы (B, мг C/м³) фитопланктона оз. Паланское

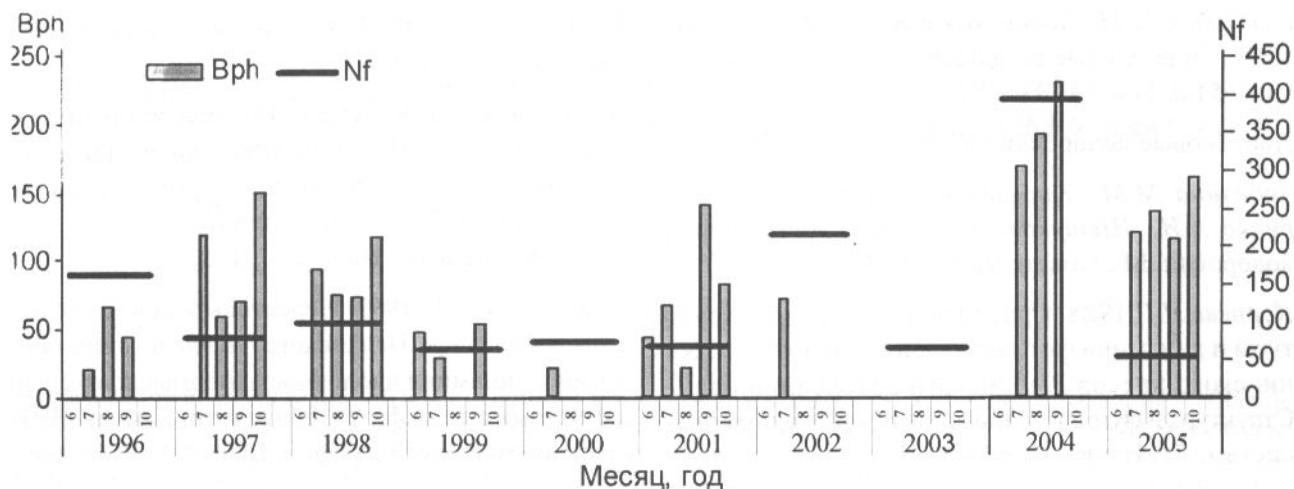


Рис. 4. Многолетняя динамика биомассы фитопланктона (Bph, мгС/м³) и количества нерки, зашедшей на нерест (Nf, тыс. штук) со сдвигом на 1 год

Во второй половине 1990-х годов среднее поступление фосфора с рыбой было в 2,4 раза ниже, чем в 2000–2005 гг., если же учитывать суммарное поступление фосфора с рыбой и удобрениями, то в период 2000–2005 гг. среднее поступление фосфора возросло в 2,8 раза. При этом количество фосфора, поступившего с удобрениями в 2004 г. (0,413 т) и 2005 г. (0,376 т), составляло 70,1 и 16,2%, соответственно, от суммарного поступления с рыбой и удобрениями. Одновременно с этим в многолетней динамике численности и биомассы фитопланктона отмечена тенденция их увеличения от второй половины 1990-х годов к 2001–2005 гг.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Планктонное альгосообщество оз. Паланское формируют планктонные космополитные холодноводные, типично пресноводные алкалофильные виды. Среди видов-индикаторов органического загрязнения преобладают виды-индикаторы природно-чистых вод. Из 80 видов, идентифицированных в планктоне, лишь небольшая группа относится к структурообразующим. Наибольший вклад в формирование численности вносят диатомея *Aulacoseira subarctica* (42%) и синезеленые водоросли рода *Microcystis* (31%). Наибольшую долю в фитопланктонной биомассе составляет *Aulacoseira subarctica* (59%). Менее значимый вклад в создание биомассы принадлежит *Tabellaria flocculosa*, *Stephanodiscus alpinus*, *Asterionella formosa*, *Cyclotella tripartita*, *Synedra ulna*, *Synedra cf. actinastroides* и *Diatoma elongatum*. Доля *Microcystis* ничтожна. Для внутрисезонных колебаний общей численности фитопланктона характерны постепенный ее подъем с июня по сентябрь, который сменяется резким спадом в октяб-

ре. Максимум биомассы фитопланктона приходится на сентябрь–октябрь.

Хотя явной зависимости биомассы фитопланктона от поступления фосфора с рыбой и удобрениями не прослеживается, но в многолетней динамике численности и биомассы фитопланктона намечается тенденция увеличения от второй половины 1990-х годов к 2001–2005 гг., которую, вероятно, можно связать с накоплением фосфора в озерной экосистеме.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарит всех сотрудников КамчатНИРО, когда-либо принимавших участие в организации работ и сборе проб на озере Паланское.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Барина С.С., Медведева Л.А. 1996. Атлас водорослей-индикаторов сапробности (российский Дальний Восток). Владивосток: Дальнаука, 334 с.
- Барина С.С., Медведева Л.А., Анисимова О.В. 2000. Водоросли-индикаторы в оценке качества окружающей среды. М.: ВНИИ природы, 150 с.
- Барина С.С., Медведева Л.А., Анисимова О.В. 2006. Биоразнообразие водорослей-индикаторов окружающей среды. Тель-Авив: Pilies Studio, 498 с.
- Бухтиярова Л.Н. 1999. Bacillariophyta в биомониторинге речных экосистем. Современное состояние и перспективы использования // Альгология. Т. 9, № 3. С. 89–103.
- Глезер З.И., Макарова И.В., Мусеева А.И., Николаев В.А. 1992. Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные). СПб.: Наука, 125 с.

- Голлербах М.М., Косинская Е.К., Полянский В.И. 1953. Синезеленые водоросли. М.: Советская наука, 651 с.
- Диатомовые водоросли СССР. 1974. Т. 1. 403 с.
- Забелина М.М., Киселев И.А., Прошкина-Лавренко А.И., Шешукова В.С. 1951. Диатомовые водоросли. М.: Советская наука, 649 с.
- Корнева Л.Г. 1988. Сравнительный анализ структуры и динамики фитопланктона Главного и Шеснинского плесов Рыбинского водохранилища // Структура и функционирование пресноводных экосистем. Л.: Наука. С. 63–79.
- Лепская Е.В., Лупкина Е.Г., Миловская Л.В. 1996. Характеристика некоторых параметров фитопланктонного сообщества эвфотического слоя озера Паланского (Камчатка) // Тез. докл. VII съезда ГБО РАН. С. 41–43.
- Лепская Е.В. 2003. *Aulacoseira subarctica* (O. Muller) Naworth (Bacillariophyta) в озерах Камчатки // Материалы XI Съезда РБО. Барнаул: Азбука. С. 121–122.
- Лепская Е.В. 2004. Фитопланктон в экосистеме оз. Курильское // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 23 с.
- Лепская Е.В. 2004. Многолетняя динамика численности и биомассы фитопланктона озера Курильское и определяющие ее факторы. Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана // Сб. науч. тр. Камчат. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. 7. С. 79–87.
- Лепская Е.В. 2005. *Synedra cyclosum* Brutschy в некоторых озерах Камчатки // Тез. докл. IX Школы диатомологов России и стран СНГ «Морфология, систематика, онтогенез, экология и биогеография диатомовых водорослей» (Борок, 13–16 сентября 2005). С. 16.
- Лепская Е.В., Лупкина Е.Г., Маслов А.В., Уколова Т.К., Свириденко В.Д. 2003. К характеристике альгофлоры пелагиали некоторых озер Камчатки // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Вып. 2. Владивосток: Дальнаука. С. 272–286.
- Лепская Е.В., Лупкина Е.Г., Миловская Л.В., Сиротенко И.Н., Свириденко В.Д. 1998. Фитопланктон оз. Паланское (Камчатка) как показатель состояния его экосистемы. Исследование биологии и динамики численности промысловых рыб камчатского шельфа // Сб. науч. тр. Камчат. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. IV. С. 176–181.
- Матвиенко А.М. 1954. Золотистые водоросли. М.: Советская наука, 188 с.
- Николаев А.С. 1993. Озеро Паланское (лимнологический очерк). Исследования биологии и динамики численности промысловых рыб камчатского шельфа // Сб. науч. тр. Камчат. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. 2. С. 3–20.
- Остроумов А. Г. 1993. Нерестовый фонд лососей в бассейне озера Паланского. Исследования биологии и динамики численности промысловых рыб камчатского шельфа // Сб. науч. тр. Камчат. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. 2. С. 100–106.
- Сорокин Ю.И., Павельева Е.Б. 1972. К количественной характеристике экосистемы пелагиали озера Дальнего на Камчатке // Тр. ИБВВ АН СССР. Вып. 23 (26). С. 24–38.
- Экология фитопланктона Рыбинского водохранилища. 1999. (Ред. Паутова В.Н., Розенберг Г.С.) Тольятти, 262 с.
- Canter-Lund H., Lund John W.G. 1999. Freshwater Algae. London: Biopress Limited. 360 pp.
- Gaiser E.E., Bachmann R.W. 1993. The ecology and taxonomy of epizoic diatoms on Cladocera // Limnol Oceanogr. V. 38 (3). P. 628–637.
- Genkal S.I., Lupikina E.G., Lepskaya E.V. 2004. *Cyclotella tripartita* Hakansson from the lakes of Kamchatka, Russia // Proceedings of the 17th International Diatom Symposium, Ottawa, Canada, 25th–31st August, 2002. Bristol: Biopress Limited. P. 103–120
- Hartley B. 1996. An Atlas of British Diatoms. Bristol: Biopress Ltd., 602 p.
- Jewson D.H. 1992. Size reduction, reproductive strategy and the life cycle of a centric diatom // Philosophical Transactions of the Royal Society. Ser. B. V. 336, N 1277. P. 191–213.
- Krammer K., Lange-Bertalot H. 1997. Bacillariophyceae 1 // Subwasserflora von Mitteleuropa. Band 2/1. 876 p.
- Krammer K., Lange-Bertalot H. 1991. Bacillariophyceae 3 // Subwasserflora von Mitteleuropa. Band 2/3. 576 p.
- Lepskaya E.V. 2001. Common *Stephanodiscus* Ehr. species in salmon Kamchatka Lakes // Proceedings of the 16th International Diatom Symposium. Greece: University of Athens. P. 333–346.
- Round F.E., Crawford R.M., Mann D.G. 1996. The Diatoms. Cambridge University Press, 747 p.